

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES
LABORATOIRE INRA Centre d'Orléans

THÈSE présentée par **Anne-Sophie SERGENT**

Soutenue le : **21 octobre 2011**

pour obtenir le grade de **Docteur de l'université d'Orléans**
Spécialité Biologie Forestière

Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas

THÈSE dirigée par :

Mme Nathalie BREDA
M. Philippe ROZENBERG

Directeur de recherche, INRA Nancy
Directeur de recherche, INRA Orléans

RAPPORTEURS :

M. Eric DUFRENE
M. Jacques RANGER

Directeur de recherche, CNRS
Directeur de recherche, INRA Nancy

JURY :

M. François LIEUTIER
M. Eric DUFRENE
M. Jacques RANGER
M. Olivier PICARD
Mme Nathalie BREDA
M. Philippe ROZENBERG

Professeur, Université d'Orléans – Président du Jury
Directeur de recherche, CNRS
Directeur de recherche, INRA Nancy
Ingénieur du GREF et directeur du service R&D, IDF
Directeur de recherche, INRA Nancy
Directeur de recherche, INRA Orléans

Remerciements

La thèse est terminée, la soutenance est passée, voici l'heure des remerciements...

Cette thèse a été et restera une expérience professionnelle et personnelle inoubliable. Elle est le fruit de nombreuses contributions et échanges. J'espère donc n'oublier personne dans cet exercice à part.

Tout d'abord un très grand merci à mes encadrants : Nathalie Bréda et Philippe Rozenberg. Merci à tous les deux pour votre accompagnement tout au long de cette thèse. Merci pour le savoir que vous m'avez transmis. Merci pour la confiance que vous m'avez accordée. Merci pour tout ce que fut ces quatre ans de thèse.

Merci aux membres du jury. Merci aux rapporteurs de cette thèse : Eric Dufrêne et Jacques Ranger. Merci pour avoir accepté d'évaluer mon travail et pour vos pertinentes remarques. Merci à Olivier Picard pour m'avoir suivi pendant ces années de thèse de la première réunion Dryade jusqu'au jour de ma soutenance. Merci pour ton enthousiasme.

Merci aux chercheurs et ingénieurs de la phyto de Nancy et de l'amélio d'Orléans. Merci pour vos conseils, vos encouragements et tous les moments partagés qui font la vie du labo. Un merci en particulier à Yves Lefèvre, Vincent Badeau, Stéphane Ponton, Jean-Luc Dupouey, Sandrine Chauchard, Damien Bonal, Jean-Charles Bastien et Leopoldo Sanchez.

Merci aussi à toutes les secrétaires de ces deux équipes pour votre disponibilité.

Merci à tous les membres du projet Dryade, pour les échanges qui ont rythmé cette thèse. Un merci en particulier à Benoît Marçais, Louis-Michel Nageleisen, Hendrik Davi, Jean Ladier, et Marianne Peiffer.

Un grand merci aux techniciens de l'INRA qui m'ont aidé tout au long de la thèse. Merci aux Nancéiens : François Gérémiá, Patrick Bert, Nicolas Métral, Fabrice Bonne et Thierry Paul. Merci tout particulièrement à toi François pour tous ces moments partagés sur le terrain pendant des mois. Merci pour tes conseils avisés, ta patience et de m'avoir fait partager ton goût pour la gastronomie régionale. Merci aussi à toi Frédéric Millier pour ton aide dans l'obtention des 2000 profils de densité, pour ta disponibilité et pour ta gentillesse. Merci également à vous les techniciens d'Avignon et de Bordeaux : Denis Vautier, Bernard Issenhut et Christophe Gauvrit pour votre aide dans ces lointaines contrées, parfois hostiles, que sont : le massif des Maures, la vallée de la Vesubie et la Montagne Noire. Merci pour votre aide et enthousiasme sur le terrain.

Merci aux techniciens et ingénieurs des CRPF Midi-Pyrénées et Bourgogne : Pascal Mathieu, Stéphane Serieye, Jean-Pierre Ortisset, Philippe Guillemot, Magali Maviel, François Pauquai et Bruno Vansteavel. Merci pour votre accueil, votre enthousiasme pour ce travail de thèse, votre aide lors de la prospection de terrain, votre soutien auprès des propriétaires et de m'avoir accompagné, chaque fois que vous avez pu, sur les petites routes de vos si belles régions.

Merci à tous les thésards, stagiaires et post-doc avec qui j'ai partagé des moments de travail mais aussi de détente. Merci aux Nancéiens : Rana, Pauline, Cyril, Daniel, Rémi, Rémy, Bastien, Laëtitia, Hélène et tant d'autre. Merci aux dryadistes : Maxime et Marie. Merci aux Orléanais : Maxime, Baptiste, Maud, Laurence, Sara, Cécile, Alex, Nathalie, Charlene, Céline et tant d'autre. Un grand merci en particulier à toi Maxime, mon acolyte de bureau, de pause café et mon soutien de tous les jours. Un grand merci aussi à toi Baptiste pour tous les moments partagés et tes blagues légendaires. Maxime et Baptiste, bien plus que des collègues vous être devenu des amis et mon séjour à Orléans n'aurait pas été le même sans vous.

Merci à mes amis de toujours et à tous ceux que j'ai rencontré au cours de ces quatre années à Nancy et à Orléans. Merci pour toutes les soirées et les week-ends partagés qui m'ont permis de décompresser.

Merci à mes parents, à mon petit frère qui m'ont toujours encouragé et soutenu dans cette voie. Merci aussi plus généralement à tous les membres de ma famille qui sont venus assister à ma soutenance. Merci pour la fierté que j'ai pu lire vos yeux, elle m'a porté lors de ce moment si particulier



Avant-propos

Ce travail de thèse a été co-encadré par deux équipes de recherche de l'Institut National de la Recherche Agronomique :

- Equipe Phytoécologie de l'UMR INRA-UHP 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières à Nancy,
- Equipe Génétique de l'UR INRA 0588 Amélioration, génétique et physiologie forestières à Orléans.

Ce travail a été réalisé en collaboration étroite avec la forêt privée (par l'intermédiaire de l'Institut du Développement Forestier et des Centres Régionaux de la Propriété Forestière) et avec le Département de la Santé des Forêts.

Ce projet a pu être réalisé grâce à la contribution de cinq financeurs. Le plus important financeur est l'INRA, institut d'hébergement du projet, prenant en charge la totalité du coût de l'environnement de travail et une partie des coûts des ressources humaines (encadrements scientifiques et techniques). La région Centre est le deuxième financeur de ce projet au travers d'une bourse de recherche destinée à assurer les revenus du doctorant. Le troisième financeur est l'ANR, les crédits de recherche alloués dans le cadre du programme Dryade (ANR-06-VULN-004) qui a permis de financer les déplacements, les fournitures expérimentales et un appui technique en main d'œuvre occasionnelle. Les deux autres financeurs sont des partenaires du projet : Institut du Développement Forestier et la Région Bourgogne. Le coût global de cette thèse a été estimé à 390k€.



Sommaire

Contexte, enjeux et présentation de ce travail de thèse	1
Introduction générale	3
1 Le douglas.....	3
1.1 Caractéristiques botaniques et aire de répartition	3
1.2 Production et répartition en France.....	4
1.3 Origine des douglas plantés en France et programme d'amélioration du douglas en France	5
1.4 Sylviculture du douglas.....	9
2 Le changement climatique.....	10
2.1 Effets, conséquences et risques liés aux changements climatiques pour les forêts tempérées	11
2.2 Conséquences et prévision pour le douglas dans son aire naturelle.....	14
3 L'année 2003 : un évènement climatique extrême.....	19
3.1 Caractéristiques	19
3.2 Conséquence sur la végétation et les forêts en France.....	20
3.3 Conséquences sur le douglas en France	21
4 La réponse des arbres à la sécheresse : stratégies de résistance et mécanismes impliqués	23
5 Le dépérissement et la mortalité	25
5.1 Définition du dépérissement.....	25
5.2 Concept de vulnérabilité appliqué au dépérissement.....	25
5.3 Mécanismes physiologiques impliqués dans le dépérissement et la mortalité	27
6 Capacité d'adaptation des forêts aux changements climatiques	28
7 Le bois comme outil d'analyse rétrospectif de la croissance et de la réponse au déficit hydrique	31

8	Hypothèses et objectifs du travail de thèse	32
	Méthodologie et échantillonnage.....	35
1	Les sites d'étude et description stationnelle.....	35
1.1	Etude régionale du dépérissement du douglas	35
1.2	Etude des tests de comparaisons de provenances	51
2	Méthodologie de l'étude des cernes et traitement des données	57
2.1	Carottage et préparation des échantillons.....	57
2.2	Acquisition des données.....	58
2.3	Standardisation des données.....	62
3	Caractérisation et quantification du déficit hydrique	66
3.1	Le modèle de bilan hydrique utilisé : Biljou [®]	66
3.2	Les variables climatiques et les paramètres.....	66
3.3	Sorties du modèle et indices de sécheresse utilisés.....	71
4	Analyses complémentaires	72
4.1	Cartes de vulnérabilité et de risque réalisé	72
4.2	Etude de l'évolution individuelle du dépérissement et de la mortalité entre 2005-2008 par le suivi de l'aspect visuel du houppier en Midi-Pyrénées.....	73
4.3	Analyses des facteurs individuels de dépérissement et de mortalité	74
	Chapitre I.....	77
	Sergent AS., Bréda N., Rozenberg P., Nageleisen LM. and Marçais B. Drought events explain Douglas-fir decline in France between 1989 and 2006. Manuscrit en préparation pour <i>Forest Ecology and Management</i>	
	Chapitre II	93
	Sergent AS., Rozenberg P. and Bréda N. Douglas-fir is vulnerable to exceptional or recurrent droughts episode and recovers less well on less fertile sites. Manuscrit paru dans <i>Annals of Forest Science</i> (soumis le 7 septembre 2011 - accepté le 16 mai 2012. DOI 10.1007/s13595-012-0220-5) Article disponible en ligne : http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs13595-012-0220-5	

Chapitre III107

Sergent A.S., Bréda N., Bastien J.C., Sanchez L., and Rozenberg P. **Growth response to drought of unusual Douglas-fir provenances in sub-Mediterranean climates.** Manuscrit en préparation pour *Annals of Forest Science*

Synthèse et discussion générale125

Conclusion générale et perspectives163

Bibliographie167

Annexe 1 Concept de vulnérabilité185

Annexe 2 Description générale des placettes de l'étude dépérissement ..186

Annexe 3 Modèles de vulnérabilité et d'impact..... 191

Annexe 4 Caractéristiques climatiques des tests de comparaison de provenances d'Epinal et de St Amans Valtoret.....192

Annexe 5 Article : Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas.....193

Rozenberg P., Sergent A.S., Dalla-Salda G., Martinez-Meier A., Marin S., Ruiz-Diaz M., Bastien J.C., Sanchez L. et Bréda N. (2012). **Analyses de cernes de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco).** Swiss Forestry Journal. 163(3): 88-95

Article disponible en ligne : <http://www.szf-jfs.org/doi/pdf/10.3188/szf.2012.0088>

Contexte, enjeux et présentation de ce travail de thèse

La sécheresse associée à une vague de chaleur en 2003 fait partie des événements climatiques majeurs de ces dernières décennies en Europe. Sa précocité, sa durée et son intensité ont entraîné des dégâts importants dans les écosystèmes forestiers. Dès la fin de l'année 2003, les propriétaires et les gestionnaires forestiers des régions où des symptômes visuels étaient très visibles se sont inquiétés des conséquences de cet événement climatique extrême. C'était le cas en Bourgogne, où le CRPF* a rapidement réalisé une première estimation des pertes de production, des pertes en bois mort, des surcoûts liés aux exploitations et des frais de reconstitutions des peuplements. Le coût de cet aléa a été évalué pour le secteur forestier à un minimum de 116 millions d'euros pour cette seule région (source CRPF Bourgogne). Le douglas, comme beaucoup d'autres espèces forestières, a connu une dégradation de l'état des couronnes (pertes foliaires, branches mortes) et des mortalités dès l'automne 2003 (Legrand 2005), mais contrairement à la plupart des autres espèces ces mortalités se sont poursuivies pendant plusieurs années : une dynamique de dépérissement était enclenchée. Dans le contexte des changements climatiques globaux où une augmentation de la fréquence des sécheresses équivalentes à celle de 2003 est attendue, ce phénomène de dépérissement a poussé les gestionnaires forestiers à s'interroger sur l'avenir du douglas en France.

En 2006, à l'initiative des professionnels de la forêt de la région Midi-Pyrénées une première réunion a été organisée réunissant les représentants de la forêt privée (CRPF et IDF†), de la recherche (INRA) et de la filière de production (Coopérative forestière ForestTarn et Vilmorin). Les objectifs de cette réunion étaient de formuler les préoccupations des propriétaires forestiers mais aussi de définir la stratégie de recherche à adopter pour y répondre. Les interrogations sur cette espèce portaient aussi bien sur les peuplements en place que sur leurs remplacements. Les questions identifiées concernaient :

- les risques de dépérissements consécutifs aux aléas climatiques extrêmes ;
- le choix du matériel de renouvellement pour les peuplements qui arrivent à terme.

* CRPF : Centre Régional de la Propriété Forestière

† IDF : Institut du Développement Forestier

L'objectif de ce travail de thèse est donc d'apporter des éléments de réponse à ces questions en identifiant et caractérisant les aléas subis et les facteurs de vulnérabilité au dépérissement incluant la variabilité génétique de la réponse à la sécheresse du douglas. Cette thèse est présentée sous forme d'articles scientifiques soumis ou en préparation pour des revues internationales à comité de lecture. Elle est composée d'une introduction générale, d'une partie méthodologique, de trois chapitres correspondant aux trois articles, d'une synthèse générale et d'une conclusion. La partie méthodologies présente l'échantillonnage et les méthodologies communes utilisées pour les différents articles et les résultats complémentaires. Chaque chapitre est précédé d'un résumé en français de l'article suivi de l'article en anglais. La synthèse reprend les grands résultats présentés dans les articles ainsi que des résultats complémentaires qui ensemble permettent de proposer des recommandations pour l'adaptation du douglas aux changements climatiques.

Titre des articles :

1) Sergent AS., Bréda N., Rozenberg P., Nageleisen LM. and Marçais B. **Drought events explain Douglas-fir decline in France between 1989 and 2006.** Manuscrit en préparation pour *Forest Ecology and Management*.

2) Sergent AS., Rozenberg P. and Bréda N. **Douglas-fir is vulnerable to exceptional or recurrent droughts and recovers less well on less fertile sites.** Manuscrit paru dans *Annals of Forest Science*.

3) Sergent A.S., Bréda N., Bastien J.C., Sanchez L., and Rozenberg P. **Growth response to drought of unusual Douglas-fir provenances in sub-Mediterranean climates.** Manuscrit en préparation pour *Annals of Forest Science*.

Introduction générale

1 Le douglas

1.1 Caractéristiques botaniques et aire de répartition

Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) est un arbre forestier, appartenant à la famille des Pinacées. Le douglas est composé de deux sous-espèces : le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* ssp. *menziesii*) et le douglas bleu (*Pseudotsuga menziesii* ssp. *glauca*). Il est originaire de la côte ouest du continent nord américain. Son aire naturelle est l'une des plus vastes de celles observées chez les arbres à travers le monde. Elle s'étend de la Colombie Britannique au Canada, à la Californie aux Etats-Unis pour sa partie côtière (douglas vert) et de la Colombie Britannique jusqu'en Arizona pour sa partie intérieure (douglas bleu). Une zone d'introggression naturelle se situe dans la partie nord de l'aire de répartition en Colombie Britannique.

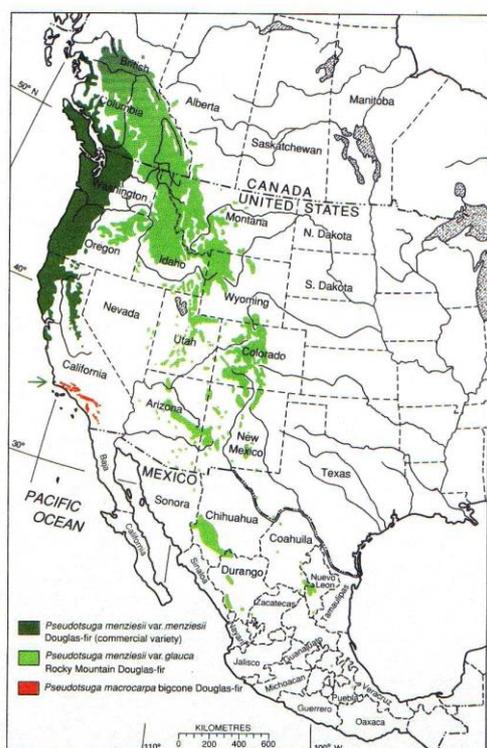


Figure 1 : Aire de répartition naturelle du douglas cotier et intérieur. (source Miller and Knowles 1994)

Etant donné l'étendue de son aire naturelle, le douglas est présent sur une très large gamme de conditions climatiques et stationnelles. Il est présent du niveau de mer jusqu'à plus de 3500 mètres d'altitude et dans une gamme de pluviométrie annuelle comprise entre 350 mm et 3250 mm.

Dans son aire naturelle, le douglas vert peut atteindre des dimensions exceptionnelles, avec des hauteurs supérieures à 100 mètres et des diamètres de plus de quatre mètres. Sa croissance peut être rapide et sa productivité élevée. Son bois se caractérise par une densité élevée et une résistance naturelle aux intempéries. De par ces qualités, le bois de douglas est le principal bois de construction utilisé en Amérique du Nord.

1.2 Production et répartition en France

En France, la quasi-totalité des douglas plantés sont des douglas verts. La première introduction date de 1842 (Hickel 1922). Cependant les plantations ne se sont vraiment développées qu'après la seconde guerre mondiale. Ces plantations ont été fortement encouragées par le soutien financier apporté par le Fond Forestier National. Le douglas est depuis plus de 60 ans l'une des premières espèces de reboisement en France, et ce malgré un rythme des plantations qui décroît régulièrement depuis environ vingt-cinq ans. Le douglas couvre actuellement une surface d'environ 409 000 hectares dont 84 % se situent en forêt privée. Il représente 2.7 % de la surface forestière française (source IFN*). Les principales régions d'introduction se situent dans le massif-central (Fig. 2) au sens large comprenant : le Limousin, l'Auvergne, le sud-Bourgogne, le nord-est-Midi-Pyrénées et l'ouest Rhône-Alpes. Ces régions concentrent 67% des surfaces de douglas en France (Angelier 2007). Le douglas est également présent dans d'autres régions : la Normandie, la Bretagne, les Vosges, l'Alsace et le piémont Pyrénéen.

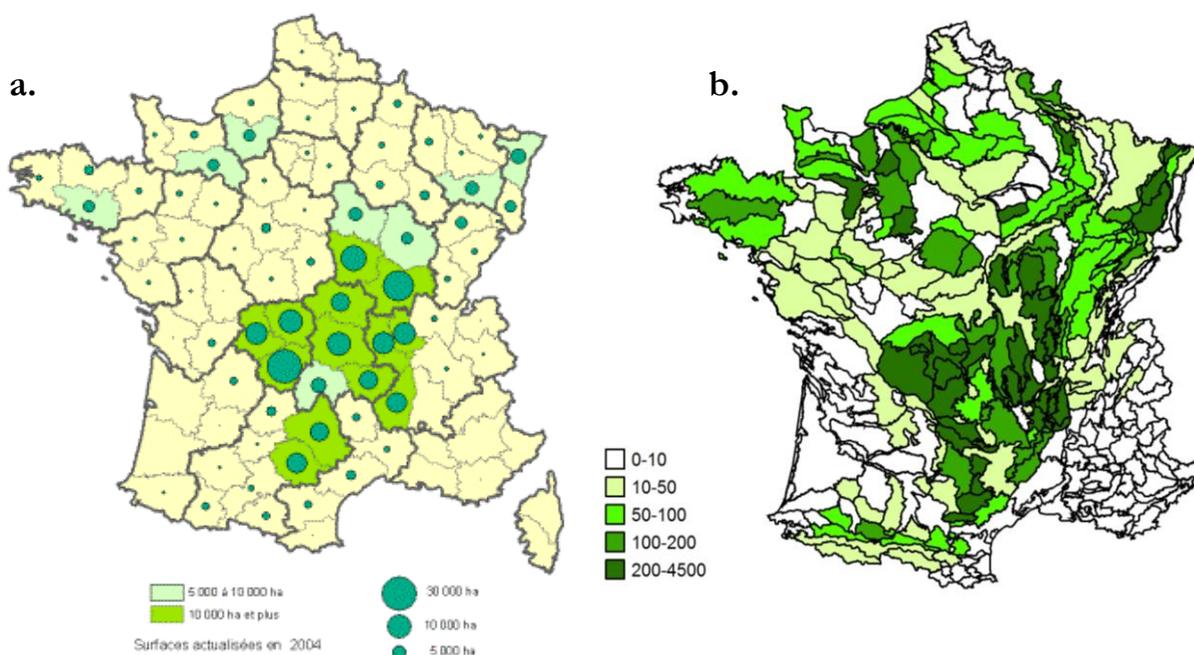


Figure 2 : Cartes de répartition du douglas en France a. en surface par département (Source Données IFN- traitement AFOCEL-Thivolle-Cazat, 2004), b. en volume sur pied en m^3/km^2 par région forestière nationale (Source Données IFN- Angelier et al 2007)

* IFN : Inventaire Forestier National

De par l'histoire de son développement en France, la distribution des âges des peuplements est déséquilibrée (fig.3), avec une forte proportion des peuplements d'âge intermédiaire (25-40 ans). Cette distribution a une incidence directe sur les perspectives de récoltes établies pour les vingt prochaines années. La production actuelle est de l'ordre de 2 millions de m³/an. Selon les projections établies par l'AFOCEL-FCBA* en 2004, elle pourrait atteindre 5.6 millions de m³/an en 2035 soit une production de sciage de l'ordre de 2.8 millions de m³/an (fig.4). Ces prédictions sont basées sur plusieurs hypothèses, dont le maintien de la productivité des peuplements et la replantation en douglas de la majorité des peuplements de douglas et de pin sylvestre après leur exploitation. Or, ces prédictions réalisées en 2004 ne prennent pas en compte ni la baisse de productivité ni les exploitations anticipées liées aux dépérissements observés dans plusieurs régions.

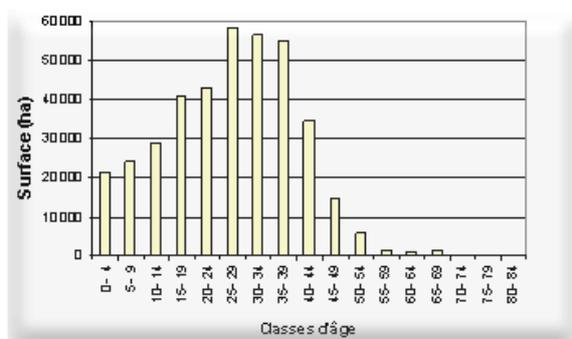


Figure 3 : Distribution des surfaces de douglas en fonctions des classes d'âges (source AFOCEL-FCBA)

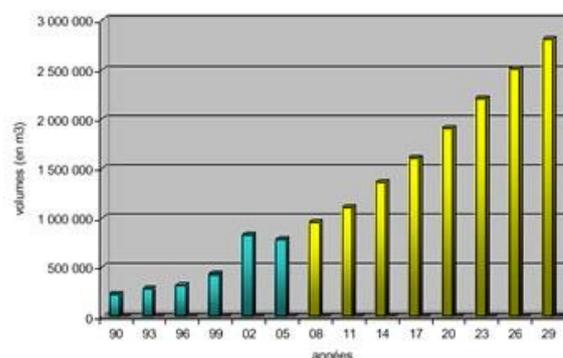


Figure 4 : historique et perspectives de production en sciage de douglas en France (source AFOCEL-FCBA)

1.3 Origine des douglas plantés en France et programme d'amélioration du douglas en France

Les peuplements de douglas âgés de plus de 30 ans sont dans leur grande majorité issus de graines récoltées dans des peuplements dans l'aire naturelle. Ces récoltes commerciales ont été effectuées dans différentes zones du nord de l'aire naturelle du douglas vert, réparties principalement dans l'état de Washington. La plupart du temps, l'origine exacte des plants n'est pas connue des propriétaires. Depuis une quarantaine d'années (directives européennes

* AFOCEL (Association Forêt Cellulose) a fusionné en 2007 avec le CTBA (Centre Technologique Bois-construction et Ameublement) pour former le FCBA (Centre technologique Industrielle Forêt, Cellulose, Bois-construction et Ameublement)

de 1966 et de 1971), l'origine des plants est réglementée. Les plants de douglas utilisés actuellement sont produits à partir de graines récoltées dans trois grandes catégories de peuplements :

- **les peuplements sélectionnés en France.** La France dispose de 182 peuplements sélectionnés. Les origines de ces peuplements ne sont pas précisément connues mais les différences génétiques sont présumées peu importantes. Ces peuplements sont répartis en deux régions de provenances en fonction de leur altitude (limite établie à 800 m) ;

- **les vergers à graines français.** Le programme d'amélioration génétique a permis de mettre en place différents vergers à graines. Il existe actuellement sept vergers qualifiés pour la récolte de graines (tab. I). Ces vergers sont constitués de clones d'arbres originaires de peuplements français ou américains. Ces arbres ont été sélectionnés sur des critères de vigueur, de tardiveté du débourrement, de forme et parfois de qualité du bois. (Voir section suivante pour plus d'informations) ;

- **les peuplements sélectionnés aux Etats-Unis.** Ces graines sont récoltées dans des peuplements sélectionnés phénotypiquement lors de campagnes menées dans les années 80. Ces peuplements sont répartis dans l'aire naturelle du douglas dans les régions forestières des états de Washington, d'Oregon et de Californie.

Un bilan effectué par (Fernandez 1992) concernant l'origine des graines entre 1984 et 1991 estimait que 74 % des graines étaient issues de l'importation, contre 24 % issues des peuplements français sélectionnés et seulement 1 % étaient issues des vergers à graines. En 1991, l'importation a représenté 98 % du total des graines utilisées. Le détail des origines des importations de 1991 montre que 90 % des importations étaient issues de l'état de Washington (avec pour principale provenance : Humptulips, Darrington, Ashford) et les 10 % restants étaient issues de l'état d'Oregon

Avec l'admission et l'entrée en production de six nouveaux vergers à graines entre 2003 et 2007, la part des graines issues des vergers à graines augmente et pourrait à terme couvrir les besoins français à condition que les caractéristiques écophysiologicals de ces nouveaux vergers soient adaptées aux conditions climatiques futures.

Le programme d'amélioration du douglas

Historiquement le programme d'amélioration du douglas en France a été orienté vers de sorties variétales rapides (Héois 1994). Le programme d'amélioration a débuté dans les années 50 avec pour objectif d'installer rapidement sur le territoire français une importante surface de production de graines améliorées afin de subvenir aux besoins pour les plantations, tout en cherchant à améliorer la qualité et la stabilité (homogénéité) du matériel végétal pour un certain nombre de critères de production.

Le programme d'amélioration a d'abord consisté à sélectionner les meilleures populations issues de l'aire naturelle mais aussi de la zone d'introduction française. Les provenances françaises sont issues de plus de 300 peuplements sélectionnés par le CEMAGREF*, principalement sur des critères phénotypiques de vigueur et de productivité. Les plus proches géographiquement, morphologiquement et écologiquement ont ensuite été regroupés en huit régions de provenances. Les provenances américaines sont issues soit de récoltes commerciales, soit de récoltes IUFRO† dans diverses régions de l'aire naturelle.

Afin d'évaluer ce matériel génétique, des tests de comparaison de provenances ont été mis en place dès 1965 avec dans un premier temps des provenances françaises et des provenances commerciales, puis à partir de 1967 avec les provenances IUFRO. Ces tests de provenances ont permis d'évaluer au stade juvénile la variabilité entre provenances de la croissance, de caractères de forme et du débournement (Rosette 1986). Dans une deuxième étape, des tests de descendance maternelles ont été mis en place pour étudier la variabilité intra-provenance. Ces tests ont permis d'évaluer les paramètres génétiques suivants: l'héritabilité des caractères de sélection et les corrélations génétiques entre ces caractères.

Parallèlement à l'installation de ces tests, des peuplements de production ont été mis en place dès 1971 avec la création du programme des vergers à graines d'état (Héois 1994).

* CEMAGREF : Centre d'Etude du Machinisme Agricole, du Génie Rural et des Eaux et Forêts, devenu aujourd'hui l'institut de recherche en sciences et technologies pour l'environnement

† IUFRO : International Union of Forest Research Organizations

Les vergers à graines ont donc été créés à partir de clones sélectionnés dans les populations d'amélioration :

- les clones d'arbres-plus, sélectionnés sur des critères phénotypiques dans des peuplements étrangers ;
- les clones d'arbres sélectionnés dans les tests de comparaison de provenances. Certaines sélections ont été effectuées à un âge juvénile (7-10 ans) ;
- les clones issus d'arbres sélectionnés dans des tests de descendance sur des index combinés individus-familles pour les caractères sélectionnés.

Tableau I : Caractéristiques des vergers à graines actuellement admis (testés ou qualifiés) en France pour la production de plants (*source* (CEMAGREF 2007))

Code et nom du verger	Date de 1 ^{ère} admission	Origine des matériels	Critères de choix des matériels d'origine	Critères de sélection lors des éclaircies	Nb de clones	Nb de clone efficaces
PME-VG-001 Darrington-VG	1988	Origine Darrington (Etats-Unis) Sélection effectuée au Danemark	Forme, tardiveté de débourrement et qualité du bois	-	70	64
PME-VG-002 La Luzette-VG	2003	Origine USA (Washington, Oregon), France et Canada (Colombie britannique). Clones sélectionnés dans 9 tests de provenance et en forêt d'Epinal	Vigueur, tardiveté de débourrement et forme	Fourchaison et densité de branchaison	226	136
PME-VG-003 Washington-VG	2005	Clones originaires de l'ouest de l'Etat du Washington Sélection à un stade juvénile	Tardiveté de débourrement et vigueur juvénile	-	289	252
PME-VG-004 France1-VG	2006	Clones sélectionnés à partir de 2 tests de descendance de demi-frères issus d'arbres plus sélectionnés au sein de 24 peuplements sélectionnés français situés dans 4 départements. Sélection en tests de descendance (Limousin)	Tardiveté de débourrement, vigueur, angle de branchaison, contrôle de la flexuosité	-	110	57
PME-VG-005 Washington2-VG	2007	Origine Washington Sélection dans un test de provenances-descendances (Dordogne)	Vigueur, tardiveté de débourrement, forme (fourchaison, rectitude du tronc, angle de branchaison), contrôle de la densité du bois	-	106	59
PME-VG-006 Californie-VG	2007	Origine USA (Californie essentiellement, Nouveau-Mexique, Washington). Sélection dans des tests de provenances du sud de la France (Var, Htes Alpes)	Vigueur, tardiveté de débourrement, forme (fourchaison, rectitude du tronc, angle de branchaison)	-	116	86
PME-VG-007 France2-VG	2007	Clones issus de peuplements français. Sélection dans un test de descendance (Ariège).	tardiveté de débourrement, vigueur, contrôle de la flexuosité, rectitude du tronc et angle de branchaison	-	138	53

1.4 Sylviculture du douglas

La première vocation des peuplements de douglas est la production de bois de construction. La sylviculture du douglas a donc pour objectifs de favoriser et maintenir une croissance régulière des arbres en maîtrisant la compétition entre individus. Il existe plusieurs guides de sylviculture du douglas en France (Oswald 1984; Angelier 2007). La sylviculture pratiquée sur le douglas dépend de l'itinéraire technique choisi mais aussi de l'expérience du gestionnaire. La sylviculture est donc différente d'un peuplement à un autre, cependant certaines pratiques sont mises en œuvre dans la majorité des peuplements.

Les peuplements de douglas sont généralement plantés et conduits en futaie régulière. La régénération naturelle et l'irrégularisation des futaies tendent à se développer peu à peu, mais restent encore rares (Angelier, 2007). Avant plantation, différents travaux de nettoyage peuvent être menés allant d'un simple broyage, dans le cas de plantation sur d'anciennes terres agricoles ou sur des friches, au dessouchage et mise en andains dans le cas de plantation sur des parcelles forestières. Les plantations sont réalisées avec des plants âgés de 3 ou 4 ans, issus de graines. Les densités de plantation varient en 400 et 2500 tiges/ ha, mais se situent généralement entre 1000 et 1600 tiges/ha. Les plants sont plantés en ligne à intervalles réguliers (exemple : 3 m x 3 m pour une densité de 1110 tiges/hectare). Au cours de 10 premières années suivant la plantation, des travaux de nettoyage et de dépressage sont parfois réalisés. La première éclaircie est généralement systématique (exemple : 1 ligne sur 3). Afin d'améliorer la qualité du bois et d'augmenter le prix de vente, un élagage à 6 m de 150 à 250 tiges/ ha est parfois pratiqué (Oswald 1984). Ces arbres élagués et sélectionnés sont appelés à constituer le peuplement final. Les éclaircies suivantes sont toujours sélectives et sont réalisées plus ou moins régulièrement jusqu'à l'exploitation du peuplement. L'âge d'exploitabilité du douglas est de 60 ans environ.

2 Le changement climatique

Les activités humaines, par l'utilisation de ressources fossiles et la déforestation, ont entraîné une augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère au cours des dernières décennies. Le taux de CO₂, est passé de 280 ppm (aire préindustrielle) à 392 ppm en 2011 (Tans and Keeling 2011). Cette augmentation a eu un impact direct sur l'effet de serre entraînant une élévation de la température globale sur terre de 0,8 °C depuis 1900 (Hansen et al. 2006). Même si la terre a déjà connu des épisodes de réchauffement interglaciaire à travers les temps géologiques, la communauté scientifique s'accorde à dire que la vitesse du réchauffement actuellement observé est sans précédent. Les effets de cette augmentation sont déjà visibles au travers de manifestations physiques telles que de la fonte des glaces au niveau du pôle-nord, de la régression de la surface de glaciers de montagne ou encore de l'augmentation du niveau de la mer (IPCC 2007a), mais aussi au travers de manifestations biologiques telles que des modifications de la phénologie ou de la répartition de certaines espèces (Chuine et al. 2010; Kelly and Goulden 2008; Morin et al. 2009; Parmesan and Yohe 2003). Les changements affectent non seulement la température mais également les régimes de pluviométrie avec des niveaux d'intensités variables localement. Selon les scénarios sociaux et économiques utilisés, les climatologues prévoient une augmentation des températures comprise entre 1,8 °C et 4 °C mais également une augmentation de la fréquence des événements extrêmes de types sécheresse, tempêtes, cyclones... (IPCC 2007b). Les prévisions de météorologues, très globales il y a encore 10 ans, progressent et commencent à être déclinées régionalement.

Ces évolutions des climats auront un impact direct sur l'homme et plus généralement sur l'ensemble des êtres vivants de la planète. Les changements climatiques sont au cœur de nombreuses questions de recherche sur l'avenir des écosystèmes et notamment des forêts.

2.1 Effets, conséquences et risques liés aux changements climatiques pour les forêts tempérées

Les conséquences et les risques associés aux changements climatiques pour les forêts sont nombreux. Ils vont faire varier la disponibilité en eau, la température ou encore le CO₂, qui influencent directement le fonctionnement des arbres et le fonctionnement des autres espèces végétales ou animales qui composent les écosystèmes forestiers. De nombreuses études et plusieurs synthèses ont été réalisées au cours de ces dix dernières années pour évaluer l'impact des changements climatiques sur les forêts tempérées (Saxe et al. 2001; Hamrick 2004; Hemery et al. 2010; Chmura et al. 2011). L'objectif de ce paragraphe n'est donc pas de faire une synthèse de ces études mais se concentrer sur les principaux effets et risques liés à l'augmentation de la température et des sécheresses pour les forêts de production. Les effets de ces augmentations sur les forêts peuvent être de deux ordres tout d'abord les effets directs et indirects sur le fonctionnement des arbres et deuxièmement les effets directs et indirects sur le fonctionnement des autres organismes composant l'écosystème forestier.

En Europe les derniers scénarios climatiques prévoient une augmentation de la température comprise entre 2 °C et 5 °C en fonction des régions (IPCC 2007a). L'effet du réchauffement observé au cours de ces dernières décennies a déjà eu un impact sur la phénologie de nombreuses espèces y compris forestières (Ahas et al. 2002). La phénologie printanière est fortement dépendante de la température (Hanninen and Kramer 2007; Morin et al. 2008). L'augmentation de la température a pour conséquence une avancée de la date de débourrement. Les observations réalisées sur un grand nombre d'espèces ont permis d'estimer une avancée de l'ordre 2,5 jours par décennie au cours des cinquante dernières années en Europe (Menzel et al. 2006). Le principal risque associé à ce phénomène est une augmentation des dégâts liés aux gelées tardives (Hanninen 1996), les arbres devenant ainsi plus vulnérables car plus exposés à cet aléas climatique, avec pour conséquence une diminution de la croissance, voire une augmentation de la mortalité. L'augmentation des températures peut également conduire à une diminution de la résistance aux froids hivernaux en perturbant les mécanismes d'endurcissement hivernal (Repo et al. 1996) et donc à une augmentation de leurs impacts. Les modifications de la phénologie affectent également la phénologie cambiale. Une augmentation de la température pourrait conduire à l'allongement de la durée de croissance du

xylème, résultant en un début de croissance plus précoce et en une fin de croissance plus tardive (Rossi et al. 2011). En l'absence d'autres facteurs limitant ces modifications de la phénologie foliaire et cambiale pourraient avoir pour conséquence d'augmenter la productivité des forêts. Cependant la disponibilité en eau et en nutriments est souvent limitante en forêt, ce qui restreint la portée de cet impact positif.

La température agit également sur les fonctions telles que la photosynthèse ou encore la transpiration. Chez les résineux sempervirents, le réchauffement peut avoir pour effet d'augmenter la photosynthèse hivernale et pourrait avoir une conséquence positive sur la croissance par l'intermédiaire de l'accumulation de réserve. Les études menées par (Guehl 1982) ont en effet montré que chez le douglas la photosynthèse n'est diminuée sensiblement qu'en-dessous de 0 °C et ne s'arrête complètement qu'en-dessous de -2 °C. Cependant l'allocation de ces produits photosynthétiques reste peu ou pas connue.

Au contraire durant la période estivale l'augmentation de température, associée à la diminution des précipitations estivales prévue pour l'ouest de l'Europe, devrait entraîner une augmentation de la fréquence, de la durée et de l'intensité des sécheresses. La sécheresse est considérée comme le principal risque auquel devront faire face les forêts tempérées avec le changement climatique aussi bien sur la côte nord-ouest de l'Amérique du Nord (Chmura et al. 2011) que dans la partie ouest de l'Europe. La sécheresse affecte de nombreux processus chez les arbres incluant les échanges gazeux, l'absorption de nutriments ou encore l'allocation du carbone et peut avoir un impact sur la croissance, la survie ou encore la régénération (Bréda et al. 2006; Ciais et al. 2005; Flexas et al. 2006; Fritts 1966; Hinckley et al. 1979; Hsiao et al. 1976; Lawlor and Cornic 2002; McDowell et al. 2008; Rennenberg et al. 2006). Lorsqu'un arbre se trouve en situation de déficit hydrique, il met en place une régulation stomatique afin de limiter sa transpiration et de préserver la continuité de son système hydraulique. Ce mécanisme de protection entraîne également une réduction de l'assimilation du CO₂ et de la photosynthèse (Chaves et al. 2003) et explique que le déficit hydrique est l'un des principaux limitateurs de la croissance (Schulze et al in (Zeiger et al. 1987)). Lorsque le déficit hydrique est trop intense ou perdure trop longtemps le mécanisme de protection que constitue la régulation stomatique peut ne plus suffire. Dans ce cas des lésions plus importantes peuvent avoir lieu. Une perte de la continuité hydraulique de l'arbre peut alors

être observée. Elle est liée à l'apparition de bulles d'air dans les vaisseaux conducteurs de sève, causée par un déséquilibre entre la demande en eau (transpiration) et sa disponibilité (Sperry and Tyree 1990). Ce phénomène appelé cavitation est étudié depuis plusieurs années et des différences entre espèces des conditions de déficit hydrique nécessaire à son apparition ont été mises en évidence (Cochard 1992). La cavitation peut entraîner des dégâts allant : de la simple chute de feuilles, à la mort complète de l'arbre, en passant par la mortalité de branches voire d'une part importante du houppier. En période de régulation les fortes températures peuvent causer directement des dégâts importants au feuillage des arbres : lorsque la conduction stomatique est fortement régulée en réponse au déficit hydrique, le refroidissement des feuilles n'est plus assuré par la transpiration. La température des feuilles peut alors atteindre le seuil léthal entraînant la perte partielle ou totale du feuillage de l'arbre (Bréda et al. 2006; Bréda et al. 2004). Ce phénomène a été observé chez de nombreuses espèces forestières lors de l'été 2003. En plus des dégâts directs que peut occasionner la sécheresse, la limitation de l'assimilation peut également avoir un impact sur la quantité de réserves carbonées que l'arbre va produire au cours de l'année. Or ces réserves jouent un rôle important dans la résistance au froid, les mécanismes de défense, le métabolisme (Kozlowski 1992) ainsi que dans la mise en place du feuillage au cours du printemps suivant chez les espèces caduques (Bréda et al. 2006). Leur réduction peut donc entraîner des effets indirects sur la croissance et la vitalité de l'arbre.

Aux phénomènes décrits s'ajoutent également les effets du changement climatique sur le fonctionnement des autres organismes composant l'écosystème forestier. Plusieurs auteurs ont signalé parmi les risques associés aux changements climatiques, un risque d'augmentation de maladies et de pathogènes du à une modification de leur distribution et de leurs impacts (Hemery et al. 2010; Chmura et al. 2011). Par exemple pour les scolytes, les changements climatiques peuvent avoir des effets positifs sur le développement et le nombre de générations, augmentant ainsi les risques de dégâts (Kurz et al. 2008). Au contraire, pour les pathogènes fongiques, une augmentation des sécheresses pourrait avoir un effet néfaste sur leur développement. Cependant il est nécessaire de prendre en compte le fait que la sécheresse, en affaiblissant les arbres, peut les rendre plus vulnérables aux ravageurs (insectes ou champignons) (Raffa and Berryman 1983; Desprez-Loustau et al. 2006).

L'augmentation de la température et des sécheresses par leurs effets directs et indirects sur le fonctionnement des arbres pourrait donc avoir comme conséquences : une diminution de la croissance, une augmentation des dépérissements et une augmentation du risque de mortalité, impactant à plus ou moins long terme la distribution et la survie des espèces forestières.

2.2 Conséquences et prévision pour le douglas dans son aire naturelle

Le douglas est une espèce écologiquement et économiquement importante en Amérique du Nord (Hermann and Lavender 1999). Au cours de ces dernières années plusieurs études ont été menées pour déterminer l'impact des changements climatiques sur cette espèce dans son aire d'origine. D'après (Chmura et al. 2011), le principal facteur de risque pour les forêts de la côte Pacifique-Ouest d'Amérique du Nord avec le changement climatique est l'augmentation de la fréquence, de la durée et de l'intensité des sécheresses.

Ce paragraphe a pour objectif de présenter les principales études basées sur l'impact des changements climatiques à travers soit les modifications des précipitations et des températures soit les modifications des indices de sécheresse. Ces études portent sur différents aspects tels que l'évolution de l'aire de répartition (Rehfeldt et al. 2006; Weiskittel et al. 2010), les modifications de la croissance radiale (Chen et al. 2010), les modifications de la productivité (Weiskittel et al. 2010), la modification de la densité du bois (Stoehr et al. 2009) ou encore le risque de mal-adaptation génétique (St Clair and Howe 2007) .

Pour évaluer les modifications possibles de la croissance radiale avec l'augmentation de la sécheresse, Chen et al en 2010 ont utilisé les chronologies de 179 douglas obtenues dans l'aire naturelle. Ils ont étudié la réponse de la croissance radiale aux variations climatiques passées et ils ont établi des projections sous scénario de climat futur. Leurs résultats ont montré que la croissance des douglas côtiers et intérieurs était limitée par la sécheresse estivale (estimée avec l'indice Palmer de sécheresse). Les relations significatives établies entre cet indice de sécheresse et la croissance ont permis d'établir des projections de croissance pour trois groupes régionaux pour différents scénarios climatiques. Les résultats montrent une différence de réponse de la croissance entre les régions malgré des prédictions d'indice de sécheresse comparable (fig.5). La réponse de croissance est plus marquée au nord

qu'au sud de l'aire étudiée. Pour les douglas situés au Mexique et en limite d'aire de répartition les prédictions ont montré une faible diminution de la croissance. Les auteurs émettent l'hypothèse que les populations du sud de l'aire sont génétiquement plus adaptées à la sécheresse et donc moins affectées par des situations hydriques défavorables.

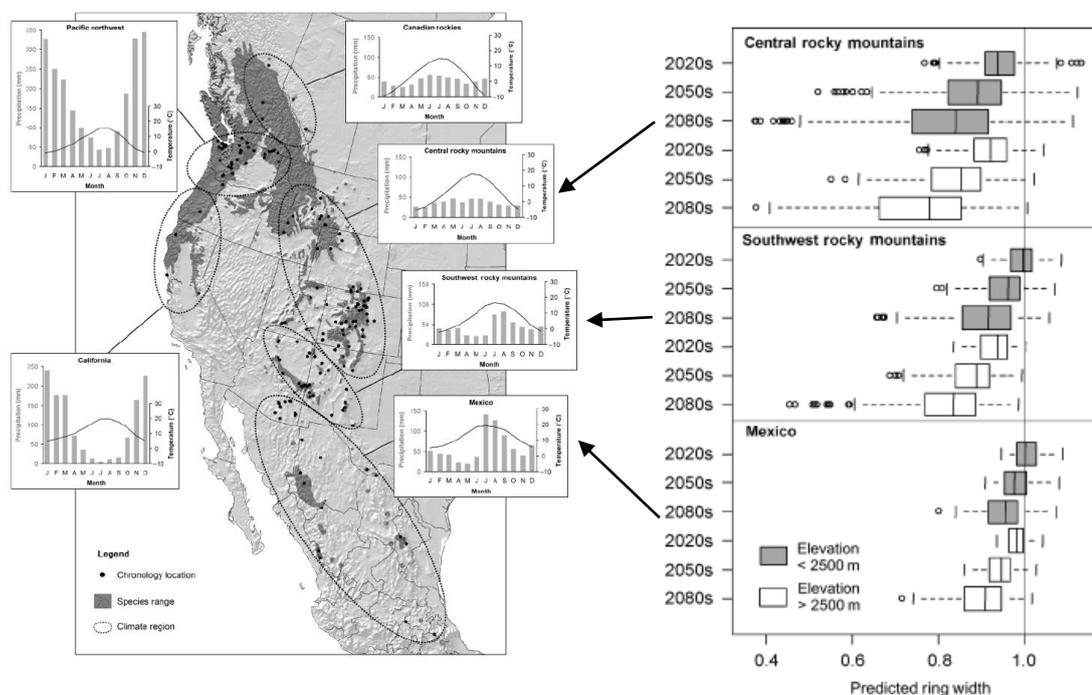


Figure 5 : Résultats de l'étude de Chen et al 2009 **a.** Aire naturelle du douglas, sites étudiés pour établir les chronologies et climat moyen des sites, les groupes reflète la géographie ainsi que les similarités climatiques des sites étudiés, **b.** Projection régionale de l'impact des changements climatiques sur la croissance du douglas basée sur 18 scénarios climatiques. Les boxplots sont basés sur 18 prédictions pour chacune des 179 chronologies. (source Chen et al 2010)

Ces résultats suggèrent également que les changements climatiques ne vont pas forcément affecter de façon prioritaire les populations les plus au sud et en marge des aires naturelles de répartition. Ces résultats contredisent des prédictions de nombreux modèles d'aires de répartition, basées sur des enveloppes bioclimatiques établies chez différentes espèces (Atorre et al. 2008; Badeau et al. 2010; Benito Garzón et al. 2008; Berry et al. 2002; Rehfeldt et al. 2006; Weiskittel et al. 2010) et vont à l'encontre de celles qui peuvent être déduites des modifications de l'aire de répartition du douglas pour les populations centrales (Central Rocky Mountains) et les populations situées au sud (Southwest Rocky Mountains). Ces résultats vont plutôt dans le sens de certaines études qui prévoient que les populations en marge de l'aire peuvent être moins affectées grâce à leur plus grande stabilité (Hampe and Petit 2005). Bien qu'il ne soit pas possible d'établir des liens directs entre croissance future et

les prédictions d'aire de répartition, certains auteurs suggèrent cependant qu'une perte de croissance peut entraîner des modifications de la compétition entre espèces et des mortalités qui peuvent contribuer à modifier la composition des écosystèmes et la répartition des espèces.

Les travaux de Rehfeldt et al. (2006) et de Weiskittel et al. (2010) ont permis d'établir des cartes de l'aire de répartition future du douglas en 2030, 2060 et 2090. Ces cartes ont été obtenues en transposant sous un climat futur un modèle bioclimatique établi pour le douglas (principalement basé sur les précipitations de la saison de végétation, sur un indice de sécheresse) (Rehfeldt et al. 2006; Weiskittel et al. 2010). Ce modèle prévoit une compensation des surfaces de disparition de l'espèce par la colonisation de nouvelles surfaces (fig.6). La comparaison avec les résultats obtenus avec la même méthode sur huit autres espèces forestières nord-américaines montre que le douglas est l'espèce potentiellement la moins affectée avec une relative stabilité de la surface de l'aire de répartition (-2 %). Cependant cette relative stabilité masque des modifications importantes puisque seule 54 % de la surface resterait en place d'ici 2100. Ce modèle prévoit un très fort recul des populations situées au sud (Southwest Rocky Mountains) et dans la partie la plus côtière des états de Washington et d'Oregon et une progression des populations centrales (Central Rocky Mountains).

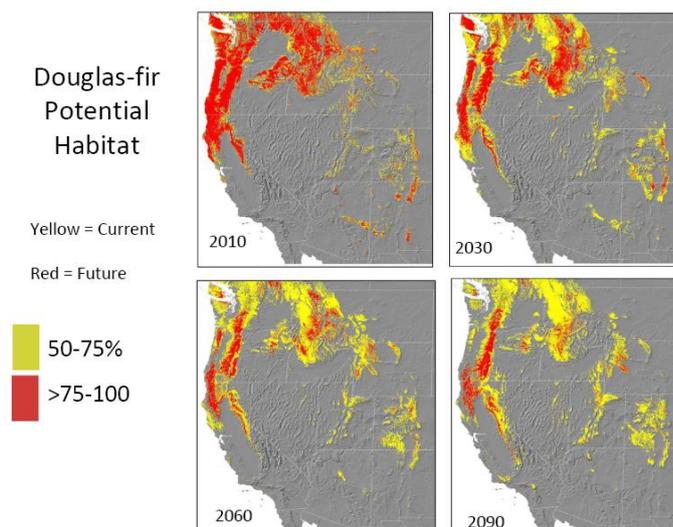


Figure 6 : Cartes de distribution actuelle et future du douglas en 2030, 2060 et 2090 établies d'après le modèle bioclimatique de Rehfeldt et al. (2006) (source Weiskittel et al. 2010)

L'évolution de la productivité du douglas avec les changements climatiques a également été étudiée par Weiskittel et al. (2010) en utilisant un modèle de *Site Index* basé sur sept variables climatiques (d'après les travaux de (Monserud and Rehfeldt 1990) et de Rehfeldt et al. (2006)). Le *Site Index* permet d'évaluer la productivité d'un peuplement et correspond à sa hauteur dominante à un âge donné. Cette étude a permis d'obtenir des cartes du *Site Index* à 50 ans prédit en fonction du climat aux horizons 2030, 2060 et 2090 (fig.7). Pour la majorité des peuplements, les résultats obtenus ne montrent pas de changements ou une légère augmentation du *Site Index* entre 2030-2090. Par contre, ils indiquent une très forte diminution du *Site Index* de l'ordre de 15 à 20 mètres pour les peuplements de la bande côtière des états de Washington et d'Oregon qui constituent à l'heure actuelle les peuplements les plus productifs de l'aire naturelle.

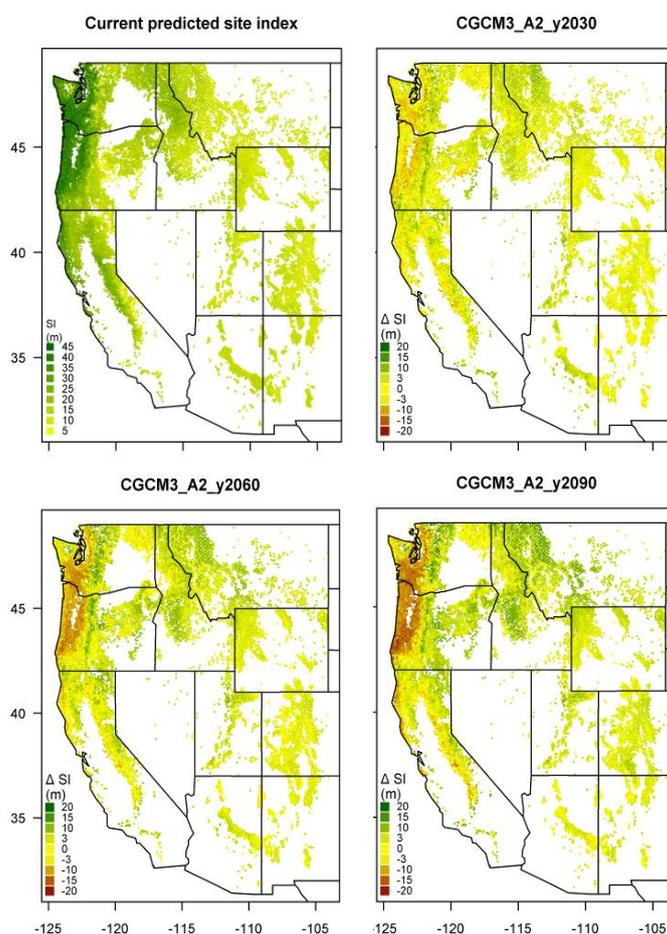


Figure 7 : Cartes du Site Index à 50 ans actuelle et future du douglas en 2030, 2060 et 2090 (source Weiskittel et al. 2010)

En plus de leurs effets sur la productivité et la répartition, les changements climatiques pourraient également avoir une incidence sur la qualité du bois de douglas. Une étude menée par Stoehr et al. en 2009 a estimé que la densité du bois du douglas vert en Colombie britannique (Canada) pourrait baisser en moyenne de 2,1 % ou de 1,4 % (en fonction du modèle climatique utilisé). Cette diminution serait principalement liée à une modification de la proportion de bois final entraînée par la réduction des précipitations du mois de juillet. Selon les auteurs, ces modifications pourraient présenter un risque de diminution de la qualité du bois et réduire son utilisation pour la construction de structure.

St Clair et Howe en 2007 ont estimé le risque de mal-adaptation au climat futur du douglas côtier. Cette étude utilise une méthode définie par Campbell (1986) appelée *risque de mal-adaptation* qui compare les populations actuelles de douglas avec les populations prédites pour être bien adaptées au climat futur. A partir de la variation génétique observée pour plusieurs caractères sur des semis issus de graines originaires de Washington et d'Oregon, mis en place en dispositif de comparaison d'origines génétiques (St Clair et al. 2005), des modèles ont été dérivés afin de relier les caractères observés aux conditions climatiques observées dans la zone d'origine des graines. Ces modèles ont été utilisés pour prédire les caractères à partir des conditions climatiques futures. Le risque relatif de mal-adaptation calculé correspond à la proportion de non recouvrement entre la distribution des caractères observés et des caractères prédits. Les résultats obtenus pour la combinaison de caractères incluant le débourrement, le taux de germination, la croissance et d'allocation tige/racine montrent un risque de mal-adaptation élevé compris entre 0,50 et 0,90 selon les modèles climatiques utilisés. Cependant cette étude souffre de plusieurs insuffisances : l'étude porte sur des semis et non sur des arbres adultes, la plasticité phénotypique n'est pas prise en compte et l'absence de connaissance des conséquences de cette mal-adaptation sur la physiologie et le développement. Elle évalue cependant un risque et elle conduit les auteurs à recommander de déplacer les populations plus en altitude de 450 à 1130 m et de 1,8° à 4,9° en latitude soit environ 200 à 540 km vers le nord.

Ces études montrent la grande vulnérabilité aux changements climatiques des peuplements situés sur la partie côtière des états de Washington et d'Oregon. Pour le douglas intérieur, les résultats concernant les populations situées les plus au sud de l'aire sont plus

contradictoires, les études basées sur la croissance prédisent une faible diminution de la croissance radiale et une stabilité de la croissance en hauteur alors que le modèle d'aire de répartition prédit un fort recul de ces populations. Ces études ont permis d'évaluer certains risques pour le douglas dans son aire naturelle. Cependant les résultats parfois partiels ou contradictoires montrent que de nombreuses questions se posent encore (1) sur l'avenir écologique et économique du douglas dans son aire naturelle et (2) sur les stratégies à mettre en œuvre dans les années à venir dans les domaines de l'amélioration génétique et du transfert de graines pour maintenir une croissance et une qualité de bois ajustées aux exigences économiques.

3 L'année 2003 : un événement climatique extrême

3.1 Caractéristiques

Les conditions climatiques de l'année 2003 ont été exceptionnelles. Elles se caractérisent par des températures moyennes supérieures à la normale sur une grande partie de l'Europe pendant les mois de mai à septembre (Rebetez et al., 2006). Ces températures moyennes ont été, dans certaines régions, supérieures de 4 °C aux températures moyennes observées sur la période de 1961-1990. Ces anomalies de température ont été particulièrement marquées durant les 15 premiers jours du mois d'août, où les températures maximum ont dépassées les 40 °C dans plusieurs régions en France (source Météo-France). Cette année exceptionnelle a également été caractérisée par un déficit de précipitation sur plus d'une année entre le début de l'année 2003 et jusqu'à l'été 2004 et une humidité relative nettement inférieure à la normale (Rebetez et al., 2006). Ces déficits de pluviométrie, associés aux températures moyennes élevées et à une humidité relative faible, ont entraîné une sécheresse particulièrement longue et précoce (Bréda et al. 2006; Bréda et al. 2004). L'année 2003 a donc été particulièrement chaude et sèche, même dans le cadre du réchauffement actuellement en cours. Ces conditions qualifiées d'exceptionnelles dans les conditions climatiques actuelles pourraient, avec l'augmentation des changements climatiques liées aux activités anthropiques, devenir plus fréquentes dans les années et les décennies à venir quelque soit le scénario envisagé (Benito Garzón et al. 2008; McGregor et al. 2005; Meehl and Tebaldi 2004; Schär et al. 2004; Stott et al. 2004).

3.2 Conséquence sur la végétation et les forêts en France

Les premiers symptômes observés sur les forêts sont le dessèchement, la coloration anormale et la chute prématurée des feuilles d'une partie ou de l'intégralité du houppier. Ces symptômes sont la conséquence des effets combinés de la sécheresse et de la canicule sur les arbres (cf. paragraphe précédent). Cette perte de feuillage a entraîné une diminution de la capacité photosynthétique des arbres. Ces observations visuelles de l'impact sur le feuillage sont en accord avec les observations de la vitalité de la végétation observée par satellite et avec les mesures de productivité estimées à partir des flux de CO₂. En effet, la vigueur de la végétation en 2003, exprimée en anomalie de NDVI*, par rapport à 2002 a été particulièrement affectée sur une large bande traversant la France du Sud-ouest au Nord-Ouest (fig.8). Les estimations de modèles de flux net de CO₂ mesurés ont montré une forte diminution de la productivité primaire sur une très large partie de l'Europe évaluée à une perte de 30 % de la productivité primaire en Europe (Ciais et al. 2005) (fig.9). Les mesures réalisées dans 15 sites au travers de l'Europe ont montré que certains sites particulièrement touchés sont même devenus des sources de CO₂ en Août (Granier et al. 2007).

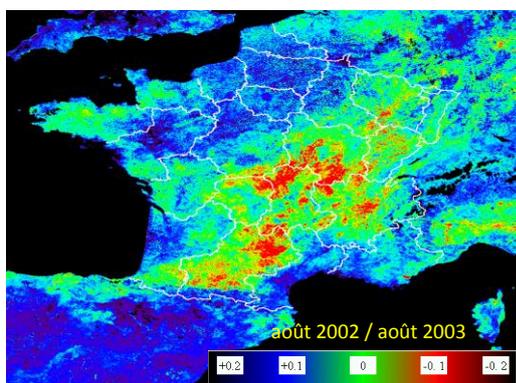


Figure 8 : Réaction de la végétation caractérisée par l'indice de végétation normalisé (NDVI) obtenu par comparaison des données fournies par le satellite VEGETATION en 2002 et 2003 (source CNES Toulouse)

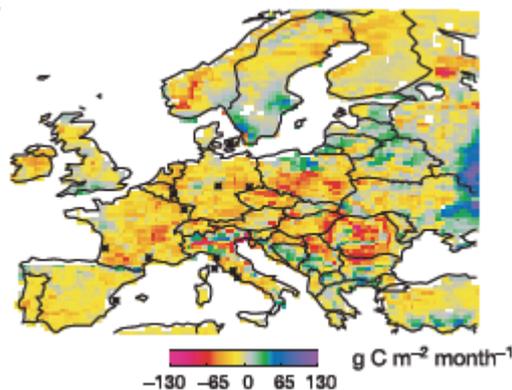


Figure 9 : Anomalie de Production primaire nette à travers l'Europe en 2003 par rapport à la période 1998-2002, changement simulé de la productivité primaire nette entre juillet et septembre. (source Ciais et al. 2005)

En France, dès 2003 le DSF a mis en place des dispositifs d'évaluation et de suivi des dégâts, pour les principales essences forestières. (Cf. paragraphe suivant)

* Normalized Difference Vegetation Index, calculé par le CNES à partir d'image du satellite SPOT VEGETATION

3.3 Conséquences sur le douglas en France

Comme la plupart des espèces forestières, le douglas a souffert de ces conditions extrêmes. Dès la fin de l'été 2003, les conséquences les plus visibles sont la perte d'aiguilles et le rougissement de nombreux arbres en lisière ou à l'intérieur des peuplements dans plusieurs régions en France (fig.10). Dès 2004, le Département de la Santé des Forêts (DSF) a produit une carte d'intensité de ces symptômes à partir des données de l'enquête menée à dire d'expert par les 205 correspondants observateurs sur l'incidence visuelle de la sécheresse-canicule de 2003 (fig.11). Pour le douglas comme pour la plus part des autres espèces les symptômes associés à la sécheresse-canicule ont été observés sur une large bande traversant la France du sud-ouest au nord-ouest. D'après le retour des observateurs, le douglas est certainement l'essence résineuse pour laquelle les symptômes immédiats après la canicule ont été les plus forts (Département de la Santé des Forêts 2004).



Figure 10 : Photo d'un peuplement de douglas présentant des symptômes de rougissement du feuillage en Bourgogne fin 2003 (Source CRPF)

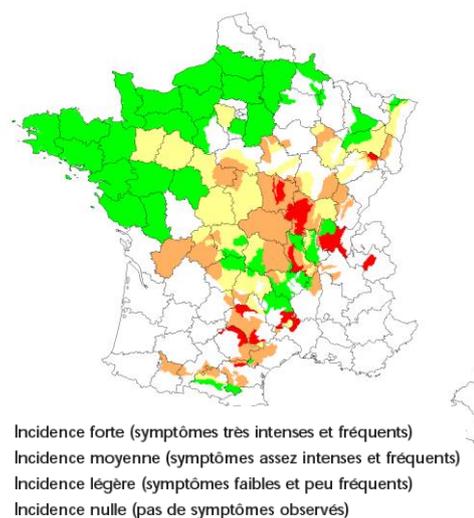


Figure 11 : Carte de répartition de l'intensité des symptômes visuels observés fin 2003 en France sur les peuplements de douglas (source DSF, 2004)

A ces symptômes visuels se sont ajoutés des effets sur la croissance radiale. Afin d'évaluer la perte de croissance en 2003, une étude a été menée dans le cadre du programme ANR DRYADE sur les données recueillies par l'IFN sur la croissance radiale en 2003 sur 21532 arbres, répartis dans neuf départements en France. Cette étude a montré une perte moyenne de 20,2 % de la croissance radiale en 2003 (Girard 2009). L'étude détaillée de treize espèces a mis en évidence que le douglas était l'essence dont la production avait été la plus

impactée et présentait une perte de 23,8 %. Cette étude a également permis de mettre en évidence des différences d'impact entre les régions étudiées en lien avec le remplissage de la réserve en eau du sol au début du mois de juin 2003.

Parallèlement à l'enquête menée pour évaluer l'intensité des symptômes observés, le DSF a mis en place dès la fin de l'été 2003 un réseau non systématique de placettes dans des peuplements qui présentaient des symptômes liés à cet événement climatique. Près de 350 placettes ont été installées dans plusieurs régions, dont plus de 60 dans des peuplements de douglas en Bourgogne, en Auvergne, en Limousin ainsi que dans le Tarn et l'Aveyron. L'objectif de ce réseau était de suivre l'évolution des symptômes tels que la mortalité de branches, la coloration anormale du feuillage, le déficit foliaire et la mortalité des arbres. Ce réseau visant à suivre l'évolution de peuplements affectés en 2003, ne permet pas de comparaison avec des peuplements témoins. Cependant il a permis d'obtenir des informations sur l'évolution du phénomène de 2003 à 2005 et de comparer les espèces entre elles. Les résultats de ces observations ont montré que les résineux avaient été plus touchés que les feuillus. Le taux de mortalité observé chez les résineux était de l'ordre de 5 % en 2005 contre 1,3 % pour les feuillus (Pauly 2006). Le douglas a enregistré quant à lui une mortalité de 7 %. Ces mortalités importantes ont entraîné des récoltes anticipées chez de nombreuses espèces et en particulier chez le douglas où les taux de prélèvements constatés sur le réseau étaient environ 3 fois supérieurs aux taux de prélèvement théorique (fig.12). Les mortalités des branches se sont fortement intensifiées entre 2004 et 2005, chez les résineux et particulièrement chez le douglas (fig.13). Le fait que la mortalité d'organes pérennes perdure traduit non plus la réponse directe à l'aléa climatique mais l'entrée dans un processus de dépérissement.

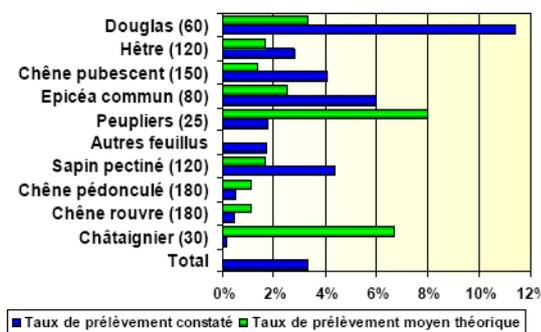


Figure 12 : Taux de prélèvement constaté et théorique pour les principales essences forestières en 2005 (source Pauly, 2006)

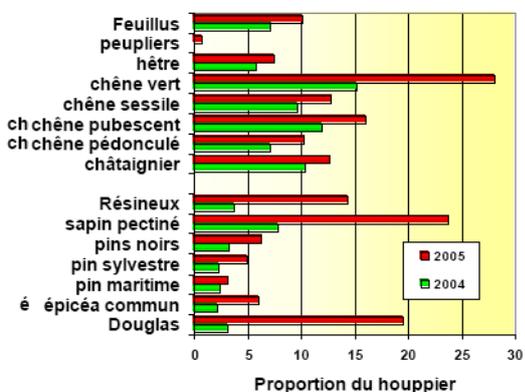


Figure 13 : Proportion du houppier affecté en 2004 et 2005 sur le réseau « Canicule » du DSF pour les principales essences forestières (source Pauly, 2006)

Suite à 2003, de nombreux cas de dépérissements ont été signalés. Cependant les dépérissements observés suite à la sécheresse extrême de 2003 ne sont pas les seuls signalements de dépérissements de douglas en France. Avant 2003, (Charnet et al. 1996) et (Legrand 1997) avaient déjà successivement signalé de tels phénomènes. Pour mieux comprendre ce phénomène il serait nécessaire de savoir : Quelles sont les régions touchées par des dépérissements ? Quels ont été leurs intensités respectives ? Quels types d'événements climatiques les ont déclenchés?

4 La réponse des arbres à la sécheresse : stratégies de résistance et mécanismes impliqués

Une sécheresse édaphique intervient lorsque l'eau disponible pour l'arbre ne lui permet plus d'assurer son fonctionnement optimal imposé par la demande climatique : on parle de déficit hydrique du sol. En fonction de son intensité et de sa durée, son impact sur le fonctionnement des arbres peut être réversible et transitoire, irréversible, direct ou différé. Les réponses au déficit hydrique se structurent en quatre grands groupes :

- limiter rapidement et de manière réversible les pertes d'eau par une réduction des flux, diminution de la transpiration par la régulation stomatique ;
- limiter les pertes d'eau par une réduction de la surface d'échange (diminution de la taille et/ou du nombre de feuilles via une diminution de la turgescence, un arrêt de croissance ou une sénescence ou chute de feuilles prématurées) ;
- augmenter les ressources en eau grâce à l'exploration racinaire du sol ;
- éviter la déshydratation des tissus ou en limiter ses effets par un ajustement osmotique qui protègent les cellules.

En fonction des réponses mises en place, il est possible de distinguer différentes stratégies de résistance à la sécheresse chez les espèces pérennes exposées à un déficit hydrique (Levitt 1980; Jones et al. 1981) :

- l'évitement, repose sur des mécanismes permettant de maintenir un potentiel hydrique peu négatif pendant le déficit hydrique afin de protéger l'intégrité des tissus (en particulier du xylème). Ces mécanismes sont principalement ceux impliqués dans les trois premiers grands groupes de réponses évoquées ci-dessus : la diminution des flux, la diminution des surfaces évaporantes et l'augmentation de l'absorption ;

- la tolérance, repose sur des mécanismes permettant de maintenir l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus lors du déficit hydrique. La tolérance à la sécheresse va donc être observée chez les arbres donc le xylème (organe conducteur de la sève brute des racines aux feuilles) est plus résistant à la cavitation (rupture de la continuité hydraulique) ainsi que chez ceux mettant en place les mécanismes cellulaires d'osmorégulation ;

- la résistance, repose sur des traits morphologiques et écophysiologiques permettant l'exploitation de ressources en eau très profonde, une faible vulnérabilité à la cavitation, la capacité à maintenir un flux hydrique et carboné significatif malgré un potentiel hydrique très négatif.

Par exemple le pin maritime est considéré comme une espèce *évitante*, car sa régulation stomatique est très sensible au déficit hydrique alors que le chêne pédonculé est plutôt considéré comme *tolérante* car sa sensibilité stomatique est plus faible et sa tolérance à l'embolie est importante (Guehl et al. 1999). Le cèdre par exemple est une espèce résistante à la sécheresse (Aussenac and Finkelstein 1983). Le douglas est quant à lui considéré comme une espèce *évitante*, sa régulation stomatique étant sensible au déficit hydrique avec un arrêt total de la photosynthèse pour un déficit hydrique de l'ordre de -3,5 MPa (Aussenac and Guehl 1994) qui correspond également au potentiel induisant une perte de 50 % de la conductivité hydraulique (Cochard 1992) .

Généralement les espèces développent plutôt l'une ou l'autre de ces stratégies, cependant il peut arriver que ces mécanismes et ces traits se combinent chez certaines espèces (Brendel and Cochard 2011).

5 Le dépérissement et la mortalité

5.1 Définition du dépérissement

Le dépérissement est défini par Manion (1981) comme une détérioration générale et graduelle de l'arbre pouvant aboutir à sa mort. Cette détérioration porte sur l'aspect visuel (branches mortes, perte foliaire, ...) et sur la croissance de l'arbre. Elle est causée par un ensemble de facteurs se succédant et interagissant d'une façon particulière. Les travaux de ce même auteur ont permis de classer les facteurs en trois catégories : prédisposant, déclenchant et aggravant. Ces facteurs peuvent être soit stationnels, climatiques, sylvicoles ou biotiques et peuvent intervenir dans les trois catégories évoquées.

Le dépérissement de forêt est un phénomène ancien. Il a été rapporté dans la littérature bien avant l'apparition des changements climatiques. Les causes de ces dépérissements sont nombreuses (sécheresse, gel, pollution atmosphérique...) et les facteurs prédisposant n'ont pas toujours été identifiés. Cependant, parmi les dépérissements observés au cours des ces dernières décennies, la sécheresse apparaît comme le principal facteur déclenchant (Tainter 1983; Becker and Lévy 1982; Lévy et al. 1987; Solberg 2004; Bigler et al. 2007; Bréda and Badeau 2008).

5.2 Concept de vulnérabilité appliqué au dépérissement

Dans notre étude sur le dépérissement du douglas, nous avons utilisé la définition de Manion (1981) pour le dépérissement mais les facteurs impliqués ont été décomposés d'une manière différente. Nous nous sommes basés sur les concepts de vulnérabilité et d'aléa en considérant que le dépérissement que l'on peut qualifier comme un impact est le résultat du croisement d'un aléa et d'une vulnérabilité à cet aléa.

D'une manière générale, l'aléa peut-être soit climatique (sécheresses, gels...) ou biotique (insectes, champignons...). La vulnérabilité se réfère à la prédisposition d'un système à être affecté par un aléa et est définie par (Turner et al. 2003) comme « the degree to which a system is likely to experience harm due to exposure to a hazard* ». Autrement dit, la vulnérabilité correspond à l'aptitude d'un système à faire face aux effets défavorables d'un aléa. La vulnérabilité est parfois définie comme l'inverse de la résilience mais cette équivalence n'est pas exacte (Dauphiné and Provitolo 2007). La résilience peut être considérée comme l'une des trois composantes de la vulnérabilité avec l'exposition à l'aléa et la sensibilité à l'aléa. Néanmoins la notion de vulnérabilité est relative (Füssel 2007) et les dimensions de son application doivent être précisément définies. La vulnérabilité doit être reliée à un système, à un enjeu, à une échelle spatiale, une référence temporelle et à un aléa (Bodin and Wilman 2007).

Dans le cas du dépérissement du douglas, le système considéré est le douglas (de l'arbre au peuplement). L'enjeu lié au dépérissement est essentiellement économique (perte de production) et secondairement visuel et sociétal (dégradation de l'aspect visuel des peuplements, perte foliaire, mortalité de branches ou de l'arbre entier). L'échelle spatiale varie du peuplement à la région, parfois la France entière. Nous faisons l'hypothèse que l'aléa majeur induisant le dépérissement est climatique et lié à la sécheresse. Les facteurs de vulnérabilité peuvent être multiples et classés en différentes catégories (en fonction de l'échelle spatiale considérée) : stationnels, climatiques, sylvicole, phytosanitaire, physiologique ou encore génétique. Ce concept est résumé dans l'annexe 1.

* Degré selon lequel un système pourrait d'être affecté par l'exposition à un aléa

5.3 Mécanismes physiologiques impliqués dans le dépérissement et la mortalité

Les mécanismes physiologiques impliqués dans les mortalités liées à la sécheresse sont au cœur d'un débat scientifique depuis plusieurs années. Une synthèse réalisée par McDowell et al. en 2008, a permis d'identifier et de formaliser deux grands mécanismes (fig.14). Les deux mécanismes sont la défaillance hydraulique (Hydraulic failure) et l'épuisement des réserves carbonées (Carbone starvation). Premièrement, la défaillance hydraulique intervient lorsque l'intensité de la sécheresse est suffisante pour induire une dessiccation irréversible chez l'arbre. La mort de l'arbre intervient lorsque cette perte de conductivité (cavitation) ne peut pas être restaurée ou compensée. Deuxièmement l'épuisement des réserves carbonées peut intervenir lorsque l'assimilation du carbone est réduite par la régulation stomatique en réponse à la sécheresse, un déséquilibre peut alors exister entre le carbone disponible et le carbone utilisé pour le fonctionnement (croissance, respiration, défense). Si cette situation perdure les réserves carbonées de l'arbre s'épuisent et la mort peut intervenir.

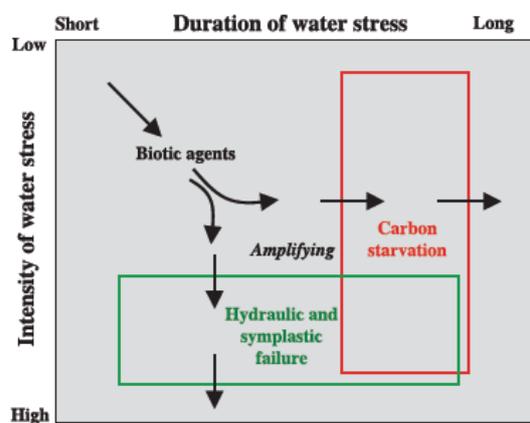


Figure 14 : Schéma conceptuel des mécanismes physiologiques impliqués dans la mortalité liée à la sécheresse initialement proposé par Mc Dowel et al (source Mc Dowel et al., 2008)

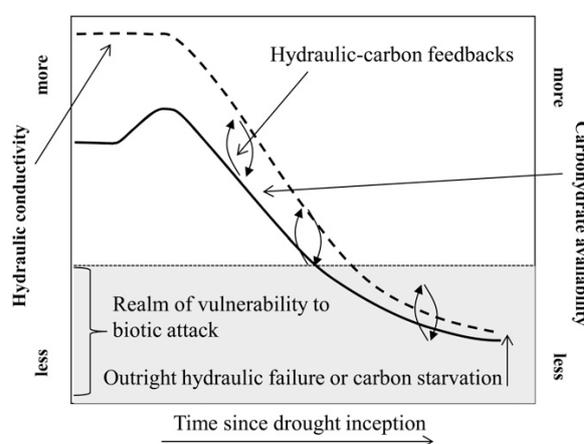


Figure 15: Schéma conceptuel des mécanismes physiologiques impliqués dans la mortalité liée à la sécheresse illustrant les interactions possibles (source Mc Dowel, 2011)

Cette vision dichotomique de ces mécanismes a évolué vers une vision plus complexe (fig.15) prenant en compte les possibles interactions entre ces deux mécanismes (McDowell and Sevanto 2010; Sala et al. 2010; McDowell 2011). Il existe différentes rétroactions

possibles entre la défaillance hydraulique et l'épuisement carboné. Cependant ce concept reste théorique et très rares sont les études qui permettant d'établir la part de chaque mécanisme et leur rôle respectif dans des processus de mortalité ou de dépérissement.

Certaines études ont permis de mettre en évidence un lien entre teneur en réserves carbonées dans le tronc et probabilité de mortalité ou le niveau de dépérissement (Bréda et al. 2006), d'autres études sur d'autres espèces ont mis en évidence des différences de densité du bois, entre arbres morts et arbres vivants, laissant supposer une différence de propriétés hydrauliques faisant pencher la balance plutôt en faveur de la défaillance hydraulique (Martinez-Meier et al. 2008; Levanič et al. 2011). Si l'hypothèse de la défaillance hydraulique paraît tout à fait appropriée pour expliquer les mortalités soudaines à la suite d'un épisode de sécheresse extrême, les mécanismes impliqués dans les mortalités différées restent peu élucidés.

6 Capacité d'adaptation des forêts aux changements climatiques

Lorsque les conditions environnementales changent le fonctionnement des organismes peut s'avérer inadapté ou mal-adapté à ces nouvelles conditions (St Clair and Howe 2007). Ce risque est d'autant plus élevé chez les arbres qui ne disposent pas de moyen de se déplacer et dont le cycle de reproduction et la durée de vie sont particulièrement longs par rapport à la vitesse des changements attendus. Les peuplements actuellement en place vont être soumis au cours des prochaines décennies à des modifications de leurs environnements auxquelles ils devront faire face soit en s'adaptant soit en leur échappant (Aitken et al. 2008).

Au cours de leur vie et au niveau individuel, les arbres forestiers ne disposent que d'un seul mécanisme pour s'ajuster aux conditions environnementales changeantes, c'est l'acclimatation aux nouvelles conditions grâce à la plasticité phénotypique adaptative. En modifiant leur biochimie, leur physiologie ou leur développement en réponse aux changements environnementaux les espèces peuvent augmenter leur tolérance aux nouveaux stress auxquels elles sont exposées. Ce mécanisme aura un rôle primordial dans l'adaptation des forêts dans les années à venir. Il est associé lors du passage d'une génération à l'autre par deux autres mécanismes, l'évolution sur place et la migration (Davis and Shaw 2001; Rehfeldt et al. 2001).

L'évolution sur place, aussi appelée adaptation génétique, repose sur la sélection de génotypes plus adaptés lors de la régénération du peuplement. Cette variation dans le temps de la structure génétique de populations sous l'effet de contraintes environnementales, s'appuie sur la variabilité génétique et sur l'héritabilité des caractères adaptatifs pertinents, qui doivent être suffisantes pour permettre la sélection et la transmission des génotypes ajustés aux nouvelles conditions environnementales.

La migration repose sur le déplacement des populations vers des zones géographiques avec des conditions environnementales plus proches de celles pour lesquelles elles étaient adaptées. Elle nécessite des capacités de dispersion suffisantes pour atteindre ces nouvelles niches. Les vitesses de migration estimées (à partir des analyses de pollen et des marqueurs génétiques) pour les arbres restent faibles, avec une valeur de moins de 100 m par an (McLachlan et al. 2007).

Dans les conditions naturelles les capacités d'évolution sur place ou de migration restent donc très limitées au cours des 100 prochaines années. Car le nombre de générations nécessaire pour l'évolution des populations vers un nouvel optimum dans le cadre des changements climatiques peut-être considérable (Rehfeldt et al. 2001) et que les capacités des dispersions des gènes sont souvent inférieures à celles qu'imposeront les changements attendus. De plus la fréquence des perturbations entraînant un remplacement des peuplements est souvent longue. Dans le cas du douglas dans l'aire naturelle, elle est de l'ordre de 200 ans et plus, bien qu'elle risque d'être réduite par les changements climatiques en cours (Bachelet et al. 2001; Westerling 2006) les peuplements du prochain siècle devraient être principalement composés des arbres vivants aujourd'hui.

Cependant dans les conditions d'introduction et de plantation du douglas (comme en France), la situation est différente. Ces processus peuvent être réalisés, accompagnés ou accélérés par les actions de l'homme. En effet, en plantation la durée de rotation d'un peuplement de douglas est comprise entre 40 et 70 ans (en fonction des sylvicultures appliquées), permettant le renouvellement des peuplements d'une à trois fois au cours du prochain siècle. Au cours de ces renouvellements les arbres peuvent être remplacés soit par des variétés plus adaptées aux futures conditions, accélérant ainsi le processus de sélection

naturelle, soit par d'autres espèces et dans ce cas être introduits dans de nouvelles situations, revenant ainsi à mimer de façon accélérée une migration naturelle. En complément de ces mécanismes qui reposent sur la sélection des arbres et de stations, les gestionnaires forestiers disposent d'un autre levier pour adapter les forêts aux changements climatiques. Il repose sur l'adaptation des pratiques sylvicoles afin d'atténuer l'intensité des aléas auxquels seront soumis les peuplements.

Ces trois possibilités nécessitent d'une part de connaître les facteurs de vulnérabilité stationnels, climatiques ou sylvicoles impliqués dans le dépérissement mais également de déterminer les provenances les mieux adaptées à la sécheresse.

Dans le cas du Douglas, il n'existe pas à l'heure actuelle d'informations sur la réponse à la sécheresse du matériel végétal proposé pour la plantation. En absence d'information, l'inquiétude est grande du fait que les provenances utilisées pour la conception de la majorité vergers à graines sont issues des mêmes régions de l'aire naturelle (Washington et Oregon) que les peuplements chez lesquels des dépérissements sont observés actuellement. Il apparaît donc important avant de pouvoir déterminer les provenances les plus adaptées à la sécheresse (1) de savoir s'il existe de la variabilité entre ces provenances dans leur réponse à la sécheresse et (2) de s'intéresser également aux provenances peu ou pas utilisées actuellement dans le programme d'amélioration. Ces provenances peu communes sont pour la plupart situées dans des zones au climat plus aride. Bien qu'elles soient non utilisées car jugées moins productives lors des premières analyses en France, elles pourraient présenter une meilleure résistance à la sécheresse et donc présenter un compromis intéressant entre performance de croissance et résistance à la sécheresse.

7 Le bois comme outil d'analyse rétrospectif de la croissance et de la réponse au déficit hydrique

Le bois chez les arbres forestiers a un caractère intégrateur. Il participe à plusieurs fonctions différentes. Il joue un rôle mécanique car il forme la structure de l'arbre et supporte sa masse. Le bois est le résultat de processus fonctionnels en relation avec le stockage des minéraux et des produits de la photosynthèse. Il participe aussi au transport et au stockage de l'eau.

La formation du bois est un processus sensible aux variations climatiques. Le bois enregistre la réponse de l'arbre au climat et permet une analyse rétrospective de cette réponse (Fritts 1976; Schweingruber 1988). Cet enregistrement est largement utilisé en dendrochronologie pour reconstruire les climats passés (Briffa et al. 1992; Briffa et al. 1995; Esper et al. 2002; Gonzalez-Elizondo et al. 2005). Il peut également être utilisé pour étudier la croissance des arbres comme une réponse à des événements climatiques passés et déterminer l'influence des conditions environnementales au sens large (stationnelles, sylvicoles...) sur cette réponse. Cette discipline appelée dendroécologie a été utilisée avec succès dans le passé pour étudier de nombreux dépérissements forestiers (Becker and Lévy 1982; Becker 1987; Dwyer et al. 1995) et reste une méthode de référence (Dobbertin 2005; Tene et al. 2011).

La dendrochronologie fut complétée dans les années soixante par la xylochronologie. Cette méthode mise au point par (Polge 1966) consiste en l'étude de la densité du bois et de ses variations au sein du cerne annuel. Cette méthode repose sur l'évaluation de la densité à partir de l'analyse aux rayons x d'une carotte de bois. La densité mesure la quantité totale de parois cellulaires par unité de volume. Elle est reliée à la proportion relative des différents types de cellules, ainsi qu'à la dimension des cellules et à l'épaisseur des parois. La densité est l'une des caractéristiques du bois qui affectent les propriétés hydrauliques du xylème chez les conifères (Hacke and Sperry 2001; Pittermann et al. 2006; Sperry et al. 2006). Chez le douglas, il existe une relation étroite entre l'augmentation de la densité le long du rayon de l'arbre à l'intérieur du cerne et l'épaississement des parois cellulaires dans les directions tangentielle et radiale et la diminution du diamètre radial des trachéides (Rathgeber et al. 2006). De plus, certaines caractéristiques intra-cernes de la densité du bois ont été mises en

relation avec la survie de douglas à la suite de la sécheresse de 2003 (Martinez-Meier et al. 2008). Plus récemment, la densité du bois a également été mise en relation avec des fonctions hydrauliques telles que la conductivité spécifique ou la vulnérabilité à la cavitation (Dalla-Salda et al. 2011). Ces relations obtenues sur un nombre limité d'arbres ne permettent pas d'utiliser la densité du bois comme un proxy des caractéristiques hydrauliques et doivent être confirmées par d'autres études sur un plus grand nombre d'arbres et dans des conditions climatiques et écologiques variées. Elles permettent cependant de formuler l'hypothèse de l'existence d'un potentiel adaptatif de la densité du bois dans la résistance à la cavitation.

L'étude du bois (largeur de cerne et densité) offre donc la possibilité d'étudier de façon rétrospective, la réponse de la croissance à la sécheresse, la perte de croissance associée aux dépérissements, les facteurs de vulnérabilité impliqués dans le dépérissement mais également la variabilité entre provenances de la réponse de la croissance à la sécheresse et des caractères potentiellement impliqués dans la résistance à la cavitation

8 Hypothèses et objectifs du travail de thèse

Dans le contexte des changements climatiques et suite au dépérissement du douglas observé après la sécheresse de 2003, l'adaptation du douglas en France est au cœur de nombreuses inquiétudes. L'objectif de cette étude est de contribuer à répondre à deux séries de questions importantes pour accompagner l'adaptation aux changements climatiques du douglas en France :

- Quelle a été l'intensité du dépérissement du douglas en France ? La sécheresse est-elle bien l'aléa climatique déclenchant ? Quels sont les facteurs de vulnérabilité impliqués dans le dépérissement ?
- Existe-il de la variabilité entre provenances dans la réponse de la croissance aux sécheresses ?

Pour répondre à ces questions, deux approches ont été développées :

La première consiste à déterminer quels sont les facteurs stationnels, climatiques et sylvicoles impliqués dans la vulnérabilité au dépérissement du douglas induit par la sécheresse. Les deux composantes du dépérissement (dégradation de l'aspect visuel et perte de croissance) sont étudiées en utilisant des bases de données indépendantes. Le dépérissement évalué à partir de ces symptômes visuels est étudié à partir des données de la base DSF (Chapitre I). Le dépérissement évalué par la perte de croissance est étudié à partir d'une étude dendro-écologique spécifiquement mise en place au cours de ce travail dans deux des régions de production les plus affectées par le dépérissement à la suite de 2003 (Chapitre II). Dans les deux cas, la même stratégie est appliquée pour permettre d'identifier les facteurs de vulnérabilité. Elle repose sur l'hypothèse selon laquelle l'impact (sur l'aspect visuel ou la croissance) est le résultat du croisement d'un aléa avec des d'arbres ou des peuplements vulnérables. Dans cette étude l'impact correspond donc au dépérissement et l'aléa climatique identifié est la sécheresse. Pour pouvoir remonter à la vulnérabilité il est nécessaire (1) de quantifier et dater le dépérissement, (2) de quantifier l'intensité de la sécheresse, (3) d'établir le lien entre la sécheresse et le dépérissement afin d'identifier les événements de sécheresse impliqués, de les replacer dans un contexte historique et (4) si possible d'établir des seuils induisant le dépérissement. Une fois ces étapes réalisées, il est alors possible d'accéder à la vulnérabilité en modélisant l'intensité du dépérissement en fonction de l'intensité de la sécheresse et des facteurs de vulnérabilité stationnels et sylvicoles impliqués. La modélisation du dépérissement à partir des facteurs de vulnérabilité nous permet de construire des cartes de la vulnérabilité du douglas à l'échelle de la France et de discuter des recommandations à proposer pour limiter cette vulnérabilité.

La deuxième approche consiste à étudier la variabilité entre provenances de la réponse au déficit hydrique afin de déterminer s'il existe un potentiel pour la sélection de provenances plus adaptées à la sécheresse. Actuellement les douglas utilisés pour les plantations en France sont originaires des mêmes zones de l'aire naturelle (Washington et Oregon) que les peuplements qui ont dépéri suite à des sécheresses intenses. De plus les études réalisées dans l'aire naturelle ont montré que les peuplements de ces zones sont les plus vulnérables aux changements climatiques et à l'augmentation des sécheresses. Ainsi nous avons choisi de

nous intéresser d'une part aux provenances issues des zones classiquement utilisées dans le programme d'amélioration et d'autre part aux provenances non ou peu utilisées dans le programme d'amélioration. Au sein de ces deux grands types de provenances, nous avons cherché à déterminer s'il existe de la variation pour la réponse de la croissance à la sécheresse. Les provenances non ou peu utilisées couvrent une très grande partie de l'aire naturelle. Leur productivité étant inférieure, elles ont été très rapidement exclues des programmes d'amélioration que ce soit en France ou dans l'aire naturelle. Cependant ces provenances issues de zones plus arides pourraient être plus résistantes à la sécheresse. Elles pourraient représenter un compromis entre productivité et résistance à la sécheresse. Le chapitre III est dédié à l'étude de la performance sous climat subméditerranéen de ces provenances pour les trois caractères que sont : la réponse de la croissance à la sécheresse, la densité du bois (potentiellement liée à résistance à la cavitation) et la productivité.

L'ensemble des résultats obtenus ainsi que les analyses complémentaires réalisées sur les facteurs vulnérabilité individuelle de dépérissement et de mortalité seront présentés dans la dernière partie Synthèse et discussion générale.

Méthodologie et échantillonnage

Cette partie a pour objectif de décrire de façon précise les sites, la stratégie d'échantillonnage et les mesures de terrains sur lesquelles se basent les analyses présentées dans les articles des parties 2 et 3, ainsi que les méthodologies et analyses utilisées pour l'obtention des résultats complémentaires présentés dans la partie Synthèse générale et Discussion.

1 Les sites d'étude et description stationnelle

1.1 Etude régionale du dépérissement du douglas

L'étude régionale du dépérissement du douglas porte sur deux régions de production : la région Bourgogne et la région Midi-Pyrénées. Ces deux régions ont été particulièrement touchées par les dépérissements.

1.1.1 Caractéristiques des régions étudiées

1.1.1.a Bourgogne (Descriptions extraites et adaptées des inventaires de l'IFN)

La Bourgogne, située au nord-est du Massif Central est rattachée en partie à l'entité « grand Massif Central », qui est considérée comme le bassin de production du douglas (Angelier et al, 2007). Deuxième région de production du douglas en France, la Bourgogne en possède près de 73 000 ha (source IFN). Dans cette région, le douglas est principalement implanté dans 6 régions forestières définies par l'IFN :

- **Le Morvan est** situé à cheval sur les quatre départements (Nièvre, Côte d'or, Saône et Loire et Yonne) que constitue la Bourgogne. Il est considéré comme le « promontoire avancé du Massif Central ». Cette région forestière est composée de petites montagnes, dont l'altitude varie entre 300 m et 900 m. Le climat est de type continental avec influence montagnarde. La pluviométrie est comprise entre 1 000 mm et 1 500 mm. La température moyenne annuelle est basse (7°C). La géologie est composée principalement de roches cristallines, de roches éruptives ainsi que de roches sédimentaires. Le douglas est la seconde essence de cette région forestière après le chêne.

- **Plaines Prémorvandelles.** Cette région forestière est située sur une vaste plaine couverte de buttes, d'une altitude de 200 à 350 m. Les sols sont de type brunifiés souvent hydromorphes (91 % présentent des traces d'hydromorphie). Le climat est à tendance atlantique avec une pluviométrie moyenne comprise entre 750 et 1 000 mm et une température moyenne de 10,5°C. Le douglas est dans cette région la principale essence résineuse.

- **Le Nivernais.** Cette région forestière est située sur un plateau avec ondulations successives dont l'altitude se situe entre 180 m et 420 m. La géologie est composée de marnes et de calcaires divers, les sols sont brunifiés et carbonatés (41 % d'entre eux présentent des traces d'hydromorphie). Le climat est de type atlantique avec les mêmes caractéristiques que celui des Plaines Prémorvandelles. Le douglas est dans cette région la principale essence résineuse.

- **Charolais et annexes.** Le charolais est situé sur une plaine d'altitude comprise entre 300 m et 400 m. La géologie de la région est composée principalement de roches éruptives anciennes (granites essentiellement), de grès rouges et des gneiss. Les sols sont de type lessivé ou brun lessivé et peuvent présenter des traces d'hydromorphie. Le climat est de type atlantique avec une pluviométrie totale annuelle comprise entre 700 mm et 900 mm. La température moyenne annuelle est voisine de 10 °C. Le douglas est dans cette région la principale essence résineuse.

- **Clunisois.** Le Clunisois se présente sous la forme d'une dorsale nord-sud. Les altitudes sont comprises entre 300 et 600 m. La géologie est composée de granites et de rhyolites. Les sols sont en général de bonne qualité, assez profonds, du type brunifié ou lessivé. Les versants sont cependant moins favorisés avec des sols plus superficiels et secs. Le climat est comparable à celui du Charolais-Brionnais mais plus humide. Les précipitations annuelles moyennes sont comprises entre 900 et 1000 mm. Le douglas est dans cette région la principale essence résineuse.

- **Plateau Autunois.** Cette région forestière est située sur un plateau, dont l'altitude est comprise entre 400 et 600 m. Le climat est de type semi-montagnard, proche de celui du Morvan. La géologie est la même que celle observée dans le Morvan mais partiellement masquée par des dépôts postérieurs : schistes, grès, marnes et calcaires. Les sols sont en général de bonne qualité, assez profonds, du type brunifié. Le douglas est la seconde essence de cette région forestière après le chêne.

En Bourgogne les peuplements de douglas sont en majorité âgés de 25 à 45 ans (annexe 2 fig. 53) avec une distribution des classes d'âge proche de celle observée à l'échelle nationale (fig. 4).

1.1.1.b Midi-Pyrénées(Descriptions extraites et adaptées des inventaires de l'IFN)

En Midi-Pyrénées le douglas est principalement localisé dans les deux départements du Tarn et de l'Aveyron. Ces deux départements sont situés au sud-ouest du Massif Central. Ils sont rattachés à l'entité « grand Massif Central» définie par Angelier et al en 2007. La région Midi-Pyrénées est la quatrième région de production du douglas en France avec 38 000 ha dont près de 23 000 ha réparti également entre le Tarn (12 000 ha) et l'Aveyron (11 000 ha) (source IFN). Le douglas dans ces deux départements est principalement implanté dans 6 régions forestières définies par l'IFN:

- **Montagne Noire.** La région de la Montagne Noire est située au sud du département du Tarn, et correspond au versant nord de ce massif. Le point culminant est situé à 1 177 m. La plus grande partie de la région est constituée de roches métamorphiques avec deux îlots granitiques importants. On note également la présence, au nord, d'une courte frange d'argile à silex, à l'ouest, d'une bordure de terrains primaires : schistes, grès ou calcaires. Les sols sont le plus souvent légers, acides et pauvres, du type brun acide ou ocre podzolique. Généralement peu profonds, ils deviennent squelettiques sur les pentes. Le climat est celui des moyennes montagnes océaniques. La pluviométrie annuelle est abondante sur l'ensemble du massif. Elle est toujours supérieure à 1 000 mm et atteint 1 500 mm sur les sommets. Le douglas est dans cette région la deuxième essence résineuse après l'épicéa.

- **Monts de Lacaune.** La région des Monts de Lacaune se situe à l'extrémité est du département du Tarn, entre la Montagne Noire au sud et le Ségala au nord. Cette région est composée du sud au nord d'une succession de plateaux, de croupes plus élevées et de collines dont les altitudes varient entre 500 m et près de 1 300 m. La géologie est variable, elle est composée de gneiss, de granites, de schistes et de grès. Quelques plages d'argiles à graviers sont également présentes à l'ouest. Les sols sont comparables à ceux observés dans la région de la Montagne Noire. Le douglas est dans cette région la deuxième essence résineuse après l'épicéa.

- **Ségala.** La Ségala se situe sur les départements du Tarn et de l'Aveyron. Cette région est constituée d'un plateau entaillé de quelques vallées. Les altitudes moyennes oscillent entre 400 et 500 m, et peuvent atteindre 800 m au maximum. La géologie est principalement constituée de schistes ou de grès. Les sols généralement acides et pauvres sont comparables à ceux des deux régions précédentes, du type brun acide ou brun lessivé. Le climat est de type océanique. Le douglas est dans cette région la première essence résineuse.

- **Lévézou.** Situé au cœur du département de l'Aveyron, le Lévézou est un plateau moyennement vallonné, complété par des chaînons au nord-ouest et au sud-ouest qui culminent à 1 155 m d'altitude. Les roches-mères sont des migmatites, des gneiss et des granites. Les sols sont de type ocre podzolique ou brun acide, voire par endroit brun lessivé. Le climat du Lévézou, atlantique à tendance montagnarde, présente une pluviosité qui dépasse 1 100 mm. Le douglas est dans cette région la deuxième essence résineuse après l'épicéa.

- **Camarès.** La région de Camarès située au nord des monts de Lacaune est constituée de collines et de plateaux entaillés de vallées nombreuses mais peu encaissées. L'altitude varie de 250 m à 850 m. La géologie est composée de grès et d'argiles rouges micacées et de gneiss. Les sols sont bruns eutrophes (sols lourds sur roche-mère peu filtrante) sur le grès et des argiles rouges et bruns lessivés ou acides sur le gneiss. Le climat est de type océanique avec de possible influences méditerranéennes dans les vallées. La pluviométrie annuelle est comprise entre 600 et 900 mm. Le douglas est dans cette région la première essence résineuse.

- **Basse-Châtaigneraie Auvergnate.** La région de la Basse-Châtaigneraie auvergnate se situe au nord-ouest du département de l'Aveyron. Elle est composée de plateaux et de collines. L'altitude est en moyenne de 400 m et culmine à près de 900 m. La géologie est composée de granites, de gneiss, de grès et de schistes qui portent des sols bruns lessivés ou des sols bruns acides. Le climat est de type océanique. La pluviométrie annuelle est comprise entre 900 mm et 1200 mm. Le douglas est dans cette région la première essence résineuse.

- **Haute-Châtaigneraie Auvergnate.** La région forestière de la Haute-Châtaigneraie auvergnate est située sur de hauts plateaux profondément entaillés par des gorges. L'altitude est comprise entre 700 m et 1000 m. La géologie est constituée de granites, de gneiss et de basaltes. Les sols sont : soit des sols acides légers pauvres et superficiels, soit des sols bruns

acides avec inclusions de sols ocres podzoliques et de rankers d'érosion ou des sols bruns lessivés, ou eutrophes. Le climat est de type montagnard humide. La pluviométrie est comprise entre 1 100 et 1 300 mm. Le douglas est dans cette région la première essence résineuse.

Dans le Tarn et l'Aveyron les peuplements de douglas sont en majorité âgés de 30 à 50 ans (annexe 2 fig. 53) avec une distribution des classes d'âge plus déséquilibrée que celle observée à l'échelle nationale (fig. 4), les peuplements de moins de 30 ans ne représentent qu'un quart de la surface totale.

1.1.2 Plan d'échantillonnage

Pour mener l'analyse dendro-écologique du dépérissement au sein de ces deux régions, nous avons choisi d'étudier de façon détaillée trente placettes dans chacune d'entre elles. Le nombre de trente placettes a été choisi de façon à avoir un nombre :

- suffisant de placettes pour couvrir de nombreuses situations pédoclimatiques et d'intensités de dépérissement ;
- suffisant pour mener des analyses statistiques ;
- raisonnable par rapport au temps de travail de terrain nécessaire à la description d'une placette et par rapport au nombre d'arbres à carotter pour mener cette analyse (900 arbres).

Pour permettre une comparaison et une analyse globale des résultats obtenus dans les deux régions, les protocoles de sélection des peuplements ont été réalisés de la façon la plus comparable possible dans les deux régions. En région Midi-Pyrénées (Tarn et Aveyron), les trente sites d'étude ont été sélectionnés dans le réseau de placettes de suivis du dépérissement du douglas installé par le CRPF depuis 2004 (63 placettes) auxquelles nous avons demandé au CRPF d'ajouter quelques placettes pour inclure les régions forestières non prises en compte dans l'étude CRPF (six placettes). La Bourgogne ne disposait pas de ce type de réseau, nous avons donc sollicité le CRPF pour réaliser une première prospection de sites candidats à partir de leur connaissance du problème de dépérissement dans la région. Une première présélection de 60 placettes a été réalisée par le CRPF à laquelle nous avons ajouté les placettes du réseau canicule du DSF et des peuplements présentant des mortalités (récemment inventoriées en vue de la vente des produits d'éclaircies), soit un total de 109 placettes. Afin de réaliser la

sélection des sites, l'intégralité des placettes présélectionnées a été visitée. La visite a permis de vérifier que les sites présentaient bien les caractéristiques suivantes : peuplement de douglas purs, âgés d'au moins vingt-cinq ans et présentant des conditions stationnelles homogènes. Cette première étape a donc permis d'éliminer les placettes ne respectant pas les critères de sélections et de recueillir des informations sur le niveau de dépérissement observé. Le niveau de dépérissement a été évalué dans l'objectif de représenter une large gamme d'états sanitaires au sein de notre échantillonnage allant de peuplement dépérissants avec des mortalités aux peuplements sains sans symptôme de dépérissement (annexe 2 fig. 51 et 52).

Afin de s'assurer de la représentativité de notre étude, la répartition des trente placettes étudiées a été établie proportionnellement à la surface couverte par le douglas au sein de chacune des régions IFN étudiées (tab. II, tab. III). De plus, la sélection définitive des sites d'études parmi les sites présélectionnés (non éliminés suite à la première visite de terrain) a été effectuée de façon à maximiser la variabilité des situations sanitaires, climatiques, pédo-géologiques. Pour cela l'ensemble des sites a été localisé sur des cartes de pluviométries, de géologie et d'impact sur la végétation de 2003 (fig.16 et fig.17).

En Midi-Pyrénées, la répartition finale des placettes s'écarte légèrement de la répartition théorique pour les régions IFN du Ségala et des Monts de Lacaune. La réduction du nombre de placettes situées dans les monts de Lacaune au profit du Ségala s'explique par l'homogénéité des niveaux de dépérissement observés dans les peuplements présélectionnés dans les Monts de Lacaune (conduisant à diminuer le nombre de placette dans cette région) et par des modifications réalisées suite au passage en janvier 2009 de la tempête Klaus qui avait détruit une partie des placettes sélectionnées.

Tableau II : Stratification de l'échantillonnage en Bourgogne à partir des surfaces (en ha) de douglas par régions forestières IFN

IFN	Nom IFN	Surface de douglas (ha)	% de la surface	Nb. théorique de placettes	Nb. de placettes étudiées
581	Morvan	27 468	52	15.5	15
716	Charolais et annexes	9 152	17	5.2	5
719	Clusinois	6 580	12	3.7	3
213	Plaines Pré-morvandelles	2 705	5	1.5	2
71A	Plateau Autunois	3 505	7	2.0	3
582	Nivernais	3 688	7	2.1	2
TOTAL		53 098	100	30	30

Tableau III : Stratification de l'échantillonnage en Midi-Pyrénées à partir des surfaces (en ha) de douglas par régions forestières IFN

IFN	Nom IFN	Surface de douglas	% de la surface	Nb. théorique de placettes	Nb. de placettes étudiées
123	Ségala	4010	21	6.3	11
812	Mont de Lacaune	8091	42	12.7	8
121	Levezou	1932	10	3.0	3
126	Camares	1301	7	2.0	2
127	Basse-Chataigneraie Auvergnate	737	4	1.2	1
150	Haute-Chataigneraie Auvergnate	1474	8	2.3	2
811	Montagne Noire	1601	8	2.5	3
Total		19146	100	30	30

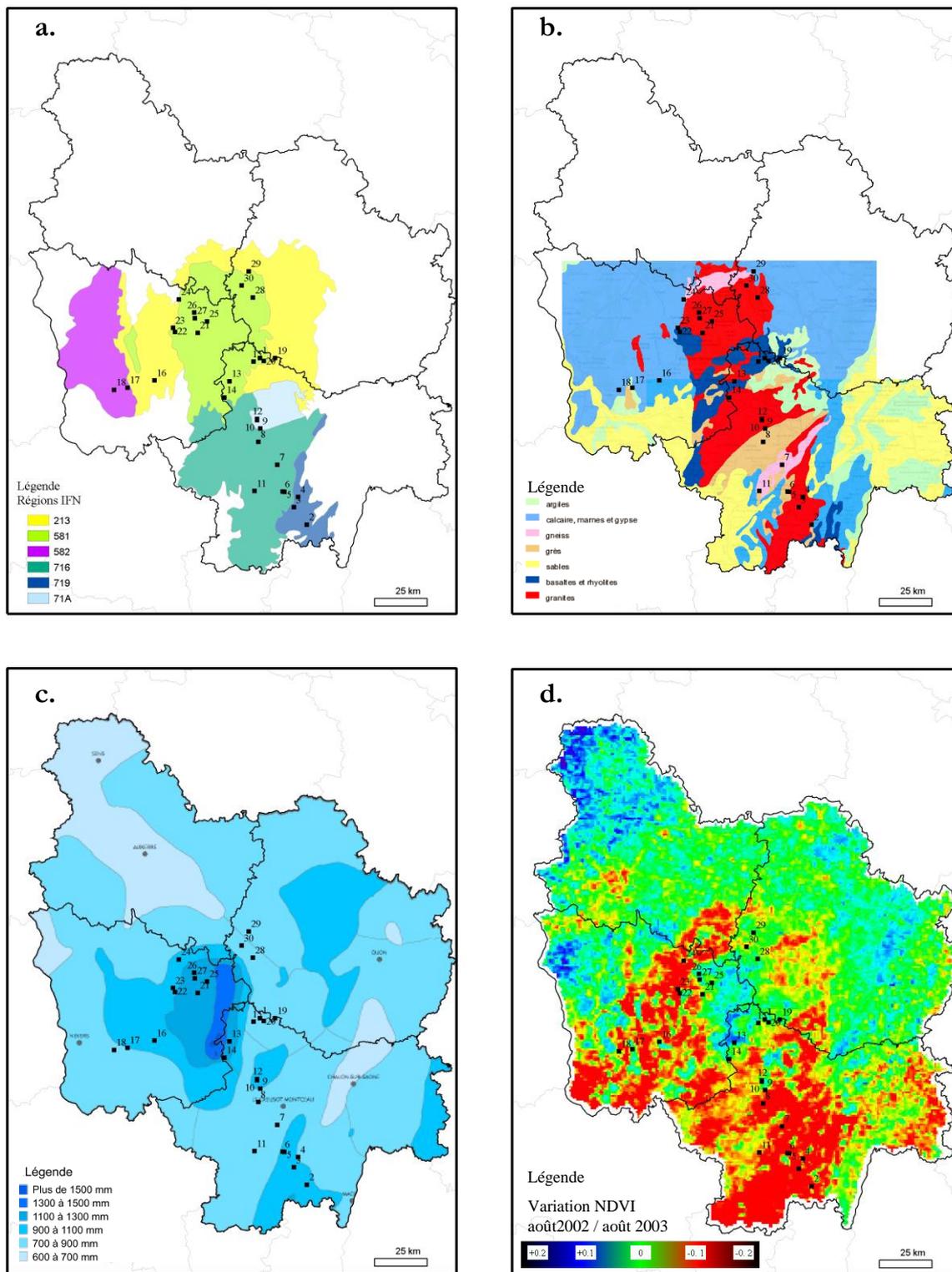


Figure 16 : Localisation des 30 placettes d'étude du dépérissement en Bourgogne. **a.** Région forestière nationale (*source IFN*). **b.** Carte lithologique simplifiée au 1:100 000 (*source BRGM*) **c.** Carte des pluviométries (*source Météo-France*) **d.** Carte du NVDI entre août 2002 et août 2003 (*source CNES*)

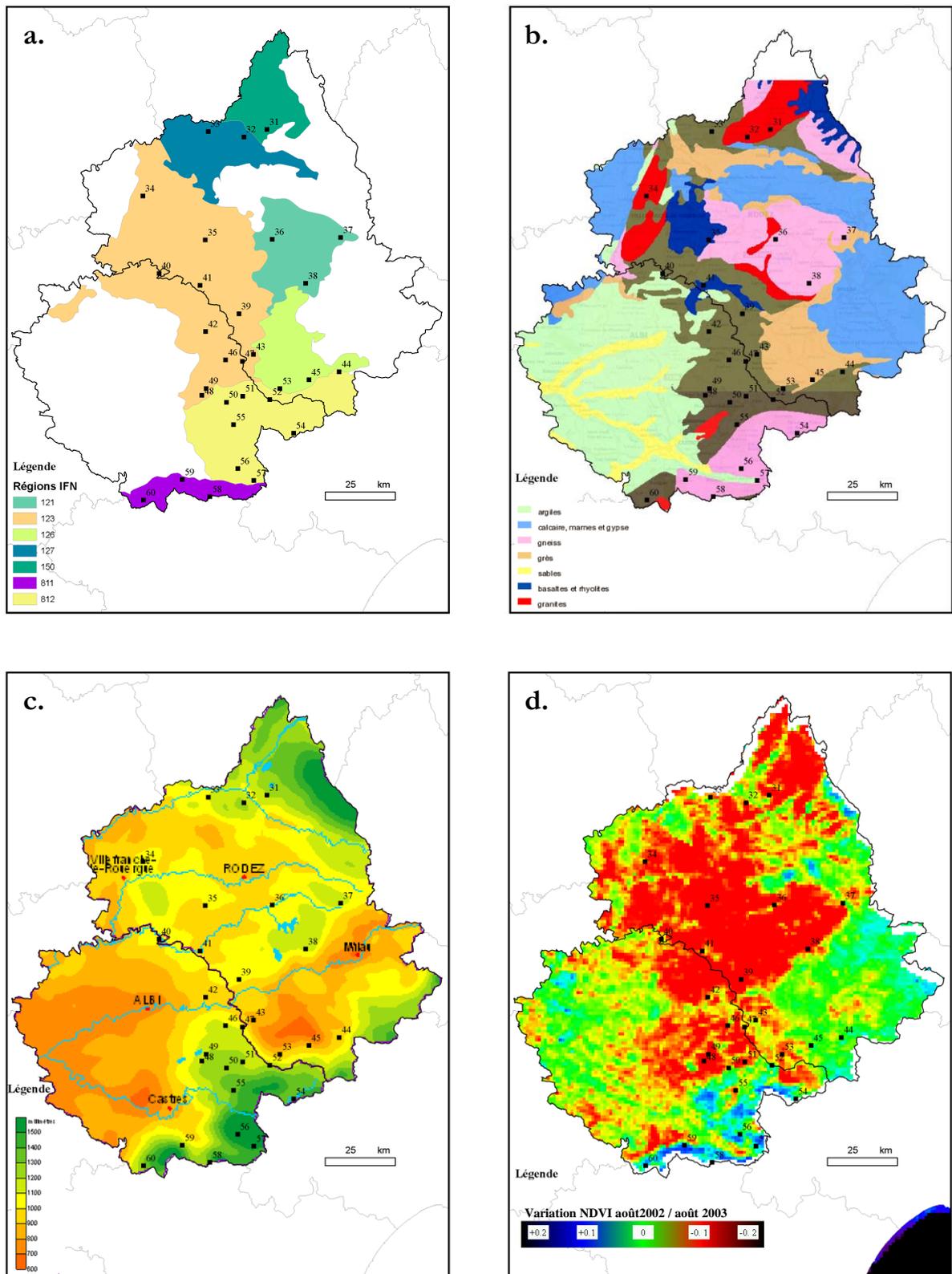


Figure 17 : Localisation des 30 placettes d'étude du dépérissement en Midi-Pyrénées. **a.** Région forestière nationale (*source IFN*). **b.** Carte lithologique simplifiée au 1:100 000 (*source BRGM*) **c.** Carte des pluviométries (*source Météo-France*) **d.** Carte de variation du NDVI entre août 2002 et août 2003 (*source CNES*)

1.1.3 Mesures réalisées sur le terrain

Dans chaque site sélectionné une placette circulaire de 15 m de rayon (soit 700 m²) a été installée (fig. 18a. et b.). La placette a été installée de façon à être située au moins à 30 mètres d'une lisière et dans une zone la plus homogène possible. Les critères d'homogénéité étant les suivants : pente régulière, absence de microtopographie, absence de traces de remaniement anciens (murets, fossés...) et absence de trouées irrégulières dans le couvert dues aux tempêtes ou à la sylviculture. Les mesures de terrain ont été effectuées en 2009, de mars à avril en Bourgogne et de septembre à octobre en Midi-Pyrénées.

1.1.3.a Descriptions stationnelles

La position géographique du centre de la placette et l'altitude ont été relevées l'aide d'un GPS (Trimble, Sunnyvale, USA). L'altitude a ensuite été vérifiée à partir de cartes IGN au 1/25000^{ème}. La topographie a été notée de façon à indiquer la position au sein du versant (en trois classes : haut de versant, mi-versant et bas de versant). La pente a été relevée l'aide d'un Vertex hypsomètre (Haglöf, Langsele, Suède). L'exposition a été relevée dans le sens de la plus grande pente en utilisant un compas (Suunto, Vantaa, Finlande).

1.1.3.b Descriptions dendrométriques et sylvicoles

Au sein de chaque placette tous les arbres de plus de 2,50 m de hauteur et les souches d'exploitation ont été inventoriés, numérotés et localisés.

L'inventaire a consisté à mesurer la circonférence des arbres à 1,30 m du sol et à mesurer le diamètre des souches. Dans la mesure du possible, lorsque que plusieurs éclaircies avaient été réalisées chaque souche a été attribuée à une éclaircie en fonction de l'état de pourrissement de l'aubier. Lorsque l'éclaircie était très ancienne (souvent première éclaircie systématique) seule les positions des lignes d'éclaircie dans la placette et le nombre de souches ont été relevés. Tous les arbres et souches mesurés ont été localisés dans la placette en fonction de leur distance et de l'orientation en degrés par rapport au centre de la placette (fig. 18c.). Le statut de dominance de chaque arbre a été relevé selon sa hauteur relative en trois classes (dominant, co-dominant, dominé (Eichhorn et al. 2006)). La présence de travaux d'élagage a également été relevée sur chaque arbre. La hauteur dominante du peuplement a été mesurée sur trois des cinq plus gros arbres en circonférence (rang 1, 3 et 5) à l'aide d'un Vertex hypsomètre (Haglöf, Langsele, Suède).

Pour réaliser l'analyse de la croissance radiale, quinze arbres par placette ont été carottés (Cf. § 2). Ce nombre a été choisi pour garder une marge de sécurité afin de garantir un nombre minimum de dix arbres exploitables nécessaire pour l'analyse dendrochronologique. En effet, malgré les précautions prises lors de la récolte et de leur préparation, certaines carottes peuvent casser lors de la phase de sciage ou s'avérer inexploitables à cause de défaut internes dans le bois (liés à la proximité de branche ou de blessure), réduisant ainsi le nombre d'arbres disponibles. Ce nombre de quinze arbres a été respecté pour toutes les placettes, sauf pour une placette de Bourgogne où seulement dix arbres ont été carottés, du fait de la valeur économique du peuplement. Sur six placettes situées en Midi-Pyrénées, des carottages supplémentaires ont été effectués sur six arbres faisant partie d'une étude sur les relations entre enracinement et dépérissement menées par le CRPF et l'IDF

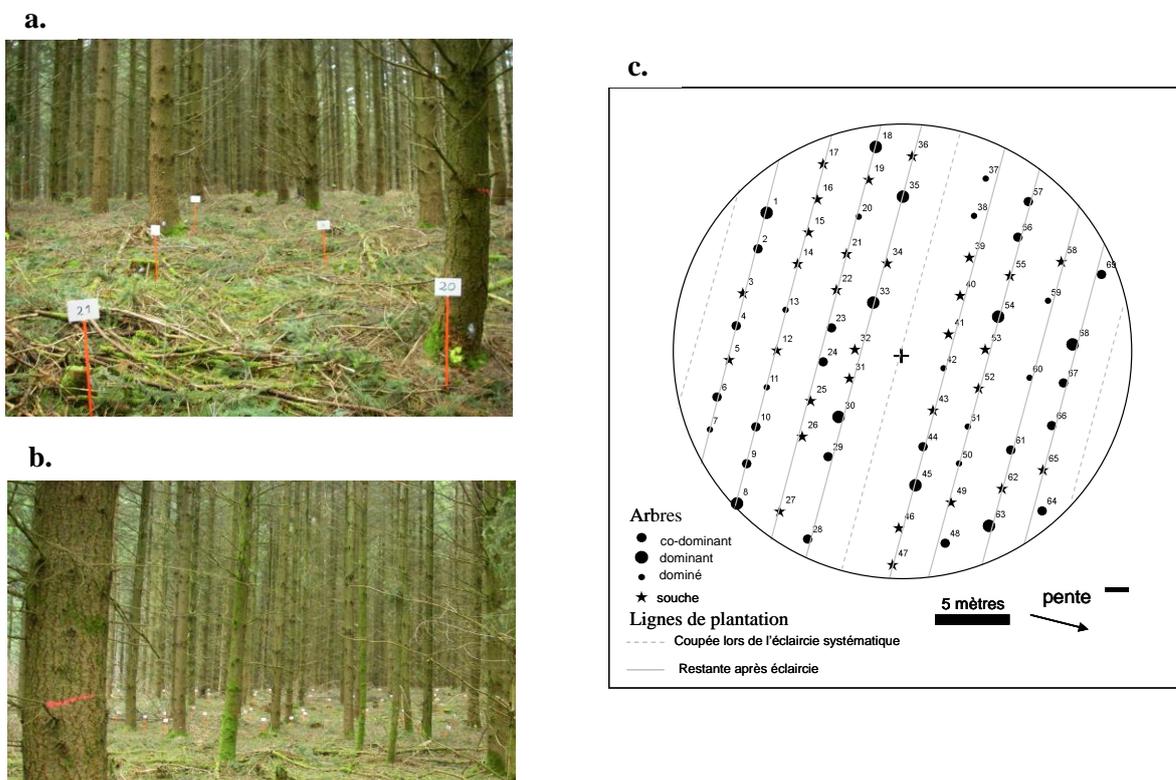


Figure 18 : Illustration d'une placette mise en place pour l'étude dépérissement du douglas en Bourgogne **a.** et **b.** Photographie de la placette **c.** Plan de la placette réalisé à partir des mesures effectuées sur la placette.

1.1.3.c Descriptions pédologiques

Pour décrire le sol, une fosse pédologique a été ouverte à la main sur chaque placette (fig.19). Les horizons ont été identifiés, positionnés et décrits. La description comprenait une indication de la texture, de la quantité de racines, de la présence de taches d'hydromorphie, la compacité (évaluer à l'aide d'un poignard de pédologie), du type et de la portion des éléments grossiers. Cette description nous a permis de calculer la réserve utile maximum (cf. § 3) et paramétrer la composante sol du bilan hydrique relative à l'enracinement (cf. § 3). Pour valider les textures observées et les réserves utiles des fosses ont été ouvertes à la pelle mécanique sur dix placettes en Bourgogne et six placettes en Midi-Pyrénées et des analyses granulométriques ont été effectuées à partir d'un échantillon de sol prélevé dans l'horizon principal.

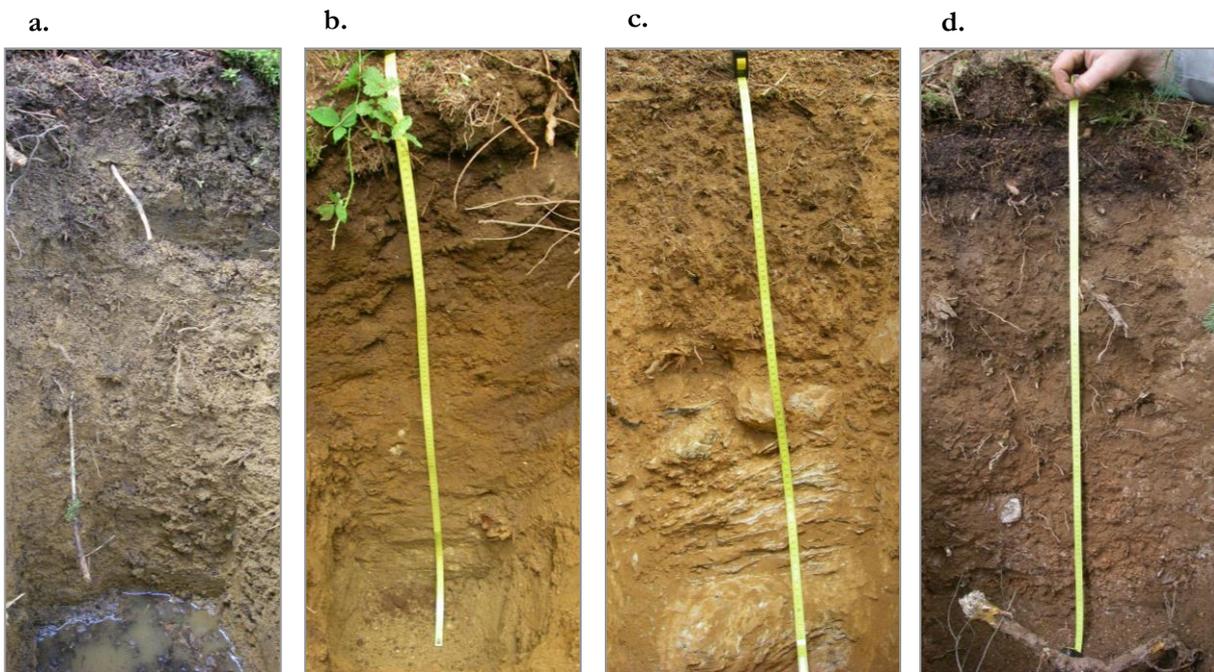


Figure 19 : Illustration des différents types de sol et de contraintes à l'enracinement observés sur le réseau de placettes de l'étude dépérissement. **a.** sol brun faiblement lessivé, hydromorphe avec présence d'une nappe d'eau temporaire formée par la présence d'une dalle de granite. **b.** alocrisol compact **c.** alocrisol peu profond sur arène schisteuse peu fragmentée **d.** sol brun sans contrainte à l'enracinement.

1.1.3.d Description floristique

Les relevés floristiques ont été effectués sur la totalité de la placette (700 m²). Un inventaire exhaustif des espèces ligneuses, herbacées et des mousses terricoles a été réalisé. Pour chaque strate de végétation verticale (strates arborescente ≥ 7 m > arbustive haute ≥ 2 m

> arbustive basse $\geq 0,3$, herbacée > 0 m et strate muscinale) un coefficient de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1964) a été affecté pour indiquer le recouvrement de chaque strate. Ces inventaires floristiques, nous ont permis de quantifier la fertilité minérale du sol par bio-indication. La fertilité bio-indiquée a été calculée en moyennant la valeur indicatrice d'Ellenberg pour l'azote (Ellenberg et al. 1992) correspondant à chaque espèce.

1.1.3.e Descriptions sanitaires

L'état sanitaire de tous les arbres de la placette a été décrit selon le protocole établi par le DSF. Le pourcentage de perte foliaire a été exprimé en classe de 10 % (fig. 20). La présence de branches mortes et de coloration anormale ont également été notées. Afin de faciliter le rapprochement avec la mesure effectuée par le CRPF, une note d'état sanitaire a également été attribuée à chaque arbre sur la base du pourcentage de perte foliaire et de l'état de la cime.

Cette note est composée de cinq classes :

- SD - arbre sain au houppier dense (perte foliaire \leq à 20 %)
- SC - arbre sain au houppier clair, tronc visible sur toute la hauteur du houppier (perte foliaire \leq à 40 %)
- DHS - arbre présentant une descente de cime
- DP - arbre dépérissant, houppier très clairsemé, parfois jaunissant
- M - arbre mort

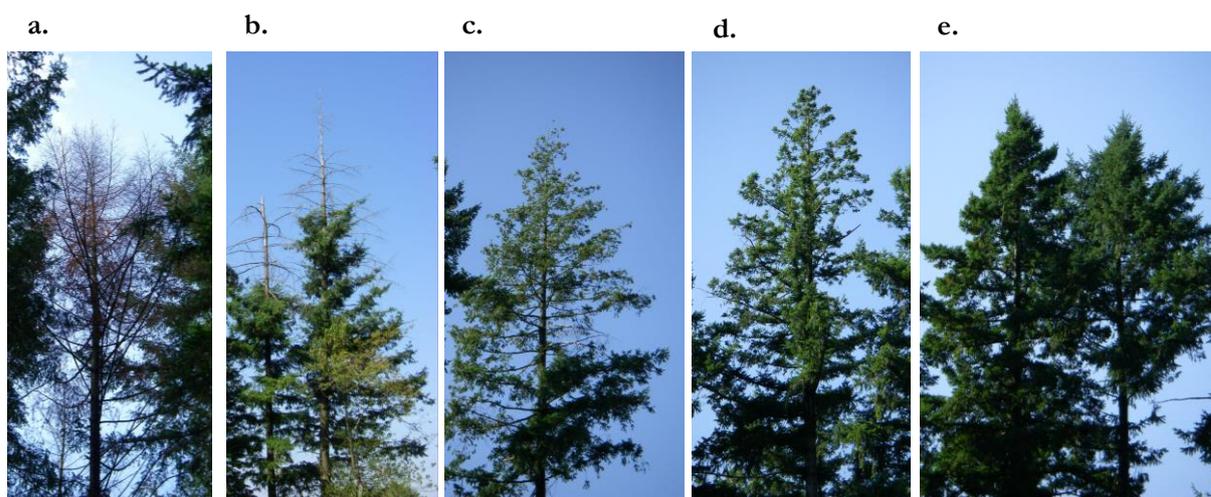


Figure 20 : Illustrations des différents états sanitaires observés sur le réseau de placettes d'étude du dépérissement : **a.** arbre mort, **b.** arbres présentant une descente de cimes, **c.** et **d.** arbre présentant une défoliation importante, **e.** arbres sains

1.1.3.f Description des pathogènes

Le douglas, espèce exotique introduite sans son cortège de bio-agresseurs, est affecté en France par peu de pathogènes. Cependant, deux d'entre eux : la rouille suisse et le fomes ont été recherchés afin de pouvoir tenir compte de leurs possibles effets sur la perte foliaire et sur la croissance.

La rouille suisse

La rouille suisse est une maladie fongique foliaire. Le principal symptôme de la présence de ce pathogène est le jaunissement et la chute prématurée des aiguilles les plus anciennes. Ce symptôme peut interférer dans la notation de la perte foliaire. Pour pouvoir tenir compte de ce facteur, la présence de rouille suisse a systématiquement été recherchée (observation des aiguilles et branches tombées récemment au sol) sur l'ensemble des placettes du réseau dépérissement.

Le fomes

Le fomes (*Heterobasidion sp*) est un champignon racinaire. Il existe plusieurs espèces de fomes donc deux sont présentes chez le Douglas *Heterobasidion annosum* et *Heterobasidion abietinum* (Aumonier T., comm pers.). Ce champignon contamine les arbres lors des éclaircies par l'intermédiaire des souches d'arbres récemment coupés. Ce champignon colonise les racines et entraîne leur dégradation. Les racines de toutes les tailles peuvent être atteintes (fig. 21b.). Sur douglas, les cas de mortalités disséminées ou groupées sont souvent liés à un affaiblissement préalable des arbres, ce qui justifie l'attention que nous avons porté à la détection de cet agent dans le contexte de dépérissements induits par une sécheresse sévère et prolongée. Chez les douglas adultes, le fomes peut aussi causer des taches d'altération dans le bois au niveau du collet, à la limite du bois de cœur et de l'aubier (Département de la Santé des Forêts 2006). Ce pathogène n'a été observé que dans la région Midi-Pyrénées où les correspondants du DSF signalent régulièrement sa présence et formulaient l'hypothèse que le fomes pourrait être un facteur de vulnérabilité au dépérissement. La présence de carpophores (fig. 21a.) a été recherchée sur l'ensemble des placettes de Midi-Pyrénées. Pour compléter cette information à l'échelle de la placette, un diagnostic individuel a été effectué pour les 450 arbres carottés pour l'analyse de la croissance radiale. Le diagnostic du fomes est généralement effectué sur des rondelles de bois prélevés lors de la coupe des arbres. Dans notre cas nous ne pouvions pas utiliser cette méthode destructive. Nous avons donc prélevé au

collet de chaque de chaque arbre une carotte de bois et nous avons adapté le protocole à nos échantillons.

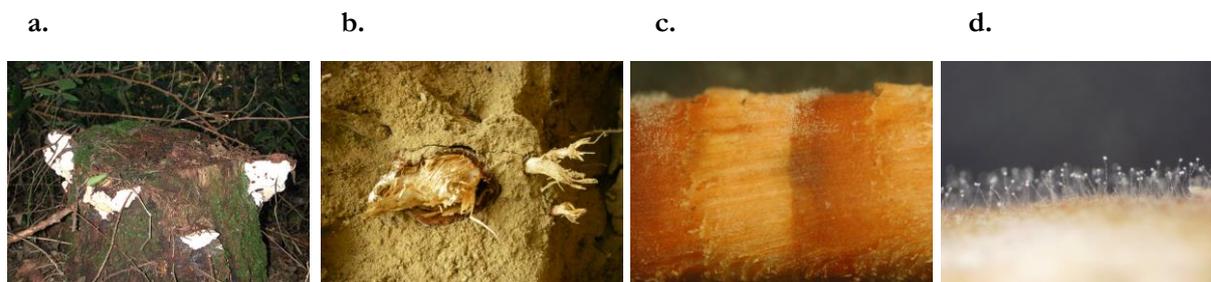


Figure 21 : Illustration de différentes formes sous lesquelles le fomes peut être observé : **a.** carpophores sur souche de douglas, **b.** racines affectées par le fomes, **c.** et **d.** conidies sur carottes de bois de douglas

Le diagnostic repose sur l'incubation des échantillons en condition d'humidité saturante pour permettre l'apparition de fructifications asexuées appelées conidies. Les carottes ont été stockées dans les alvéoles de plaques en polycarbonates bouchées aux extrémités par du coton saturé en eau et ont été maintenues au frais dans des glacières pendant la durée de chaque campagne de terrain. De retour au laboratoire, les carottes ont été mises à incuber (dans leur boîte) dans une enceinte climatique à 14°C (Lung, com. pers.) pendant trois semaines. A l'issue de l'incubation, la présence de conidies (fig. 21c. et d.) a été cherchée visuellement sur chaque échantillon à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement $\times 10$).

1.1.4 Les données complémentaires

1.1.4.a Les données climatiques moyennes sur la période 1961-1990

Les données climatiques moyennes sur la période 1961-1990 ont été extraites de la base de données spatialisées AURELHY de Météo-France (grille 1 km \times 1 km) à partir des coordonnées géographiques de chaque placette à l'aide du logiciel SIGECO (développé par l'unité Ecologie et Ecophysiologie Forestières de l'INRA de Nancy). Les variables extraites concernaient pour chacun des 12 mois : la pluviométrie moyenne, la température minimale et maximale, le nombre de jours de gel. Des variables synthétiques par saison ou année ont été ensuite calculées.

1.1.4.b Les données climatiques journalières

Les données climatiques quotidiennes nécessaires au calcul de bilan hydrique (précipitation et variables nécessaires au calcul de l'évapotranspiration potentielle, cf. § 3) ont été acquises auprès de Météo-France ou mises à disposition par l'INRA.

Les stations météorologiques ont été sélectionnées sur les critères suivants :

- proximité géographique avec le site étudié,
- proximité altitudinale avec le site étudié,
- disponibilité des variables d'intérêt sur les 20 dernières années.

1.1.4.c Historique du peuplement

Pour compléter les observations sur le terrain, nous avons mis à contribution les propriétaires pour obtenir et renseigner l'historique du peuplement et de sa gestion. Les informations ont été recueillies à l'aide d'un questionnaire. Ce questionnaire a permis de recueillir principalement des informations sur la date de plantation, l'antécédent culturel de la parcelle et les traitements réalisés avant plantation, le nombre, les types et les dates d'éclaircies réalisées.

1.1.4.d Calcul du *Site Index* à 50 ans

Le *Site Index* est un indice qui permet de qualifier la performance d'un peuplement par rapport à des tables de productivité. A partir des mesures de hauteurs dominantes effectuées sur le terrain et de l'âge du peuplement obtenu grâce aux historiques (et vérifié à partir des carottes de bois prélevées), le *Site Index* à 50 ans (SI_{50}) a pu être calculé selon la formule établie à partir de peuplements français par (Angelier 2006) (eq.1)

$$\text{Equation. 1 } SI_{50} = \frac{10.905 - 0.2182 \times Age + \frac{H_{dom}}{[1 - \exp(-((2.546 \times Age)^{0.2882}))]^{22.9077}}}{1.5035}$$

avec H_{dom} , la hauteur dominante du peuplement en mètres

Age, âge depuis la graine en années

1.1.4.e Calcul du facteur d'espacement de Hart-Becking

Le facteur d'espacement est utilisé pour caractériser le régime d'éclaircie appliqué à un peuplement (Bouchon 1976) en se basant sur sa densité en nombre de tiges et sa hauteur dominante (eq. 2). Cet indice permet donc de déterminer si la sylviculture du peuplement a été menée de façon dynamique ou au contraire s'il est en retard d'éclaircie. Un facteur d'espacement de 16 % correspond par exemple à des éclaircies faibles, de 20 % à des éclaircies modérées et de 25 % à des éclaircies très fortes.

Equation. 2
$$S = \frac{10^4}{H_{dom}} \sqrt{\frac{2}{N\sqrt{3}}}$$

avec H_{dom} , la hauteur dominante du peuplement en mètres
 N , le nombre de tiges à l'hectare

D'autres indices ont été calculés tels que l'indice RDI *Relative Density Index* (Reineke 1933) ou RD *Relative Density* (Curtis 1982). Ces indices ont été calculés à partir des mesures réalisées en 2008 ainsi qu'en utilisant les estimations de la situation en 2003. Tous ces indices ayant donné les mêmes résultats, nous avons choisi de conserver le facteur S qui est certainement l'indice le mieux connu des forestiers.

1.2 Etude des tests de comparaisons de provenances

1.2.1 Stratégie d'échantillonnage

Pour répondre aux objectifs de cette étude, l'échantillonnage devait être constitué de provenances largement réparties dans l'aire naturelle, à un âge proche de l'âge d'exploitabilité et situées dans au moins deux sites en France présentant des situations pédoclimatiques contrastées. La principale difficulté rencontrée lors de la mise en place de cet échantillonnage vient du fait que les tests de provenances n'ont pas été conçus pour répondre à ce type d'objectif. Tous les tests ne disposent pas de tests homologues et les tests n'ont pas été installés dans le but de maximiser la variation inter-site. De plus, les tests ont été conçus pour étudier la variabilité génétique à un âge relativement jeune (avant 15 ans) et après avoir fourni les premiers résultats, la plupart n'ont plus été mesurés, ni mis à jour (plan et inventaire) depuis de nombreuses années.

Avant de sélectionner les sites, une première étape de recueil des informations a donc été réalisée pour établir un bilan des dispositifs âgés de plus de 30 ans encore existant, de leur composition et du nombre d'arbres restants lors du dernier inventaire. Ce bilan portant sur 22 tests et 373 provenances a permis d'identifier six tests potentiellement utilisables. Après visite, seul cinq sites se sont révélés exploitables (fig. 22). La sélection définitive des provenances n'a été effectuée qu'après la réalisation d'un inventaire sur le terrain permettant la détermination précise du nombre d'arbres restants par provenance dans chaque site. A l'issu de ces inventaires, seules les provenances avec plus de 10 arbres carottables ont été retenues. Au final, 31 provenances ont été sélectionnées avec pour objectif de couvrir une grande partie de l'aire naturelle (fig. 23).

1.2.2 Localisation et caractéristiques stationnelles des sites expérimentaux

Les cinq tests étudiés sont 702.2 Epinal, 704.2 Saint Amans Valtoret, 709.3 Félines-Minervois, 712.1 Saint André les Alpes et 714.1 et 2 le Treps (tab. IVa.). Ils peuvent être divisés en deux groupes au regard de leur composition (tab. IVb.) et de leur localisation. Les tests d'Epinal et de Saint Amans Valtoret sont des tests de provenances commerciales issues de la partie nord du douglas côtier (Sud de la Colombie Britannique, Washington et Nord Oregon). Ces tests ont été plantés respectivement en 1965 et 1967 dans des conditions climatiques et pédologiques favorables au douglas côtier au sein de régions de production en France. La pluviométrie annuelle est en moyenne de 921 mm à Epinal et de 1678 mm à St Amans Valtoret et la température moyenne annuelle est de 10 °C à Epinal et de 13 °C à St Amans Valtoret (période de calcul 1988-2008 Epinal, 1992-2009 St Amans Valtoret). Les tests de Félines-Minervois, Saint André les Alpes et du Treps sont pour leur part composés de provenances issues de récoltes IUFRO dans la partie sud du douglas côtier (Oregon et Californie) et sur l'ensemble de l'aire du douglas intérieur (Colombie Britannique au Nouveau Mexique). Ces tests ont été plantés en 1973, 1976 et 1977 respectivement. Ils sont situés hors des zones de production du douglas. Les tests de Félines-Minervois et du Treps sont installés sous un climat subméditerranéen sur le versant méditerranéen de la Montagne Noire (Félines-Minervois) et dans le massif des Maures (le Treps). Les conditions climatiques sont caractérisées par des températures annuelles élevées (14,3 °C et 13,8 °C) et des pluviométries importantes (1609 mm et 1241 mm) (période de calcul 1989-2009 Félines, 1993-2009 le Treps). Le test de Saint André les Alpes est situé dans le département des Alpes-de-Haute-Provence sous un climat montagnard subméditerranéen, à une altitude de 1400 m.

La pluviométrie annuelle est de 867 mm et la température moyenne annuelle est de 9.7°C (période de calcul 1989-2009).

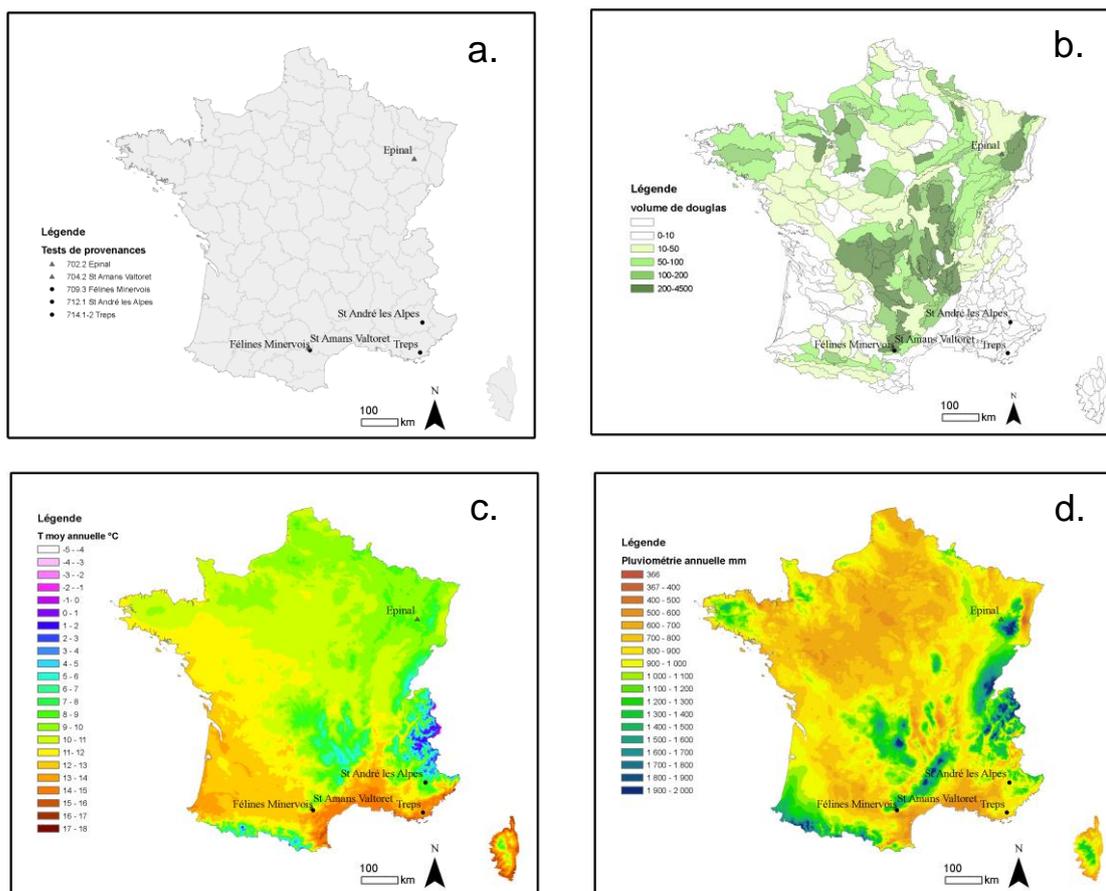


Figure 22 : Localisation des tests de provenances étudiés : **a.** localisation administrative, **b.** localisation vis-à-vis de la répartition du douglas en France, **c.** localisation vis-à-vis de la température moyenne annuelle en °C (modèle Aurhély Météo-France 1971-2000) et **d.** localisation vis-à-vis de la pluviométrie annuelle en mm (modèle Aurélhy Météo-France 1971-2000)

Tableau IVa : Caractéristiques des tests de provenances étudiées

Nom test	Epinal	St Amans Valtoret	Félines Minervois	St André les Alpes	Treps
N° test	1.702.2	1.704.2	1.709.3	1.712.1	1.714.1-2
localisation	Vosges	Tarn - Montagne Noire	Aude - Montagne Noire	Alpes de Haute Provence	Var - Massif des Maures
Plantation	1965	1967	1973	1975	1977
Dispositif	PU = 56	PU = 56	monoarbres	PU = 20	PU = 6
Altitude	492	700	700	1200	620
Pluviométrie	1150 mm	1200 mm	900 mm	850 mm	1100 mm
Climat	Continental	Océanique dégradé	Subméditerranéen	Submontagnard	Subméditerranéen
Géologie	grès	granite	schistes	calcaire	schistes
Ru	141	149	78	120	100
Lai	6.7	7.2	5	4.5	8



Figure 23 : Localisation des provenances étudiées dans l'aire naturelle

Tableau IVb : Nombre d'arbres étudiés par provenance et par site. Chaque provenance est décrite par son code, son nom, son état ou province d'origine aux Etats-Unis et au Canada et par l'altitude de la provenance dans son aire d'origine.

Provenances				Sites				
Code	Nom	Localisation	Altitude (m)	Epinal	St Amans	le Treps	Félines	St André
NANA	Nanaimo	Colombie Britannique	300	15	20	-	-	-
DARR1	Darrington I	Washington	?	20	13	-	-	-
DARR 2	Darrington II	Washington	520	19	21	-	-	-
SKYK	Skykomish	Washington	650	16	19	-	-	-
HUMP	Humptulips	Washington	50	16	16	-	-	-
CAMA	Camano	Washington	70	19	19	-	-	-
JOYC	Joyce	Washington	85	19	18	-	-	-
SL-LA	Silver lake	Washington	350	16	17	-	-	-
TE-CR	Tennas creek	Washington	495	19	16	-	-	-
MA-CR	Marion creek	Oregon	875	20	19	-	-	-
SANT	Santiam	Oregon	1100	18	16	-	-	-
1099	Pine Grove	Oregon	732	-	-	20	-	11
1115	Corvallis	Oregon	76	-	-	12	9	-
1131	Scott Bar	Californie	1006	-	-	20	9	-
1132	Fort Jones	Californie	1158	-	-	19	-	8
1138	Arcata I	Californie	488	-	-	16	12	-
1144	Covelo I	Californie	914	-	-	16	9	-
1148	Willits	Californie	548	-	-	22	10	-
1150	St. Helena Mt.	Californie	716	-	-	17	10	-
1106	Fort St.James	Colombie Britannique	853	-	-	6	20	6
1109	Dunster	Colombie Britannique	818	-	-	-	20	-
1110	Clema	Colombie Britannique	879	-	-	-	19	13
1111	Horsefly	Colombie Britannique	818	-	-	-	20	12
1112	Clinton	Colombie Britannique	1030	-	-	-	19	-
1055	New Port	Washington	727	-	-	16	-	15
1155	Monument Nursery	Colorado	2212	-	-	14	10	10
1161	Pagosa Springs	Colorado	2438	-	-	22	14	-
1160	Pine river Bayfield	Colorado	2255	-	-	12	13	-
1158	Welmor Newlin	Colorado	2697	-	-	11	10	-
1168	Clear creek	Nouveau Mexique	?	-	-	11	12	-
1169	New of St James Canyon	Nouveau Mexique	2438	-	-	13	21	-
298-302	Magdalena Mt. Hop Canyon	Nouveau Mexique	2485	-	-	-	10	8
282-286	Chirachua Mt.	Arizona	1875	-	-	-	15	9

1.2.3 Mesures réalisées

Sur chaque site, le sol a été prospecté à l'aide de sondages à la tarière afin de pouvoir décrire le type de sol et de pouvoir faire une estimation de la réserve utile en eau. Les arbres sélectionnés ont été carotté en 2009 ou en 2010 (voir la section suivante pour plus de détails sur la méthode et le traitement des données).

1.2.4 Données climatiques

Pour chaque site, les données météorologiques journalières de la station la plus proche ont été acquises auprès de Météo-France. La pluviométrie a été extraite du poste météo le plus proche (quelques kilomètres) alors que les autres données moins fréquemment mesurées ont été extraites du poste synoptique le plus proche soit à quelques dizaines de kilomètres. Dans le cas de Saint André les Alpes les températures obtenues ont été corrigées de l'effet de l'altitude en appliquant une relation établie entre les températures du poste le plus près et celles du poste synoptique sur la période étudiée.

2 Méthodologie de l'étude des cernes et traitement des données

2.1 Carottage et préparation des échantillons

L'étude du dépérissement au niveau régional et l'étude des tests de comparaison de provenances ont nécessité le prélèvement de carottes sur 1984 arbres. Le protocole de récolte a été identique pour tous les arbres. Sur chaque arbre, une carotte de 5 mm de diamètre a été prélevée (fig. 24). Le prélèvement a été effectué à 1.30 m du sol à l'aide d'une tarière de Pressler, montée sur un carotteur à moteur thermique (Geremia and Nassau 2006). La tarière est insérée perpendiculairement dans le tronc en visant le cœur de l'arbre. Un échantillon de bois obtenu comprend ainsi la totalité des cernes présents entre le cœur et l'écorce. Chaque carotte est ensuite identifiée par un numéro unique correspondant à l'identité de l'arbre.



Figure 24 : Photographies du prélèvement d'une carotte de bois sur un douglas. **a.** utilisation du carotteur thermique, **b.** et **c.** extraction de la carotte de bois de la tarière

De retour au laboratoire, les carottes ont été placées dans des presses, puis séchées à l'étuve pendant 7 jours à 30°C. Une fois séchée, chaque carotte a été sciée perpendiculairement à la direction des fibres du bois à l'aide d'une scie à lames jumelles, afin d'obtenir une planchette de 2 mm (Perrin and Ferrand 1984). Les planchettes ont été ensuite analysées selon la méthode de microdensitométrie au rayon X (Polge 1966). Les planchettes ont été exposées durant 15 minutes aux rayons X, issus d'une source se situant à 1,57 m des planchettes dans des conditions électriques standard (tension d'accélération = 9 kV ; intensité du flux = 10 mA). Les radiographies (obtenues sur des films Kodak Industrex M100) ont été ensuite scannées à une résolution de 1000 dpi (scanner Epson 1680 pro).

2.2 Acquisition des données

2.2.1 Données brutes

Les radiographies ont été analysées avec le logiciel d'analyse d'image WinDendro (Guay et al. 1992). L'analyse des niveaux de gris mesurés sur la radiographie permet la construction de profils microdensitométriques (Polge 1966) (fig. 25a. et 25b.). Une cale étalon composée de douze paliers de densité a été radiographiée en même temps que les échantillons pour permettre de calibrer les niveaux de gris observés et de les transformer en valeurs de densité. Les valeurs de densité sont estimées à intervalles réguliers (25,4 μm) le long d'un chemin parcourant le rayon sur une largeur de 1 mm. La limite de chaque cerne est placée automatiquement sur le chemin par le logiciel sur la base des variations de niveau de gris, puis vérifiée et corrigée manuellement par l'opérateur. Les largeurs de cernes (fig. 25c.) sont calculées perpendiculairement aux limites de cernes ainsi placées. Pour chaque année de croissance de l'arbre, ont été obtenus une valeur de largeur de cerne et un profil de variation de densité.

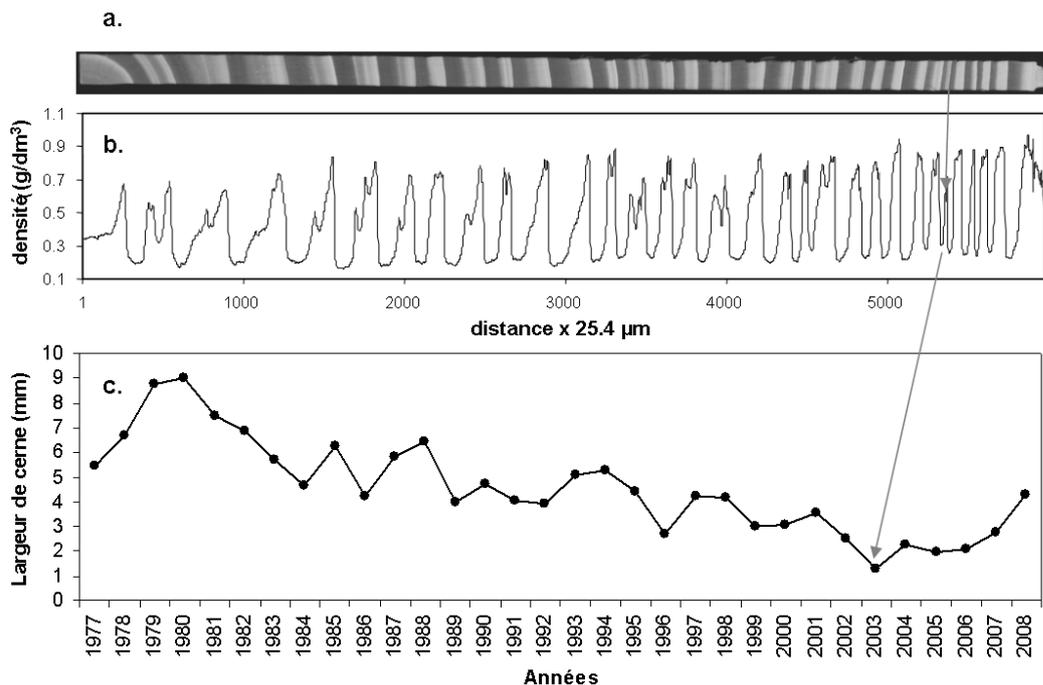


Figure 25 : Illustration des données acquises à partir d'une carotte de bois de douglas. **a.** radiographie aux rayons X de la planchette de bois issue de la carotte. **b.** Profil de densité correspondant aux variations de niveau de gris observées à un pas de 25.4 μm sur la radiographie. **c.** Profil de largeurs de cernes obtenues par la mesure perpendiculaire de la distance entre deux limites de cerne.

2.2.2 Interdatation

L'interdatation, ou synchronisation des séries de largeurs de cernes, permet de vérifier l'absence d'erreur dans l'attribution de la date à chaque cerne. Ces erreurs peuvent être dues à des erreurs de saisie, des faux-cernes ou des cernes manquants. Les erreurs sont identifiées par comparaison entre la chronologie de l'arbre à contrôler et une chronologie de référence.

Le principe de l'interdatation repose sur l'utilisation d'années caractéristiques pour lesquelles la grande majorité des arbres présente le même comportement (Schweingruber 1988). Une année est considérée comme *caractéristique* lorsque l'écart entre la largeur du cerne de l'année et de celle du cerne formé l'année n-1 est d'au moins 10 %, et qu'au moins 65 % des arbres présentent le même comportement pour cette année. Elle est définie comme *très caractéristique* quand au moins 75 % des arbres réagissent de la même façon (Lebourgeois and Becker 1996). L'interdatation s'effectue en deux étapes. Premièrement, une chronologie de référence est construite avec l'ensemble des carottes d'une placette et les années caractéristiques de croissance sont identifiées. Deuxièmement, la synchronisation de la chronologie avec la chronologie de référence est évaluée par un coefficient de corrélation et vérifiée visuellement à l'aide des années caractéristiques.

Le douglas est caractérisé par une croissance forte (cernes larges) et une transition nette entre le bois final et le bois initial de l'année suivante. Ces caractéristiques facilitent la détection des limites de cernes et minimisent le risque d'erreur. Cependant, cette étape clé d'interdatation nous a permis d'identifier des cernes manquants après 2003, notamment chez les arbres présentant des descentes de cimes. L'interdatation a été effectuée avec le logiciel *Interdat* développé par J. L. Dupouey (INRA Nancy).

2.2.3 Calculs de variables complémentaires

2.2.3.a Age cambial

L'âge cambial d'un cerne est l'âge du cambium au moment de la formation de ce cerne pour la hauteur considérée (dans cette étude 130 cm depuis le sol). Il est déterminé par la position du cerne comptée depuis la moelle. Dans le cas où la carotte passe près du cœur mais ne contient pas la moelle, le nombre de cernes manquants a été estimé. Cette estimation est réalisée en plaçant la carotte sur une cible (Liu 1986). Le nombre de cernes manquant et la distance au cœur sont estimés en faisant coïncider la courbure des limites de cernes sur différentes cibles représentant différentes largeurs de cernes.

2.2.3.b Surface de cerne

Les surfaces de cernes donnent en effet une meilleure estimation de l'accroissement en biomasse que les largeurs (Pardé and Bouchon 1988; Becker et al. 1994). Elles permettent de corriger l'effet de la décroissance géométrique de la largeur en fonction de la position relative du cerne par rapport au centre. La surface de chaque cerne correspondant à l'accroissement annuel en surface terrière est calculé à partir des largeurs de cernes et des distances au cœur de chaque cerne (eq. 3). Le tronc est considéré comme cylindrique et le cœur centré dans le tronc.

Equation. 3 $S_n = \pi \times (R_{n-1} + L_n)^2 - \pi \times R_{n-1}^2$ avec S_n l'accroissement en surface de l'année n
 R_{n-1} le rayon de l'arbre pour l'année $n-1$
 L_n la largeur du cerne de l'année n

2.2.3.c Largeur et proportion d'aubier

La limite entre l'aubier et le duramen a été notée lors de la récolte sur chaque carotte. La limite a été déterminée sur le critère de coloration (chez le douglas, le duramen est de couleur rouge saumoné alors que l'aubier est de couleur crème) et de présence d'humidité reflétant la présence de sève brute. De retour au laboratoire, la largeur d'aubier et la longueur totale de la carotte ont été mesurées au millimètre près avec un réglet métallique. Certaines carottes présentaient des discontinuités de l'humidité dans l'aubier, cette caractéristique semble indiquer qu'une partie de l'aubier chez cet arbre n'était plus fonctionnelle car il n'assurait pas le transport de la sève. Nous avons donc mesuré l'aubier de deux façons distinctes (fig. 26) : la longueur totale de l'aubier déterminée à partir de la différence de coloration avec le duramen et la longueur de l'aubier « fonctionnel » mesurée en cumulant des longueurs des zones humides. La longueur de l'aubier étant liée en partie à la longueur de la carotte, les longueurs ont été transformées en rapport d'aubier en divisant la longueur d'aubier par la longueur totale de la carotte.



Figure 26 : Photographie de trois exemples d'aubier observé, illustrant les mesures réalisées : en vert longueur de l'aubier total, en bleu la longueur de l'aubier fonctionnel et en rouge longueur de duramen. **a.** aubier continu en quasi-totalité fonctionnel **b.** aubier fonctionnel discontinu, alternance de zones sèches. **c.** aubier fonctionnel ne présentant qu'une petite partie de l'aubier total

2.2.3.d Variables microdensitométriques

Le profil de microdensité est intégrateur des caractéristiques anatomiques du bois (Decoux et al. 2004). Pour synthétiser les données du profil de façon à ne conserver que quelques variables informatives (Mothe et al. 1998a), sept variables classiquement utilisées en microdensitométrie ont été calculées. Leur utilisation permet la comparaison des résultats obtenus avec la plupart de ceux existant dans la littérature (Park et al. 2006). Ces variables décrivent synthétiquement les deux composantes du cerne que sont le bois initial et le bois final (fig.27). Les densités sont exprimées en g.cm^{-3}

Les variables sont :

- Do, densité moyenne du cerne, Moyenne des densités de tous les points du cerne
- Di, densité du bois initial, Moyenne des densités de tous les points du bois initial
- Df, densité du bois final, Moyenne des densités de tous les points du bois final
- Ma, densité maximum du cerne, correspondant à la densité moyenne des 5 % de points les plus denses
- Mi, densité minimum du cerne, correspondant à la densité moyenne des 5 % de points les moins denses.
- Lfp, pourcentage de bois final
- Co, le contraste intra-cerne $Co = Ma - Mi$

La limite entre le bois initial et le bois final est déterminée à partir du profil de densité intra-cerne selon la méthode à seuil variable (ou moyenne des extrêmes). Elle est placée sur le premier point du profil dont la valeur correspond à la moyenne de la valeur de la densité minimale et de la valeur de la densité maximale du cerne correspondant (Mothe et al. 1998b). La position de la limite ainsi que l'ensemble des variables sont calculées à l'aide de fonctions créées dans le logiciel R (R Development Core Team 2008).

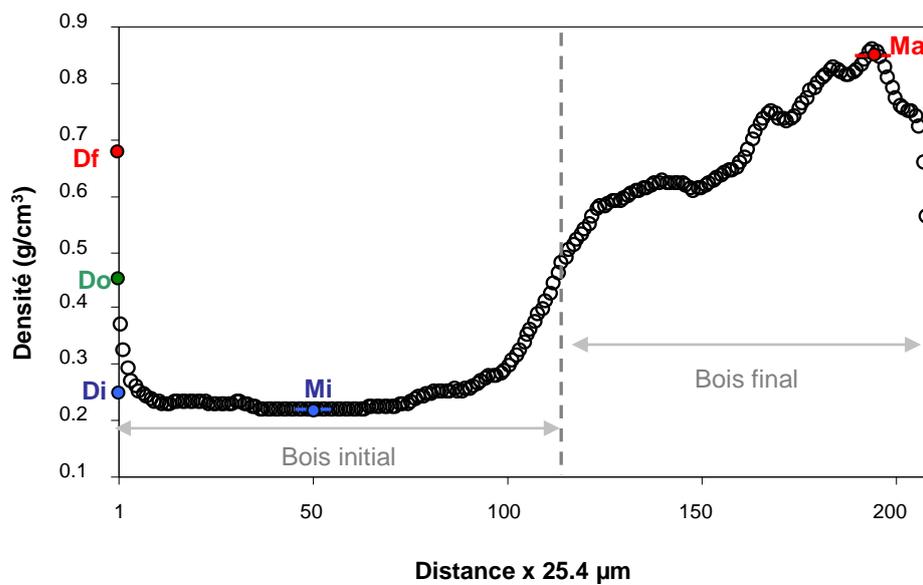


Figure 27 : Illustration d'un profil intra cerne de densité du bois de douglas. Les données extraites de ce profil sont : la densité moyenne du cerne (Do), densité minimum du cerne (Mi), densité maximum du cerne (Ma), densité du bois initial (Di), densité du bois final (Df) et le pourcentage de bois final.

2.3 Standardisation des données

La standardisation des données de croissance est une étape indispensable pour pouvoir comparer les valeurs mesurées dans des cernes d'âge cambial différent. Dans cette étude la standardisation a pour objectif de conserver le signal climatique et la dynamique du dépérissement en éliminant des séries chronologiques les tendances à long terme liées au vieillissement du cambium, aux effets de taille, aux modifications à long terme de l'environnement et une partie des tendances à moyens termes liées à la sylviculture et à l'évolution de la compétition. De nombreuses techniques de standardisation existent pour éliminer les tendances indésirables (Cook et al. 1990). Nous avons choisi d'utiliser une fonction sinusoïdale cubique (smoothing cubic spline) (Cook and Perters 1981) avec une fréquence de réponse de 20 ans. Cette méthode a été utilisée pour toutes les standardisations mais de manières différentes en fonctions des analyses que l'on souhaitait effectuer.

2.3.1 Standardisation de la croissance radiale des arbres carottés dans les tests de comparaison de provenances

Pour effectuer la standardisation des surfaces de cerne nous avons utilisé un package R dédié à la dendrochronologie (DplR développé par (Bunn 2008)). Ce package possède une fonction appelée « *detrend.series* » qui permet d'appliquer à chaque série individuelle un ajustement selon le critère choisi. Dans notre cas, nous avons appliqué un ajustement de type spline avec une fréquence de réponse de 20 ans (fig. 28). Pour chaque arbre le modèle d'ajustement est calculé sur l'ensemble des cernes. L'indice de croissance de chaque cerne est obtenu en divisant la valeur de surface de cerne par la valeur prise par la fonction d'ajustement la même année.

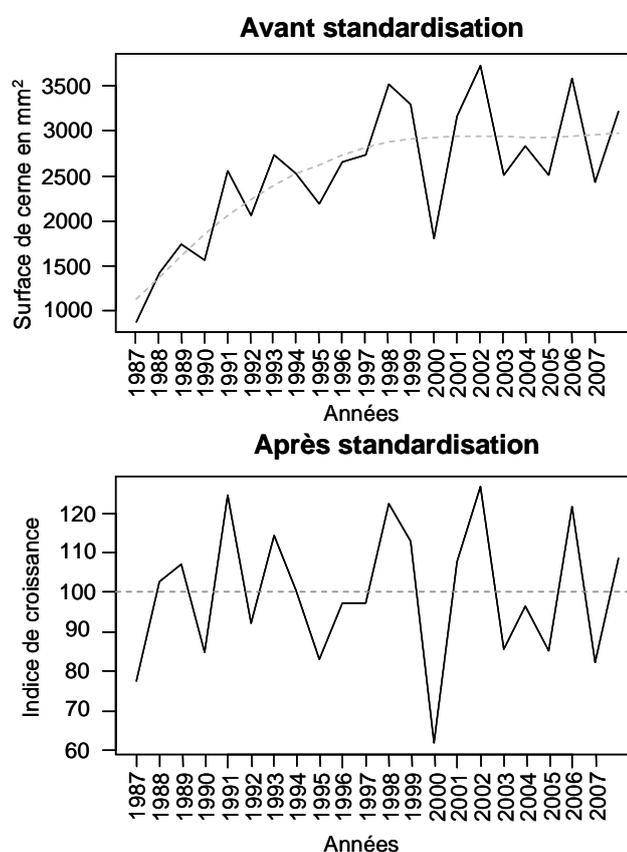


Figure 28 : Série individuelle de croissance avant standardisation et après standardisation (en tiret le modèle d'ajustement). Exemple d'un douglas du test de comparaison de provenances de Félines-Minervois

2.3.2 Standardisation de la croissance radiale des arbres carottés pour l'étude du dépérissement

2.3.2.a Pour l'analyse des relations avec le déficit hydrique et l'identification des facteurs de vulnérabilité à l'échelle de la placette

La méthode de standardisation utilisée dans l'étude du dépérissement est différente de celle exposée précédemment. L'observation de la courbe moyenne de surface de cerne par placette montre chez une grande majorité d'entre-elles une forte diminution de la croissance dès 2003 et pendant plusieurs années consécutives. Cette période de diminution anormale de croissance étant de durée assez grande (3 à 5 ans) par rapport à la fréquence de standardisation de 20 ans utilisée, le risque que la standardisation ajuste de cette tendance était non négligeable. Ainsi pour éviter de sous-estimer la diminution de croissance pendant la période de dépérissement nous avons choisi de calculer le modèle d'ajustement sur la période précédant 2003 et de prédire les valeurs prises par ce modèle pour la période 2003–2008 en fonction de la tendance calculée par le modèle sur la période précédente (fig. 29).

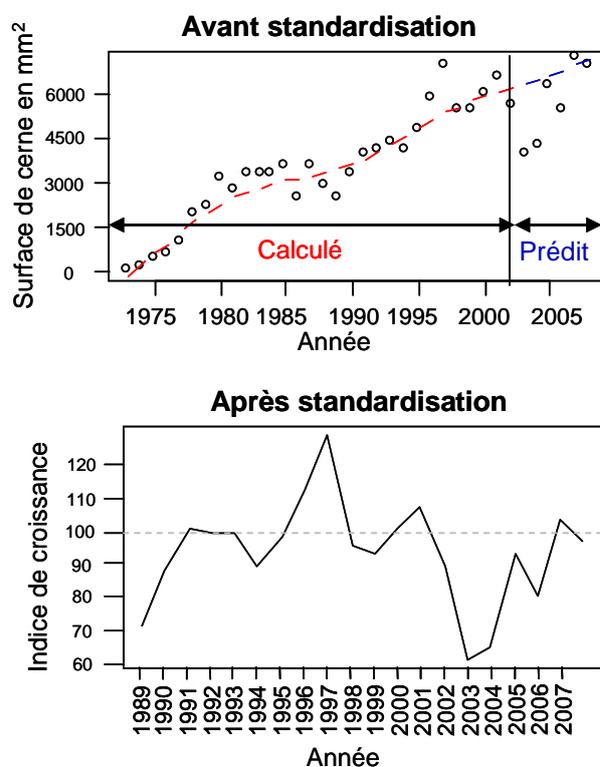


Figure 29 : Série moyenne de croissance d'une placette avant standardisation et après standardisation (en tiret le modèle d'ajustement en rouge calculé sur la période précédant 2003, en bleu prédite à partir du modèle calculé pour la période 2003-2008). Exemple d'une placette du Tarn

Le package R utilisé pour la standardisation de croissance dans les tests de comparaison de provenances ne permettait pas de réaliser ce type de prédiction. Nous avons donc utilisé une fonction spline classique de R dont nous avons paramétré les degrés de liberté afin que la fréquence de 20 ans soit respectée sur l'ensemble des placettes sur la période précédant 2003. Les prédictions du modèle pour la période 2003-2008 ont été obtenues à partir de la fonction *predict* de R. Les indices de croissance ont ensuite été obtenus en divisant les surfaces de cerne par les valeurs prises par le modèle d'ajustement et en multipliant le résultat par 100.

2.3.2.b Pour l'analyse des types de croissance entre arbres de différents états sanitaires

Pour pouvoir comparer la croissance d'arbres de différents états sanitaires, les indices de croissance ont été calculés pour chaque série individuelle. Le modèle d'ajustement défini à l'échelle de la placette (cf. paragraphe précédent) a été appliqué à tous les arbres de la placette. L'indice de croissance a ensuite été obtenu en divisant la surface de cerne par la valeur prise par le modèle d'ajustement et en multipliant le résultat par 100. Cette méthode permet donc de comparer les types et le niveau de croissance de chaque arbre par rapport à la croissance moyenne attendue à l'échelle de la placette (fig. 30).

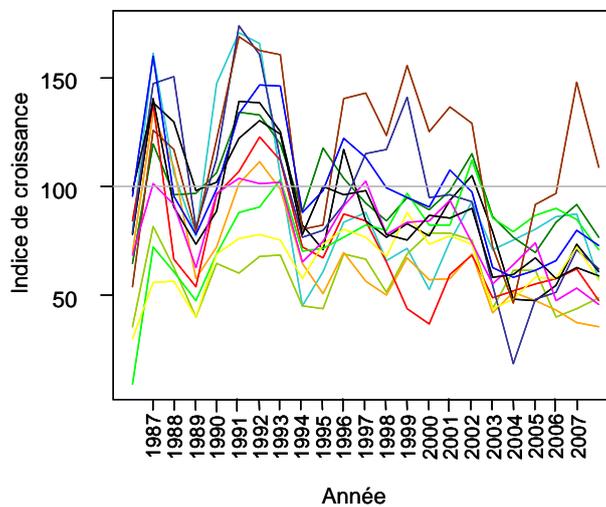


Figure 30 : Exemple de quatorze séries individuelles de croissance obtenues après standardisation avec le modèle d'ajustement défini à partir de la série moyenne de la placette. Exemple d'une placette du Tarn

3 Caractérisation et quantification du déficit hydrique

3.1 Le modèle de bilan hydrique utilisé : Biljou[©]

Un bilan hydrique a été calculé, jour par jour, pour l'ensemble des sites étudiés (60 placettes de l'étude dépérissement et les cinq tests de comparaison de provenances) à l'aide du modèle de bilan hydrique journalier Biljou[©] (Granier et al. 1999). Ce modèle de bilan hydrique est basé sur les processus écophysologiques qui régissent les flux d'eau dans le système sol-arbre-atmosphère. Il calcule au pas de temps journalier des flux d'eau entrants et sortants de l'écosystème. Dans ce modèle 1D, les flux entrants considérés sont les précipitations (les apports latéraux ou ruissellements étant considérés comme équilibrés entre les départs et les arrivées). Les flux sortants sont : la transpiration, l'interception, l'évapotranspiration du sol et du sous-étage et le drainage de l'excès d'eau vers les couches profondes. Le calcul des flux est fonction des données climatiques journalières et des caractéristiques du sol et du couvert du peuplement. L'ensemble des calculs a été réalisé à l'aide de l'application web permettant d'exécuter Biljou[©] développée par l'unité Ecologie et Ecophysologie Forestières (Bréda and Granier 2011).

3.2 Les variables climatiques et les paramètres

3.2.1 Les données climatiques

Les variables climatiques journalières utilisées sont issues de stations météorologiques de Météo-France et de l'INRA sélectionnées pour chaque site d'étude. Six variables climatiques journalières achetées pour chaque site sont nécessaires : la hauteur des précipitations en millimètre, le rayonnement global en joules.cm⁻², la température minimum en degrés Celsius, la température maximum en degrés Celsius, l'humidité relative de l'air en pour cent, la vitesse du vent à 10 mètres en m.s⁻¹ (à 2 mètres pour les stations INRA). A partir de ces variables, la température moyenne (moyenne des températures maximum et minimum) et le déficit de saturation de l'air (*dsat*, eq. 4) sont calculés.

$$\text{Equation 4 } dsat = \left(1 - \frac{hum}{100}\right) \times 5.99 \times e^{7.062 \times \ln(1 + 0.01063 \times t_{sec})}$$

avec *dsat* déficit de saturation de l'air en % ;
hum humidité relative en % ;
tsec température moyenne en °C.

Les précipitations permettent d'estimer les flux entrants après calcul de l'interception et de l'écoulement le long des troncs. Le rayonnement global, la vitesse du vent, la température moyenne et le déficit de saturation de l'air sont utilisés par le modèle, pour calculer l'évapotranspiration potentielle (ETP) selon la formule de Penman. L'ETP est utilisée pour calculer l'ETR journalière du peuplement.

3.2.2 Les paramètres caractéristiques des interfaces sol-racines et couvert-atmosphère

3.2.2.a Le sol

La description du profil de sol sur chaque site a permis de définir la texture (selon Jamagne, 1967, fig. 31), la charge en cailloux, la profondeur d'apparition et le type de la contrainte à l'enracinement (dalle ou forte compacité) et la distribution verticale de l'enracinement fin noté en classes d'abondance.

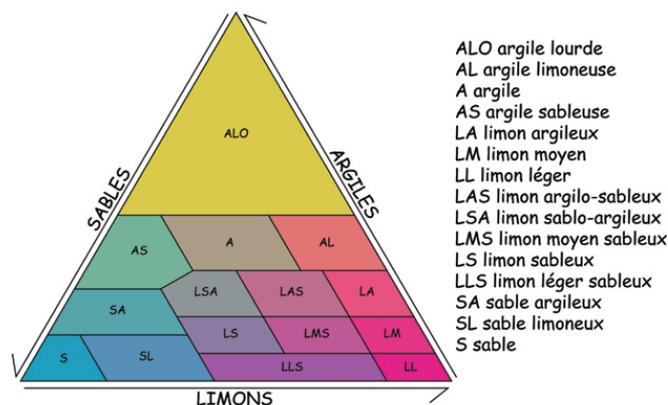


Figure 31 : Diagramme des textures de sol en fonction des proportions de sables, d'argiles et de limons selon Jamagne (1967)

Ces observations nous ont permis de regrouper les horizons en couches de sols homogènes en termes de texture, structure et d'enracinements. Pour paramétrer le calcul du bilan hydrique, chaque couche est décrite par une valeur de :

- **réserve utile**, déterminée en fonction de l'épaisseur, de la charge en cailloux et du coefficient de teneur en eau correspondant à la texture (selon Baize et Jabiol, 1995) ;
- **humidité au point de flétrissement**, valeur correspondante à la texture selon Baize et Jabiol, 1995) ;
- **densité apparente**, valeur correspondante à la texture selon Baize et Jabiol, 1995) ;
- **proportion de racines**, déterminé à partir de l'observation de la répartition des racines dans le profil.

Tableau V : Valeur des paramètres sol selon les textures : humidité pondérale au point de flétrissement en %, densité apparente en g.cm⁻³ et réserve utile en mm.cm⁻¹ (selon Baize et Jabiol, 1995)

Classe de texture	Humidité au point de flétrissement	Densité apparente	Réserve utile
S	3	1.35	0.70
SL	5	1.40	1.00
SA	10	1.50	1.35
LLS	7	1.50	1.20
LS	9	1.45	1.45
LMS	9	1.45	1.60
LSA	11	1.50	1.65
LAS	12	1.45	1.75
LL	8	1.45	1.30
LM	10	1.35	1.75
LA	13	0.40	1.95
AS	22	1.55	1.70
A	25	1.45	1.75

3.2.2.b L'indice foliaire du peuplement

Le peuplement est caractérisé par le LAI (Leaf Area Index). Le LAI influence la transpiration, l'interception des pluies et l'évapotranspiration du sol et de la végétation. Pour déterminer le LAI de chaque peuplement nous avons utilisé une méthode indirecte par allométrie afin d'estimer la surface foliaire. Après une exploration des différentes relations existantes dans la littérature (Waring et al. 1980; Brix and Mitchell 1983; Marshall and Waring 1986; Borghetti et al. 1986; Espinosa Bancalari et al. 1987; St.Clair 1993; Smith 1993; Turner et al. 2000; McDowell et al. 2002), nous avons conclu que les relations basées sur les surfaces d'aubier donnaient les résultats les plus satisfaisants en termes de gamme de LAI calculés que les relations basées sur le diamètre à 1,30 m. Parmi les relations établies à partir de la surface d'aubier (Brix and Mitchell 1983; Marshall and Waring 1986; St.Clair 1993; McDowell et al. 2002), nous avons choisi d'utiliser celle développée par Mc Dowell et al. en 2002, pour les deux raisons suivantes :

- cette relation a été établie sur des arbres d'âges différents (20, 40 et 450 ans) contrairement aux autres relations établies à un âge donné
- les valeurs de LAI obtenues étaient cohérentes avec celles mesurées chez le douglas d'après Bréda et al. 2002 (valeur moyenne de 6 d'après Bréda et al. 2002 et valeur moyenne calculé pour les 30 placettes situées en Bourgogne de 6,1).

Calcul du LAI dans les tests de comparaison de provenances

Pour le deuxième groupe de tests (Epinal, St Amans), la méthode allométrique exposée ci-dessous a été appliquée. La surface d'aubier et la surface foliaire ont été calculées à partir des données de circonférences recueillies sur tous les arbres du dispositif lors des inventaires. Pour le premier groupe de tests (Félines, St André, le Treps), la structure en bloc et la fragmentation des dispositifs entraînent une discontinuité du couvert forestier qui ne permet pas de calculer le LAI à partir de cette méthode. De plus la relation allométrique utilisée n'est pas valable pour les douglas de la variété intérieure. Une valeur moyenne de LAI donc a été fixée à dire d'expert (Bréda et al. 2002).

1. Estimation de la surface d'aubier de chaque arbre à partir de son diamètre à 1,30 m

Le calcul du LAI nécessite la surface d'aubier de tous les arbres du dispositif ou de la placette pour lesquels on souhaite effectuer ce calcul. La surface d'aubier n'ayant été mesurée que sur les arbres carottés, nous avons cherché à l'estimer pour l'ensemble des arbres. La surface d'aubier mesurée sur les individus du test de comparaison de provenance d'Epinal et sur les arbres sains carottés en Bourgogne (soit un total de 423 arbres) nous ont permis d'établir une relation entre le diamètre à 1,30 m et les surfaces d'aubier (fig. 32). Cette relation comparable avec celles décrites dans la littérature (Brix and Mitchell 1983; Marshall and Waring 1986; St.Clair 1993) a été utilisée pour estimer la surface d'aubier de tous les arbres.

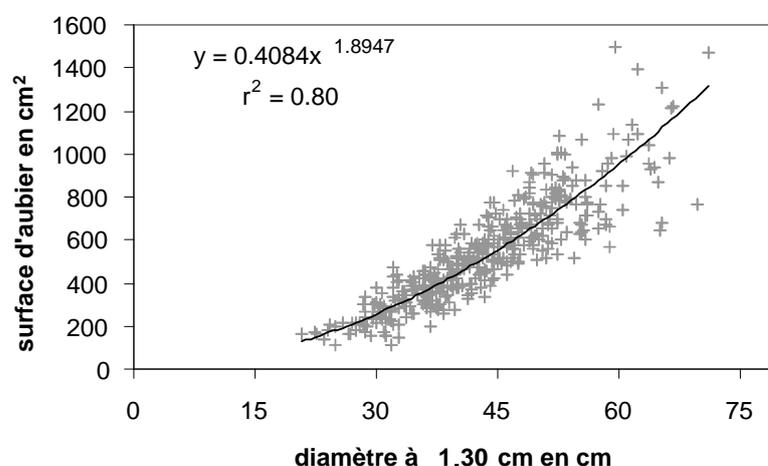


Figure 32 : Relation entre la surface d'aubier et de diamètre à 1,30 établie sur un échantillon de 423 douglas

2. Calcul de la surface foliaire par arbre

La surface foliaire de chaque arbre a été calculée selon la relation établie par McDowell et al. 2002 (eq.5).

Equation 5 $SF = 0.46 \times SA$ avec SF , surface foliaire en m^2
 SA , surface d'aubier en cm^2

3. Calcul du LAI

Le LAI est obtenu en divisant la somme des surfaces foliaires de tous les arbres par la surface de la placette ou du dispositif (Bréda 2003).

Calcul du LAI sur le réseau de placettes dépérissement

L'objectif de cette étude était de quantifier l'intensité du déficit hydrique ayant entraîné le dépérissement et de le comparer aux intensités des sécheresses antérieures. Dans de nombreux peuplements, des éclaircies sanitaires ont été réalisées entre 2003 et notre passage. Pour que l'estimation du LAI soit représentative de la situation en 2003 et qu'il ne soit pas sous-estimé par les éclaircies ayant eu lieu depuis, nous avons reconstitué la densité du peuplement en 2003. Cette reconstitution est basée sur les relevés de souches consolidés par les informations recueillies auprès des propriétaires sur les dates d'éclaircie. Nous avons inventorié sur chaque placette les souches qui correspondaient à des arbres sur pied en 2003. Le diamètre à 1,30 m de ces arbres au moment de leur exploitation a été estimé à partir d'une relation entre le diamètre mesuré à 1.30 et celui mesuré à la souche. Pour établir cette relation, nous avons mesuré sur notre réseau 168 arbres de diamètre à 1.30 m compris entre 5 cm et 65 cm (fig.33).

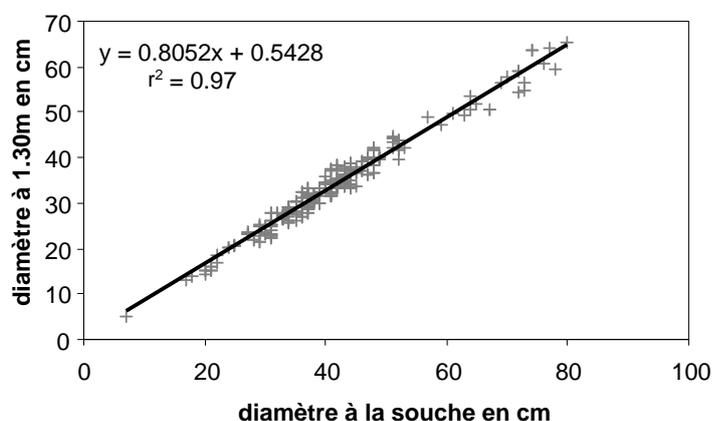


Figure 33 : Relation entre le diamètre à 1,30 m en cm et le diamètre à la souche établie sur un échantillon de 168 douglas

A partir de la date d'éclaircie, de l'estimation du diamètre à 1,30 m et de l'accroissement annuel moyen mesuré sur la placette, le diamètre à 1,30 m en 2003 a pu être estimé. Pour les arbres encore sur pied, leur diamètre en 2003 a été estimé en retirant l'accroissement moyen mesuré sur la placette. Le calcul du lai par placette a donc été effectué comme pour les tests de comparaison de provenances en déterminant la surface d'aubier de chaque arbre présent en 2003 à partir de la reconstitution de son diamètre en 2003, puis en calculant la surface foliaire à partir de la surface d'aubier et enfin en divisant la surface foliaire totale par la surface de la placette.

3.3 Sorties du modèle et indices de sécheresse utilisés

Le modèle Biljou[®] permet de calculer au pas de temps journalier la réserve relative en eau du sol. Le déficit hydrique intervient lorsque la réserve en eau du sol chute en dessous du seuil de 40 % de la réserve maximale en eau du sol. Les variations journalières de la réserve relative en eau du sol permettent de calculer trois indicateurs du déficit hydrique : une intensité, une durée et une date de début (fig. 34).

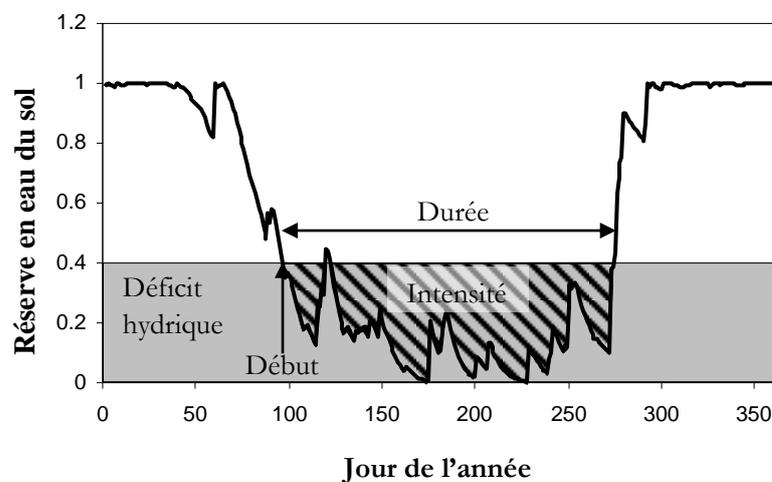


Figure 34 : Evolution journalière de la réserve relative en eau du sol pour l'année 2003 pour une placette d'étude du dépérissement située en Bourgogne. Le déficit hydrique est caractérisé par sa durée, sa date de début et son intensité. Calcul réalisé avec le modèle de bilan hydrique Biljou[®] (Granier et al, 1999)

4 Analyses complémentaires

4.1 Cartes de vulnérabilité et de risque réalisé

Afin d'évaluer la vulnérabilité et l'impact sur la croissance du douglas du dépérissement à l'échelle de la France, les modèles obtenus à l'échelle de la France et des deux régions étudiées ont été extrapolés à l'ensemble des peuplements de douglas recensés par l'IFN. Les données nécessaires à la réalisation de ces cartes ont été extraites de différentes bases de données.

4.1.1 Les données IFN

La base de données de l'IFN comporte 3564 placettes de douglas étudiées lors des inventaires effectués entre 1990 et 2009. Entre 1990 et 2004, la méthode d'inventaire de l'IFN était basée sur une grille d'échantillonnage systématique (1km×1km) dans chaque département. Durant cette période tous les départements ont été échantillonnés une fois et sur les 100 000 placettes décrites 2773 correspondaient à des peuplements de douglas. En 2004, la méthode d'inventaire a changé pour une grille d'échantillonnage systématique (10km×10km) pour pouvoir échantillonner la France entière chaque année et assurer une couverture au kilomètre tous les dix ans. Cependant la méthodologie d'observation basée sur des cercles concentriques n'a pas changé, ce qui garantit la compatibilité des données. Sur chaque placette étudiée, l'IFN a relevé des données stationnelles, dendrométriques et floristiques. Dans le cadre du programme dryade, l'IFN a mis à notre disposition la topographie, l'âge du peuplement, la réserve utile et l'indice d'EllenbergN pour chacune des 3564 placettes.

4.1.2 Les données climatiques moyennes sur la période 1971-2000

Pour chacune des 3564 placettes de l'IFN, les données climatiques moyennes sur la période 1971-2000 ont été extraites de la base de données spatialisées AURELHY de Météo-France (grille 1 km × 1 km) à partir des coordonnées géographiques de chaque placette à l'aide du logiciel SIGECO développé par l'unité Ecologie et Ecophysiologie Forestières de l'INRA de Nancy. Les moyennes mensuelles de température et de précipitation ont été ensuite utilisées pour calculer les variables annuelles et saisonnières.

4.1.3 Les données de l'intensité de l'aléa climatique

Pour chacune des 3564 placettes de l'IFN, l'intensité du déficit hydrique a été calculée à partir du modèle de bilan hydrique (Biljou[®]) avec les paramètres suivant LAI = 6 et réserve utile = 104 mm (paramètres d'un vrai peuplement de douglas situé dans l'arboretum de Champenoux). Les données climatiques journalières nécessaires au calcul du bilan hydrique ont été extraites de la base de données spatialisée SAFRAN de Météo-France (grille 8 km×8 km). Les calculs ont été effectués annuellement puis le déficit hydrique a été cumulé sur la période de dépérissement.

4.2 Etude de l'évolution individuelle du dépérissement et de la mortalité entre 2005-2008 par le suivi de l'aspect visuel du houppier en Midi-Pyrénées

Les observations de l'état sanitaire des houppiers réalisées au cours de cette thèse ont été effectuées une seule année, en 2009, ne permettant donc pas d'étudier une évolution temporelle. Les évolutions des statuts sanitaires des arbres, avant leur mort et avant et après l'apparition du stade qualifié de dépérissant, sont donc basées sur les observations réalisées par le CRPF sur leur réseau « Dépérissement Douglas ». Ce réseau de 60 placettes est situé dans le Tarn et l'Aveyron et comporte 1410 arbres suivis depuis 2005. Une partie des peuplements de ce réseau sont communs avec ceux utilisés de cette thèse pour l'étude dendro-écologique du dépérissement mais les arbres étudiés sont différents. Dans ce réseau, les arbres sont notés chaque année, en leur affectant une classe d'état sanitaire. Ces classes sont au nombre de cinq. Elles ont été établies sur des critères de perte foliaire et de coloration anormale. Pour pouvoir mieux comprendre la signification de ces classes, nous avons effectué une double notation sur une grande partie du réseau du CRPF avec le système de notation CRPF et le protocole de notation du DSF (séparant l'estimation de la perte foliaire et la notation de la coloration anormale).

Les classes de notation utilisées par le CRPF correspondent aux critères suivants :

SD arbre sain dense avec des pertes foliaires faibles (inférieure ou égale à 20%),

SC arbre sain clair dont les pertes foliaires sont telles que le tronc est visible sur la majeure partie du houppier (correspondant à une perte supérieure ou égale à 30%) ,

DP arbre dépérissant jaunissant, présentant une perte foliaire importante et une coloration anormale,

DHS arbre présentant une descente de cime,

M arbre mort.

Les notations annuelles des statuts de chaque arbre de 2005 à 2008, permettent d'étudier l'évolution du dépérissement ainsi que le statut des arbres les années précédant leur mort.

4.3 Analyses des facteurs individuels de dépérissement et de mortalité

L'ensemble des analyses ont été réalisées sur deux groupes de placette. Pour étudier les différences, entre arbres morts et arbres vivants sains, seules les placettes où il y avait au moins un arbre mort ont été utilisées et les arbres sains SD et SC ont été regroupés en une seule classe nommée S. Pour étudier les différences entre arbres vivants de différents états sanitaires, seules les placettes où il y avait au moins un arbre dépérissant ont été utilisées. Cette division en deux groupes permet de faciliter les analyses en travaillant sur des plans d'échantillonnages quasi complets : tous les états sanitaires étant présentés dans toutes les placettes (sauf l'état sanitaire DHS de par le nombre faible d'observation).

4.3.1 Circonférence du tronc en 2009 et état sanitaire

Les différences de circonférence entre arbres de différents états sanitaires ont été recherchées dans les deux régions en utilisant une analyse de variance. Tous les arbres dominants et co-dominants ont été utilisés et pas seulement les arbres carottés. Les circonférences sont variables entre placette, car elles sont principalement liées à l'âge du peuplement et à la sylviculture. Nous avons choisi d'intégrer l'effet placette comme effet fixe. Après la mise en évidence d'un effet significatif de l'état sanitaire, l'identification de différences entre classes a été recherchée sur les résidus issus de l'effet placette.

4.3.2 Croissance relative durant la période 1989-2008

A partir des indices de croissance calculée au niveau individuel, les différences entre groupes d'états sanitaires ont été recherchés systématiquement, année par année, sur la période 1989-2008, en utilisant un modèle d'analyse de variance à un facteur (état sanitaire).

4.3.3 Densité durant la période 1989-2008

Les données de densité n'ayant pas été standardisées, nous avons choisi d'intégrer l'effet placette comme effet fixe. Après la mise en évidence d'un effet significatif de l'état sanitaire, les différences entre classes ont été recherchées, systématiquement année par année sur la période 1989-2008, en utilisant un modèle d'analyse de variance à un facteur (état sanitaire) sur les résidus après retrait de l'effet placette.

4.3.4 Infection par le fomes

Pour déterminer si l'infection par le fomes avait une incidence sur l'état sanitaire visuel des arbres, nous avons testé la différence de pertes foliaires, entre les arbres affectés et non affectés, sur l'ensemble des arbres situés sur des placettes où au moins un arbre a été affecté par une analyse de covariance.

Pour déterminer si l'infection par le fomes avait une incidence sur la croissance des arbres, nous avons (à partir des indices de croissance calculés au niveau individuel) recherché systématiquement, année par année sur la période 1989-2008, les différences entre arbres infectés et non infectés, en utilisant un modèle d'analyse de variance à un facteur (infection).



Chapitre I

Dépérissement du douglas en France de 1989 à 2006

Résumé

A la suite de la sécheresse exceptionnelle de 2003 en Europe, de nombreux peuplements de douglas ont montré des signes de dépérissement en France. Pour mieux comprendre la chronologie et de répartition spatiale de ce dépérissement, nous avons analysé 2217 signalements effectués sur le douglas par le Département de la Santé de la Forêt. Une analyse rétrospective des signalements de dépérissement du douglas entre 1989 et 2006 a été effectuée afin de quantifier, cartographier et dater les événements de dépérissement. Cette étude a montré que le dépérissement a touché principalement trois grandes régions durant des périodes différentes. La chronologie régionale a été reliée à des événements extrêmes ou récurrents de sécheresse. Pour compléter cette approche, un modèle de dépérissement a été construit. Le déficit hydrique calculé par un modèle de bilan hydrique, a été identifié comme étant l'aléa responsable du dépérissement, alors que la topographie, les conditions climatiques moyennes et l'âge des peuplements ont été identifiés comme des facteurs de vulnérabilité au dépérissement. Puis la vulnérabilité du douglas au dépérissement induit par la sécheresse a été modélisée et cartographiée à l'échelle nationale à partir des données stationnelles et dendrométriques de l'Inventaire Forestier National. Dans le contexte du changement climatique où les sécheresses seront probablement plus fréquentes et plus intenses, nous discuterons de la façon de limiter les risques de dépérissement par la prise en compte des facteurs de vulnérabilité dans les plans d'aménagement forestiers et dans les recommandations sylvicoles.

Drought events explained Douglas-fir decline in France between 1989 and 2006

Sergent AS.^{1&2}, Bréda N.¹, Rozenberg P.², Nageleisen LM.³, Bélouard T.⁴, Rabastens R.⁴, and Marçais B.⁵

¹ INRA UMR 1137 Forest Ecology and Ecophysiology Unit, F-54280 Champenoux, France

²UR INRA, Genetic improvement and forest Physiology Unit, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 Ardon, F-45075 Orléans Cedex 2, France

³DSF, Forest Health Department, F-54280 Champenoux, France

⁴IFN, National Forest Inventory, F-33000 Bordeaux, France

⁵ INRA UMR 1136 Interaction arbres-microorganismes, F-54280 Champenoux, France

Abstract

Following the exceptional drought of the year 2003 in Europe, many Douglas-fir declines were observed in France. To better understand the temporal and spatial distribution of decline, we analysed 2217 Douglas-fir reports of the French forest health survey data base. A retrospective analysis of Douglas-fir decline in France between 1989 and 2006 was performed for quantifying, mapping and dating decline events. The present study shows that three main regions were affected by declines during different time slices. The regional chronology of decline was clearly related to extreme or recurrent drought events. To complete this approach, a model of decline was constructed. Soil water deficit as calculated by water balance was highlighted to be the hazard responsible for decline, while topography, mean climatic condition and age were identified as vulnerability factors. Then the vulnerability of Douglas-fir to drought-induced decline was modelled and mapped at national scale using data from the French National Inventory ecological and dendrometrical data. In the context of global change with probably more frequent and intense droughts, we discussed how to mitigate risks of decline by integrating drought related factors of vulnerability in forest management plans and silvicultural prescriptions.

Key-words: Douglas-fir, Decline, Drought, Vulnerability

1. Introduction

Douglas-fir distribution is one of the largest among all tree species, covering especially a very wide range of ecological condition in western North America. Douglas-fir was introduced in many countries through the world (Europe, New-Zealand, Argentina...) for its high productivity inside and outside of its natural Range (Waring et al. 2008). In France, Douglas-fir was first introduced in 1842. However, Douglas-fir plantations really developed in France since the 60's as in other European countries (Dunbar et al. 2002; Tyler et al. 1995). This development was possible by the creation after the Second World War of the National Forest Fund (FFN) which offered financial support for afforestation to promote forest production. This craze for Douglas fir was also promoted by its reputation of plastic species able to grow better than the other coniferous species (Decourt and Nys 1976). Consequently Douglas-fir has been introduced on a wide range of site conditions, especially on former agricultural lands or in replacement of coppices (Curt et al. 2001), unproductive forest of deciduous species and stands of other coniferous species. Today, Douglas-fir remains one of the first coniferous planted species in France for the following reasons: it is isolated from native pests, its wood is appreciated for its good mechanical properties and it is generally fast growing ($13 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ye}^{-1}$ for the whole France, Bouchon, 1982).

At the same time, cases of Douglas-fir declines are reported in France by the National Forest Health Department (DSF). A sharp increase of decline mentions appeared after the 2003's exceptional dry and hot year. The 2003's drought was exceptionally early, long, and severe in intensity (Bréda et al. 2006; Rebetez et al. 2006). This extreme climatic event induced worsening of forest condition on many tree species throughout Europe for several years, recovery of crown condition being recorded only in 2006 (Lorenz et al. 2007). Around one fifth of the trees assessed in 2006 were rated as damaged or dead. In France Douglas-fir was particularly affected, with a significant increase of mortality in 2003 and 2004 (Belrose 2006). A study comparing radial growth of several species measured by the National Forest Inventory has shown that

coniferous were more impacted than deciduous (Girard et al., 2012) and that Douglas-fir was the most impacted with a loss of 0.6 mm per mm of the ring width 2003 (Girard, pers. comm.). In the context of climate change, an increase of the frequency and of the spatial extension of extreme drought-events is forecasted in France (Planton et al., 2008). The productivity, health and sustainability of Douglas-fir plantations and their future replacement question forest owners, as well as the comprehensive analysis of the factors involved in decline. Decline is a complex phenomenon, defined by Manion (1981) as a durable loss of tree vigour (growth reduction, loss of branch and leaf) "resulted not from a single causal agent but from an interacting set of factors". A conceptual framework to analyse decline consists to consider decline as a realized risk, resulting from vulnerable trees or stands exposed to climatic and/or biotic hazards. Vulnerability is defined as the degree to which a system is likely to experience harm due to exposure to a hazard (Turner et al. 2003). In the case of Douglas-fir decline, we hypothesised that the relevant climatic hazard is drought and that site conditions may act as vulnerability factors.

Few results exist in France concerning Douglas-fir decline. Existing studies are generally on a limited geographic scale and sporadic mainly because of a lack of extensive data of damages. The only database reporting observations of forest decline at the national scale is the one from the Forest Health Department (DSF) survey. This database was created to consign any observed health problem and not to study health problem itself. The methodology to properly analyze one particular problem in this database was firstly developed by Camy et al., (2003) and consolidated by Fabre et al. (2011). The proposed methodology raises the possibility of generating new insights on tree health or decline. The data base reports all mentions of biotic and abiotic problems observed on Douglas-fir plantations between 1989 and 2006 (as described by permanent forest health survey agents). Comparison between decline reports and other types of observations (pest and diseases, wind damages ...) allowed standardizing decline reports and determining

which sites or stands characteristics are associated with decline.

Because little is known about the decline of Douglas-fir in France, this study was initiated with the following objectives:

1. to put forward a global overview of spatial and temporal distribution of decline in France by :
 - Mapping the reports of declines to identified the most impacted regions and
 - Tracing the temporal profile of number of declines between 1989 and 2006
2. to identify the vulnerability factors associated to the decline, to develop comprehensive models of vulnerability to decline. A national map of vulnerability was produced and discussed in term of future management of Douglas-fir in France.

2. Materials and Methods

2.1 Data collection: Information available in the DSF database

The Forest Health Department database reported mentions of (1) pests or diseases, (2) symptoms or damages attributed to climate, (3) complex decline cases on Douglas-fir between 1989 and 2006. Health symptoms on Douglas-fir were reported 2217 times between 1989 and 2006 by more than 260 observers distributed over the National territory. This reports refers mainly to biotic problem (50%) (Swiss needle cast, *Hylobius abietis*, *Gilletteella cooleyi*...), decline (19%), abiotic problem (16 %) (drought, frost damages...). Comparison between mentions of decline and other types of observation allowed to map and reconstruct the chronology of Douglas-fir decline at the national range. The methodology used was an adaptation from medical epidemiology (Lawson 2006). It was ever used and describe by Fabre et al. (2011) to study emergence of pine *Dothistroma* needle blight in France. In this methodology, the raw number of reports of the studied problem was compared to the raw number of reports for other problems of the species of interest. The local density of reference reports is considered to be an estimate

of the local importance of the population and of the observation pressure by local observers.

Data-base was divided in two sets of reports: decline reports and reference reports corresponding to other types of reports. Date of observation and precise localisation are known of all reports. Additional information concerning site characteristics and sylviculture was available for some reports only. A report of decline was considered if (i) a decline was explicitly mentioned and (ii) the report was stated to concern more than one single tree. To avoid overestimation of reports number, care was also taken to consider report only once when the decline problem were reported in the same stand over several years. To avoid possible bias linked to heterogeneous distribution of references reports in time or space, some problems related to one restricted area or occurred in a determined year were not used.

2.2 Map of Douglas-fir decline

Geographical localisations of each report were used to map (i) density of reference reports and (ii) decline reports. The local density was estimated with a nonparametric kernel estimation method (Gatrell et al. 1996; Wand and Jones 1995). The record density was estimated on each point of a grid of 10km x 10km. Each record is weighted by the kernel function according to the distance to the grid point. The bandwidth is the important kernel parameter controlling the weight decay with the distance to the grid point. The least square cross-validation (Wand and Jones 1993) was used to choose the bandwidth which minimizes the Mean Square Error. Then a bandwidth of 90 km was used for both report densities.

Afterthat, the map of declines is obtained by decline standard rate report (SRR) calculation. Decline SRR is the result of the reference density divided by decline density and scale by the average record rate for all France, according to Eq. 1:

$$\text{Eq. 1: } \text{SRR} = \frac{\text{density of decline}}{\text{density of reference} \times \frac{\sum \text{mentions of decline}}{\sum \text{mentions of reference}}}$$

This calculation was done only for the cell of the map were the value of references report density was upper than 1. The potential bias (measure of the local potential departure from

the mean) was calculated for each point using bootstraps method to access the accuracy of the map (for more details see Fabre et al. 2011). New simulated data sets were automatically generated by assigning to each of the used records (decline plus reference) a new value (either decline or reference record) depending on the estimated local SRR. A thousand simulated data sets were generated by this method and used to produce 1000 SRR simulated estimates. The bias was estimated by comparing the observed SRR to the averaged simulated ones. All these analyses were done using the R statistics software (R Development Core Team 2008).

2.3 Chronology of Douglas-fir decline

The annual dynamic of decline records was computed for five ecoregions in France (Fig. 2a.). The set of reference reports used in the previous analysis was also used to standardize the raw decline report numbers. In order to take into account possible heterogeneous density of observers among ecoregions, the annual number of reference reports in an ecoregion, N_{ref} , was computed as the sum over all DSF observers present in the region of the average annual number of reference records per observers. The annual standardized records rate (SRR) was calculated for each region by divided the annual number of decline reports by the N_{ref} and scaled by the average reports rate for all France.

2.4 Statistical determination of climatic hazard inciting decline

The main hypothesis tested was decline is induced by drought during one or several years. The statistical determination of drought as an inciting factor was done by study the relation between SRR and annual soil water deficit using zero inflated-poisson regression.

2.4.1 Soil water balance calculation

To quantify the intensity and spatial variability of interannual drought hazard, soil water deficit was calculated retrospectively using a daily forest soil water balance model Biljou[®] (Granier et al. 1999). The requested daily climatic inputs data are rainfall, mean temperature, vapour pressure deficit, wind speed, global radiation and stand parameters are soil extractable water, soil properties, fine roots distribution and leaf area index. In order to quantify regional drought indices, water balance

was quantified annually from 1989 to 2006 for five Météo-France weather stations representative of each ecoregion. Calculations were performed for a standard Douglas fir stand with LAI of 5.5 and a soil extractable water of 100 mm. Ecophysiological regulation functions are used to calculate stand transpiration depending on soil water availability for each day of the year. Daily soil water content, elementary water fluxes (stand and understory evapotranspiration, rainfall interception, drainage ...) and annual soil water deficit index are calculated, taking into account of the duration and intensity of soil water deficit. As soil water shortage impacts tree functioning through stomatal regulation as far as soil water content dropped below 40% of extractable water (Black 1979), soil water deficit index is calculated by cumulating the difference between daily relative extractable water and the threshold of 40% of the soil extractable water. Annual soil water deficit index is then a dimensionless quantification of drought (see Granier et al. 1999 for a detailed description).

2.4.2 Data analysis

The relationship between decline reports and annual soil water deficit at regional scale was performed using a count data method. Annual number of decline reports by regions was used as count data of decline and was offset by number of reference reports. Declines not occurred every year thus these count data show an excess of zeros. Zero-Inflated Poisson (ZIP) regression is a simple and frequently applied statistical model for a count distribution is the Poisson model in which we assume that an excess of zeros is observed (Lambert 1992). ZIP is the combination of two regressions, first the excess of zero was predicted using binomial regression and second remaining values are study with a Poisson regression. To test if the zero-inflated Poisson model is an improvement over a standard Poisson regression, a Vuong test was used. ZIP models including increasing number of year of soil water deficit in the Poisson regression were defined. The model selection was done using likelihood ratio test (fonction `lrtest` in the `lmtest` package in R) between successive models.

2.5 Statistical determination of vulnerability factors associated with decline

2.5.1 Data selection and additional data

As decline is known to be mainly a problem of mature trees and as no mention of decline was made in young stands of Douglas stands in our database, only reports referring to stands older than 15 years, or higher than 5 m were taken into account.

In 1997 a change in report policy concerning complementary information (sites characteristics and silviculture) occurs. For homogeneity reason only reports made after 1997 were used for this analysis. Site characteristics used in this study were topography, aspect, slope, and elevation. Topographic position was characterised as position in the side (three classes were defined: top side, side and bottom side. Aspects were grouped in two classes (A= North-West, North, North-East, East and South-East, B= West, South-West and South). Silvicultural characteristics used were the age, the site index at 50 years and a competition index. Age was separated in two classes A= stands older than 15 years and younger than 30-year-old and B=aged or older of 30-year-old. Site index at 50 years was calculated using the relationship established by Angelier in 2007 (Eq. 2) for French stands where H_{dom} is the dominant height in meters and Age, the age since the seed in years.

Eq. 2 :

$$SI_{50} = \frac{10.905 - 0.2182 \times Age + \frac{H_{dom}}{[1 - \exp(-((2.546 \times Age)^{0.2882}))]^{22.9077}}}{1.5035}$$

Silvicultural intensity index (CI) was calculated using the method defined by (Bouchon 1976) (Eq. 3) based on stand density (N in tree per hectare) and dominant height (H_{dom} in meters). Not all reports contained the necessary information, so only those including this information were considered in the analysis.

$$\text{Eq. 3: } CI = \frac{10^4}{H_{dom}} \sqrt{\frac{2}{N\sqrt{3}}}$$

To take in account drought events a drought index was calculated using relationship between decline reports and annual soil water deficit at regional scale (cf. 2.4.2). This index was associated to each report in function of the year of observation and geographical localisation. In

addition, climatic data were used to describe mean climatic conditions. First monthly climatic characteristics are described by averaged climate over the reference period 1970–2000. Monthly precipitation and monthly temperatures data for each report were derived from a 1km grid from a spatialized climatic model (Aurelhy, Météo-France, (Benichou and Lebreton 1987)). This monthly data were used to calculate climatic data tested in the model: mean annual temperature, maximum of temperature and minimum of temperature, annual precipitation, winter precipitation (December, January and February), spring precipitation (March, April and May), summer precipitation (June, July and August) and fall precipitation (September, October and November).

2.5.2 Statistical analysis

The likelihood of Douglas-fir decline was analysed using logistic regression based on sites, silvicultural and climatic factors. The logistic regression was proceed with R software. In the first step, the characteristics of the stands where decline was reported were first compared to those of stands where health problems other than decline were reported (decline reports and reference reports, respectively). It was done using a logistic regression tests for each qualitative and quantitative variable. In the second step, two models were constructed; (i) a decline model resulting from both climatic hazard and vulnerability factors, (ii) a vulnerability model to decline including only vulnerability factors. Only variables showing significant differences between decline and reference reports were used to construct the final models. The variables included in the final model were selected using AIC criterion. The odd ratio, an estimate of the relative risk of decline, was estimated for each variable. The model performance was assessed by calculation of AUC criterion corresponding to the area under the Receiving Operating Characteristics (ROC) curve. This method is used in medicine to asses the performance of diagnostic tests (Greiner et al. 2000). ROC curves represent the sensitivity (probability of the model to predict a decline in a case of non decline) in function of 1-specificity (probability of the model to predict decline in decline case).

2.6 Vulnerability and climatic hazard maps

Variables combination of the vulnerability model was used to map vulnerability at the national scale. A drought hazard map was also constructed from water balance calculations.

2.6.1 Climatic and silvicultural data used for vulnerability map construction

In order to construct a map of vulnerability at the nation scale, the probability to decline based on vulnerability factors was estimated for each point of Douglas-fir of the National Forest Inventory (NFI). The vulnerability model previously defined with DSF reports data was apply to each of the 3564 Douglas-fir systematic inventory plots from the NFI data base. Data were collected by administrative department between 1990 and 2009. From 1990 to 2004, the NFI method consisted of a systematic grid sampling (1km×1 km) in each 'département' administrative Unit. About 100,000 temporary forest plots including 2773 Douglas-fir plots were measured during this period to cover whole France territory. In 2004, the sampling design was changed on a systematic grid of 10km×10 km in order to cover the whole forested area each year and ensuring a 1-km coverage every 10 years. With this new method 791 plots of Douglas-fir were describe between 2005 and 2009. However, the design of sampling plots (concentric circle plots) was not changed, which guarantees comparability of the results.

To map vulnerability, climatic and ecological data were computed at plot level. Climatic data were extracted using geographical plot position from the 1km x 1km gridded climatic model AURELHY (Benichou and Lebreton 1987). Ecological data were assessed during the inventory on each plot. On NFI plots, stand characteristics and environmental data are collected (Robert et al. 2010). These data are all collected on concentric circle plots. Stand characteristics and topography data are assessed in a 25-mradius plot (Charru et al. 2010).

2.6.2 Drought hazard map construction

To map the drought hazard of the two successive years 2003 and 2004, climatic data were extracted from the 8km x 8km gridded daily climatic model SAFRAN (Météo-France). These daily climatic data were used to quantify soil water deficit with the water balance model Biljou® for each of the 3564 Douglas-fir systematic inventory plots from the NFI data base. Unfortunately the period of availability of the climatic data did not match completely with the period of DSF data. As the consequence this local quantification of soil water deficit could not be used to indentify and quantify the climatic decline events during the whole 1989-2006 period.

3. Results

3.1 Between 1989 and 2006, decline affected mainly three ecoregions in France

The distribution of Douglas-fir sanitary reports (fig 1a) matches with Douglas-fir distribution according to the National Forest Inventory (fig 1b). The map of reference density represents properly the main production areas of the species. The distribution of references differs from the decline distribution, especially in north-east, west part of Massif-Central and in Brittany. The main ecoregions were affected by decline, north-west (mainly Normandy), Burgundy and Midi-Pyrenees. Brittany and the west part of the Massif-Central are preserved from decline. The bias is weak excepted in some little area which correspond to locations where reports are few but located close to area with mainly decline reports; consequently the spatialization clearly overestimated the decline in these small area.

3.2 Decline occurs at different periods depending of ecoregions and mainly occurred during the last ten years

Period of decline differ among ecoregions. The North-West was hit by four wave of decline between 1989 and 1991, between 1996 and 1999, in 2001 and between 2003 and 2005. The two other ecoregions were affected only recently since 2001 in South-west and since 2002 in Center.

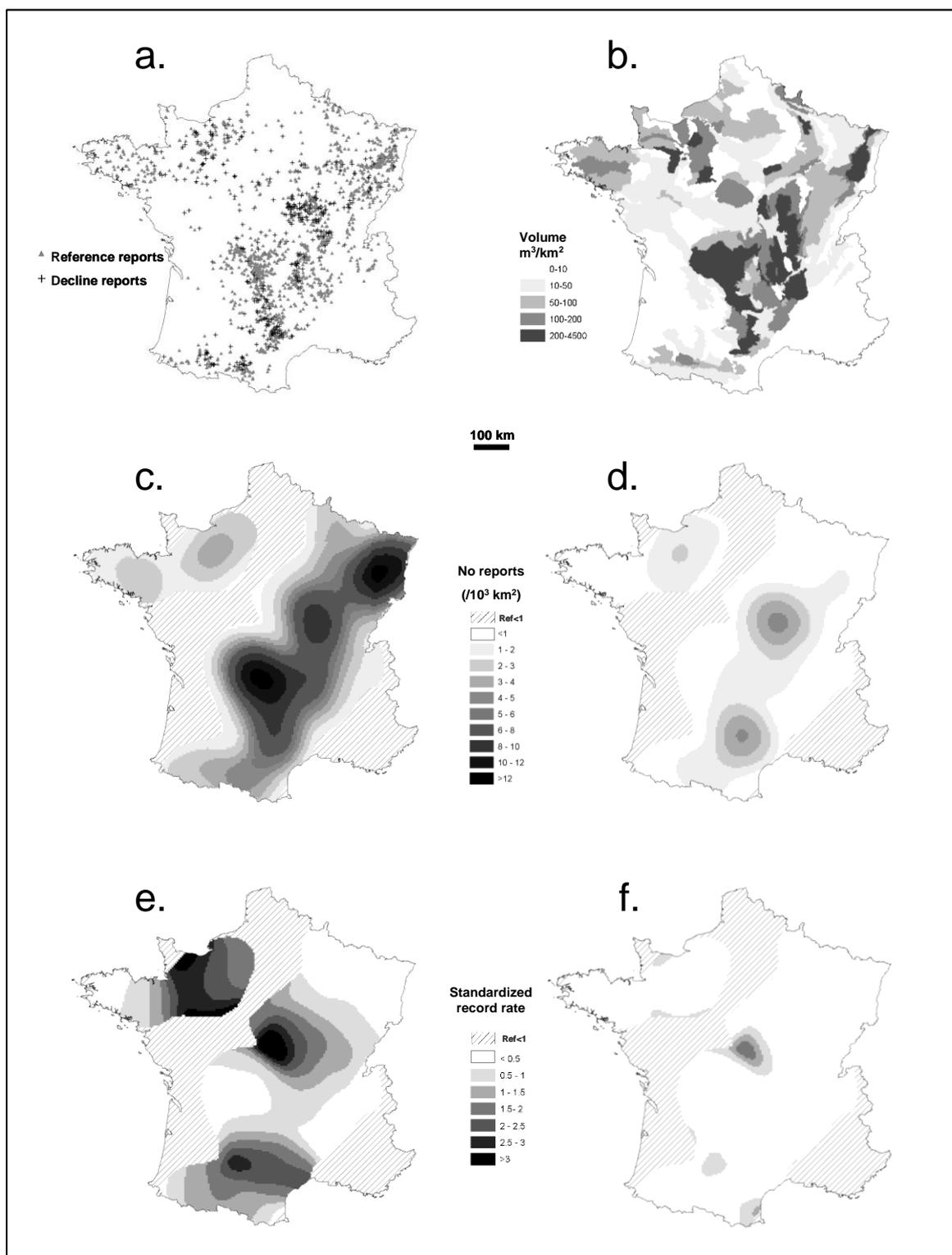


Fig.1. Distribution of Douglas-fir decline in France. a. Records on Douglas-fir in the Forest Health Department (DSF) database; b repartition of Douglas-fir in France in $m^3.km^{-2}$ according to National Forest Inventory (NFI); c. Density of decline reports; d. Density of reference reports; e. Decline standardised report rate; f. Bias in the decline standardised report rate.

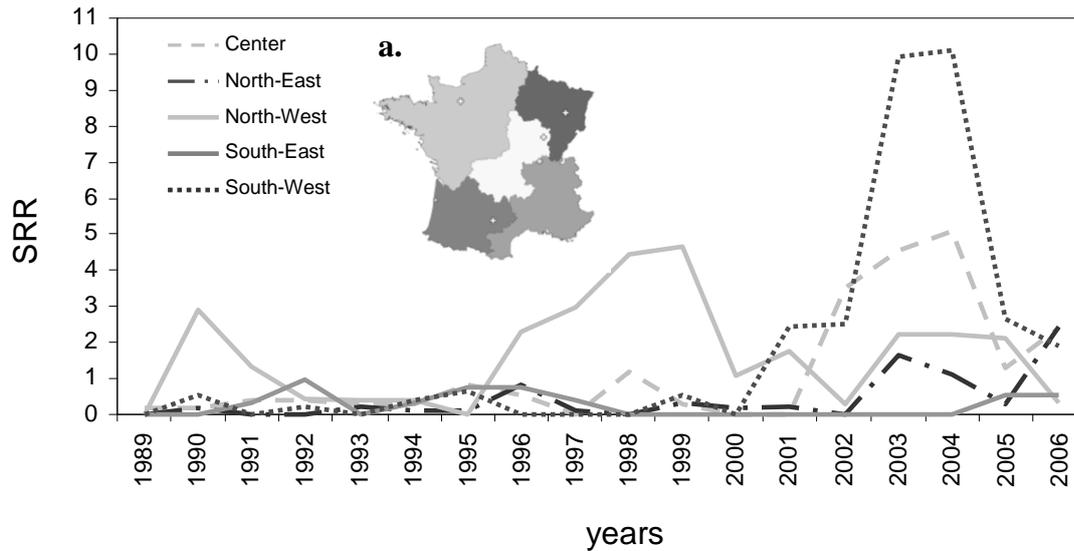


Fig.2. Annual evolution of Douglas-fir decline in the DSF database in each studied ecoregion. a. map of ecoregions for which the temporal evolution of the decline standardised record rate was computed, ⊕localisation of Météo France weather station used for soil water balance calculation in each ecoregion.

3.3 Recurrent droughts induced decline in Douglas-fir

The annual intensity of decline at ecoregion scale is explained by the soil water deficit of the year and by the soil water deficit of the previous year. These two components of soil water deficit contributed in an equal way to explain intensity of decline.

3.4 Climatic, ecological and dendrometrical factors are associated to decline

Soil water deficit was cumulated during the year and the previous year for each report. Difference between decline and reference reports was tested for each variable (tab. 3). Significant differences were found for soil water deficit, most of the seasonal climatic variables; for all seasonal temperatures, for precipitation of summer, of fall and marginally for mean annual precipitation. In ecological characteristics, only aspect and topography were significantly different between the two groups of reports. No significant difference for

dendrometrical stand parameters was found excepted for age.

3.5 Modelling of Douglas fir decline and vulnerability to decline

For decline model, the stepwise model selection for fitting removed one ecological variable (aspect). The model of decline shows a correct performance with a AUC value of 0.75. Risk of decline is increase of 13% for each increase of 10 of cumulated soil water deficit. The risk of decline increase of 132% in top of the slope situation and decrease of 60% in bottom slope position compared to mid-slope situation. Each increase of 1°C of mean summer temperature increase of 41% of the risk of decline. Ten years of aging increase the risk of 23% and ten millimetres of precipitation in more during summer decrease the risk of 6% (Tab.4). For vulnerability model to decline, the stepwise model selection for fitting removed two variables (aspect and summer precipitation). The model of decline shows a correct performance with a AUC value of 0.70.

Table 1. Result of the zero-inflated Poisson regression

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-6.719	0.135	-49.677	<2e-16 ***
IS _n	0.019	0.002	10.961	<2e-16 ***
IS _{n-1}	0.017	0.002	9.007	<2e-16 ***

Table 2. Basic statistics for soil water deficit, mean climatic conditions, ecological characteristics, silvicultural practices among the decline and the reference reports

Variables names and unit	Code	Decline reports				Reference reports			
		Min	Mean	± SD	Max	min	moy	± sd	max
Soil water deficit									
Cumulated soil water deficit	IS	8.3	124.5	± 57.0	205.8	2.7	85.4	± 51.4	205.8
Mean climatic conditions 1971-2000									
Mean annual temperature (°C)	MAT	7.5	10.4	± 0.9	12.7	6.7	10.0	± 1.1	13.0
Mean temperature March to May(mm)	T _{spring}	6.1	9.3	± 0.8	11.5	4.9	8.9	± 1.1	12.1
Mean temperature June to August (mm)	T _{summer}	14.7	17.6	± 1.0	19.6	13.8	17.0	± 1.1	20.5
Mean temperature September to November	T _{fall}	8.5	11.2	± 1.0	13.7	7.7	10.8	± 1.1	13.7
Mean temperature December to February (mm)	T _{winter}	0.7	3.5	± 1.1	6.3	-0.2	3.2	± 1.5	6.7
Mean annual precipitation (mm)	MAP	606	916	± 173	1499	564	943	± 206	1668
Mean precipitation March to May(mm)	P _{spring}	150	240	± 50	393	147	241	± 58	451
Mean precipitation June to August (mm)	P _{summer}	123	192	± 34	286	116	199	± 43	353
Mean precipitation September to November	P _{fall}	153	233	± 45	396	141	243	± 56	526
Mean precipitation December to February (mm)	P _{winter}	108	251	± 63	457	89	260	± 72	520
Ecological characteristics									
Slope (°)	Slope	0	12	± 13	60	0	13	± 15	70
Aspect(°)	Aspect	A=206, B=106				A=163, B=52			
Topography	Topo	A=224, B=82, C=21				A=164, B=25, C=38			
Elevation(m)	Elevation	37	367	± 185	1020	25	388	± 290	1300
Dendrometrical stand parameter									
Site Index at 50 years old	SI ₅₀	16.3	32.0	± 5.2	48.0	13.8	31.8	± 6.4	57.7
Sylvicultural intensity	CI	7.7	20.3	± 5.9	53.7	9.8	21.1	± 6.1	44.8
Age	Age	A=150, B=208				A=148, B=109			

Table 3: Result of logistic analysis of decline reports versus reference reports. n.ref and n.dep indicated respectively the number of decline reports and number of reference reports with available data for each variable.

Code	n.ref	n.dep	Deviance	p.value	
Soil water deficit					
IS	261	361	71.67	<0.0001	***
Mean climatic conditions 1971-2000					
MAT	261	361	30.47	<0.0001	***
T _{spring}	261	361	31.14	<0.0001	***
T _{summer}	261	361	38.19	<0.0001	***
T _{fall}	261	361	28.09	<0.0001	***
T _{winter}	261	361	12.38	0.0004	***
MAP	261	361	3.14	0.0765	.
P _{spring}	261	361	0.03	0.8605	
P _{summer}	261	361	4.39	0.0361	*
P _{fall}	261	361	7.08	0.0078	**
P _{winter}	261	361	2.70	0.1004	
Ecological characteristics					
Slope	169	244	0.29	0.5870	
Aspect	215	312	5.90	0.0151	*
Topo	226	327	28.13	<0.0001	***
Elevation	217	319	1.10	0.2933	
Dendrometrical stand parameter					
SI ₅₀	257	357	0.11	0.7388	
CI	189	253	1.73	0.1881	
Age	257	358	5.40	0.0201	*

Table 4: Logistic models for decline and vulnerability to decline and Odds ratio of each variable of the models

	Estimate	S.E	P.value	Odds ratio	95% CI	P.value	
Decline model (AUC = 0.75)							
(Intercept)	-5.73	2.13	0.0071 **	-	-	-	-
IS	0.12	0.02	<0.0001 ***	1.13	(1.08,1.18)	< 0.001 ***	
TopoB	0.86	0.28	0.0021 **	2.36	(1.37,4.07)	0.002 **	
TopoC	-0.89	0.33	0.0076 **	0.41	(0.21,0.79)	0.008 **	
T _{summer}	0.33	0.11	0.0029 **	1.39	(1.12,1.74)	0.003 **	
Age B	0.45	0.20	0.0245 *	1.57	(1.06,2.33)	0.024 *	
P _{summer}	-0.06	0.03	0.0446 *	0.94	(0.88,1)	0.045 *	
Vulnerability model (AUC =0.70)							
(Intercept)	-9.90	1.73	<0.0001 ***	-	-	-	-
T _{summer}	0.57	0.10	<0.0001 ***	1.77	(1.46,2.16)	< 0.001 ***	
topo2B	0.97	0.27	0.0004 ***	2.64	(1.55,4.5)	< 0.001 ***	
topo2C	-0.87	0.32	0.0061 **	0.42	(0.23,0.78)	0.006 **	
Age B	0.58	0.19	0.0025 **	1.79	(1.23,2.62)	0.002 **	

3.6 Map of vulnerability and map of drought hazard in the 2003-2004 period

The vulnerability map is expressed as a probability to decline based on vulnerability factors. High probability to decline is predicted in all of the five ecoregions of the DSF (fig. 3a.). The probability is particularly high in South-west where a majority of plots present a probability upper than 0.6 to decline. In the other ecoregions, probabilities are more contrasted. The areas less vulnerable are located

in the center of the Massif-Central, in the Vosges (North-East) in the Morvan Massif (Burgundy) and the north-west maritime part of the North-West regions. Consequently many plots located in productive regions are vulnerable to decline. However decline occurrence is controlled by the intensity of drought hazard. The combination of the vulnerability map and the 2003-2004 drought hazard map (fig.3) reflects properly the intensity of decline observed in each of the five DSF ecoregions during the same period (fig.2).

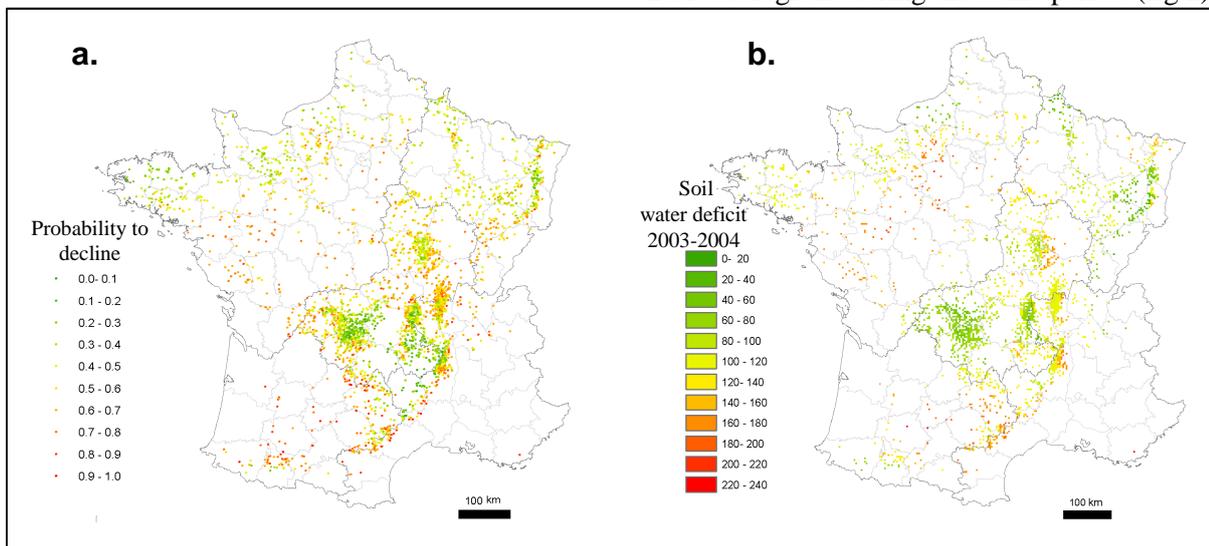


Figure 3: a. Map of vulnerability, expressed as a probability to decline predicted using the vulnerability model. b. Map of climatic hazard, expressed as cumulated soil water deficit of the years 2003 and 2004

The region South-west was the most impacted by decline based on decline reports. The maps show that in this region a conjunction of a high vulnerability and a severe soil water deficit in 2003-2004. In Center region the decline was lower due to large exhibiting both low vulnerability and low soil water deficit, except in Burgundy where vulnerable plots were exposed to high soil water deficit. The third ecoregion impacted by decline was the North-West where the decline was moderated by a conjunction of low to medium soil water deficit on plots with low vulnerability in the main part of the region. Drought was severe in the South-West part of that region but Douglas-fir is scarce there.

4. Discussion

This study has clearly established that Douglas-fir decline is induced by drought and that the Douglas-fir decline was not a marginally problem in France. The analysis of the DSF data base showed that decline represent 19% of total reports on Douglas-fir. Decline are reported almost everywhere in France where Douglas-fir was planted. However three main ecoregions are affected. Before the beginning of the year 2000, decline affected only the North-West part of France. In this ecoregion these declines correspond to severe drought. The ranking of annual soil water deficit during the 1989-2006 time slice in this region show that 1990 and 1989 were the two driest years of the period, while 1996 was the third. The year 2003 appear in the middle of the ranking several rank after the years 2001 where decline were also reported. In all other ecoregions, 2003 was the driest year of the period as confirmed by another soil water balance calculation approach at national scale (Vidal et al. 2010). The consequences of 2003 climatic exceptional hazard stay in mind of many foresters as the beginning of decline because of the importance of visual symptoms due to the combined effects of heat wave on water stressed trees (Bréda et al. 2006). Nevertheless, this study has shown that decline began before in South-West and in Center region. The declines in 2001 in South-west and 2002 in Center were more limited than 2003 and were also explain by drought in these two ecoregions. In the South-West 2001 exhibited the second driest soil water deficit after 2003 as in the Center, 2002 was the fourth driest year after 2003 and 2005. Our result showed that the beginning of each decline wave

at regional scale was well explained by the occurrence of exceptional drought as the duration of the wave was explained by the recurrence of droughts.

Drought is well known to be one of the main factors inducing many cases of tree declines and mortalities (Allen et al. 2010; Becker 1989; Becker and Lévy 1982; Bigler et al. 2007; Bréda and Badeau 2008; Lévy et al. 1987; Solberg 2004). During drought, the water availability decreases and trees are adapted to cope with to sustain their vital functions and avoid irreversible damages. Short term response is the stomatal regulation to limit tree transpiration and preserve the hydraulic conductivity of sap conductive tissues. Stomatal closure induces a limitation of carbon uptake, an heating of canopy foliage and a growth reduction or cessation. This drought response has been well described on Douglas-fir (Aussenac et al. 1984; Black 1979). If the drought is very intense or long lasting these mechanisms could lead to carbon starvation (Waring 1987) and irreversible damages may occurred as cavitation (Sperry and Tyree 1990) and tissues degradation and mortality of organs, starting the complex processes of decline. According to these impacts of drought on tree functioning and to the clear link between drought and decline reports highlighted in this study, our study emphasized droughts as the climatic hazard inducing Douglas-fir decline in France. However not all stands exposed to the drought events will decline thanks to differences of vulnerability. The DSF data base gave the opportunity to identify some vulnerability factors: topography, aspect, tree age and mean climatic conditions. For topography, the vulnerability to drought decrease from the top side to the bottom side. Two raisons can explained this observation, first the topography play a role in drainage regime (Gerardin and Duerue 1990) and consequently in the soil water availability. On top side water lateral drainage can be unfavourable, water departure being accelerated. As the contrary in bottom side soil water availability can be more important (Hanna et al. 1983). As a consequence, soil water deficit could be mitigated in some extent for given climatic conditions. Second the topography plays also a role in soil fertility. On top side, soil can be depleted by the water driving of fine and exchangeable elements. As the contrary the elements can be accumulate in

bottom side, improving soil fertility (Lundin 1995). For aspect, the vulnerability to drought increase on south, south-west and west aspects. On these aspects, trees are exposed to higher temperature and higher solar radiation, which directly influence the evapotranspiration (Lambert and Roberts 1976); as a consequence water demand is increased and the soil water deficit will be higher than in other aspect for the same climatic drought event (Werling and Tajchman 1984). Differences in available soil moisture have been observed that are related to aspect, not only due to differences in evapotranspiration, but also in recharge efficiency and in subsurface flow (Lambert and Roberts 1978; Lambert and Roberts 1976). Other vulnerability factors identified related to site conditions were averaged summer precipitation and temperature derived from 1 x 1 km climatic maps. In our study, soil water deficit was found as the main driver for decline. However the DSF data base gave no information about local soil properties, so that soil water deficit was calculated to quantify coarse differences between main ecoregions. The local mean climatic variables were used to include the spatial variability in the model. Higher summer temperature and low summer precipitation both impaired water supply. This result is consistent with the climatic variables contributing to high site index of Douglas fir (Curt et al. 2001).

The last vulnerability factor identified was age. Older stands were found more vulnerable to decline. The same observation was reported by (Becker and Lévy 1988) for Silver fir and Eckhardt et Menard in 2008) for loblolly pine decline. Two hypotheses can be suggested to explain this increasing vulnerability with ageing. According to Manion (1981), declines “generally occur in mature trees at or after the age when juvenile recuperative vigour is lost”. With age the physiological response to drought is known to be modified (Cavender-Bares and Bazzaz 2000), due to both ontogenic changes like hydraulic (Woodruff et al. 2004) or carbon limitations (Kennedy et al. 2010) and environmental components like nutrient changes (Vanninen et al. 1996). The second hypothesis is a modification of competition intensity with age and canopy closure. In case of low thinning dynamics as generally observed in France the water availability may be reduced due to greater water uptake and rainfall

interception, leading to increase of the competition for water.

The vulnerability map highlights a wide number of Douglas-fir stands in France vulnerable to decline, including within the ecoregions of high production. With climatic changes the recurrence of severe drought like in 2003 can induced severe decline in these regions. To mitigate this risk, the foresters have to reduce vulnerability for stand in place by adaptative management. Water saving silviculture by stand leaf area index adjustment to local water balance must be promoted to mitigate the local intensity of soil water deficit. Because of the age class distribution of Douglas-fir in France and due to the young age of exploitability of Douglas-fir, a majority of existing stands will be clearcutted and renewal during the next thirty years. For renewal, attention must be paid to both site characteristics (including soil extractable water, rooting constrain) and climate (rainfall and evapotranspiration). Before stand renewal, it should be advice to compute local soil water balance, taking into account soil properties and several regional scenarios of future climate. Compensation with favourable topography position (bottom side) and exposition (south-east to north-west) can mitigate in some extent vulnerability to decline. Nevertheless, if extreme or recurrent soil water deficits are projected, management plans would integrate low leaf area index silviculture or introduce other species.

Conclusion

This study has highlighted the possibility which offers extensive data base of sanitary survey to (i) access retrospectively to the dynamics and the distribution of decline at large scale and (ii) identified the two components of the decline which are the inciting event (climatic hazard) and the sites and stands vulnerability. The existence of decline of Douglas-fir in France was ever known, but this study objectives this empirical knowledge by mapping and quantifying the importance of decline events at National scale. It can be fairly reliably conclude that decline is related to drought events. Topography, mean climatic condition and age were identified as vulnerability factors. Their mapping clearly demonstrated a high vulnerability to drought-induced decline as well in highly productive

regions. In the context of increasing extreme and recurrent drought, these results would lead forest managers to develop a *soil water balance thinking* for their choices of adapted sites for Douglas-fir renewal and a *water saving silviculture* to cope with drought.

Acknowledgement

We gratefully acknowledge the Forest Health Department providing access to their database and explanations of the strategy of health problems monitoring.

Funding

This study is part of DRYADE project funded by the National Research Agency (ARN), project ANR-06-VULN-004). A.S. Sergent received a PhD student grant founded by the Regional Council of Center.

References

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660-684.
- Angelier, A., 2007. *Douglasaies française, guide des sylvicultures*. Office National des Forêts, Paris.
- Aussenac, G., Granier, A., Ibrahim, M., 1984. Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologica Plantarum* 5, 241-253.
- Becker, M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of northeastern France. *Can. J. For. Res.* 19, 1110-1117.
- Becker, M., Lévy, G., 1982. Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais Les causes écologiques. *Ann. For. Sci.* 39, 6.
- Becker, M., Lévy, G., 1988. A propos du dépérissement des forêts: climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. *Rev. For. Fr.* 345-358.
- Belrose, V., 2006. Les conséquences de la canicule-sécheresse de l'été 2003 sur les forêts: synthèse des observations collectées par le Département de la santé des Forêts. *Les Cahiers du DSF* 17-25.
- Benichou, P., Lebreton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie* 7, 23-24.
- Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C., Veblen, T.T., 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116, 1983-1994.
- Black, T.A., 1979. Evapotranspiration from Douglas fir stands exposed to soil water deficits. *Water Resour. Res.* 15, 164-170.
- Bouchon, J., 1976. Pour la détermination rapide du facteur d'espacement de Hart-Bercking. *Rev. For. Fr.* 731-732.
- Bouchon, J., 1982. Potentialités du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en France. *CR Acad. Agr.* 58, 441-449.
- Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *CR Geosci* 340, 651-662.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 623-642.
- Camy, C., Villebonne, D., Delatour, C., Marçais, B., 2003. Soil factors associated with infection by *Collybia fusipes* and decline of oaks. *For. Pathol.* 33, 253-266.
- Cavender-Bares, J., Bazzaz, F.A., 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124, 8-18.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J.-D., 2010. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *For. Ecol. Manage.* 260, 864-874.
- Curt, T., Bouchaud, M., Agrech, G., 2001. Predicting site index of Douglas-Fir plantations from ecological variables in the Massif Central area of France. *For. Ecol. Manage.* 149, 61-74.
- Decourt, N., Nys, C., 1976. Nutrition, growth and production of Spruce and Douglas Fir in the Limousin. *Rev. For. Fr.* 28, 193-201.
- Dunbar, A., Dhubhain, A., Bulfin, M., 2002. The productivity of Douglas fir in Ireland. *Forestry* 75, 537-545.
- Eckhardt, L.G., Menard, R.D., 2008. Topographic features associated with loblolly pine decline in central Alabama. *For. Ecol. Manage.* 255, 1735-1739.
- Gatrell, A.C., Bailey, T.C., Diggle, P.J., Rowlingson, B.S., 1996. *Spatial Point Pattern Analysis and Its Application in Geographical Epidemiology*. *Transactions of the Institute of British Geographers, New Series* 21, 256-274.

- Gerardin, V., Duerue, J.-P., 1990. An objective approach to evaluating natural drainage of forest mineral soils for non-specialists. *Vegetatio* 87, 127-133.
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Mod.* 116, 269-283.
- Greiner, M., Pfeiffer, D., Smith, R.D., 2000. Principles and practical application of the receiver-operating characteristic analysis for diagnostic tests. *Preventive Veterinary Medicine* 45, 23-41.
- Hanna, A.Y., Harlan, P.W., Lewis, D.T., 1983. Effect of landscape position and aspect on soil-water recharge. *Agr. J.* 75, 57-60.
- Kennedy, M.C., Ford, E.D., Hinckley, T.M., 2010. Defining how aging *Pseudotsuga* and *Abies* compensate for multiple stresses through multi-criteria assessment of a functional-structural model. *Tree Physiol.* 30, 3-22.
- Lambert, D., Roberts, E., 1976. Aspect differences in an unimproved hill country pasture. I. Climatic differences. *New Zealand J. Agr. Res.* 19, 459-467.
- Lambert, D., Roberts, E., 1978. Aspect differences in an unimproved hill country pasture. II. Edaphic and biotic differences. *New Zealand J. Agr. Res.* 21, 255-260.
- Lambert, D., 1992. Zero-Inflated Poisson Regression, with an Application to Defects in Manufacturing. *Technometrics* 34, 1-14.
- Lawson, A.B., 2006. *Statistical methods in spatial epidemiology*, 2^e ed, Wiley series in probability and statistics. Wiley, Chichester (GBR).
- Lévy, G., Becker, M., Lefevre, Y., Schipfer, R., 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges: rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann. For. Sci.* 44, 403-416.
- Lorenz, M., Fischer, R., Becher, G., Granke, O., Riedel, T., Roskams, P., Nagel, H.-D., Kraft, P., 2007. *Forest Condition in Europe. 2007 Technical Report (ICP)*. BFH, Hamburg.
- Lundin, L., 1995. Soil water chemistry dependence on water pathways and turnover. *Water Air Soil Pollut* 85, 1695-1700.
- Manion, P.D., 1981. *Tree disease concepts*, Prentice Hall. ed. Englewood Cliffs.
- R Development Core Team, 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rebetez, M., Mayer, H., Dupont, O., Schindler, D., Gartner, K., Kropp, J., Menzel, A., 2006. Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Ann. For. Sci.* 63, 569-577.
- Robert, N., Vidal, C., Colin, A., Hervé, J.C., Hamza, N., Cluzeau, C., 2010. *National Forest Inventories-Pathways for Common Reporting*. Springer, Heidelberg, Dordrecht, London, New York, p. 207-221.
- Solberg, S., 2004. Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *For. Pathol.* 34, 93-104.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment* 13, 427-436.
- Turner, B.L., Kasperson, R.E., Matson, P.A., McCarthy, J.J., Corell, R.W., Christensen, L., Eckley, N., Kasperson, J.X., Luers, A., Martello, M.L., Polsky, C., Pulsipher, A., Schiller, A., 2003. A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 100, 8074 -8079.
- Tyler, A., Macmillan, D., Dutch, J., 1995. Predicting the yield of Douglas-fir from site factors on better quality sites in Scotland. *Ann. For. Sci.* 52, 619-634.
- Vanninen, P., Ylitalo, H., Sievanen, R., Makela A., 1996. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees Struc. Funct.* 10, 231-238.
- Vidal, J.P., Martin, E., Franchisteguy, L., Habets, F., Soubeyroux, J.M., Blanchard, M., Baillon, M., 2010. Multilevel and multiscale drought reanalysis over France with the Safran-Isba-Modcou hydrometeorological suite. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 459-478.
- Wand, M.P., Jones, M.C., 1993. Comparison of Smoothing Parameterizations in Bivariate Kernel Density Estimation. *J. Am. Stat. Assoc.* 88, 520-528.
- Wand, M.P., Jones, M.C., 1995. *Kernel smoothing*. Chapman & Hall.
- Waring, R.H., 1987. Characteristics of Trees Predisposed to Die. *BioScience* 37, 569-574.
- Waring, R., Nordmeyer, A., Whitehead, D., Hunt, J., Newton, M., Thomas, C., Irvine, J., 2008. Why is the productivity of Douglas-fir higher in New Zealand than in its native range in the Pacific Northwest, USA? *For. Ecol. Manage.* 255, 4040-4046.
- Werling, J.A., Tajchman, S.J., 1984. Soil thermal and moisture regimes on forested slopes of an appalachian watershed. *For. Ecol. Manage.* 7, 297-310.
- Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., Lachenbruch, B., 2004. Height-related trends in leaf xylem anatomy and shoot hydraulic characteristics in a tall conifer: safety versus efficiency in water transport. *New Phytol.* 180, 90-99.

Chapitre II

Le douglas est vulnérable aux sécheresses exceptionnelles et récurrentes et récupère moins bien sur les sols de plus faible fertilité.

Résumé

- **Contexte :** Depuis la sécheresse de 2003 de nombreux cas de dépérissements et de mortalités de douglas ont été reportés en France. Avec le changement climatique attendu, les sécheresses pourraient induire des dépérissements récurrents. Par conséquent, l'origine et les causes des dépérissements nécessitent d'être étudiés.
- **Objectifs :** L'objectif de cette étude était : (1) de tester l'hypothèse selon laquelle le principal aléa climatique, induisant la réduction de la croissance, est la sécheresse et (2) d'identifier les principaux facteurs de vulnérabilité impliqués.
- **Méthodes :** La réduction et la récupération de la croissance du douglas ont été quantifiées dans deux régions particulièrement affectées. En utilisant une approche dendro-écologique, 899 arbres sur 58 placettes ont été étudiés. Les liens entre la croissance et les caractéristiques climatiques, dendrométriques et écologiques ont été testés afin d'identifier les facteurs de vulnérabilité.
- **Résultats :** Le principal résultat de cette étude est l'identification d'une forte relation entre la croissance et le déficit hydrique. Le dépérissement (réduction de croissance) a été induit par la sécheresse de 2003 et maintenu par des sécheresses récurrentes. La récupération de la croissance est fortement influencée par la fertilité minérale du sol.
- **Conclusion :** la croissance du douglas est clairement liée à l'intensité de la sécheresse. Dans un contexte de changement climatique, une stratégie d'adaptation de la sylviculture est nécessaire pour tenir compte des sécheresses plus fréquentes attendues. Pour diminuer la fréquence et l'intensité des épisodes de déficits hydriques, la sélection des stations devront prendre en compte non seulement les caractéristiques climatiques locales mais aussi les caractéristiques édaphiques comme la réserve utile. La fertilité des sols joue un rôle clé dans la récupération de la croissance après la sécheresse et doit être préservée.



Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites

Anne-Sophie Sergent · Philippe Rozenberg ·
Nathalie Bréda

Received: 7 September 2011 / Accepted: 16 May 2012
© INRA / Springer-Verlag France 2012

Abstract

• **Context** Since the 2003 drought and heat wave, there have been many reports of Douglas-fir decline and dieback in France. Given the climate change that is predicted, more frequent drought episodes could induce recurrent decline processes. The nature and background of this threat requires a careful assessment.

• **Aims** The objectives of this study were: (1) to test the hypothesis that the major climate hazard that accounts for the decline in Douglas-fir growth is drought, and (2) to identify the main vulnerability factors involved.

• **Methods** Decline and recovery of radial growth were quantified of Douglas-fir in two particularly affected regions with a dendroecological approach; 899 trees were sampled on 58 plots. Mean climate data, ecological and dendrometric stand characteristics were tested in order to identify potential vulnerability factors

• **Results** A clear relationship was evidenced between growth and soil water deficit. A severe decline of radial growth was induced by the 2003 drought and was maintained during subsequent years due to recurrent drought episodes. Growth recovery at the stand level was enhanced by soil nutrient fertility.

• **Conclusion** Radial growth of Douglas-fir is clearly driven by the intensity of drought. In a context of climate change, an adaptive silvicultural strategy is required in order to cope with more frequent drought events. To mitigate the frequency and the intensity of water shortage episodes, site selection must take into account not only local climate characteristic but also soil properties like maximum extractable water content. Soil nitrogen fertility was found to play a key role for an efficient recovery of radial growth after drought episodes and thus must be preserved.

Keywords Dendrochronology · Vulnerability · Decline · Water balance · Douglas-fir · Plantation

Handling Editor: Matthias Dobbertin

Contribution of the co-authors Anne-Sophie Sergent has contributed to designing the experiment, writing the paper, analysing data. Philippe Rozenberg was co-supervisor of the work and has contributed to data analysing and proofread the paper. Nathalie Bréda was the coordinator of ANR-06-VULN-004, co-supervisor of the work and contributed to experimental design, running the data analysis, computing the water balance and writing the paper.

A.-S. Sergent · P. Rozenberg
INRA, UR0588, Unit Genetic improvement and forest Physiology,
F-45075 Orléans, France

A.-S. Sergent
e-mail: sergent@nancy.inra.fr

N. Bréda (✉)
INRA-UHP UMR 1137 Forest Ecology and Ecophysiology Unit,
F-54280 Champenoux, France
e-mail: breda@nancy.inra.fr

1 Introduction

During recent years, forest diebacks induced by drought and extreme heat have been reported worldwide (Allen et al. 2010). During 2003, an extreme drought and heat wave affected a large fraction of Western Europe. The year was characterised by a lack of precipitation throughout and by abnormally high temperatures during the summer (Rebetz et al. 2006). These extreme conditions induced a drought that was exceptional in duration, intensity and spatial extent (Bréda et al. 2006). Forests were severely affected and tree mortality and decline were observed throughout Europe (Lorenz et al. 2007; Carnicer et al. 2011). Among coniferous species, which were more severely affected than broad-leaved species, Silver fir, Scots pine, Black pine and Douglas-fir exhibited severe visual symptoms like needle

loss, abnormal coloration or dead branches. Douglas-fir, a species introduced to Europe, is important for wood production. It covers 400,000 ha in France and is particularly valued for high growth rate and timber quality. The first visual symptom detected at the end of summer 2003 was an abnormal coloration of needles. This symptom was the result of damage caused by the high temperatures to needles experiencing a severe stomatal closure induced by early soil water deficit (Bréda et al. 2006). These first symptoms were followed by adverse effects, otherwise known as decline, including needle loss, branch mortality, and even tree mortality. Decline is usually defined as a long-lasting deterioration in visible features of the tree associated with a loss of growth (Manion 1981). Such symptoms and tree mortality were reported in Douglas-fir from 2003 on and for several years afterwards. Similar Douglas-fir declines were reported by the French Forest Health Department after drought episodes during 1989 to 1991 and after the dry year 1996. These reports came mainly from North Western France where these drought events were more severe. After 2003, the decline spread to two highly productive Douglas-fir regions in France, Bourgogne and Midi-Pyrénées.

It is well known that drought is one of the main climate hazards causing forest dieback in broadleaved and coniferous species (Lévy et al. 1987; Solberg 2004; Bréda and Badeau 2008; Bigler et al. 2007; Allen et al. 2010). Indeed, in the context of climate change, it is predicted that drought events will become more frequent and intense (Schär et al. 2004). As a result, the 2003 drought may not be an isolated event but rather the first occurrence of a common climate hazard in the close future (Sarris et al. 2007). The 50-year atmospheric reanalysis Safran has been recently used for the simulation of the past 50 years of water resources over France (Vidal et al. 2010a). A high-resolution retrospective analysis of soil water deficit in France over the last 50 years, based on the Safran–Isba–Modcou (SIM) hydrometeorological suite allowed comparing severe drought events that occurred in the past. Extreme or recurrent drought events occurred in France, resulting from multi-year precipitation deficits (1989–1990) or short hot and dry periods (2003) (Vidal et al. 2010b). They have severely impaired forest crown condition and increased mortality in France as reported by the Forest Health Department. Future drought episodes that are inducing recurrent diebacks are likely to reduce forest productivity and affect species distribution (Parmesan and Yohe 2003; Mueller et al. 2005). To assess future risks of Douglas-fir growth decline, it is necessary to: (a) quantify the intensity of water shortage that induces growth decline; (b) identify the factors of vulnerability of Douglas-fir stands to drought. Vulnerability is a central concept in climate change research and is defined as the degree to which a system is likely to experience harm due to the exposure to a hazard (Turner et al. 2003). In the case of

growth decline in Douglas-fir, we hypothesised that the relevant climate hazard was soil water shortage and that ecological conditions and silviculture are vulnerability factors. The present study aimed at testing these hypotheses.

To our knowledge, no drought-related decline of Douglas-fir has yet been reported in the international scientific literature. Only three Douglas-fir decline episodes have been reported, two in the species' natural range and one in the Netherlands: two remained unexplained and the third one was related to frost damage (Carter et al. 1984; deKort 1993; Reich and Kamp 1993). However, Douglas-fir growth in its natural range is largely controlled by water and nutrient availability (Nigh 2006; Chen et al. 2010). Despite the fact that tree decline is usually caused by complex combinations of factors (Manion 1981), few studies have analysed the relative importance of all factors potentially involved (Suarez et al. 2004; Galiano et al. 2010; Vilá-Cabrera et al. 2011).

Radial growth of Douglas-fir was significantly reduced in France during 2003 (Martinez-Meier et al. 2008, Girard pers. comm.) but a later growth reduction during the subsequent period of decline has not yet been investigated. In this paper, the two most severely affected French Douglas-fir production-regions, Bourgogne and Midi-Pyrénées, were investigated with a dendroecological approach coupled to water balance calculation. The latter aimed at quantifying drought intensity and comparing it to earlier water shortage events. Water balance calculation was preferred to standard statistical tools such as response function analysis relating radial growth and monthly temperature and precipitation. Dendrochronology allows for a retrospective detection, dating and quantification of changes in tree growth associated with the decline. Site conditions and stand parameters were collected as potential vulnerability factors involved in the growth decline. The water balance calculated for each stand was used to quantify the intensity of the drought (Granier et al. 1999). Two sets of questions were addressed in this paper:

At regional level Was inter-annual variation in radial growth of Douglas-fir linked to soil water balance? Was radial growth reduced since 2003? If the radial growth was reduced, should the intensity and the duration of this reduction be interpreted as a decline? Has Douglas-fir growth increased recently, recovering to its pre-2003 level?

At the stand level Does the inter-annual variability in soil water balance explain the variation of growth, especially during a period for growth decline? Do ecological site conditions or silviculture act as vulnerability factors to growth decline and recovery after drought?

Finally, we propose models of growth decline and growth recovery after drought events based on identified vulnerability factors.

2 Material and methods

2.1 Study area and sampling strategy

Two French regions where Douglas-fir is grown commercially were selected: Bourgogne, located in North-Eastern Massif-Central; and Midi-Pyrénées, located in Southwestern France (Fig. 1). Thirty planted stands were selected in each region. The sampling was done following a stratified procedure according to: (1) the area covered by Douglas-fir in each ecological region; (2) the local site condition (bedrock, mean annual precipitation); (3) the health of stands as assessed visually from crown condition (healthy to severe decline including dead trees). The sampled stands were pure planted stands of Douglas-fir, aged of a minimum of 20 years and located on homogenous soils and topography. The provenance of trees is not known. Nevertheless, almost all Douglas-fir planted in France originate from coastal provenances from Washington State and Oregon (USA).

2.2 Plot location and ecological data collection

At each site, a dendroecological plot with a radius of 15 m (700 m²) was established avoiding edges and gaps. The centre of each plot was geo-localized using the GeoExplorer global positioning system (Trimble, Sunnyvale, USA).

Observations were made during 2009, in March and April in Bourgogne and in September and October in Midi-Pyrénées. A soil pit was dug to describe the soil profile, including depth, texture, coarse element fraction, fine roots fraction in each horizon. Extractable soil water content was calculated using the soil texture coefficient and the coarse element fraction of each layer (Wösten and van Genuchten 1988). The depth of any visible limitation to the penetration of fine roots was recorded. Vegetation was comprehensively surveyed within the plot and used as a bioindicator of trophic richness; only species presence was recorded. The mean Ellenberg index for soil nitrogen fertility (EN; Ellenberg et al. 1992) was calculated for each plot and used as an indicator of trophic richness.

2.3 Silvicultural description and dendrochronological methods

Diameter at breast height (DBH) was recorded on all trees. Dominant height was measured on the basis of three of the five trees with the greatest DBH; measurements were taken using a Haglöf Vertex hypsometer (Haglöf, Langsele, Sweden). The social position of each tree was ranked according to their relative height (dominant, codominant, suppressed tree). Crown condition was assessed visually as the fraction of needle loss in 10 % increments. The score of 100 % was

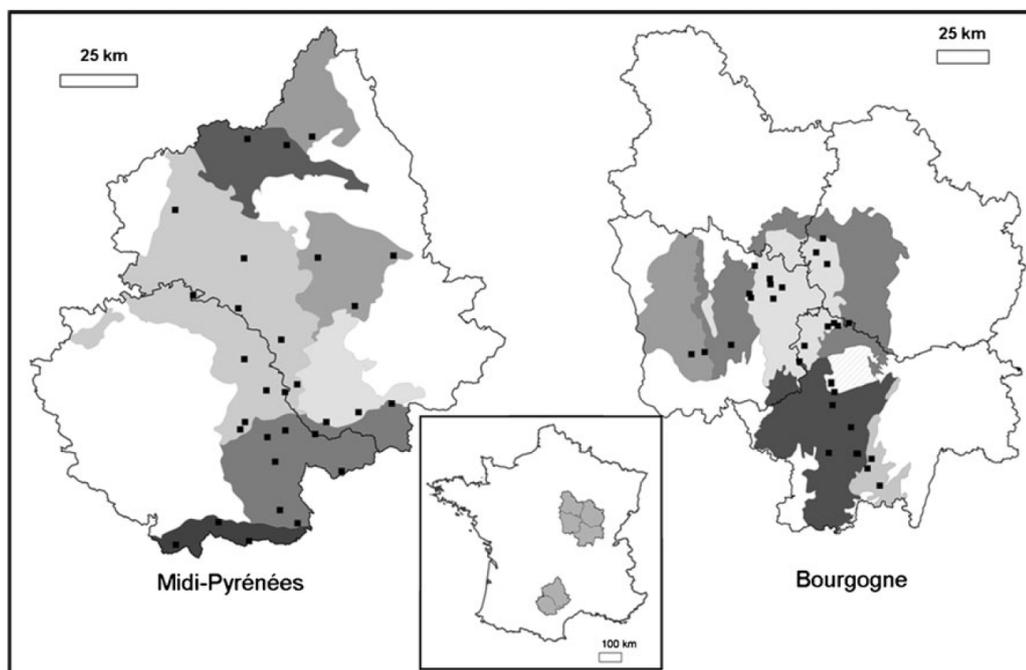


Fig. 1 Geographic location of the 60 plots sampled in the two regions (Bourgogne and Midi-Pyrénées). **a** Location of the two regions in France. **b** Location of plots in the six ecological regions in Bourgogne. **c** Location

of plots in the seven ecological regions in Midi-Pyrénées. Each ecological region corresponds to one patch of grey level

reserved for dead trees. The intensity of recent sanitary thinning was estimated: (1) in the field, as the number of trees thinned since 2003 by counting and measuring the diameter of trees at the last intervention and (2) on the basis of thinning dates since 2003 provided by the forest owners as a result of a specific inquiry. This information was used to estimate the stand density in 2003 before any sanitary thinning following the decline. Older silvicultural information was collected in management plans and before 2003 stand basal area was compared to silvicultural norms in order to identify overdensities according to tree age.

The Site-Index (SI) at 50 years was calculated from a relationship established for French stands (Eq. 1) where H_{dom} is the dominant height in meters and Age, the age of the tree since germination, in years.

$$SI_{50} = \frac{10.905 - 0.2182 \times \text{Age} + \frac{H_{dom}}{[1 - \exp(-(2.546 \times \text{Age})^{0.2882})]^{22.9077}}}{1.5035} \quad (1)$$

Fifteen trees were cored to the pith in order to measure annual radial growth. The cored trees were randomly selected from the pool of dominant and codominant individuals in each stand. The representativeness of the cored trees was assessed by comparing the mean percentage of defoliation at the plot level with that of the cored trees. The mean observed bias was very low in the two regions, 3.2 % in Bourgogne (maximum 13.7 %) and 1.5 % in Midi-Pyrénées (maximum 7.4 %). A total of 926 trees were cored at breast height using a mechanical Pressler borer of 5 mm diameter. Ring width was measured using the image analysis software Windendro (Guay et al. 1992). Ring width series were cross-dated using Interdat software (Dupouey J.L., pers. com.). Basal area increment (BAI) was computed from ring width and used to characterise radial growth. The mean annual BAI was calculated for each plot. To allow growth comparison between plots of different ages, all series were standardised. Trends in radial-growth-time-series that may have been related to age and stand dynamics were removed for each plot series using a cubic smoothing spline with a 50 % frequency response cut-off of 20 years (Cook and Perters 1981). The cubic smoothing spline was fitted to all the data from the period before 2003 as illustrated from an example (Fig. 2) and was predicted for the period 2003–2008. The objective was to quantify growth reduction during the period 2003–2008 compared to reference growth. Year and cambial age were indistinguishable within plots because all trees were the same age, so the trend removed by the spline standardisation represented the effects of a combination of ageing, silviculture and low frequency climatic signals. Final chronologies at the plot level were prepared by averaging the annual residuals to yield a growth index (GI) expressed as a percent of the expected growth under

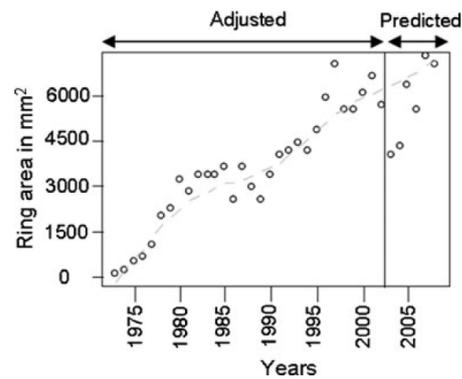


Fig. 2 Example of a basal area increment curve starting after plantation, the standardisation model adjusted to calculate the growth index before 2003 and extrapolated afterwards to compute growth index between 2003 and 2008

average conditions. At the end, 58 plots were used for data analysis. Every mention of growth in the text refers to this radial growth index.

2.4 Climatic data and soil water balance

Monthly averaged weather records over 1971–2000 were used to describe mean temperature and precipitation at each site. Data were extracted using the geographical site position from the 1 km × 1 km grid-based climatic model AURELHY. Annual and seasonal data were obtained by summing or averaging these monthly data. Second, daily climatic data for precipitation, temperature, air humidity, wind speed and global radiation were collected from the nearest Météo-France weather station in order to calculate soil water balance day after day from 1989 to 2008 (last ring). Soil water deficit was calculated using the daily water balance model for forests, Biljou© (Granier et al. 1999). This process-based model was used to calculate daily water fluxes (interception, transpiration, evapotranspiration, drainage) and soil water content every day from 1989 to 2008. Soil (maximum extractable water, bulk density, and water content at permanent wilting point for each soil layer) and stand parameters (leaf area index—LAI, fine root distribution) were quantified for every stand. Sapwood width was measured in the cores and sapwood area estimated from DBH, with a relationship established on 423 healthy trees cored during this study and in a provenance trial (data not shown). The accuracy of the sapwood area/DBH relationship was verified by comparison with other relationships for Douglas-fir (Marshall and Waring 1986; Brix and Mitchell 1983; St. Clair 1993). Tree leaf area (LA) was derived from sapwood area with an allometric relationship (Marshall and Waring 1986). LA was calculated for each tree present during 2003 according to the stand composition reconstruction. Finally,

the sum of leaf area of all trees in a plot was divided by plot surface to obtain stand LAI.

Soil water shortage has an impact on trees as soon as relative extractable water (REW) in the soil drops below a critical value of 40 % (Granier et al. 1999), as seen from transpiration measurements in Douglas-fir stands (Black 1979; Aussenac et al. 1982; Granier 1987). Following Granier et al. (1999), daily soil water balance was used to compute daily values of soil water content, and from these values duration, and precocity of soils water deficit (i.e., when REW was below 40 %) were derived over each year. By construction, the day by day computation of soil water content includes temporal autocorrelation as REW is never reinitialised.

2.5 Analysis methods

2.5.1 Relationship between growth index and soil water deficit at regional scale

The relationship between mean annual intensity of soil water deficit and mean annual growth index was examined at the regional scale using a linear regression for the period 1989–2008. The global relationship for the two regions was tested with a linear ANOVA model, by means of the aov function in the R software (Eq. 2). The statistical significance of the soil water deficit effect and regional effect on growth was tested using the following model:

$$GI_{jk} \sim \mu + IS_j + R_k + IS_j \times R_k + \varepsilon_{jk} \quad (2)$$

where GI is the growth index, μ is the mean of GI, IS is the soil water deficit effect during year j , R is the regional effect of region k and ε is the additive error term.

2.5.2 Growth and soil water deficit during decline and recovery periods at different scales

In each region, the difference between growth index and expected growth was examined annually during the period 2003–2008 by means of a paired t test. The decline period was defined as the consecutive years with growth below expected. The recovery period was defined as consecutive years with growth close or above expected. During both periods, growth was summarised as the mean of all years within the period. To indicate the intensity and duration of soil water deficit, values were cumulated over years. For soil water deficit starting date, values were averaged.

2.5.3 Growth decline and growth recovery model at plot level

Univariate relationships between mean growth during both periods (2003–2006, 2007–2008) in each region and soil water deficit were investigated using Pearson's correlations. The relationship between vulnerability factors and mean

growth was also examined using Pearson's correlations. Three types of vulnerability factors were tested: (1) drought intensity (2) stand factors (age, SI_{50} , EN), (3) site factors used by foresters to select sites for Douglas-fir plantation (mean climate and elevation). Thinning intensity since 2003 is not a vulnerability factor but its potential role in growth recovery must be taken into account in recovery models. General linear models (Eq. 3) were used to study the relationship between plot characteristics, soil water balance and growth index. Prior to analyses, normality and lack of heteroscedasticity were verified. Only the variables showing a significant relationship with the growth index (GI) were included in the initial set of explanatory variables. Some additional analyses were conducted using Pearson's correlation coefficients and analysis of variance to examine the association between pairs of variables. Where there was an autocorrelation between variables, only one of them was included in the initial set.

The following relationship was assumed:

$$GI = \beta_0 + \beta_1 \times \chi_1 + \dots + \beta_n \times \chi_n + \varepsilon \quad (3)$$

where GI is the growth index, $\chi_1 \dots \chi_n$ are variables corresponding to soil water deficit, ecological and dendrometric variables, $\beta_1 \dots \beta_n$ represent model coefficients and ε is the additive error term.

Model selection relied on a stepwise selection procedure based on the Akaike Information Criterion (AIC), conducted using the stepAIC function in R. Parameters of all fitted models were estimated using maximum likelihood methods. All statistical analyses were performed using R software (R Development Core Team 2008).

3 Results

3.1 Soil water deficit as the driver of inter-annual variation in growth index

Inter-annual variation in radial growth mirrored soil water deficit at the regional scale (Fig. 3a, b). Values of growth index above expected were associated with a low soil water deficit during the growing season, while values below expected were associated with soil water deficits above 45 (Fig. 3). No time lag was detected between water deficit and growth response.

Inter-annual variation in growth index was negatively correlated with inter-annual variation in the intensity of soil water deficit during the period 1989–2008 (Fig. 4). The general relationship estimated for the two regions combined was also highly significant ($p < 0.0001$, $R^2 = 0.63$). No effect of region or interaction between region and soil water deficit was found ($p = 0.85$ and 0.59 , respectively). Unexpectedly, the trees from the two regions were subjected to similar

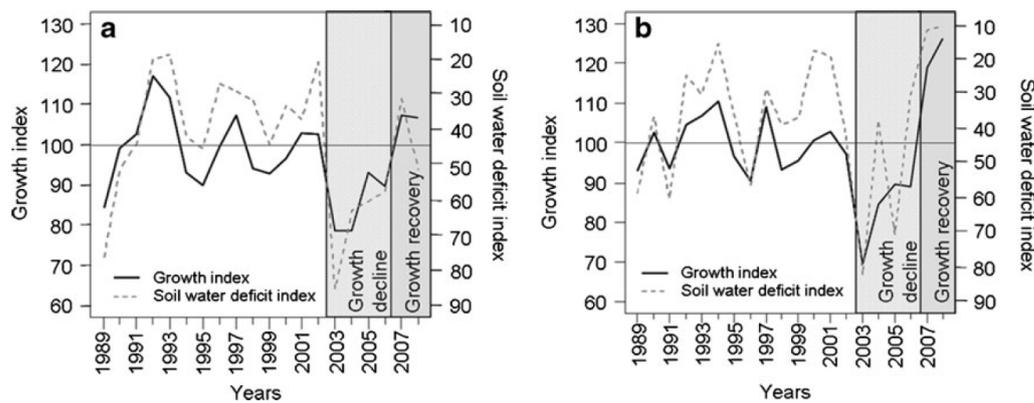


Fig. 3 Inter-annual variations in the growth index (master series, $n=462$ trees in Midi-Pyrénées and $n=437$ trees in Bourgogne) and mean intensity soil water deficit in each region ($n=29$ plots per region). **a** Variation in Midi-Pyrénées, **b** variation in Bourgogne

ranges of soil water deficit, in spite of contrasting soil properties and local climate.

3.2 Severe growth decline during 2003–2006 followed by a growth recovery period

In the two regions, 2003 displayed the highest soil water deficit of the 1989–2008 period, with similar values (83 in Midi-Pyrénées and 82 in Bourgogne). This extremely dry year also corresponded to the lowest growth in the two regions, as illustrated by the master series (Fig. 3a,b). In Bourgogne, the growth index in 2003 reached 69.5 % of expected growth. The growth index in Midi-Pyrénées was higher (78.5 % of expected). In Midi-Pyrénées, 2003 was followed by 3 years (2004–2006) of severe water shortage. Bourgogne experienced a second dry year in 2005. A strong reduction in growth was observed in the two regions during the period 2003 to 2006 (Fig. 3a, b): growth index was significantly lower than expected; the only exception being 2005 in Midi-Pyrénées, when growth was not significantly different from expected. In Midi-Pyrénées, the growth index

during this period was very similar to that observed in Bourgogne (84.9 and 83.2, respectively; Table 1).

The growth decrease associated with the visual symptoms of decline in 2003 was followed by a recovery period during 2007–2008. In Midi-Pyrénées, during these 2 years of recovery, growth was not significantly higher than expected and these years were characterised by a moderate soil water deficit (Fig. 3a,b). In Bourgogne, growth during the recovery resulted in significantly higher than expected growth and was associated with the lowest soil water deficit recorded during the study period.

3.3 Vulnerability factors of growth response to drought at stand level

During the decline period, there were disparities between the average growth at stand level, varying from 61 to 116 % in Bourgogne and 59 to 122 % in Midi-Pyrénées (Table 1). The same trend was observed during the growth recovery period. Some stands did not totally recover; the minimum mean growth index for this period was 71 % in Bourgogne and 63 % in Midi-Pyrénées. The ranges of variation among stands for the growth index, drought characteristics and vulnerability factors are shown in Table 1.

3.4 The driving factors during decline and recovery

To test the hypothesis that recent drought events were responsible for Douglas-fir decline, growth reduction and recovery were tested against several features of soil water shortage: intensity of soil water deficit, starting date and duration. In the two regions, mean growth index during the decline period ($GI_{2003-2006}$) was significantly and negatively linked to cumulated intensity of soil water deficit ($IS_{2003-2006}$) and cumulated duration of soil water deficit during the period ($NJ_{2003-2006}$; Table 2). A significant positive relationship

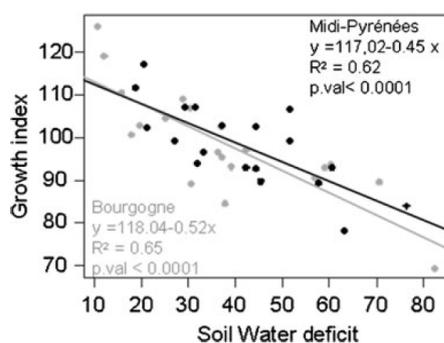


Fig. 4 Relationship between growth index and the intensity of soil water deficit for the two regions. One point corresponds to one year in each region (Bourgogne in grey and Midi-Pyrénées in black)

Drought-induced growth decline in Douglas-fir

Table 1 Basic statistics for growth, soil water deficit, mean climate, ecological and dendrometric stand characteristics among the 29 sampled stands within each region

Variable name (unit)	Abbreviation	Bourgogne			Midi-Pyrénées			
		Min	Mean±SD	Max	Min	Mean±SD	Max	
Growth								
	Mean growth index from 2003 to 2006 (%)	GI _{2003–2006}	61.1	83.2±12.3	116.0	59.4	85.2±16.4	121.7
	Mean growth index from 2007 to 2008 (%)	GI _{2007–2008}	71.1	122.7±35.4	213.8	62.9	108.7±26.1	164.3
Drought hazard								
Soil water deficit								
	Sum of soil water deficit 2003–2006	IS _{2003–2006}	14.3	221.0±107.8	463.3	147.0	272.4±56.6	393.4
	Sum of soil water deficit 2007–2008	IS _{2007–2008}	0.0	22.4±32.8	140.1	14.4	84.6±41.3	164.5
	Sum of soil water deficit duration 2003–2006 (days)	NJ _{2003–2006}	84	407±134	624	310	439±65	550
	Sum of soil water deficit duration 2007–2008 (days)	NJ _{2007–2008}	0	57±59	230	73	163±47	255
	Mean of soil water deficit starting date 2003–2006 (date)	DB _{2003–2006}	87	135±24	181	116	140±15	167
	Mean of soil water deficit starting date 2007–2008 (date)	DB _{2007–2008}	113	134±24	205	123	182±28	218
Vulnerability factors								
Mean climate 1970–2000								
	Mean annual temperature (°C)	MAT	8.8	9.7±0.4	10.3	7.6	10.3±1.0	12.1
	Mean annual precipitation (mm)	MAP	721	973±163	1471	843	1123±166	1551
	Mean precipitation March to May (mm)	<i>P</i> _{spring}	189	245±37	356	241	308±41	412
	Mean precipitation June to August (mm)	<i>P</i> _{summer}	185	216±22	281	158	199±23	234
Ecological characteristics								
	Elevation (m)	Elevation	255	419±103	645	370	667±154	1014
	Soil nitrogen fertility-Ellenberg index	EN	2.7	4.3±0.8	6.0	2.9	4.5±0.8	5.8
	Depth limit of fine roots (cm)	DC	20	52±20	100	22	63±24	123
	Soil extractable water (mm)	EW	26	91±42	166	49	98±32	186
Dendrometric stand characteristics								
	Intensity of thinning since 2003 (% of tree)	Thinning	0.03	0.35±0.16	0.63	0.00	0.18±0.14	0.43
	Site-Index at 50 years old	SI ₅₀	27.9	35.5±3.2	42.2	27.5	32.9±2.6	36.4
	Age since germination (year)	Age	28	42±9	75	32	45±7	58

between GI_{2003–2006} and the mean date of the onset of the soil water deficit (DB_{2003–2006}) was found only in Midi-Pyrénées. A positive relationship was found in the two regions between mean growth index during the recovery period (GI_{2007–2008}) and starting date of soil water deficit (DB_{2007–2008}) during the same period.

3.5 Growth response among stands: vulnerability factors acting before and after drought episodes

Whatever the region, no relationship (Table 2) was found between growth reduction (GI_{2003–2006}) and 1970–2000 normal temperature variables. Only in Midi-Pyrénées, a positive relationship was found for mean annual precipitation (MAP) and for seasonal precipitation. In this region, growth exhibited a positive relationship with nitrogen soil fertility (EN) during the decline period. In Bourgogne, growth during the decline period was negatively related to elevation and positively related to soil extractable water (EW). Finally

none of the tested dendrometric variables (thinning since 2003, age and Site-Index₅₀) was significantly linked with growth during the 2003–2006 period.

GI during recovery was significantly correlated to GI during decline. The impact of mean climate differed between the two regions. No significant effect of mean climate was found on GI_{2007–2008} in Midi-Pyrénées. In contrast, a negative relationship between precipitation (annual and for the seasons separately) and GI_{2007–2008} was observed in Bourgogne. Similarly, a positive relationship with temperature was also observed. Growth recovery (GI_{2007–2008}) exhibited a positive correlation with soil nitrogen (EN) in the two regions, i.e. a faster and more complete recovery of growth on sites with higher N. In addition, growth recovery was larger on shallow soils with a superficial rooting in Bourgogne. In addition, a strong positive correlation was found between EW and growth recovery (GI_{2007–2008}) in Midi-Pyrénées. With respect to silviculture in Midi-Pyrénées, growth recovered better (GI_{2007–2008}) in stands

Table 2 Results of the Pearson's correlations between average growth index during decline (i.e., between 2003 and 2006 $GI_{2003-2006}$) and recovery (between 2007 and 2008, $GI_{2007-2008}$) and potential vulnerability factors in the two regions

		Bourgogne		Midi-Pyrénées					
		$GI_{2003-2006}$		$GI_{2007-2008}$		$GI_{2003-2006}$	$GI_{2007-2008}$		
Growth	$GI_{2003-2006}$	x		0.44	(0.0173)	x	0.75	(<0.0001)	
Soil water deficit	$IS_{2003-2006}$	-0.51	(0.0046)	ns		-0.42	(0.0193)	ns	
	$NJ_{2003-2006}$	-0.46	(0.0120)	ns		-0.39	(0.0316)	ns	
Mean climate 1970–2000	$DB_{2003-2006}$	ns		ns		0.35	(0.0550)	ns	
	$DB_{2007-2008}$	ns		0.57	(0.0974)	x	0.47	(0.0120)	
	MAT	ns		0.37	(0.0499)	ns	ns		
Ecological characteristics	MAP	ns		-0.36	(0.0526)	0.44	(0.0161)	ns	
	P_{Spring}	ns		-0.39	(0.0388)	0.51	(0.0042)	ns	
	P_{Summer}	ns		-0.35	(0.0633)	ns	ns		
Dendrometric stand characteristics	Elevation	-0.44	(0.0170)	ns		ns	ns		
	EN	ns		0.48	(0.0085)	0.39	(0.0347)	0.32	(0.0855)
	DC	ns		-0.38	(0.0621)	ns	ns		
	EW	0.44	(0.0182)	ns		ns	0.34	(0.0633)	
Dendrometric stand characteristics	Thinning	ns		ns		ns	0.41	(0.0245)	
	Site-Index ₅₀	ns		-0.43	(0.0197)	ns	ns		
	Age	ns		ns		ns	0.37	(0.0467)	

x indicates no relevant relationship, not tested. Only significant correlations with $p < 0.10$ are reported. Values in parentheses indicate the probability

with a high thinning intensity since 2003 and in older stands. In this region, sanitary thinning after 2003 was quite systematic and more intensive in older stands. In Bourgogne, $GI_{2007-2008}$ was negatively correlated with Site-Index.

3.6 Modelling vulnerability of growth to drought

All significant variables for each region and each period were used as explanatory variables. In Midi-Pyrénées, the stepwise selection procedure used to produce the growth decline model resulted in removal of some explanatory variables ($DB_{2003-2006}$, MAP, P_{spring}). The model of growth decline derived for Midi-Pyrénées explained 45 % of the variance of the growth index. Growth was negatively influenced by the intensity of soil water deficit and positively influenced by soil fertility (Table 3). The selection procedure did not remove any explanatory variable for Bourgogne. The model explained 37 % of the total variance. Growth was mostly affected by the intensity of soil water deficit and, to a lesser extent, by elevation (Table 3).

3.7 Modelling growth recovery after recurrent drought episodes

In Bourgogne, the stepwise selection procedure used to compute the growth recovery model skipped some explanatory variables ($DB_{2007-2008}$, MAT and DC). The model

explained 61 % of the variance in Bourgogne. Growth recovery was positively influenced by soil fertility. Site-Index₅₀, previous growth and, to a lesser extent, MAP were also significant variables in the growth recovery model; higher values for those variables were associated with lower growth during the recovery period (Table 3). In Midi-Pyrénées, the stepwise selection procedure did not remove any explanatory variable. The model of growth recovery explained 72 % of the total variance in Midi-Pyrénées. Previous growth, extractable soil water, mean starting day of soil water deficit during the decline period, intensity of thinning and soil fertility were all positively correlated with growth recovery (Table 3).

4 Discussion

According to the data collected during this study, variability in the growth of Douglas-fir is mainly controlled by water shortage, at both regional and stand levels. Using a water balance approach in studies of radial growth improves the quantification of local water deficit, taking into account extractable soil water, rainfall interception and evapotranspiration (and not only temperature), as well as stand leaf area index. Our results suggest that cumulated drought episodes severely impair growth, especially if soil water deficit occurs early in the season. Growth recovery occurs only when there is no soil water deficit or a late and limited soil

Drought-induced growth decline in Douglas-fir

Table 3 General linear models for growth decline and growth recovery at the stand level for each region

Model terms	Estimate	S.E.	<i>p</i> value	<i>R</i> ²
Growth during decline period				
Bourgogne				
IS _{2003–2006}	−0.054	0.017	0.0042	0.37
Elevation	−0.047	0.018	0.0148	
Midi-Pyrénées				
IS _{2003–2006}	−0.159	0.041	0.0006	0.45
EN	9.460	3.075	0.0049	
Growth during recovery period				
Bourgogne				
EN	24.161	6.007	0.0005	0.61
Site-Index ₅₀	−4.755	1.361	0.0019	
GI _{2003–2006}	0.889	0.356	0.0199	
MAP	−0.061	0.027	0.0347	
Midi-Pyrénées				
GI _{2003–2006}	0.886	0.185	<0.0001	0.72
EW	0.280	0.087	0.0035	
Thinning	35.324	19.998	0.0901	
EN	5.863	4.155	0.1710	

water deficit. This confirms previous dendroecological studies of Douglas-fir in its natural range, indicating that radial growth is primarily limited by growing season precipitation and heat-moisture indices (Griesbauer and Green 2010; Littell et al. 2008; Watson and Luckman 2002). Our results are also consistent with rainfall exclusion experiments, which have shown that the radial growth of mature Douglas-fir is controlled by soil water availability (Aussenac et al. 1984). Soil water deficit leads to stomatal closure, which reduces evapotranspiration and limits carbon uptake, resulting in growth reduction and subsequent growth cessation in the case of persistent water deficit (Aussenac et al. 1984). The higher growth rate during years with low soil water deficit can be explained by a shorter period of stomatal closure coupled to a longer period of cambial activity (Aussenac and Granier 1988). The sharp correlation between soil water deficit and growth highlights the synchrony between growth response and soil water shortage (Black 1979).

Growth reductions during 2003 were relatively severe in Bourgogne and Midi-Pyrénées. The tree rings produced in 2003 were the narrowest measured, corresponding to the driest year observed during the 1989–2008 period. Our results confirm that the growth of coniferous species was severely affected, especially as compared to broadleaved species (Girard, pers. com.). The reduction in growth of 30.5 % in the year 2003 that we estimated in Bourgogne is consistent with other, independent, results obtained for two departments of Bourgogne using data from the National Forest Inventory (Girard pers. com.), where reductions of 26.4 % and 34.3 % were recorded for Douglas-fir in two

different areas (Girard, pers. comm.). Our estimation of growth reduction is also consistent with that of Pichler and Oberhuber (2007), who found a reduction of 35 % in 2003 compared to the previous year's radial growth in Scots pine and Norway spruce exposed to a dry inner Alpine climate (Bigler et al. 2006). Jolly et al. (2005) reported the strongest growth reduction in 2003 for Norway spruce of up to 60 %, for silver fir of up to 50 % and for common beech of up to 40 %, depending of site altitude in Switzerland, but these species are considered as highly drought sensitive.

Severe drought episodes are known to induce: (1) immediate regulation (stomatal closure, reduced carbon assimilation and storage, growth cessation, and reduction of nutrient assimilation and storage) and (2) irreversible damage such as xylem cavitation, premature twig abscission or loss of foliage and fine roots mortality (Bréda et al. 2006). As a consequence, tree ring width is frequently reduced for several years following a 1-year severe soil water shortage. As an example, silver fir in the Vosges Mountains exhibited long-term delayed effects of soil water deficit in the year 1976 for up to 6 years (Becker 1989). Therefore in the present case of Douglas-fir decline, the 2003 drought had a direct effect on tree ring growth that year, while growth decline during subsequent years was affected by the water balance after 2003. In our case, in the two study regions, recurrent drought episodes were observed. Growth decline was induced and maintained by several successive drought episodes and growth recovery was only possible when this severe water deficit ceased. The absence of delayed response of growth to water shortage is also supported by

the fact that the shape of the relationship between growth and soil water deficit was similar during decline and recovery periods.

During the decline period, the mean annual growth decrease was similar in the two regions. This trend at regional scale somehow masked variations in growth reduction at the stand scale. The differences between stands are mainly explained by the intensity of local soil water deficit, which depends on local precipitation, soil extractable water and leaf area index through both precipitation interception and stand evapotranspiration. Despite the lower soil water deficit during 2007–2008, Douglas-fir growth did not completely recover in some stands. The growth during the recovery period was mainly influenced by the growth during the decline period and by nutrient availability. Possible damage such as needle loss, LAI reduction and hydraulic damage have to be repaired to recover pre-stress functioning (Anekonda et al. 2002). As a result of recurrent drought events, the amount of stored carbohydrates may also be reduced and may not be fully replenished by the end of the growing season. The tree must allocate available stored reserves among the various demands for repair, maintenance, growth and defence (Bréda et al. 2006). In Scots pine submitted to two successive drought events, carbon reserves were depleted as a result of needle loss concurrently to radial growth reduction (Galiano et al. 2011). Reduced growth may indicate limited carbohydrate reserves and, as a consequence, recovery may be delayed or inhibited. The other factor implicated in recovery is nutrient fertility, as demonstrated by the fact that higher values of the EN Ellenberg index were associated with a more efficient recovery. Understorey vegetation is known to be useful for classifying soil nutrient regime (Wang 2000), even if functional links between bio-indication and foliar analysis of nutrient content or soil chemical analysis are weak. Otherwise, liming is a practice sometimes used to restore soil mineral fertility and reverse stand decline (van Praag and Weissen 1986; Misson et al. 2001). Nitrogen fertilization of Douglas-fir improves otherwise foliage efficiency (Mitchell et al. 1996) and water use efficiency (Jassal et al. 2010), but its impact on radial growth recovery after water shortage has to be tested. The link between growth recovery and nutrient availability in the two regions indicates an interaction between tree mineral nutrition and resistance or resilience to drought. As a consequence, stand management should focus on preserving soil fertility. Premature stem harvesting, sometimes suggested to reduce climatic risks, impairs nutrient balance; in Douglas-fir this is particularly true for harvesting when trees are less than 60 years old (Ranger and Turpault 1999). Rotation shortening needs nutrient additions to be sustainable (Marques et al. 1997).

Other vulnerability factors differed between the two regions. In Midi-Pyrénées, the effect of thinning since 2003 suggests that the remaining trees took advantage of

reduced competition by accessing resources that became available. Thinning directly influences the water balance (Bréda et al. 1995) by reducing leaf area index: interception and evapotranspiration decrease leading both to an increase in soil water, and lower duration and intensity of soil water deficit, as demonstrated for Douglas-fir by Aussenac et al. (1982) and Aussenac and Granier (1988). By increasing growing space, thinning reduces the impact of drought and leads to a faster recovery (Kohler et al. 2010); this may be because of the increased ratio of rooted soil volume to transpiring leaf area for individual trees.

In Bourgogne, growth recovery after recurrent drought events was also explained by reduced growth during the decline period and by soil nitrogen fertility. However, thinning had no effect on growth during the recovery period in Bourgogne, despite the high stand density due to delayed silvicultural interventions in most stands. This contrast with Midi-Pyrénées is probably due to the fact that water availability was not the major limiting factor during this period in Bourgogne. As 2007 and 2008 were rainy years in Bourgogne, the remaining trees did not need the extra water made available by thinning. The other factors (Site-Index, average rainfall) were expected to enhance growth in reality had an opposite effect. Site-Index is used by forest managers to describe site quality in terms of height growth performance. A complementary analysis (data not shown) showed that Site-Index in Bourgogne is mainly controlled by water balance components. Indeed, a high Site-Index was related to low soil water deficit averaged over the 1989–2008 period (data not shown), due to higher rainfall and lower temperature, and deeper fine root penetration. An earlier study reported for *Pinus pinea* that soil texture and water retention controlled site index (Bravo-Oviedo and Montero 2005). Unexpectedly, radial growth recovery on sites exhibiting the lowest water constraints (higher site-index, higher average rainfall) was more limited after severe drought events, suggesting that such trees are not acclimated to drought: they probably allocated fewer resources to below-ground growth and to non structural carbohydrate storage. The results presented here are applicable to all French Douglas-fir plantations close to rotation age and mature stands (and some of them are now naturally regenerated), as all the plantations in France were achieved using coastal provenances from Washington State and Oregon (USA).

5 Conclusion

Our results clearly evidence a large vulnerability of radial growth of Douglas-fir to drought events at different scales from the region to the stand. In addition, they emphasize the importance of quantifying soil water balance, integrating bioclimatic variability (rainfall and potential evapotranspiration),

local soil properties and leaf area index. The latter one could be managed by thinning, to cope with a future increase in the frequency and intensity of drought events: canopy leaf area index may be managed by density reduction in order to reduce the frequency and the intensity of periods of soil water shortage. Two aspects of vulnerability are important for growth recovery after recurrent drought episodes: (1) bio-indicated nutrient availability has a positive effect and (2) growth recovery is more restricted on the most productive sites. Potential trades-offs between productivity and vulnerability, such as carbon allocation to carbohydrate storage vs. growth and above vs. below ground partitioning, suggest challenging research questions that need to be addressed in future investigations.

Acknowledgments We gratefully thank F. G er emia, Y. Lef evre, N. M etral, P. Behr, T. Paul and B. Issenut for their technical assistance during field data collection and F. Millier for lab measurements. The field work was possible thanks to the help of the agents from CRPF in Midi-Pyr enes and Bourgogne. We also thank all forest owners who allowed tree coring.

Funding The research was funded by the National Research Agency (DRYADE project, ANR-06-VULN-004) and by the Regional Council of Bourgogne. A.S. Sergent received a PhD grant from the Regional Council of R gion Centre, France.

References

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manage* 259:660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Anekonda TS, Lomas MC, Adams WT, Kavanagh KL, Aitken SN (2002) Genetic variation in drought hardiness of coastal Douglas-fir seedlings from British Columbia. *Can J For Res* 32:1701–1716
- Aussenac G, Granier A (1988) Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Can J For Res* 18:100–105. doi:10.1139/x88-015
- Aussenac G, Granier A, Naud R (1982) Influence d'une  claircie sur la croissance et le bilan hydrique d'un jeune peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Can J For Res* 12:222–231
- Aussenac G, Granier A, Ibrahim M (1984) Influence du dess echement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologica Plantarum* 5:241–253
- Becker M (1989) The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of north eastern France. *Can J For Res* 19:1110–1117
- Bigler C, Br aker O, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9:330–343
- Bigler C, Gavin DG, Gunning C, Veblen TT (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116:1983–1994. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.16034.x
- Black TA (1979) Evapotranspiration from Douglas fir stands exposed to soil water deficits. *Water Resour Res* 15:164–170
- Bravo-Oviedo A, Montero G (2005) Site index in relation to edaphic variables in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in south west Spain. *Ann For Sci* 62:61–72
- Br eda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance? *CR Geosci* 340:651–662. doi:10.1016/j.crte.2008.08.003
- Br eda N, Granier A, Aussenac G (1995) Effects of thinning on soil water balance and trees water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*). *Tree Physiol* 15:295–306
- Br eda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63:623–642. doi:10.1051/forest:2006042
- Brix H, Mitchell A (1983) Thinning and nitrogen fertilization effects on sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir. *Can J For Res* 13:384–389
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sanchez G, Pe uelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *PNAS* 108:1474–1478
- Carter RE, Otchere-Boateng J, Klinka K (1984) Dieback of a 30-year-old Douglas-fir plantation in the Britain River Valley, British Columbia: symptoms and diagnosis. *For Ecol Manage* 7:249–263. doi:10.1016/0378-1127(84)90002-1
- Chen P-Y, Welsh C, Hamann A (2010) Geographic variation in growth response of Douglas-fir to interannual climate variability and projected climate change. *Global Change Biol* 16:3374–3385. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02166.x
- Cook ER, Perters K (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring B* 41:45–53
- deKort I (1993) Wood production and latewood percentage of Douglas-fir from different stands and vitality classes. *Can J For Res* 23:1480–1486
- Ellenberg H, Weber HE, D ull R, Wirth V, Werner W, Paulissen D (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18:1–258
- Galiano L, Mart nez-Vilalta J, Lloret F (2010) Drought-induced multifactor decline of Scots Pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring Oak species. *Ecosystems* 13:978–991. doi:10.1007/s10021-010-9368-8
- Galiano L, Mart nez-Vilalta J, Lloret F (2011) Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytol* 190:750–759. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03628.x
- Granier A (1987) Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol* 3:309–320
- Granier A, Br eda N, Biron P, Villette S (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol Mod* 116:269–283
- Griesbauer H, Green D (2010) Regional and ecological patterns in interior Douglas-fir climate-growth relationships in British Columbia, Canada. *Can J For Res* 40:308–321. doi:10.1139/X09-197
- Guay R, Gagnon R, Morin H (1992) A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera. *For Chron* 68:138–141
- Jassal RS, Black TA, Cai T, Ethier G, Pepin S, Br ummer C, Nestic Z, Spittlehouse DL, Trofymow JA (2010) Impact of nitrogen fertilization on carbon and water balances in a chronosequence of three Douglas-fir stands in the Pacific Northwest. *Agr For Met* 150:208–218. doi:10.1016/j.agrformet.2009.10.005
- Jolly WM, Dobbertin M, Zimmermann NE, Reichstein M (2005) Divergent vegetation growth response to the 2003 heat wave in

- the Swiss Alps. *Geophys Res Lett* 32:L18409. doi:10.1029/2005GL023252
- Kohler M, Sohn J, Nägele G, Bauhus J (2010) Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? *Eur J Forest Res* 129:1109–1118. doi:10.1007/s10342-010-0397-9
- Lévy G, Becker M, Lefèvre Y, Schipfer R (1987) Le dépérissement du sapin dans les Vosges: rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann For Sci* 44:403–416. doi:10.1051/forest:19870402
- Littell JS, Peterson DL, Tjoelker M (2008) Douglas-fir growth in mountain ecosystems: water limits tree growth from stand to region. *Ecol Monographs* 78:349–368. doi:10.1890/07-0712.1
- Lorenz M, Fischer R, Becher G, Granke O, Riedel T, Roskams P, Nagel H-D, Kraft P (2007) Forest Condition in Europe. 2007 Technical Report. 91 p
- Manion PD (1981) Tree disease concepts. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, p 399
- Marques R, Ranger J, Villette S, Granier A (1997) Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 2. Quantitative approach. *For Ecol Manag* 92:167–197. doi:10.1016/S0378-1127(96)03913-8
- Marshall JD, Waring RH (1986) Comparison of methods of estimating leaf-area index in old-growth Douglas-Fir. *Ecol* 67:975. doi:10.2307/1939820
- Martinez-Meier A, Sanchez L, Pastorino M, Gallo L, Rozenberg P (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manag* 256:837–843. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.041
- Misson L, Ponette Q, Andre F (2001) Regional scale effects of base cation fertilization on Norway spruce and European beech stands situated on acid brown soils: soil and foliar chemistry. *Ann For Sci* 58:699–712
- Mitchell AK, Barclay HJ, Brix H, Pollard DFW, Benton R, deJong R (1996) Biomass and nutrient element dynamics in Douglas-fir: effects of thinning and nitrogen fertilization over 18 years. *Can J For Res* 26:376–388. doi:10.1139/x26-042
- Mueller R, Scudder C, Porter M, Talbot Trotter R III, Gehring C, Whitham T (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *J Ecol* 93:1085–1093. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01042.x
- Nigh G (2006) Impact of climate, moisture regime, and nutrient regime on the productivity of Douglas-Fir in coastal British Columbia, Canada. *Clim Chang* 76:321–337. doi:10.1007/s10584-005-9041-y
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42. doi:10.1038/nature01286
- Pichler P, Oberhuber W (2007) Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *For Ecol Manag* 242:688–699. doi:10.1016/j.foreco.2007.02.007
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Ranger J, Turpault M-P (1999) Input-output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. *For Ecol Manag* 122:139–154. doi:10.1016/S0378-1127(99)00038-9
- Rebetz M, Mayer H, Dupont O, Schindler D, Gartner K, Kropp J, Menzel A (2006) Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Ann For Sci* 63:569–577. doi:10.1051/forest:2006043
- Reich RW, van der Kamp BJ (1993) Frost, canker, and dieback of Douglas-fir in the central interior of British Columbia. *Can J For Res* 23:373–379. doi:10.1139/x93-054
- Sarris D, Christodoulakis D, Körner Ch (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Glob Change Biol* 13:1187–1200
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Mark A, Liniger MA, Appenzeller C (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427:332–336. doi:10.1038/nature02300
- Solberg S (2004) Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *For Pathol* 34:93–104. doi:10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x
- St Clair JB (1993) Family differences in equations for predicting biomass and leaf area in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *For Sci* 39:743–755
- Suarez ML, Ghermandi L, Kitzberger T (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* site, climatic sensitivity and growth trends. *J Ecol* 92:954–966. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00941.x
- Turner BL, Kasperson RE, Matson PA, McCarthy JJ, Corell RW, Christensen L, Eckley N, Kasperson JX, Luers A, Martello ML, Polsky C, Pulsipher A, Schiller A (2003) A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:8074–8079. doi:10.1073/pnas.1231335100
- Van Praag HJ, Weissen F (1986) Foliar mineral composition, fertilization and dieback of Norway spruce in the Belgian Ardennes. *Tree Physiol* 1:169–176. doi:10.1093/treephys/1.2.169
- Vidal JP, Martin E, Franchist'eguy L, Baillon M, Soubeyrou JM (2010a) A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *Int J Climatol* 30:1627–1644
- Vidal JP, Martin E, Franchist'eguy L, Habets F, Soubeyrou JM, Blanchard M, Baillon M (2010b) Multilevel and multiscale drought reanalysis over France with the Safran-Isba-Modcou hydrometeorological suite. *Hydrol Earth Syst Sci* 14:459–478
- Vilá-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Vayreda J, Retana J (2011) Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecol Appl* 21:1662–1172
- Wang GG (2000) Use of understory vegetation in classifying soil moisture and nutrient regimes. *For Ecol Manag* 129:93–100
- Watson E, Luckman BH (2002) The dendroclimatic signal in Douglas-fir and ponderosa pine tree-ring chronologies from the southern Canadian Cordillera. *Can J For Res* 32:1858–1874. doi:10.1139/x02-096
- Wösten JHM, van Genuchten MT (1988) Using texture and others soil properties to predict the unsaturated soil hydraulic functions. *Soil Sci Soc Am J* 52:1762–1770

Chapitre III

Variabilité de la productivité, de la densité du bois et de la vulnérabilité à la sécheresse entre provenances peu utilisées de Douglas introduits en France dans un climat subméditerranéen

Résumé

• **Contexte:** Suite à la sécheresse de 2003 des dépérissements et des mortalités ont été signalés en France. Par conséquent la capacité d'adaptation du douglas aux sécheresses prévues pour être plus fréquentes et plus intenses est questionnée.

• **Objectifs:** Notre objectif est de contribuer à l'exploration de la variabilité de la productivité, de la vulnérabilité à la sécheresse entre provenances peu couramment utilisée pour la plantation en France.

• **Méthodes:** Nous avons échantillonné 22 provenances incluant des provenances côtières et des provenances intérieures de douglas, couvrant une large part de l'aire naturelle de l'Oregon à la Californie pour les provenances côtières et de la Colombie Britannique au Nouveau Mexique pour les provenances intérieures. Ces provenances peu courantes ont été plantées à la fin des années 70 dans deux tests de comparaison de provenances situées dans le sud de la France dans des climats subméditerranéens. La croissance radiale a été quantifiée et a été reliée aux indices de sécheresse calculés par le modèle de bilan hydrique. La variabilité de la productivité, de la densité du bois et de vulnérabilité de la croissance à la sécheresse entre provenances a été étudiée.

• **Résultats:** La croissance radiale et la densité du bois ont montré des différences importantes entre provenances. La variabilité entre provenances pour tous les caractères étudiés était principalement structurée géographiquement. Les provenances Californiennes sont les plus productives et présentent la plus faible vulnérabilité de la croissance à la sécheresse. De façon surprenante les provenances Intérieures Sud issues des zones les plus arides présentent la plus faible croissance durant les années sèches.

• **Conclusion:** La variabilité de la réponse à la sécheresse devra être encore étudiée dans d'autres conditions climatiques pour pouvoir conclure définitivement sur le potentiel de ces groupes de provenances pour l'adaptation du douglas au changement climatique.



Growth vulnerability to drought of unusual Douglas-fir provenances in sub-Mediterranean climates

Anne-Sophie Sergent • Nathalie Bréda • Jean-Charles Bastien • Léopoldo Sanchez • Philippe Rozenberg

A.S. Sergent Anne-Sophie • P. Rozenberg (corresponding author) • J.C. Bastien • L. Sanchez

INRA, UR Genetic improvement and forest Physiology Unit, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 Ardon, F-45075 Orléans Cedex 2, France

N. Bréda

INRA-UHP UMR 1137 Forest Ecology and Ecophysiology Unit, F-54280 Champenoux, France

Abstract

• **Context:** Since the 2003's drought and heat wave Douglas-fir decline and dieback were reported in France. Consequently the adaptation capacity of Douglas-fir to the forecasted frequent and severe drought events with climatic change is questioned.

• **Aims:** Our objective is to contribute to the screening of the variability for productivity and growth vulnerability to drought of provenances not currently used for plantation in France.

• **Methods:** We sampled 22 provenances including coastal and interior Douglas-fir, covering a large part of the natural area from Oregon to California for coastal provenances and from British Columbia to New Mexico for interior provenances. These unusual provenances were planted in the end of the 70's in two provenances trials located in the southwest part of France in sub-Mediterranean climates. Variability of productivity, of wood density and of radial growth vulnerability to drought among provenances was quantified and related to drought indices computed by water balance calculations.

• **Results:** Radial growth and wood properties exhibited large differences among provenances. The variability among provenances for all the wood characters studied was mainly structured geographically. Californian provenances perform best for productivity and exhibited a lower growth vulnerability to drought. Surprisingly, the southern interior provenances coming from the driest environments show the lowest growth during the driest years.

• **Conclusions:** The variability of growth response must be studied more and in other climate conditions before being able to conclude definitively on the potential of these groups of provenances.

Keywords: wood density · provenances · radial growth · water balance · coastal Douglas-fir · interior Douglas-fir

1. INTRODUCTION

Douglas-fir was first introduced in France in 1850 and largely since 1960. Today it is one of the most planted tree species in France. The interest of forest owners for this fast growing species is explained by its appreciated wood properties. But during the last ten years mortality and declines have been reported in several Douglas-fir production areas in France (Legrand 2005). These mortality and declines mainly occurred after the 2003's drought (Sergent et al 2012a). The 2003's drought hit a large part of Europe and was particularly long lasting and intense (Bréda et al. 2006; Rebetez et al. 2006). Douglas-fir mortality reports represented 35% of all mortality reports in 2003 among all forest tree species in France (Belrose et al. 2004). Declines were observed during several years after 2003 and we recently demonstrated by coupling dendrochronological tools and water balance modelling that declines have been induced by extreme or recurrent droughts (Sergent et al 2012a; Sergent et al 2012b). The frequency and the severity of drought events such as the one in 2003 are expected to increase with the ongoing climatic change (IPCC 2001; Saxe et al. 2001; Schär et al. 2004). Hence the adaptation capacity of Douglas-fir to these forecasted more frequent and severe drought events in France is questioned.

The natural range of Douglas-fir is one of the widest for tree species and covers an expanded geographical and climatic gradient. Douglas-fir is divided into two major varieties, the coastal variety *menziensis* (or "green Douglas-fir") and the interior variety *glauca* (or "Rocky Mountains Douglas-fir"). In France, only a limited part of the natural area of the coastal variety *menziensis* is used for plantation. Currently, in France, a majority of the stands near rotation age were planted with Washington and Oregon states' coastal provenances. In particular, the provenances of the French declining stands as well as the provenances constituting the breeding population and the seed orchards of the French Douglas-fir genetic improvement program are from the same coastal Washington-Oregon limited part of the natural range (Bastien J.C., pers. com). As a result, all or nearly all Douglas-fir trees planted today in France are offspring of the coastal Washington-Oregon seed orchards.

In the 1960's and 1970's several Douglas-fir provenance trials were planted in France. According to the region of plantation and the objectives of the trial, different collections of provenances were planted. Some of the collections included not only coastal Oregon and Washington provenances, but also *unusual* provenances from interior Oregon and Washington, California, British Columbia, Idaho, Montana, Colorado, Arizona and New-Mexico. We call these provenances "unusual provenances" because they are neither planted in the French Douglas-fir production regions nor used in the French breeding program. In the provenance trials located in the French Douglas-fir production area, with an oceanic climate, thinning rapidly eliminated the less productive provenances and leaved the fast growing coastal Oregon and Washington provenances. During the period between the 1980's and the early 2000's, adaptation of Douglas-fir to drought was not yet questioned. The original studies of provenance variation were based on productivity criterions (growth rate, branch size, branch angle and stem form (Birost and Ferrandes 1972; Bastien et al. 1985)) and resistance to late frosts (Lacaze 1964). Only few studies were conducted on response to drought neither in France nor in the natural range. They were carried out on very young trees or seedlings, on a very limited number of provenances and in controlled conditions (Pharis and Ferrell 1966; White 1987; Aussenac et al. 1989; Joly et al. 1989). These studies have shown a genetic variation for drought resistance which could be sometimes related to origin variation in the natural area. In other provenance trials, different types of provenance collections were planted and persisted up to day. It is the case of two trials located in the south of France under a sub-Mediterranean climate, out of the French Douglas-fir production area (Félines and le Treps):

Climatic condition in Douglas-fir natural range varies from very continental (Colorado, Arizona, New-Mexico, interior British-Columbia) to very oceanic (coastal British Columbia, Washington, Oregon, California). At its origin position, each provenance is assumed to be locally adapted to a particular level of drought. Hence using the sub-Mediterranean climate provenance trials Félines and le Treps, we expected to test productivity and drought response on provenances representative of a

large part of the existing variability for adaptation to drought in the natural range. While these trials do not include any provenance selected for its fast growth in the French production area (coastal Washington-Oregon), the collection includes provenances from a climatically-contrasted part of the natural range: in the USA from the coastal states Oregon and California, to southern interior states Arizona, New Mexico and Colorado, and up north to interior British Columbia in Canada. Furthermore, such variability is studied in site facing severe drought conditions some years. Moreover, the trees in these trials are 40 year-old, i.e. much older than those of the existing studies on resistance to drought.

The productivity and drought response traits were retrospectively obtained from X-ray microdensity profiles. The radial growth was estimated by annual ring surface increment (Basal Annual ring Increment BAI). It is a more appropriate proxy for studying volume than growth ring width (Lebourgeois and Becker 1996). BAI variation can be used as an integrated growth trait to explore tree response to year to year changes of soil water deficit. Several microdensity parameters have been recently shown in Douglas-fir to be good proxies for identifying provenances potentially less vulnerable to cavitation. They have been shown to be potentially related to survival after a drought event (Martinez-Meier et al. 2008) and to wood hydraulic properties like specific conductivity and resistance to cavitation (Dalla-Salda et al. 2011).

Our objective is thus to contribute to the study of the variability for productivity and resistance to drought of provenances not currently used for plantation in France, using two sub-Mediterranean climate provenance trials Félines and le Treps. At the date of sampling, collection the trials were old enough to study productivity near the rotation age. Drought was quantified as annual soil water deficit as computed by daily soil water balance modelling (Granier et al. 1999). The combination of available climatic data and retrospectively obtained annual growth data allowed us to study 14 successive years of growth under the variable annual drought conditions of the period 1993 to 2007.

We address the following specific questions:

- In these trials, is radial growth controlled by drought intensity?
- Are the provenances differing in their wood density, their productivity and their vulnerability to drought?

The performance of the provenances for these three traits regarding drought response will be discussed in regard by their geographical origins.

2. MATERIALS AND METHODS

2.2. Trial description

2.2.1. Félines trial n°709.3

Félines n°709.3 is a provenance trial planted in 1973, in the Forêt Domaniale du Minervois (Aude 11, France) by the French National Institute of Agronomic Research. Seeds were collected in the natural range through IUFRO (International Union in Forestry Research) programme between 1966 and 1969. Seeds were germinated and grown in nursery. Site was clear-cut and sub-soiling prior to planting 2+0 seedling at 2.5 m x 2 m spacing. Vegetation was mechanically controlled four times during the first twelve years. The provenances were separated by varieties. For each variety, trees were planted in 60 randomized complete blocks of one tree plot per provenance. During the first twenty years, trees were assessed periodically for growth, survival and form. Thirteen years after plantation the survival was low (44.9%), dead trees were not replaced. The site was thinned several times between 2002 and 2004.

2.2.2. Le Treps trial n°714 1-2

Le Treps n°714 1-2 is a provenance trials tests planted in 1976, in the Forêt Domaniale des Maures (Var 83, France) by the French National Institute of Agronomic Research. Seeds were collected in same programme than for Félines trial. Seed were germinated and grown in nursery. The site was clear-cut prior to planting 1+1 seedlings at 3 m x 1.33 m spacing. Vegetation was mechanically controlled four times during the first fifteen years. The provenances were laid out in 3 x 2 trees plots in

an incomplete block design with five repetitions. Eleven years after plantation the survival was high (81%). The site was thinned once in 1993. During the first twenty years, trees were assessed periodically for growth, survival and form.

2.2. Data collection

In each site 6 to 21 trees per provenance (Tab. 1) were cored to pith to measure annual radial growth. When the number of available trees per provenance was over 20, cored trees were randomly selected inside the pool of available trees. A total of 505 trees was cored and used for analysis. Trees were cored at breast height with a mechanic Pressler borer of 5 mm in diameter. Each increment core was air-dried. According to the methodology described by (Polge and Nicholls 1972), longitudinal strips were sawn at right angles to the fibre direction, following the delimited radii. The strips have a constant thickness of 2 mm (Perrin and Ferrand 1984) for X-ray micro densitometry analysis. They were exposed for 15 mm to X-ray radiation, the source being 1.57 m from samples, using Kodak Industrex M100 film, and standard electrical conditions (accelerating tension=9 kV; flux intensity=10 mA). The resulting radiographs of the samples and the twelve levels calibration wedge were digitized at a 1000 dpi resolution using a scanner (Epson 1680 pro). The images were analyzed using specific image analysis software (Windendro) (Guay et al. 1992). Ring boundaries were automatically positioned on a way of 1 mm breadth along the core according to grey variation intensity and visually verified and corrected by the operator. Ring width and intra ring density was measured. Ring width sum was used to calculate basal area. Density value was computed along the profile at a resolution of 25,4 μm . In each ring, a limit between earlywood and latewood was defined as the density point with the density value equals to the mean between the maximum and the minimum density. After determination of the earlywood-latewood limit the following ring variables were calculated: mean ring density (MRD), minimum ring density (MID), maximum ring density (MAD), earlywood and latewood mean density (EWD and LWD, respectively), latewood proportion (LWP) and within-ring standard deviation as a measure of

the intra-ring density dispersion (STD). Earlywood (or latewood) mean density was computed as the average ring density of all values lower (or higher) than the earlywood-latewood limit. Minimum (or maximum) ring density was computed as the average of the 5% values of lower (or higher) density. Then an average at tree level between 1993 and 2007 (period where data was available for all trees in both trial) was computed for each density variable.

2.3. Basal area and Radial growth index calculation

Ring width time-series were cross-dated by using Interdat software (Dupouey J.L., pers. com.). Basal area increment (BAI) was computed from ring width. Cumulated BAI was used to determine the basal area (BA) in cm^2 of each tree. BAI was also used to characterize climatic tree radial growth variation. To allow provenances comparison of growth response to climate variation, all series were standardized. Trends in radial growth time series possibly related to age and stand dynamics were removed for each individual series with a cubic smoothing spline having a 50% frequency response cut-off of 15 years (Cook and Perters, 1981). The cubic smoothing spline was fitted on all the period. Final chronologies were prepared by averaging the annual residuals to form a dimensionless growth index (GI_{year}) expressed in percentage (100% corresponding to the expected growth in mean conditions). All mentions of growth response in the text refer to radial growth estimation using the growth index previously described.

2.4. Climatic data and soil water balance

Daily climatic data of precipitation, temperature, air humidity, wind speed and global radiation were collected from nearest Météo-France weather station of each site to quantify local drought. Soil water deficit was calculated using a daily forest water balance model, Biljou[®] (Granier et al. 1999). This ecophysiological based process model was used to compute annual drought indices. According to (Black 1979), soil water deficit impact tree functioning through stomatal regulation as far as soil water content drops below 40% of extractable water. Soil parameters (maximum

extractable water, bulk density, water content at permanent wilting point for each soil layer) and a stand parameter (leaf area index-LAI, fine root distribution) were determined for each trial. Soil parameters were assessed by soil description. Because of the configuration of the trials, with uneven canopy closure, indirect LAI determination based on sapwood area was unusable. As a consequence LAI was fixed to an average value per trial as observed on Douglas-fir stands of these ages and densities (Bréda 2003).

Climatic data in the natural range was obtained for each provenance using the application ClimateWNA_v4.62 (Wang et al. 2006). Mean annual precipitation (MAP), mean annual temperature (MAT) and annual heat-moisture index $((MAT+10)/(MAP/1000))$ (AHM) were extracted from 1961-1990 monthly normal data using latitude, longitude and elevation of seed harvesting records in the natural range.

2.5. Statistical analysis

Provenance and site effects on the basal area, the density and the growth index variables were analyzed using a generalized linear model (GLM) approach. ANOVA with type III sum of squares was performed, using the following model:

$$Y_{ij} = \mu + S_i + R_j + S_i \times R_j + \varepsilon_{ij}$$

with Y being the response variable, μ the general mean, S_i the effect of the site i , R_j the effect of the provenance, $S_i \times R_j$ the interaction between site and provenance and the ε error term. Shapiro-Wilk's W and Levene's tests were used to test for normality and

homogeneity of variances respectively. Classic transformation variables were used when necessary to meet the assumptions of normality and homoscedasticity required for the analysis of the model. Provenances were compared by a multiple comparison procedure with the Duncan's new multiple range test (MRT). Correlations among variables at site level were performed using Pearson correlation. An Ascendant Hierarchic Classification (AHC) coupled with a Principal Component Analysis (PCA) was conducted on the tree main variables studied (productivity, density, growth vulnerability to drought) in order to observe possible groupings among provenances.

3. RESULTS

3.1 Vulnerability of radial growth to soil water deficit for all provenances at site level

In both trials inter-annual growth index variation is significantly correlated with inter-annual intensity of soil water deficit variation during the period 1993-2007 (fig.2). These relations show a negative impact of drought on Douglas-fir growth. In both regions, some years diverge from the relationship (1996 and 2002 in Félines and 2002 in le Treps). These years are the wetter of the period and present a soil water deficit value under 30. In both trials 2003 is one of the driest years and is followed by another dry year in 2004. These two consecutive years offered the opportunity to study variation among provenances of growth index response to recurrent droughts. Drought index was higher in Le Treps as compared to Félines, especially in recent years.

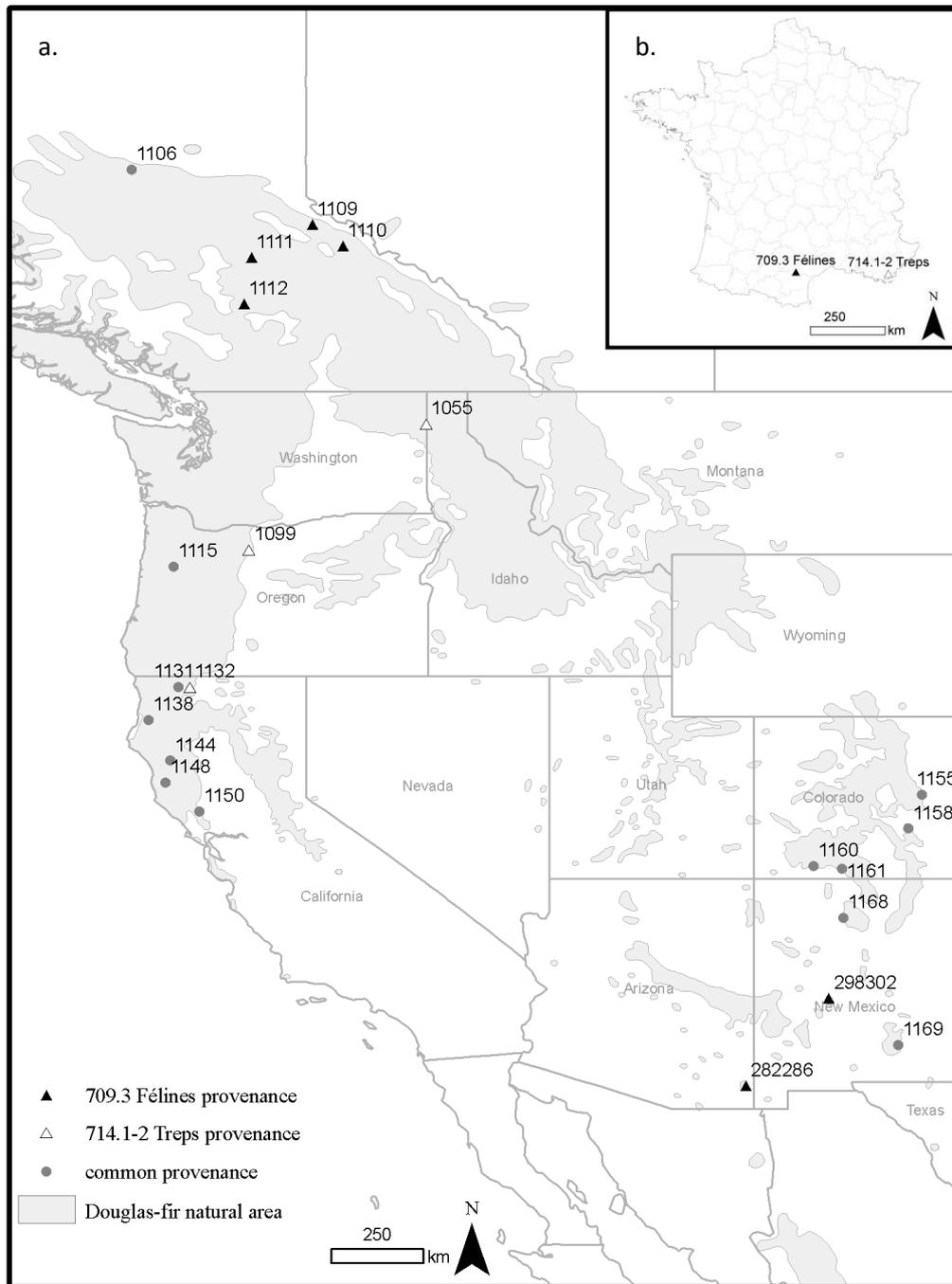


Figure 1: Location of the provenances in the Douglas-fir natural area (a.) and location of the trials in France (b.)

Table 1: Provenances tested characteristics

Provenance		Localisation			Number of trees sampled per site		
Code IUFRO	Names	State	Longitude (°W)	Latitude (°N)	Elevation (m)	Félines	Le Treps
1099	Pine Grove	Oregon	121.38	45.10	732	-	20
1115	Corvallis	Oregon	123.22	44.70	76	9	19
1131	Scott Bar	California	123.10	41.73	1006	10	20
1132	Fort Jones	California	122.83	41.72	1158	-	19
1138	Arcata I	California	123.83	40.92	488	12	14
1144	Covelo I	California	123.30	39.92	914	8	20
1148	Willits	California	123.42	39.38	548	10	21
1150	St.Helena Mountain	California	122.60	38.67	716	10	17
1106	Fort St.James	British Columbia	124.25	54.48	853	20	6
1109	Dunster	British Columbia	119.83	53.12	818	20	-
1110	Clemia	British Columbia	119.08	52.58	879	19	-
1111	Horsefly	British Columbia	121.32	52.30	818	20	-
1112	Clinton	British Columbia	121.50	51.15	1030	19	-
1055	New Port	Washington	117.05	48.20	727	-	16
1155	Monument Nursery	Colorado	104.92	39.08	2212	11	6
1158	Welmor Newlin	Colorado	105.25	38.25	2697	10	12
1160	Pine River Bayfield	Colorado	107.57	37.33	2255	13	12
1161	Pagosa Springs	Colorado	106.87	37.25	2438	14	18
1168	Clear Creek	New Mexico	106.83	36.05	NA	12	11
1169	New of St James Canyon	New Mexico	105.50	32.92	2438	19	13
282286	Chirachua Mountain	New Mexico	109.23	31.90	1875	15	-
298302	Magdalena Mountain Hop Canyon	Arizona	107.20	34.05	2485	10	-

Table 2: Ecological characteristics of trials

Sites	Elevation (m)	Aspect	Maximum extractable water (mm)	Geology	Leaf area index	Mean annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)
708.3 Félines	650	South-East	78	Schist	5	1609	14.3
714.1-2 Le Treps	620	East	84	Gneiss	8	1241	13.8

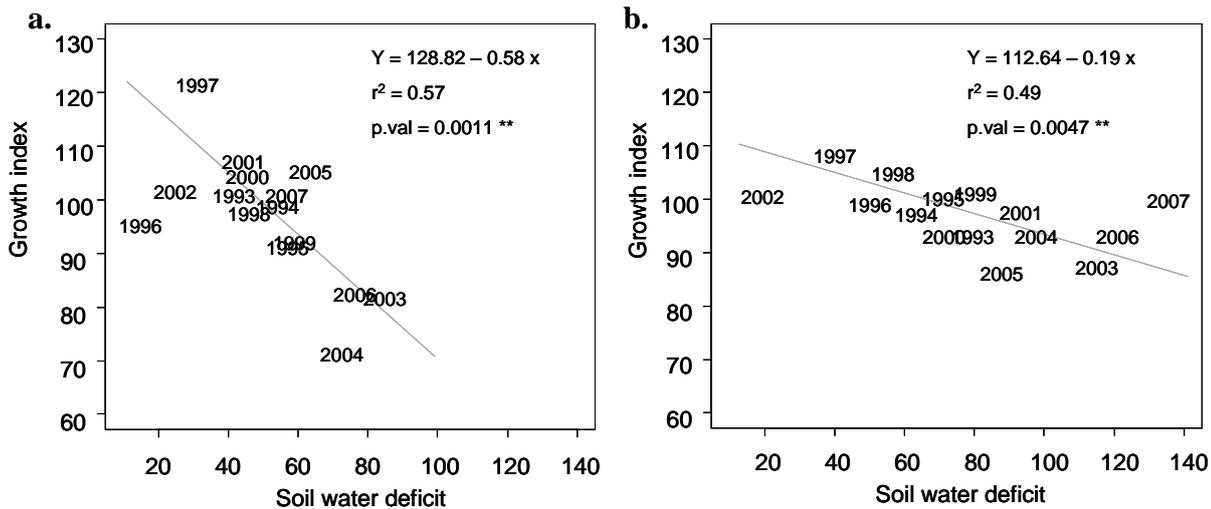


Figure 2: Relationship between growth index and soil water deficit at site level for all provenances. a. in Le Treps trial and b. in Félines trial

3.2. Variation among unusual provenances for wood density, basal area and growth during the two successive dry years 2003 and 2004

Provenance effect accounted for different proportions of variation among variables, and was always significant. The highest proportion of total variance explained by provenance was found for Basal Area (BA), EarlyWood mean Density (EWD), and Density Standard Deviation (STD) (47%, 38% and 36%, respectively). Site effect is significant for all variables except for LateWood Proportion (LWP). Variance explained by site effect is generally lower than for provenance effect, although site accounted for up to 20% of total variance. Provenance-by-site interactions were significant only for Basal Area (BA) and Growth Index in 2004. The term accounting for the highest proportion of variance was the residual error for all variables except for BA (Tab. 3).

3.3. Provenances ranking in each site for wood density, basal area and growth during the two successive dry years, 2003 and 2004

The significant site-provenance interaction for two variables (Tab 3) required studying sites separately. Among the density variables, only earlywood density was taken into account and

presented for provenance ranking and provenance classification for several reasons. First EWD is the variable with the highest provenance effect. Second, EWD is potentially involved in drought resistance as already mentioned (Martinez-Meier et al. 2008; Dalla-Salda et al. 2011).

For all variables in both trials, the provenance effect is significant. In both trials, EWD is higher for provenances coming from the south part of the interior variety, corresponding to Arizona, Colorado and New Mexico states. Lower values are observed for coastal provenances and interior provenances from the north of the natural area. Some changes in the ranking are observed between sites but it is insufficient to conduct to a mix of both groups of provenances corresponding to both varieties. The relative difference between extreme provenances with lowest and highest EWD is 30% in Félines and 24% in le Treps. Coastal provenances showed higher basal area than interior provenances in both site. A strong site effect can be observed in Félines where the basal area is twice the value observed in le Treps trial. The provenance effect is also large and a relative difference between extreme provenances of 414% in Félines trial and 338% in le Treps trial is observed.

Table 3. Variance components as a percentage of total model variance; significant parameters ($P \leq 0.05$) in bold.

Source of variation	LWP	MRD	EWD	LWD	STD	BA	GI ₂₀₀₃	GI ₂₀₀₄
Site	0.00	0.07	0.06	0.12	0.03	0.20	0.03	0.17
Provenance	0.30	0.09	0.38	0.08	0.36	0.47	0.09	0.13
Site × Provenance	0.04	0.03	0.03	0.04	0.03	0.04	0.05	0.07
Residuals	0.66	0.81	0.53	0.76	0.58	0.29	0.83	0.63

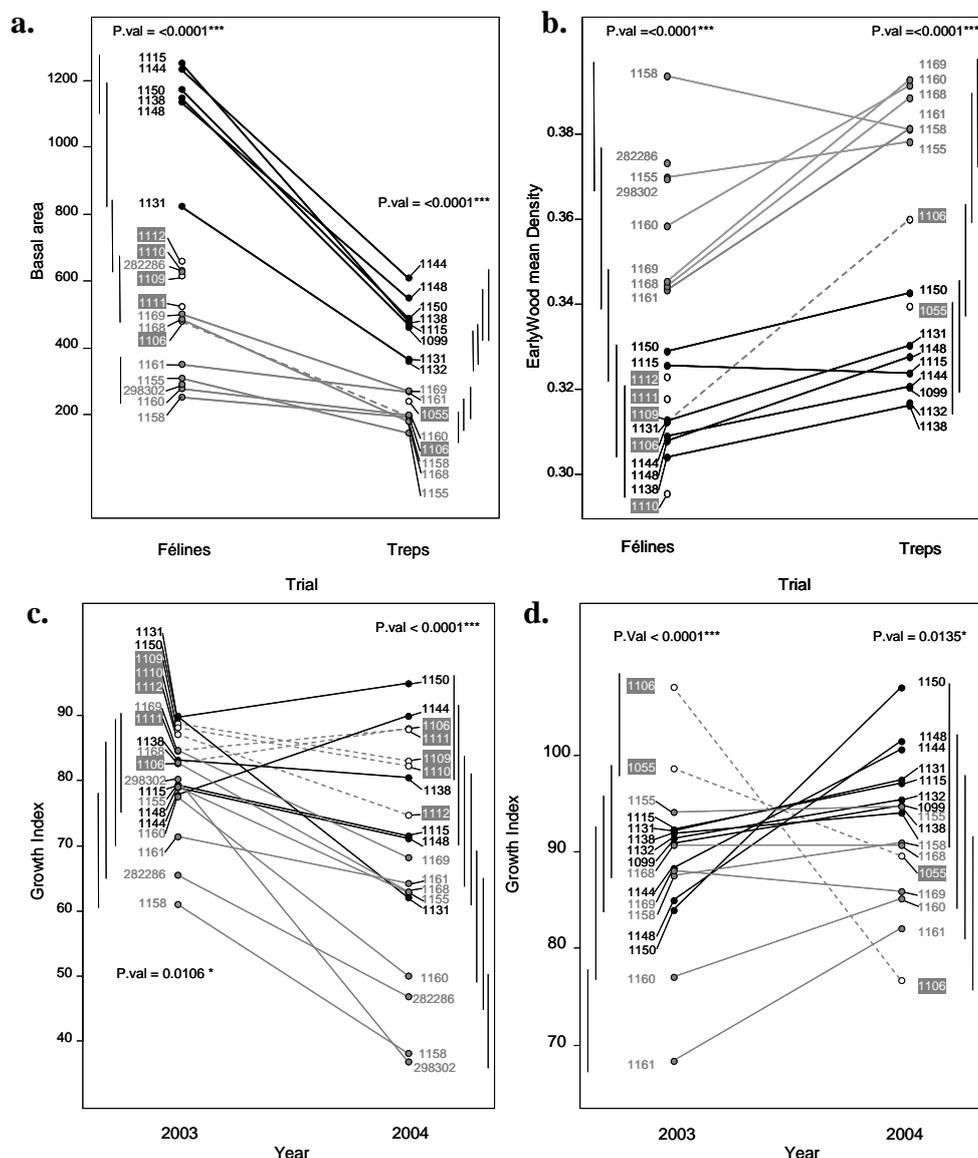


Figure 3: Provenance ranking for (a) earlywood density (g. cm⁻³) at each site, (b) basal area (cm²) at each site, (c) growth index (%) in Félines for the two dry years 2003 and 2004 (d) growth index (%) in le Treps for the two dry years 2003 and 2004. P.val corresponds to the probability value of the significant provenance effect for each site, tested by a single-effect variance analysis. The vertical lines illustrate the non-significant difference among provenances assessed by a Duncan test. Boxed codes indicate the IUFRO code of provenances, colours indicate different geographical origins: black for Californian and Oregon coastal provenances, grey for south interior provenances, and dashed grey for northern provenances from British Columbia.

During dry years, all provenances show growth index under the expected value of 1, except in le Treps for the provenance 1106 in 2003 and for the provenance 1150 in 2004. In 2003,

growth was lower in Félines than in le Treps. In both sites north interior provenances showed the less growth reduction and south interior provenances showed medium to high growth

reduction. Californian provenances growth showed a low growth reduction.

In 2004, growth was lower in Félines than in le Treps. In both sites Californian provenances showed low growth reduction except for 1131 in Félines. In le Treps trial, north interior provenances showed the higher growth reduction, contrary to Félines trial where the same provenances are among the lowest-growth reduction.

3.4. Correlation among unusual provenances for wood density, basal area and growth during the two successive dry years 2003 and 2004

The significant site-provenance interaction for two variables (Tab 3) imposes to study sites separately. Separating the sites allows incorporating in the following analysis the provenances present in one site only. The correlation matrix between the studied variables is shown in Table 4. Only the significant correlations are commented below. EarlyWood mean density (EWD) is negatively correlated with LateWood mean Density (LWD), standard deviation of density (STD), Basal Area (BA), GI_{2003} and GI_{2004} in Félines, and with the same wood parameters except LWD and GI_{2003} in le Treps. In le Treps, EWD is also negatively correlated to LateWood Proportion (LWP) and in Félines EWD is positively related to Mean Ring Density (MRD) and negatively related to GI_{2003} . MRD is not related to any variable in any site. Contrary to le Treps, GI_{2003} in Félines is positively correlated to LWD and STD. In both trials, GI_{2004} is positively related to LWD, STD and BA. In both sites STD is positively related to LWP, LWD and BA.

3.5 Provenances grouping based on studied variables

The first two principal components explain up to 88 % of the total variance of the provenance variation in both analyses. The first component (PC1) explains 68.7% for Félines trial and is mainly positively correlated to Growth Index in 2004 and negatively correlated to earlywood mean Density. The supplementary variables are negatively correlated with the first component for AHM

and positively with the second component for MAP and MAT

In le Treps trial, the first component (PC1) explained 60% of the total variance and is negatively correlated to Basal area and growth index in 2003 and positively correlated to earlywood mean Density. The supplementary variables are mainly positively correlated with the first component for AHM and negatively for MAP and MAT. The classification clustered the provenances into four main groups in Félines trials (Fig. 4a.) and in five main groups in le Treps trial (Fig 4b.). In Félines, the group constituted by a part of the Californian and Oregon coastal provenances (1138, 1144, 1148 and 1115) was defined by a high basal area, a medium growth in 2003 and a low earlywood density. Another group constituted by northern provenances from British Columbia (1106, 1109, 1110, 1111 and 1112) and two provenances from the more continental part of California (1131 and 1050) were defined by a high growth in 2003, a medium growth in 2004 (except for 1150 which presents the highest growth in 2004), a medium to low basal area (except for 1131 and 1150 with a higher BA value than interior provenances of the same group) and a low earlywood density.

The third group is constituted from south interior provenances (1155, 1160, 1161, 1168, 1169 and 298302) showing intermediate values for growth in 2003, low growth in 2004, high value of earlywood density and low basal area. The fourth group is constituted of only two provenances of the southern part of the interior variety area (1158 and 282286) showing the highest values of earlywood and the lowest values of basal area and growth during 2003 and 2004.

In le Treps trial, Californian and Oregon coastal provenances are divided in two groups. First a group constituted of most southern Californian provenances of the trial (1144, 1148 and 1150) was defined by the highest

Table 4 Correlation between various characters of the provenances, significant parameters ($P \leq 0.05$) in **bold**. Upper part of the table corresponding to correlation calculated in Félines and lower part in le Treps, (n=19 and n=16, respectively)

	LWP	MRD	EWD	LWD	STD	BA	GI ₂₀₀₃	GI ₂₀₀₄
LWP		0.57	-0.42	0.61	0.79	0.60	0.11	0.39
MRD	0.26		0.46	0.29	0.15	0.07	-0.43	-0.23
EWD	-0.85	0.24		-0.55	-0.79	-0.63	-0.70	-0.82
LWD	0.37	0.48	-0.31		0.89	0.56	0.47	0.78
STD	0.90	0.16	-0.90	0.65		0.70	0.53	0.80
BA	0.75	0.02	-0.80	0.45	0.80		0.30	0.57
IG ₂₀₀₃	0.11	-0.32	-0.30	0.14	0.23	-0.10		0.63
IG ₂₀₀₄	0.61	0.19	-0.60	0.56	0.70	0.72	-0.06	

basal area, a low growth in 2003 and a high growth in 2004, with a medium to low earlywood density. The second group of coastal provenances including Oregon provenances and northern Californian provenances (1115, 1099, 1131, 1332 and 1138) showed intermediate values for growth in 2003 and in 2004, a high to medium value of basal area and a low earlywood density. The group constituted by provenances of the north part of the interior area (1106 and 1055) was defined by a high growth in 2003 but very low increment in 2004, a low basal area and a medium earlywood density. The fourth group constituted from a part of southern interior provenances (1155, 1158, 1168 and 1169) showed intermediate values for growth in 2003, low values of growth in 2004, high value of earlywood density and low basal area. The last group is only

constituted of two provenances of the south part of the interior variety area (1160 and 1161) showing the same pattern than the previous group except for growth in 2003 where the values were the lowest observed in this trial.

4. DISCUSSION

4.1 Contrasting behavior among provenances during dry years

Significant differences among provenances existed for all wood density and growth variables examined. This is expected in a species covering such diverse conditions and with a limited capacity for seed dispersal (Silen 1962). Many studies have already found evidence of genetic differences in growth,

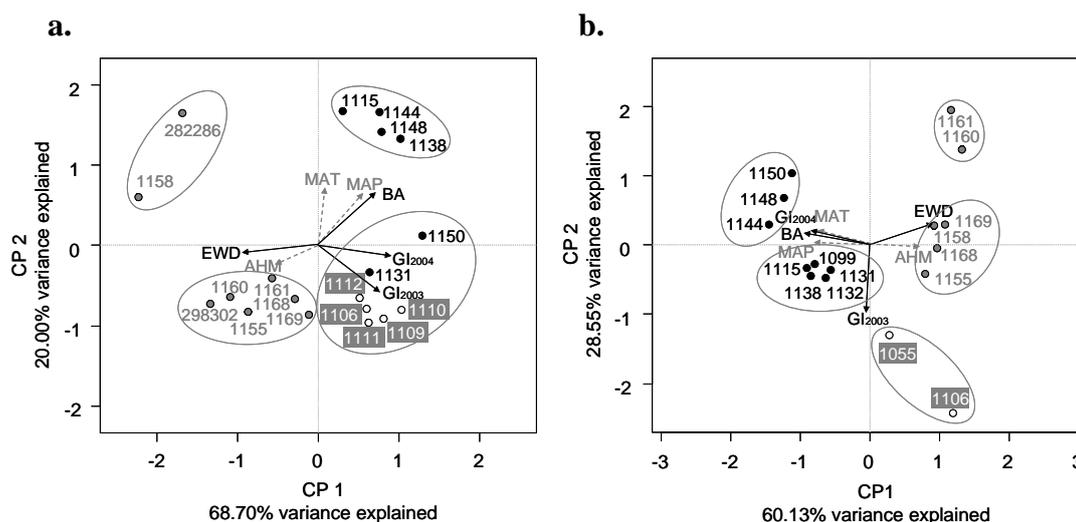


Figure 4: PCA result's showing the factor coordinates of the variables and provenances (•) on the plane defined by the two first Principal Components. The ellipses denote the different groups defined according to the Hierarchical Ascendant Classification (HAC) on the same variables. Variables are Basal Area BA, Earlywood density (EWD), Growth index in 2003 (GI₂₀₀₃) and Growth index in 2004 (GI₂₀₀₄). Supplementary variables are represented in grey dash line, mean annual temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP) and annual heat moisture index (AHM) a. provenance classification of the Félines trial b. provenance classification of the le Treps trial.

morphology and phenology in Douglas-Fir (Biro and Ferrandes 1972; Ching and Hinz 1978; Christophe and Biro 1979; White 1987) and some of them related such variation to environment or climate of origin (Sweet 1965; Irgens-Moller 1968; St Clair et al. 2005). This variability is mainly due to differences between large geographic areas: Coastal, North Interior, and South Interior. This variation could be the result of the past history of the species distribution with a separation between Coastal and South Interior varieties during the last glaciation (Gugger and Sugita 2010). This separation could have lead to a genetic differentiation between populations growing under contrasted climates. In these groups, the variability is low or insignificant. The quasi-absence of variation in these groups could results from several reasons: first, in Douglas-fir, within-provenance variability is known to be high for volume (Rozenberg et al. 1997) and for wood density. Second, our experimental design suffers from a relative lack of statistical power due to the quite low number of trees per provenance. This constraint is due to the relatively old age of the studied trials. Third some authors have proposed the hypothesis of a lack of variability between provenances within a given region, especially for interior Douglas-fir. Such lack of variability could be due to a so high plasticity that genetic adaptation may be unnecessary (Cown and Parker 1979; Kung and Wright 1972). The biggest differences among groups were observed for growth. The interior provenances show a lower growth than the coastal ones, which is consistent with previous observations on seedling (Irgens-Moller 1968; Aitken et al. 1995; Anekonda et al. 2004) and on young trees (Rosette 1986). The results of the ACP show in both sites that Basal Area at provenance level is correlated with mean annual precipitation. The group of provenances coming from the wetter climate shows a much higher growth. On the opposite, a high earlywood density is observed for the group of provenances coming from the area with a high AHM Annual Heat Moisture index. The link between AHM and EWD supports the hypothesis of an adaptive advantage regarding drought resistance for trees with a high earlywood density. However, this hypothesis can lead to the assumption of a lower growth reduction during dry years for this group due to better ability to growth under dry conditions. Our results show an opposite view and can be

the results of two mechanisms involved in drought resistance: drought hardiness and drought avoidance (Levitt 1980). Resistance may due to the ability to withstand a dry internal environment resulting in severe tissue dehydration (drought tolerance) or to avoid drought by developing deep rooting or low transpiration rate (drought avoidance). Our results show a higher growth reduction on provenances with a higher earlywood density and coming from the driest part of the natural area. This higher growth reduction can be due to earlier or stronger stomatal regulation which can be due (1) to shallower root system in the studied site condition or (2) to a non adapted leaf area/root area ratio leading to high water needs and limited soil prospecting. Whatever the reason, stomatal control can help to avoid cavitation but lead to an earlier growth cessation in response of drought by the way of a decrease of CO₂ uptake. In a previous study, southern interior seedlings have shown a consistent drought-resistance advantage (both more drought-hardiness and better drought-avoidance) over seedlings from Pacific coastal sources (Ferrell and Woodard 1966). These authors proposed the hypothesis that difference in drought avoidance between both groups was for transpiration per unit of leaf surface. Furthermore, the southern Interior Douglas-fir has been shown to stop growing earlier at the end of the growing season than coastal provenances (Irgens-Moller 1968). Despite difficulties to link results obtained on seedlings and observation on mature trees, our results are consistent with these results.

4.2. Implication and potential interest of these unusual provenances for future breeding program in the context of increasing drought risk

No mortality was observed in any of the studied trials during the period after 2003, despite the high soil water deficit index in these trials (84.3 in Félines and 114.4 in le Treps). This absence of mortality may reflect a high resistance to drought of the provenances in le Treps and Félines. In the 1960's and 1970's when these experiments were established, the objective was to find provenances adapted to the climatic conditions of the possibly highly-productive regions. As a consequence, coastal Washington-Oregon provenances were mostly

tested in regions with similar climates. Provenances coming from drier sectors of the natural area were tested in warmer sites in sub-Mediterranean climate. The objective was not to test provenances in limiting climatic conditions.

On another hand, the relationships between growth and soil water deficit are globally negative (fig. 2). In both sites, few years escape from this general trend: 2002 in both sites and 1996 in Félines are wet years (mean annual precipitation 2638 mm in 1996, 1795 mm in 2002 at Félines and 1649 mm in 2002 at le Treps) with an unexpected low growth, according to the general trend in the figure. The growth of the provenances in le Treps and Félines may be affected by excess of water and depressed during these very rainy years. The relationships established in the productive regions (Sergent et al 2012a) and for coastal Washington-Oregon provenances in other trials (unpublished data) did not show this pattern despite some years without any soil water deficit. The mean annual precipitation in the origin area of the provenances planted in le Treps-Félines trials (mean 828 mm with extremes from 480 to 1700) is lower than in the coastal Washington-Oregon area of origin of the provenances in the French production-region (mean 1874 mm with extremes from 1075 to 3110). It is possible that at least some of the provenances of the le Treps-Félines collection are not well adapted to high levels of precipitation.

The classification allows suggesting recommendations for future improvement program. The Californian provenances have shown a high overall production but also a high growth during the two successive years of drought. In the climate conditions observed in both trials the Californian provenances appear to be the best choice. The north interior provenances also showed high performance in 2003 but contrasted response in 2004. Furthermore, overall production was relatively low. In consequence north interior provenances may be a useful trade off between growth and vulnerability to drought in drier conditions than those observed. The southern interior provenances show the lowest productivity and also the lowest growth during the drier years. But the variability of growth response must be studied more before being able to conclude

definitively on the potential of this group of provenances.

5 CONCLUSION

This study has shown that growth, earlywood density and vulnerability to drought are geographically structured. In the pedoclimatic conditions of the study sites, Californian provenances perform best for basal area and also for growth vulnerability to drought. The southern interior provenances coming from the driest environments show the lowest growth during the driest years, possibly due to an earlier stomatal regulation, lower water use efficiency, more limited leaf area and/or rooting distribution. To confirm these hypothesis and to better investigate vulnerability to drought, ecophysiological measurements will be necessary. More investigation will also be necessary to confirm or not the growth reduction observed the wetter year before proposed these provenances for a future integration in the breeding program.

Acknowledgements: We gratefully thank F. Bonne, T. Paul, A. Nassau, D. Vauthier, B. Issenut, and C. Gauvrit for their technical assistance during field data collection and F. Millier for his technical assistance during field data collection and lab measurements.

Funding: The research was funded by the Agence Nationale de la Recherche (project ANR-06-VULN-004) and by the Conseil Regional de la region Centre by the bias of a PhD grant.

REFERENCES

- Aitken SN, Kavanagh KL, Yolder BJ (1995) Genetic variation in seedling water-use efficiency as estimated by carbon isotope ratios and its relationship to sapling growth in Douglas-fir. *Forest Genetics* 2:199-206.
- Anekonda T, Jones C, Smith BN, Hansen LD (2004) Differences in physiology and growth between coastal and inland varieties of Douglas-fir seedlings in a common garden. *Thermochimica Acta* 422:75-79. doi: 16/j.tca.2004.05.036
- Aussenac G, Grieu P, Guehl JM (1989) Drought resistance of two Douglas fir species (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco and *Pseudotsuga macrocarpa* (Torr.) Mayr.):

- relative importance of water use efficiency and root growth potential. *Ann. For. Sci.* 46 suppl.:384s-387s.
- Bastien J-C, Roman-Amat B, Vonnet G (1985) Natural variability of some wood quality traits of coastal Douglas-fir in a French progeny test: implications on breeding strategy. Proceedings IUFRO Working party on breeding strategies for Douglas-fir as an introduced species
- Belrose V, Nageleisen L-M, Renaud J-P (2004) Les conséquences de la canicule et de la sécheresse sur la santé des Forêt: Bilan à la fin de l'année 2003. 16.
- Birot Y, Ferrandes P (1972) Quelques aspects de la variabilité infraspécifique du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb) introduit en zone méditerranéenne subhumide. *Ann. For. Sci.* 29:17. doi: 10.1051/forest/19720302
- Black TA (1979) Evapotranspiration from Douglas fir stands exposed to soil water deficits. *Water Resour. Res.* 15:164-170. doi: 10.1029/WR015i001p00164
- Bréda N (2003) Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *J. Exp. Bot.* 54:2403-2417. doi: 10.1093/jxb/erg263
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63:623-642. doi: 10.1051/forest:2006042
- Ching KK, Hinz PN (1978) Provenances study of Douglas-fir in the Pacific Northwest region. III Field performance at age twenty years. *Silvae Genetica* 27:229-233.
- Christophe C, Birot Y (1979) Genetic-variation within and between populations of douglas-fir. *Silvae Genetica* 28:197-206.
- Cook ER, Perters K (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring B.* 41:45-53.
- Cown D, Parker M (1979) Densitometric analysis of wood from five Douglas-fir provenances. *Silvae Genetica* 28:48-53.
- Dalla-Salda G, Martinez-Meier A, Cochard H, Rozenberg P (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Ann. For. Sci.* 68:747-757. doi: 10.1007/s13595-011-0091-1
- Ferrell WK, Woodard ES (1966) Effects of seed origin on drought resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) (Mirb.) Franco. *Ecol.* 47:499-503.
- Granier A, Bréda N, Biron P, Villette S (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Mod.* 116:269-283.
- Guay R, Gagnon R, Morin H (1992) A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera. *For. Chron.* 68:138-141.
- Gugger PF, Sugita S (2010) Glacial populations and postglacial migration of Douglas-fir based on fossil pollen and macrofossil evidence. *Quaternary Sci. Rev.* 29:2052-2070. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.04.022
- IPCC (2001) Climate change 2001: the scientific basis.
- Irgens-Moller H (1968) Geographical variation in growth patterns of Douglas-fir. *Silvae Genetica* 17:106-110.
- Joly R, Adams W, Stafford S (1989) Phenological and morphological responses of mesic and dry site sources of coastal Douglas-Fir to water deficit. *For. Sci.* 35:987-1005.
- Kung FH, Wright JW (1972) Parallel and divergent evolution in Rocky Mountain trees. *Silvae Genetica* 21:77-85.
- Lacaze JF (1964) Note sur la résistance au froid du douglas suivant l'origine des graines. *Rev. For. Fr.* 225-227.
- Lebourgeois F, Becker M (1996) Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. Évolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Ann. For. Sci.* 53:16. doi: 10.1051/forest:19960502
- Legrand P (2005) Le douglas face à la sécheresse-canicule de l'été 2003. 3.

- Levitt J (1980) Responses of plant to environmental stresses. London
- Martinez-Meier A, Sanchez L, Pastorino M, et al. (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For. Ecol. Manage.* 256:837-843. doi: 10.1016/j.foreco.2008.05.041
- Perrin J, Ferrand J (1984) Automatisation des mesures sur carottes de sondage de la densité du bois, de son retrait et des contraintes de croissance. *Ann. Sci. Forest.* 69-86.
- Pharis RP, Ferrell WK (1966) Differences in drought resistance between coastal and inland sources of Douglas-fir. *Bot.* 44:1651-1659. doi: 10.1139/b66-177
- Polge H, Nicholls JWP (1972) Quantitative radiography and the densitometric analysis. *Wood Sci* 51-59.
- Rebetez M, Mayer H, Dupont O, et al. (2006) Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Ann. For. Sci.* 63:9 pages. doi: 10.1051/forest:2006043
- Rosette C (1986) Contribution à l'exploration de la variabilité infraspécifique du douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.Franco). 136.
- Rozenberg P, Franc A, Commère PH, et al. (1997) Height growth, wood density and dry fibre weight of four 33 year-old Douglas-fir provenances. In:(ed) Timber management toward wood quality and end-product value. ed. pIV.83-IV.90
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen Ø, et al. (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol.* 149:369-399. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D., et al. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 332-336.
- Silen RR (1962) Pollen Dispersal Considerations for Douglas-Fir. *J. Forestry* 60:790-795.
- St Clair JB, Mandel NL, Vance-Boland KW (2005) Geneecology of Douglas fir in western Oregon and Washington. *Ann. Bot.* 96:1199-1214. doi: 10.1093/aob/mci278
- Sweet GB (1965) Provenance differences in Pacific coast Douglas-fir. *Silvae Genetica* 14:46-26.
- Wang T, Hamann A, Spittlehouse DL, Aitken SN (2006) Development of scale-free climate data for Western Canada for use in resource management. *Int. J. Climatol.* 26:383-397. doi: 10.1002/joc.1247
- White TL (1987) Drought tolerance of southwestern Oregon Douglas-fir. *For. Sci.* 33:283-293.



Synthèse et discussion générale

Le dépérissement du douglas en France est un phénomène ancien, même si l'épisode qui a suivi 2003 est le plus important que la France ait connu au cours de ces vingt dernières années

L'analyse des signalements de la base du DSF a montré que le dépérissement du douglas était dans certaines régions un phénomène important et parfois ancien. Avant 2003, les dépérissements ne concernaient que le quart Nord-Ouest de la France. Alors qu'après 2003, certaines régions de l'entité du « Grand Massif-Central » qui constituent le principal bassin de production du douglas (Angelier 2007) ont été, à leur tour, affectées par les dépérissements (Article I fig. 1) notamment les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées (Article I fig. 2). Les taux de dépérissements observés post 2003 dans ces régions sont les plus élevés de toute la période étudiée. Ceci explique certainement pourquoi cet épisode de dépérissement a fait l'objet de plus d'attentions, d'inquiétudes, de suivis et de rapports dans la littérature à destination des gestionnaires forestiers (Belrose et al. 2004; Legrand 2005; Pauly and Belrose 2005; Pauly 2006; Belrose 2006) que les épisodes précédents (Charnet et al. 1996; Legrand 1997).

L'étude dendro-écologique que nous avons menée dans ces deux régions a mis en évidence une perte importante de croissance pendant plusieurs années, sur la période 2003 à 2006 (Article II, fig. 2). Durant cette période, la croissance a été réduite en moyenne de 16,8% en Bourgogne et de 14,8% en Midi-Pyrénées et la réduction de la croissance a été la plus importante sur toute la période d'étude en 2003 dans les deux régions.

Les sécheresses exceptionnelles et récurrentes expliquent la chronologie et l'intensité du dépérissement à l'échelle de la France, des régions et des placettes

Une fois l'impact du dépérissement quantifié nous avons pu établir le lien entre le dépérissement et la sécheresse et ainsi valider notre hypothèse initiale selon laquelle la sécheresse est l'aléa climatique ayant induit le dépérissement. Nous avons pu montrer que

l'occurrence et l'intensité du dépérissement sont expliquées par l'occurrence et l'intensité des déficits hydriques, que l'on s'intéresse aux impacts visuels ou aux impacts sur la croissance. Dans les deux études, nous avons pu mettre en évidence que le dépérissement était induit par des sécheresses exceptionnelles et qu'il s'est poursuivi pendant plusieurs années lorsque sont associées à ces sécheresses exceptionnelles des sécheresses récurrentes. Cette relation a été particulièrement bien mise en évidence à partir des chronologies régionales issues de l'analyse de la base du DSF. Nous avons pu associer les années où commençait chaque période de dépérissement avec les années les plus sèches de la période étudiée (d'après le classement effectué sur l'intensité du déficit hydrique annuel calculé par bilan hydrique) et nous avons montré que l'intensité du dépérissement était liée au cumul de l'intensité de la sécheresse de l'année correspondante et de l'année précédente. Si on s'intéresse en particulier aux deux écorégions les plus touchées, le Sud-Ouest et le Centre (Bourgogne, Limousin, Auvergne), il est possible de déterminer un seuil pour lequel le déficit cumulé induit le dépérissement (voir encadré A). Sur la figure 35, il apparaît clairement que des dépérissements n'ont lieu que les années où le cumul de déficit sur deux années consécutives dépasse une valeur de 100. Ce seuil est cohérent avec celui établi à partir des courbes de croissances régionales où il apparaît que la croissance est réduite lorsque l'intensité du déficit annuel est supérieure à 45.

Si le déficit hydrique permet d'expliquer la chronologie et l'intensité du dépérissement à l'échelle des régions, il permet également d'expliquer les différences spatiales de niveau de dépérissement entre les peuplements (article II). En effet, nous avons expliqué les différences entre placettes dendroécologiques pendant la période de dépérissement par des différences de cumul de déficit hydrique au cours de cette même période. Bien que la sensibilité de la croissance au déficit hydrique chez le douglas ait déjà été démontrée en intra-saisonnier (Black 1979; Aussenac et al. 1984), notre étude a permis de mettre en évidence que cette vulnérabilité à la sécheresse du douglas se retrouve chez les arbres adultes à différentes échelles (spatiales et temporelles).

A. Seuil de déficit hydrique induisant des symptômes visuels de dépérissement dans les deux régions les plus affectées après 2003

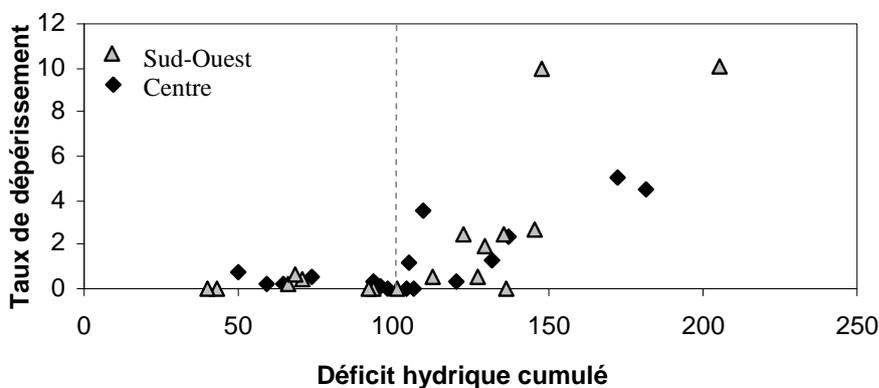


Figure 35 : Taux standardisé de signalements de dépérissement d'après l'analyse de la base de données du Département de la Santé de Forêt en fonction du déficit hydrique cumulé (année n + année $n-1$). Chaque point représentant une année dans une région

Lors de cette étude, nous avons également pu montrer qu'une période de récupération de la croissance avait succédé au dépérissement dans les deux régions étudiées. Cette récupération a eu lieu dès que le niveau de déficit est devenu proche de la normale voire faible. Cependant, ces observations à l'échelle régionale masquent des disparités importantes entre les placettes puisque dans les deux régions certains peuplements n'ont pas récupéré leur niveau de croissance pré-2003 et que des symptômes visuels étaient encore notés à des taux élevés lors des campagnes de terrain effectuées en 2009.

Peut-on établir un lien entre la symptomatologie du dépérissement observée en 2009 et la croissance pendant la période de dépérissement ou la période de récupération ?

Dans cette étude, le dépérissement a été décrit et quantifié par deux approches, la symptomatologie des houppiers et la croissance radiale, constituant deux jeux de données indépendantes. Becker et al. (1987) concluait, dans l'étude du dépérissement du sapin suite à la sécheresse de 1976, que « l'aspect du houppier n'est qu'un médiocre indicateur de la vitalité réelle des sapins jugée d'après le critère croissance radiale à 1,30 m ». Nous nous sommes demandé si ces deux indicateurs étaient davantage liés à l'échelle du peuplement dans le cas du douglas. L'existence d'une telle relation permettrait en effet au gestionnaire

forestier de rapidement évaluer l'impact sur la croissance à partir d'observations symptomatologiques du peuplement.

Nous avons donc cherché à mettre en relation le taux de perte foliaire ou le taux d'arbres dépérissants observés en 2009 à l'échelle de placette avec le niveau de croissance observé pendant la période de dépérissement et la période de récupération. Les résultats montrent que dans les deux régions la croissance pendant la période de récupération est significativement corrélée de manière négative d'une part à la proportion d'arbres dépérissants (encadré B fig. 36a.) et d'autre part à la perte foliaire moyenne de la placette et de manière positive à la proportion d'arbres sains. Les mêmes relations significatives entre la croissance au cours de la période de dépérissement (2003-2006) et la proportion d'arbres dépérissants, d'arbres sains et la perte foliaire moyenne de la placette ont également été observées en Midi-Pyrénées (encadré B fig. 36b.). Cette relation n'est pas observée en Bourgogne, ce qui pourrait s'expliquer par le fait que les éclaircies effectuées depuis 2003 ont été plus nombreuses et plus intenses (voir annexe 2 fig. 57 et 58). Ces éclaircies sanitaires pourraient avoir conduit au retrait d'une partie des arbres dépérissants et avec de fortes pertes foliaires des peuplements où la croissance avait été fortement affectée entre 2003 et 2006.

Ainsi, le déficit foliaire affecte la croissance et plus particulièrement la dynamique de récupération à la suite des événements de sécheresse. Lorsque la masse foliaire est réduite, la capacité photosynthétique se trouve diminuée et la quantité de carbone disponible pour la croissance peut-être réduite (Bréda et al. 2008). Cependant, Becker (1987) a constaté que la croissance radiale du sapin n'était affectée qu'au delà de 40% de pertes foliaires.

B. Relation entre symptôme visuel (pertes foliaires) et croissance

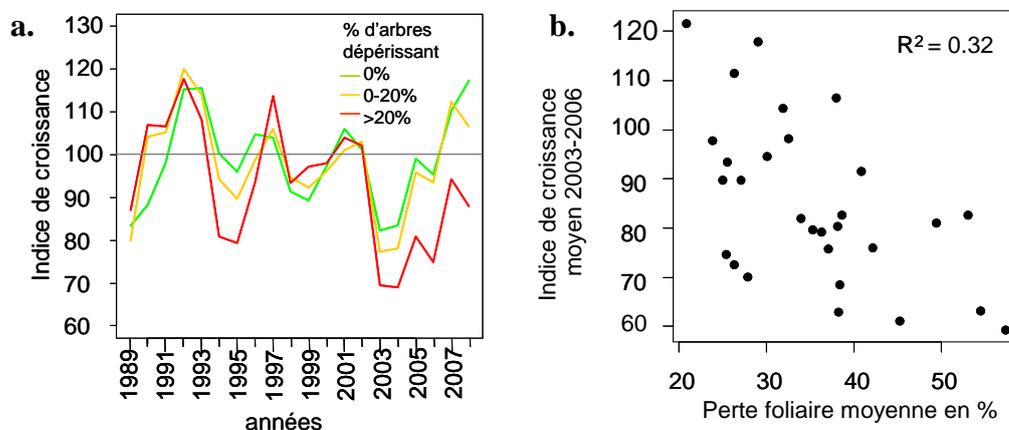


Figure 36 : a. Variation interannuelle de l'indice de croissance de placette stratifié en fonction du pourcentage d'arbres dépérissants de différents états sanitaires (0% en vert, 0% à 20% en orange et supérieur à 20% en rouge) en Midi-Pyrénées. b. Relation entre indice de croissance moyen pendant la période 2003-2006 et la perte foliaire moyenne observée sur la placette en 2009 en Midi-Pyrénées.

Facteurs de vulnérabilité au dépérissement du douglas exposé à la sécheresse

La connaissance de la vulnérabilité au dépérissement des peuplements exposés à la sécheresse est un élément clé pour évaluer les risques liés aux changements climatiques et adapter la sylviculture des peuplements. Les modèles développés au cours de cette étude ont montré que le principal facteur explicatif du dépérissement est le déficit hydrique. Dans les modèles régionaux basés sur l'analyse de la croissance, les principaux facteurs de vulnérabilité au dépérissement sont les paramètres locaux qui contribuent à amplifier l'aléa sécheresse au travers de l'intensité du déficit hydrique. Il s'agit de la réserve utile en eau du sol et du taux de couvert (évalué ici par le LAI) qui influent sur l'interception et l'évapotranspiration de l'eau par le peuplement (Bréda et al. 2006).

L'analyse des signalements de dépérissements dans la base DSF ont permis d'identifier d'autres facteurs de vulnérabilité. Ces facteurs sont climatiques, stationnels et sylvicoles et peuvent influencer l'exposition ou la sensibilité à la sécheresse. Dans cette analyse, les facteurs identifiés sont la topographie, l'exposition, l'âge et les conditions climatiques moyennes. Nos résultats ont montré que la vulnérabilité à la sécheresse diminuait

du haut au bas du versant. Cette diminution de la vulnérabilité peut être soit attribuée à une diminution de l'exposition à la sécheresse liée à une augmentation de la disponibilité en eau le long du versant (Hanna et al. 1983) ou soit à une diminution de la sensibilité à la sécheresse due à une augmentation de la fertilité (Lundin 1995). De même, la vulnérabilité est plus importante pour les peuplements exposés au sud, au sud ouest et à l'ouest, ce qui correspond aux expositions les plus chaudes et les plus exposées au rayonnement solaire qui augmentent l'évapotranspiration (Lambert and Roberts 1976) et par conséquent induisent un plus fort déficit hydrique pour une exposition à la même sécheresse climatique (Werling and Tajchman 1984). Le dernier facteur de vulnérabilité identifié dans cette étude est l'âge. La vulnérabilité à la sécheresse augmente pour des peuplements âgés de plus de 30 ans et pourrait être liée à une modification avec l'âge de la réponse physiologique à la sécheresse induite, soit par des modifications ontogéniques, comme les limitations hydrauliques et carbonées (Woodruff et al. 2004; Kennedy et al. 2010), soit par une modification de l'environnement, comme la disponibilité des nutriments dans le sol (Vanninen et al. 1996). Elle peut également être expliquée par une plus forte exposition à la sécheresse des peuplements plus âgés. Lorsque le peuplement vieillit et que les éclaircies ne sont pas pratiquées régulièrement (ce qui est généralement le cas en France) le couvert se ferme, l'interception des pluies et l'évapotranspiration augmentent, amplifiant ainsi la compétition pour l'eau et le déficit hydrique.

En résumé, nos résultats montrent une plus grande vulnérabilité des peuplements :

- situés sur des sols à faible réserve utile en eau du sol ;
- implantés dans les positions topographiques défavorables (zones de départ d'eau en haut de versant) ;
- exposés aux expositions les plus contraignantes du point de vue ETP (sud, sud-ouest, ouest) ;
- exposés à un climat plus sec et/ou plus chaud ;
- pour lesquels les retards d'éclaircie conduisent à un fort LAI et donc une forte compétition pour l'eau entre les arbres ;
- âgés de plus de 30 ans.

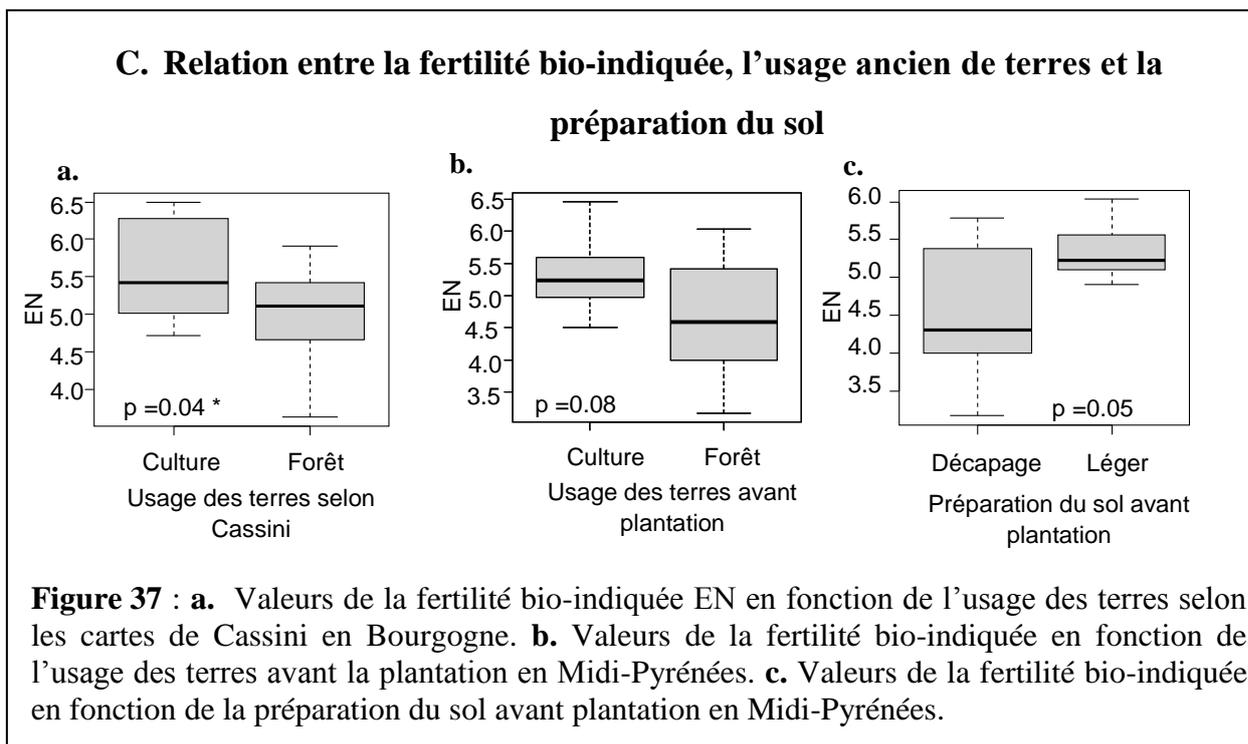
L'étude dendro-écologique menée, nous a permis d'étudier également les facteurs de vulnérabilité limitant la résilience des peuplements après sécheresse. La résilience des peuplements est tout d'abord liée à la sévérité de l'aléa ayant induit le dépérissement : les peuplements ayant subi une plus forte perte de croissance récupèrent moins bien. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que les peuplements pour lesquels la croissance a été la plus diminuée correspondent également aux peuplements pour lesquels la régulation stomatique a été la plus importante et donc pour lesquels la quantité de réserves accumulées a été possiblement plus réduite et les dégâts tels que la perte foliaire ou encore la cavitation ont pu être plus importants. Ainsi la plus faible résilience des peuplements les plus touchés par la sécheresse peut être liée à une plus grande quantité de dégâts à réparer ou à compenser associée à disponibilité des réserves certainement plus réduite.

Cette étude a également permis de mettre en évidence un facteur de vulnérabilité commun aux deux régions étudiées influençant la récupération de la croissance. Ce facteur est l'indice de fertilité minérale du sol, obtenu par bio-indication. Les peuplements situés sur les sols présentant le plus faible indice EN d'Ellenberg sont plus vulnérables à la sécheresse, en ce sens qu'ils présentent une récupération de croissance plus lente et incomplète. Il a été montré que le N Ellenberg représente un niveau de fourniture en nitrate (Andrianarisoa et al. 2009). Le nitrate est la principale forme d'azote minéral assimilé par le douglas (Jussy et al. 2000) d'autant plus quand la nitrification est élevée (Gijssman 1991). Plusieurs études sur des semis ont également montré une plus forte croissance et plus grande capacité photosynthétique lorsque que l'azote disponible est totalement ou principalement sous forme de nitrate (Krajina et al. 1973; Everett et al. 2010). Comment la richesse en azote du sol agit-elle sur la résilience du douglas à la sécheresse ? De nombreux résultats illustrent les effets de la fertilisation sur la restauration des dépérissements (van Praag and Weissen 1986; Misson et al. 2001), sur l'amélioration de l'efficacité foliaire (Mitchell et al. 1996), sur l'augmentation de l'efficacité de l'utilisation de l'eau (Jassal et al. 2010) ou encore sur l'augmentation des réserves carbonées (Kimball et al. 1998); tous ces processus pourraient expliquer une meilleure résilience des peuplements situés sur les sites les plus riches, permettant en outre une récupération plus rapide de la masse foliaire et racinaire.

La disponibilité en nitrate apparaît jouer un rôle dans la résilience des peuplements, nous avons cherché à comprendre à quels autres facteurs la fertilité bio indiquée pouvait être corrélée. Tout d'abord nous avons regardé s'il existe une corrélation entre EN et les autres

indices d'Ellenberg concernant la fertilité hydrique EF, la lumière EL et l'acidité du sol ER (Ellenberg et al. 1992). L'analyse canonique des correspondances effectuée à partir des relevés floristiques a clairement montré l'absence de corrélation entre les indices EN et EL et EF, mais a révélé une corrélation forte et assez classique entre EN et ER, c'est-à-dire entre la fertilité minérale et l'acidité du sol. Nous n'avons pas mis non plus en évidence de relation entre EN et la pluviométrie annuelle ou le déficit hydrique moyen sur la période étudiée. Par conséquent, il ne semble pas y avoir de confusion entre la fertilité minérale (indice EN) et les potentialités hydriques (indice EN, pluviométrie, déficit hydrique, RU) : il y a bien un effet positif de la disponibilité en azote des stations sur la capacité de récupération de la croissance.

Par ailleurs, nous avons pu mettre en relation l'indice de fertilité EN avec l'usage passé des sols sur lesquels se situent les peuplements aujourd'hui ou encore avec le type de préparation du sol avant la plantation (Encadré C). En Bourgogne, nous avons déterminé que la fertilité bio-indiquée était liée à l'usage des terres au 18^{ème} siècle déterminé à partir des cartes de Cassini (disponible sur <http://www.geoportail.fr/>). Les valeurs de EN étaient en moyenne plus élevées sur les anciennes prairies ou cultures que sur les anciennes forêts (fig 37a.). Les relations entre fertilité minérale (mesurée et bioindiquée) et usage ancien des terres en forêt ont déjà été montrées par (Dupouey et al. 2002) dans le nord-est de la France, indiquant que l'usage ancien des terres influence encore à l'heure actuelle la chimie des sols. En Midi-Pyrénées, la quasi-totalité des placettes étudiées est située sur les zones non forestières au 18^{ème} siècle. Cependant, nous avons pu mettre en évidence des différences plus faibles mais significatives (au seuil 10 %) entre l'indice EN en fonction d'une part de l'usage des terres précédant l'installation du peuplement de douglas et d'autre part avec la sévérité de la préparation du sol effectuée avant la plantation. De façon comparable aux observations réalisées en Bourgogne, nous avons pu identifier que les valeurs de EN étaient plus élevées sur les sites anciennement cultivés ou pâturés, par rapport aux sites anciennement couverts par la forêt (fig.37b.). Ce résultat est cohérent avec les travaux de (Jussy et al. 2002) qui montrent un niveau de nitrification des forêts sur ancienne culture très supérieur à celui des forêts anciennes. Nous avons pu également mettre en évidence un impact de la préparation du sol avant la plantation. Les valeurs de EN sont en moyenne plus faible sur les sites où les sols ont été décapés lors de l'extraction et de la mise en andains des souches comparés aux sites où la préparation du sol a été plus légère (broyage, labour, sous-solage voir fertilisation) (fig. 37c.). Le décapage a conduit au retrait partiel ou total de l'horizon A qui joue un rôle important dans la fertilité du sol.



Les autres facteurs de vulnérabilité identifiés sont différents entre les deux régions. En Midi-Pyrénées, l'intensité des éclaircies sanitaires post 2003 et la réserve utile en eau du sol, toutes deux jouent un rôle positif sur la récupération du peuplement. Ces deux facteurs influencent la compétition pour l'eau entre arbres. Les éclaircies en réduisant le LAI, permettent de diminuer l'interception de pluies et l'évapotranspiration conduisant ainsi à une augmentation de la réserve en eau, mais également à une plus faible intensité et durée du déficit (Bréda et al. 1995), en particulier chez le douglas (Aussenac et al. 1982; Aussenac and Granier 1988). De même lorsque la réserve utile est plus élevée, la disponibilité de l'eau dans le sol pour les arbres est plus grande. La récupération est donc meilleure chez les peuplements où la compétition pour l'eau est plus faible.

En Bourgogne au contraire, la récupération est plus faible sur les sites où les conditions hydriques sont les plus favorables. En effet, la récupération est négativement corrélée à la pluviométrie moyenne annuelle ainsi qu'au *Site Index*. Des analyses complémentaires nous ont permis de mettre en évidence que le *Site Index* était expliqué essentiellement par la fertilité hydrique du site. Le *Site Index* est plus élevé sur les sites où le déficit hydrique moyen sur la période 1989-2008 est faible, où la pluviométrie annuelle est plus élevée et la température moyenne annuelle est plus faible, où l'exposition se situe dans les classes les plus favorables climatiquement (nord, nord-est) et où la contrainte à

l'enracinement est plus profonde. De façon surprenante, la résilience des peuplements est donc plus faible sur les sites où la contrainte hydrique est la plus faible, suggérant que les arbres situés dans ces conditions ne sont pas acclimatés à la sécheresse. Leur stratégie d'allocation pourrait être davantage en faveur de la croissance au détriment des mécanismes de résistance ou de récupération tels une plus forte allocation pour la croissance racinaire ou encore la production de réserves carbonées.

Transposition des modèles régionaux de vulnérabilité et de risque réalisée à l'échelle de la France. Quels résultats ?

Pour pouvoir mieux évaluer la vulnérabilité de la croissance du douglas à la sécheresse en France, ainsi que pour évaluer l'impact du dépérissement sur la croissance pendant la période 2003-2006 à l'échelle de la France, nous avons appliqué les modèles construits dans les deux régions à l'ensemble des peuplements inventoriés par l'IFN (pour lesquels les valeurs des variables utilisées dans le modèle sont situées dans la gamme de celles observées dans les régions étudiées).

Carte de vulnérabilité de la croissance à la sécheresse évaluée pendant la période de dépérissement

Les cartes de vulnérabilité de la croissance au dépérissement ont été établies à partir des modèles de croissance pendant la période 2003-2006. Sur ces cartes, plus l'indice de croissance modélisé à partir des facteurs de vulnérabilité est faible plus la vulnérabilité des peuplements à la sécheresse est élevée (encadré C1 et C2). Les modèles de vulnérabilité utilisés contiennent les mêmes variables pour les deux régions (réserve utile, pluviométrie moyenne annuelle et fertilité bio-indiquée). Cependant, dans le modèle « Bourgogne », il existe une relation positive entre la pluviométrie annuelle et la vulnérabilité (une pluviométrie élevée augmente la vulnérabilité) alors que dans le modèle « Midi-Pyrénées » la relation est inversée (les modèles utilisés sont présentés en annexe 3). Le lien entre vulnérabilité et pluviométrie moyenne est donc complexe et reflète certainement deux composantes différentes de la vulnérabilité. Tout d'abord, le lien négatif entre la vulnérabilité et la pluviométrie (modèle « Midi Pyrénées » mais aussi DSF) est certainement dû au fait que les

zones les plus arrosées sont en moyenne soumises à des déficits plus faibles que les zones les plus sèches pour une même réduction de la pluviométrie. Il ne s'agit donc pas à proprement parler de moindre vulnérabilité mais d'une plus faible intensité de l'aléa. Inversement, un lien positif entre pluviométrie et vulnérabilité reflète une plus grande sensibilité à l'aléa des peuplements situés dans les zones les plus favorables, probablement en raison d'une absence ou d'une moins bonne acclimatation à la sécheresse. Par conséquent les cartes de vulnérabilité de la croissance au dépérissement sont différentes en fonction du modèle régional utilisé.

Toutefois, les deux cartes indiquent qu'il existe des peuplements vulnérables à la sécheresse dans toutes les régions en France y compris dans les régions de production qui jusqu'à ce jour n'ont pas connu de dépérissement (fig. 38a. et 38b.). Pour que le dépérissement ait lieu, il faut que ces peuplements vulnérables soit exposés à l'aléa sécheresse. La carte de l'aléa sécheresse, évaluée pour la période 2003-2006, monte en effet que les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées ont été fortement exposées à cet aléa alors que le Limousin, l'Auvergne et le Nord-Est n'ont pas été touchés. Ce qui pourrait signifier que si, dans le futur, ces régions à l'heure actuelle épargnées étaient soumises à des sécheresses exceptionnelles et récurrentes, comme celles qui ont eu lieu en Midi-Pyrénées et en Bourgogne, des dépérissements de la même ampleur pourraient alors se produire.

Cartes d'impact sur la croissance du dépérissement pendant la période de 2003-2006 à l'échelle de la France

Les cartes d'impact obtenues dans les deux régions montrent les mêmes tendances à l'échelle de la France. Les peuplements, dont la croissance a été la plus affectée, se situent en effet en Midi-Pyrénées et en Bourgogne, mais également dans la moitié sud du quart Nord-Ouest, dans une bande à l'est du Massif Central et dans une petite zone au nord de l'Alsace (fig. 38d. et 38e.). Cependant l'intensité de la réduction de croissance diffère en fonction du modèle utilisé, venant du fait que les croissances observées pendant la période de dépérissement étaient comparables alors que le cumul de sécheresses a été plus important en Midi-Pyrénées.

C1. Extrapolation des modèles régionaux de vulnérabilité et d'impact à l'échelle de la France

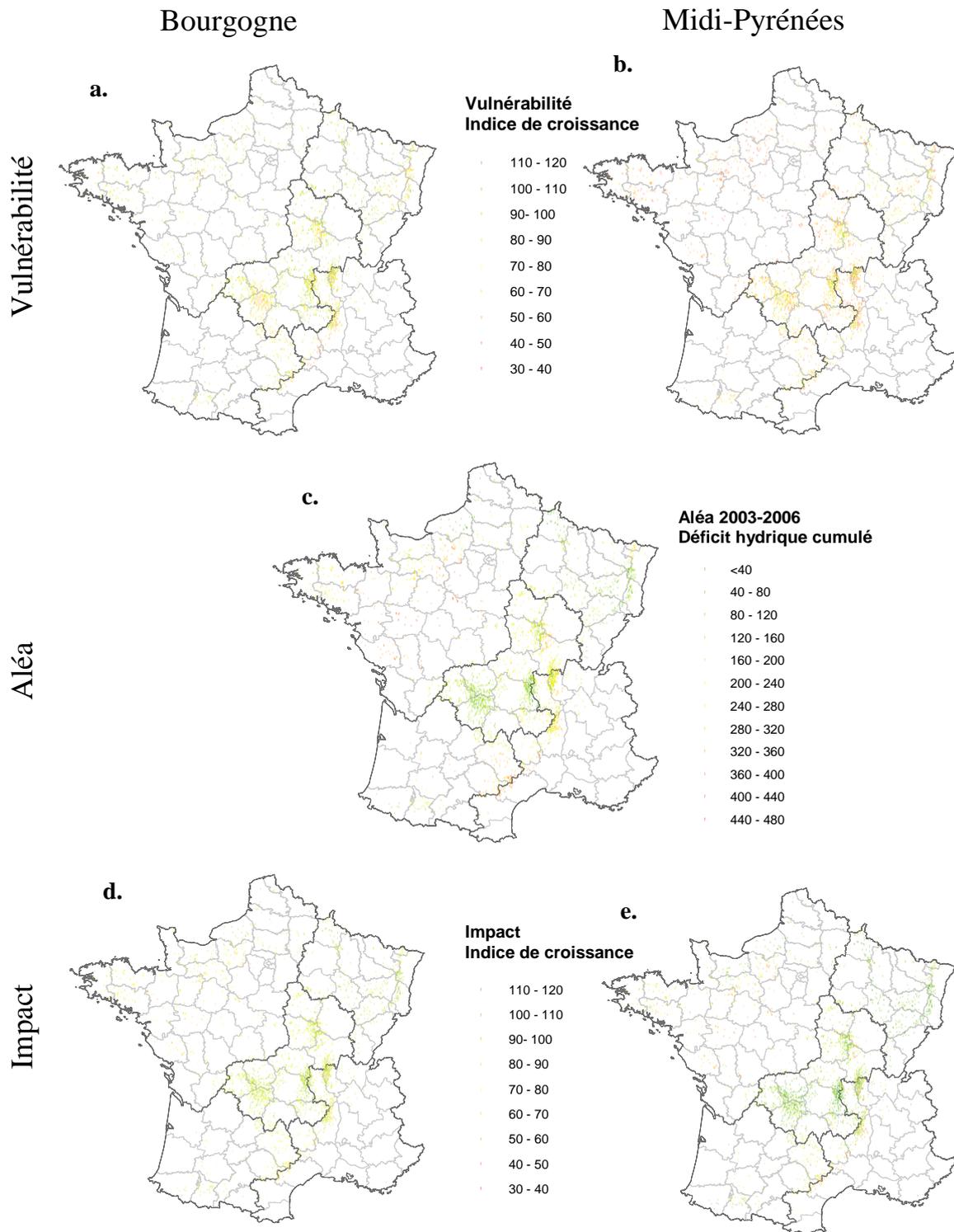


Figure 38 : Cartographies de la vulnérabilité à la sécheresse (a. et b.) et de l'impact du dépérissement (d. et e.) à partir de modèles régionaux basés sur la croissance pendant la période 2003-2006 et de l'aléa sécheresse cumulé sur cette même période (c.)

Carte de vulnérabilité de la croissance à la sécheresse évaluée pendant la période de récupération

La capacité de résilience joue un rôle important dans l'estimation de la vulnérabilité. Nous avons donc cherché à la cartographier à partir des facteurs de vulnérabilité impliqués dans les modèles de croissance pendant la période de récupération (encadré C2). Sur ces cartes, un indice de croissance élevé correspond à une forte capacité de résilience (récupération). Comme pour la vulnérabilité à la sécheresse, évaluée pendant la période de dépérissement, les deux cartes obtenues sont différentes mais montrent qu'il existe des peuplements vulnérables dans toutes les régions y compris les régions de productions (fig. 39).

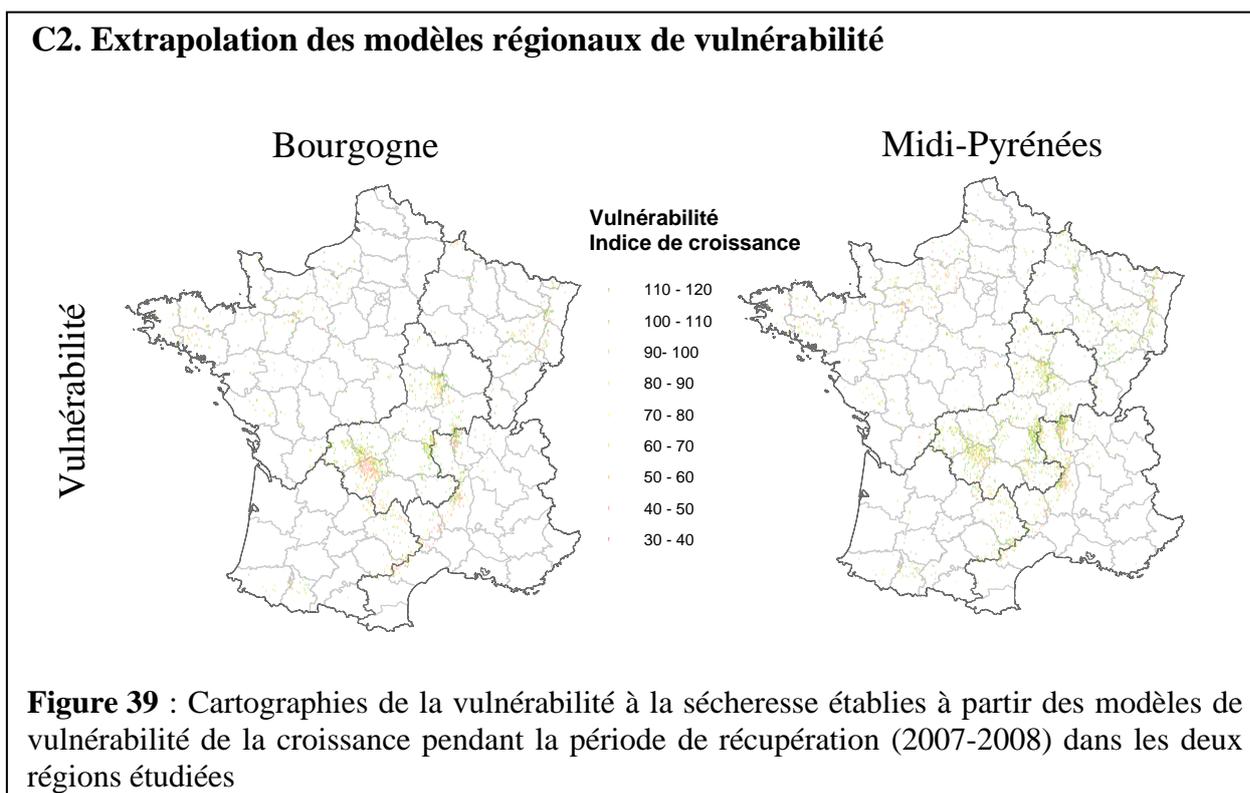


Figure 39 : Cartographies de la vulnérabilité à la sécheresse établies à partir des modèles de vulnérabilité de la croissance pendant la période de récupération (2007-2008) dans les deux régions étudiées

Le dépérissement à l'échelle de l'arbre : sa dynamique, ses facteurs de vulnérabilité, et hypothèses sur les mécanismes physiologiques impliqués

Le dépérissement observé du douglas affecte les arbres d'une façon disséminée. Les arbres morts ou dépérissants sont observés à proximité d'arbres sains. Ces différences poussent à questionner la dynamique du dépérissement et de la mortalité à l'échelle individuelle et l'origine de cette variabilité de la vulnérabilité individuelle.

L'évolution de l'état sanitaire individuel des arbres entre 2005 et 2009 en Midi-Pyrénées montre que la mort des arbres n'est pas forcément précédée d'un dépérissement et que l'aspect dépérissant n'est pas un état stable.

L'étude du statut sanitaire de l'arbre, les années avant leur mort, nous indique d'une part que la proportion d'arbres qui meurt sans montrer auparavant de signe de dépérissement (Arbres sains denses SD) est importante, même si elle décroît au court du temps (encadré D fig. 40) et que le pourcentage d'arbres morts qui présentait des symptômes de dépérissement est relativement faible (15 à 30 % selon les années). Le dépérissement ne conduit à la mort de l'arbre que dans un peu plus de 10 % des cas (fig. 42). Ces résultats montrent que, si des pertes foliaires importantes peuvent être reliées à la probabilité de mourir (Dobbertin and Brang 2001; Solberg 2004; Dobbertin et al. 2007), elles n'entraînent cependant pas toujours la mort de l'arbre, ni nécessairement de perte spectaculaire de croissance : en dessous de 35 %, la croissance radiale du sapin dépérissant dans les Vosges n'était pas significativement affectée (Becker, 1987). Au contraire, l'évolution du statut des arbres dépérissants, montre une grande capacité du douglas à récupérer son feuillage puisqu'une partie des arbres (21 %) récupère la totalité ou quasi totalité de leur feuillage en seulement deux ans (fig. 41). Chez le douglas, le feuillage est généralement composé de 4 à 6 années d'aiguilles et les feuilles de l'année constituent 30 à 50 % du feuillage (Borghetti et al. 1986; Eichhorn et al. 2006) ; cette proportion importante des feuilles, mises en place chaque année, explique pourquoi une récupération quasi-totale est possible en seulement deux années.

D. Etude de l'évolution individuelle du dépérissement et de la mortalité entre 2005-2008 par le suivi de l'aspect visuel du houppier en Midi-Pyrénées

Aspect visuel des arbres durant les années précédant leur mort

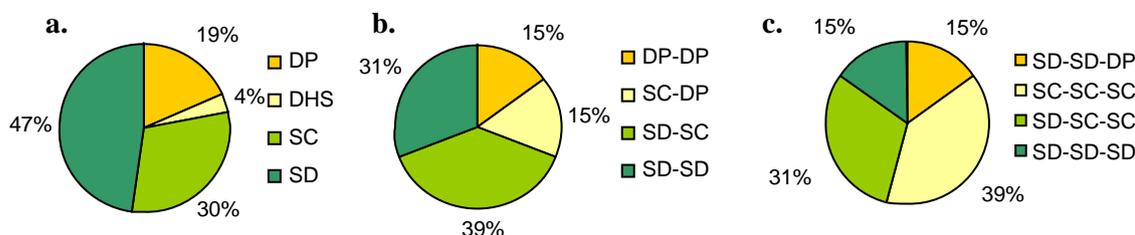


Figure 40 : Aspect visuel des arbres au cours des années précédant leur mort. **a.** Aspect visuel en 2005 des arbres morts entre 2005 et 2006. **b.** Aspect visuel en 2005 et 2006 des arbres morts entre 2006 et 2007. **c.** Aspect visuel en 2005, 2006 et 2007 des arbres morts entre 2007 et 2008. Observation réalisée au mois de mars chaque année

Aspect visuel des arbres durant les années précédant leur dépérissement

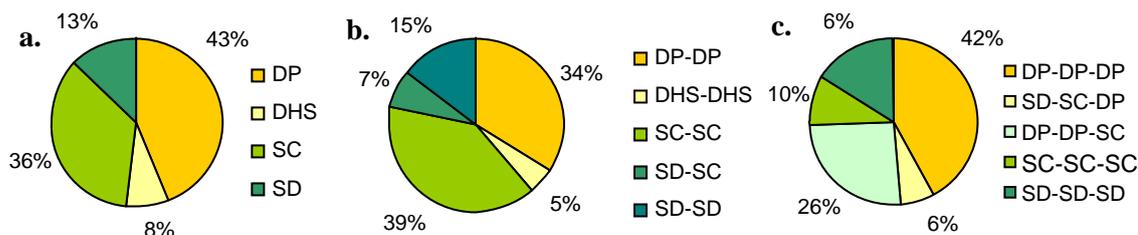


Figure 41 : Aspect visuel des arbres durant les années précédant leur dépérissement. **a.** Aspect visuel en 2005 des arbres dépérissants en 2006. **b.** Aspect visuel en 2005 et 2006 des arbres dépérissants en 2007. **c.** Aspect visuel en 2005, 2006 et 2007 des arbres dépérissants en 2008.

Aspect visuel des arbres durant les années suivant leur dépérissement

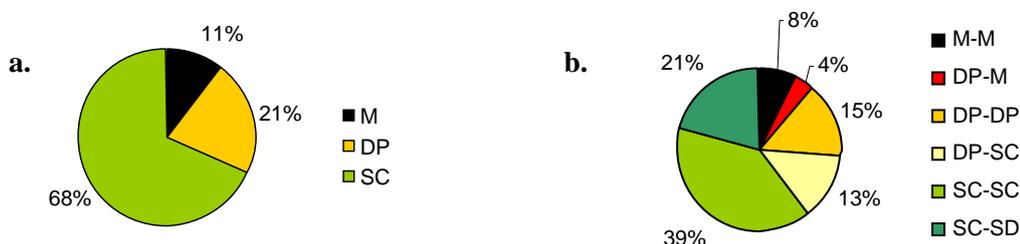


Figure 42 : Aspect visuel des arbres durant les années suivant leur dépérissement. **a.** Aspect visuel en 2007 des arbres dépérissants en 2006. **b.** Aspect visuel en 2006 et 2007 des arbres dépérissants en 2005.

Cependant cette composition du feuillage n'explique pas pourquoi cette récupération a lieu si vite. Le douglas semble donc avoir une capacité de récupération importante si la disponibilité en azote est suffisante (voir le § résilience et Ellenberg N) grâce à des mécanismes physiologiques qu'il conviendrait d'identifier.

Lorsque la défoliation est associée à des pertes de branches, nous avons pu constater sur le terrain que le douglas met parfois en place des pousses épicorniques qui lui permettent en partie de compenser la perte de ses branches et récupérer un houppier dense en quelques années. (Ishii et al. 2002) ont d'ailleurs montré, chez des douglas âgés, que le renouvellement du feuillage par la production de pousses épicorniques permettait de maintenir la qualité du feuillage.

Les données de ce suivi permettent également de voir que le dépérissement diminue entre 2005 et 2008. Cependant cette diminution, d'année en année, est en réalité trompeuse car moins de la moitié des arbres observés, dépérissants une année, présentait déjà ce statut l'année précédente (fig. 41). Ainsi, chaque année le groupe d'arbres dépérissants est constitué d'arbres déjà dépérissants, mais également d'arbres auparavant sains, qui l'année suivante seront soit toujours dépérissants, soit auront récupéré. Cette observation est importante, car elle indique que l'état sanitaire observé en 2009 ne reflète pas forcément une dégradation durable de l'état sanitaire. Certains arbres sains aujourd'hui, ont pu traverser une période de perte foliaire suivie d'une récupération.

Facteur de vulnérabilité individuel à la sécheresse : existe-il des différences de caractéristiques physiologiques entre les arbres, en fonction de leur état sanitaire observé en 2009 ?

L'étude de l'évolution de l'état sanitaire a montré qu'il n'y avait pas de relation évidente entre la mortalité et la défoliation. Nous avons donc cherché les différences entre arbres morts et arbres sains et d'autre part entre arbres de différents états sanitaires.

Entre arbres morts et sains

Pour mieux comprendre ce qui explique que certains arbres soient morts, et pas d'autres, à la suite de sécheresses exceptionnelles et/ou récurrentes, nous avons étudié différentes caractéristiques : le diamètre de l'arbre, l'évolution de la croissance annuelle et la densité du bois entre les arbres morts et les arbres vivants sains.

Chez les arbres, une taille importante et un taux de croissance rapide peut être un avantage compétitif important (Petit and Hampe 2006) et peut augmenter les chances de survie à court terme (Pedersen 1998). Cependant, une croissance rapide et une taille plus importante est généralement associée à un investissement dans les défenses plus faibles, une plus faible densité du bois, un plus fort ratio entre la biomasse aérienne et souterraine, ou encore une forte inertie dans la régulation de la transpiration (McDowell et al. 2002; McDowell et al. 2008; Bigler and Veblen 2009) qui peuvent augmenter la sensibilité de l'arbre à la sécheresse. Ce compromis, entre croissance et longévité, a été mis en évidence chez plusieurs espèces de conifères (Bigler et Veblen, 2009). L'objectif ici, est donc de déterminer, si les arbres qui meurent sont les arbres les plus petits (moins compétitifs), ou si au contraire, il s'agit des arbres les plus gros ou qui ont des taux de croissance les plus élevés.

Dans les deux régions, nous n'avons mis en évidence aucune différence significative de diamètre entre les arbres morts et les arbres sains. Ce résultat indique qu'il n'y a pas de différence récente de statut de dominance ou de compétition qui pourrait permettre d'expliquer la mort des arbres. De la même façon, aucune différence n'a pu être mise en évidence sur la vitesse de croissance cumulée des arbres, depuis leur plantation. Par contre lorsque que l'on étudie uniquement la croissance relative des arbres au cours des années, avant 2003, on observe dans les deux régions que les arbres morts présentaient une croissance significativement supérieure aux arbres sains certaines années (encadré E fig. 43a. et 43b.). Cette croissance supérieure correspond également dans les deux régions à une densité moyenne du bois (fig. 43c. et 43d.) plus faible principalement liée à une plus faible densité du bois initial (fig. 43e. et 43f.). Les différences significatives entre les arbres morts et sains pour la densité sont plus importantes et présentes pour un plus grand nombre d'années que les différences de croissance.

E. Comparaison de la croissance et de la densité du bois entre les arbres morts et les arbres sains de 1989 et 2003

En Bourgogne

En Midi-Pyrénées

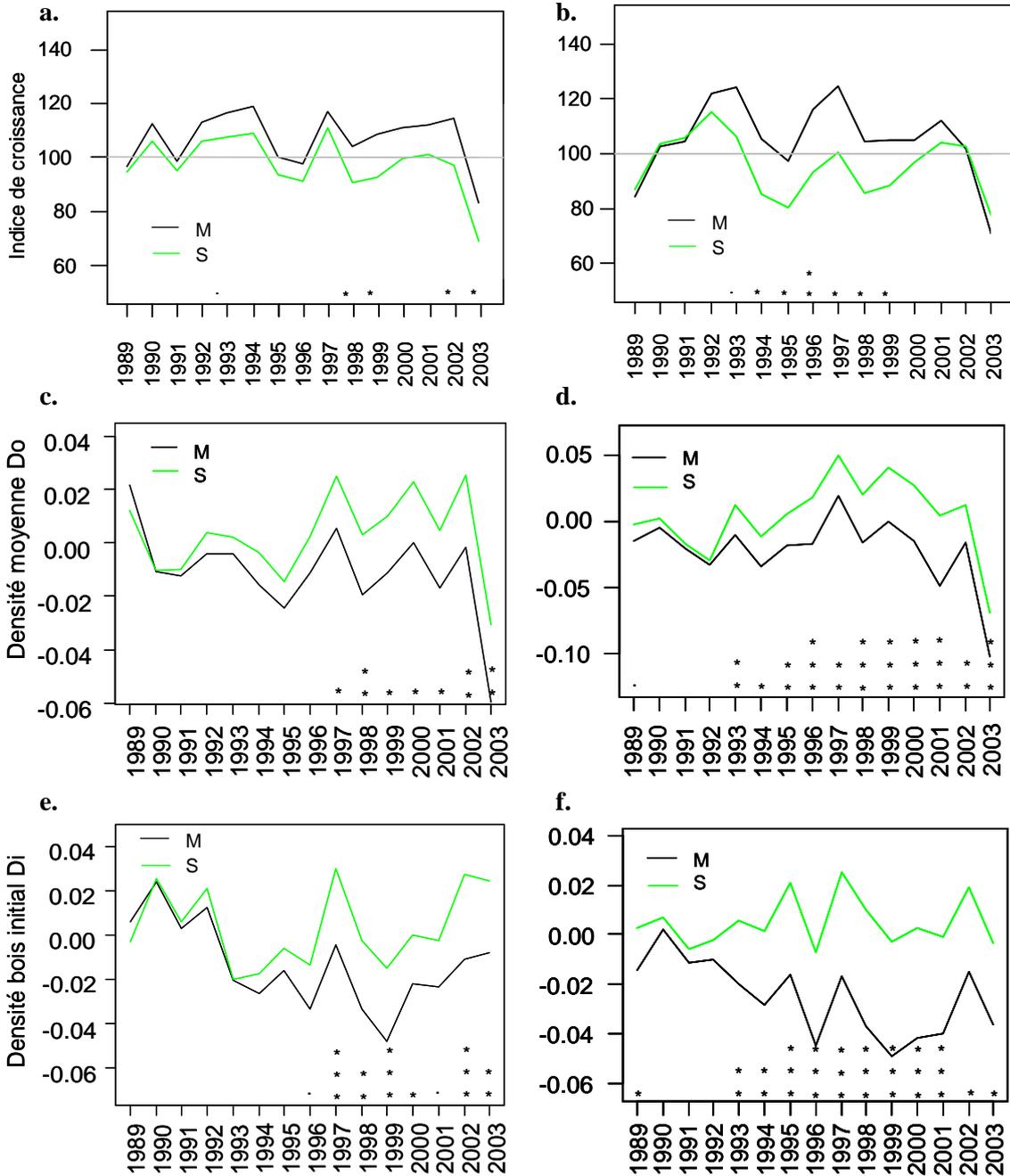


Figure 43 : Variation interannuelle de la croissance (a. et b.), de la densité moyenne du cerne (c. et d.) et de la densité du bois initial (e. et f.) entre les arbres vivants sains (vert) et les arbres morts (noir) dans les deux régions étudiées. Analyse basée sur 52 arbres morts et 200 arbres sains en Bourgogne et 33 arbres morts et 175 arbres sains en Midi-Pyrénées

Ces résultats sur la croissance montrent que les arbres qui sont morts à la suite de 2003 n'étaient pas des arbres moins vigoureux : au contraire leur circonférence est similaire à celle des arbres sains et récemment leur croissance était même significativement supérieure à celle des arbres sains certaines années. La mortalité du douglas, dans notre étude, n'est pas expliquée par une réduction de la croissance progressive au cours de nombreuses années avant la mort comme cela a pu être mis en évidence dans d'autres cas de mortalité induite par la sécheresse chez d'autres espèces (Jenkins and Pallardy 1995; Wyckoff and Clark 2002). La mortalité du douglas ne suit pas non plus le modèle proposé par Manion (1981) selon lequel les arbres qui meurent à la suite d'un aléa, sont des arbres dont la vigueur était déjà réduite par des facteurs prédisposants (fig. 44)

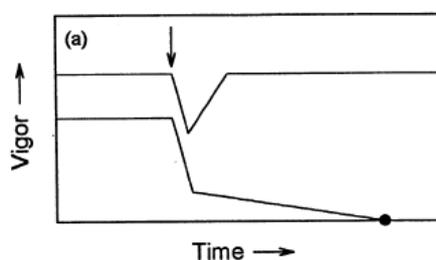


Figure 44 : Modèle du processus de mortalité proposé par Manion (1981). La plus faible vigueur des arbres qui vont mourir est liée à un facteur prédisposant. La flèche représente l'aléa induisant le dépérissement. Illustration adaptée d'après Pedersen 1998.

Par contre, si au lieu de d'utiliser la croissance comme expression de la vigueur on utilise la quantité de carbone disponible pour la défense et les réparations tissulaires comme le propose (Johnson 1989), alors ce modèle pourrait peut-être s'appliquer à la mortalité observée. En effet, comme le suggèrent Bigler et Veblen (2009), une plus forte croissance s'accompagne d'un plus faible investissement vers les fonctions de défenses au profit de la croissance. La mortalité des arbres pourrait alors être expliquée par le fait que leurs réserves ne leur permettraient pas de réparer les dommages induits par la sécheresse. Une plus forte croissance pourrait alors être considérée comme un facteur de vulnérabilité (physiologique) à la sécheresse.

Cependant, les différences de densité du bois observée entre arbres morts et sains, pourraient indiquer l'intervention d'un autre mécanisme dans la mortalité : la défaillance hydraulique. L'étude de douglas morts immédiatement après la sécheresse de 2003 menée par (Martinez-Meier et al. 2008) avait également permis de montrer des différences significatives de densité du bois entre les arbres morts et les arbres survivants. Cette observation avait conduit les auteurs à attribuer la mort des arbres à une défaillance hydraulique liée à une plus faible résistance à la cavitation. Cependant le fait que les mortalités que nous avons étudiées n'ont, pour la plupart, pas eu lieu en 2003 ou directement après 2003, mais en majorité entre 2005 et 2007 (fig. 45) et que le suivi mené par le CRPF montre que, pendant cette période, la proportion d'arbres présentant des symptômes de pertes foliaires avant leur mort augmente (fig. 41), suggère que la défaillance hydraulique seule ne permet pas d'expliquer la mortalité. Une alternative possible serait que la mortalité ait été causée par une incapacité à assimiler suffisamment de carbone à cause de la réduction des transferts d'eau à travers l'arbre induite par la cavitation du xylème (Martínez-Vilalta et al. 2002) ; la cavitation n'a pas pu être réparée ou compensée du fait d'une faible allocation vers les réserves au profit de la croissance.

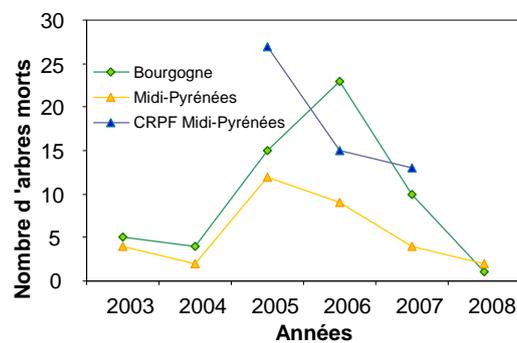


Figure 45 : Nombre d'arbres morts par année dans le réseau de suivi du dépérissement du CRPF en Midi-Pyrénées et parmi les arbres carottés dans les deux régions étudiées.

Entre arbres de différents états sanitaires

Pour mieux comprendre pourquoi certains arbres ont montré encore des signes visuels de dépérissement en 2009 alors que la récupération est en cours, nous avons comparé différentes caractéristiques : le diamètre de l'arbre, l'évolution de la croissance annuelle, la densité du bois et la proportion d'aubier entre les arbres de différents états sanitaires.

Comme pour la comparaison des arbres mort et sains, nous n'avons trouvé aucune différence significative de circonférences entre les arbres de différents états sanitaires. De même, les évolutions interannuelles de croissance et de densité n'ont pas montré de différence significative entre les groupes pour la période de 1989-2002. Ce résultat indique que le dépérissement des arbres n'est pas expliqué par un autre événement antérieur à 2003, qui aurait pu les rendre plus vulnérables comme ce qui avait pu être observé chez plusieurs espèces (Becker (1987) chez *Abies alba*, (Duchesne et al. 2003) chez *Acer saccharum*). Ces auteurs avaient pu mettre en évidence que les arbres avec les plus forts déficits foliaires (supérieurs à 40% chez *Abies alba*) présentaient une divergence de courbe de croissance, bien avant l'apparition des symptômes visuels de dépérissement. Ce n'est pas le cas du douglas dans notre étude, cependant les courbes montrent une séparation significative dans les deux régions dès 2003 ou juste après (encadré F fig. 46a. et 46b.). Ce résultat indique que l'état visuel du houppier en 2009 explique d'une part l'intensité de l'impact de la sécheresse en 2003 sur la croissance (en Midi-Pyrénées) et d'autre part la capacité de récupération des arbres dans les deux régions, puisque c'est au cours de la période 2007-2008 que les plus grandes différences entre les courbes sont observées*. Dans les deux régions, les arbres qualifiés de dépérissants (perte foliaire supérieure à 40 %) n'ont pas récupéré totalement leur croissance puisque les valeurs observées d'indice de croissance pour ce groupe restent inférieures à 100 dans les deux régions en 2008. Les arbres présentant des descentes de cimes sont ceux qui, dans les deux régions, présentent la réduction de croissance la plus importante. En Bourgogne, et contrairement à l'observation faite en Midi-Pyrénées, ces arbres DHS semblent récupérer un bon niveau de croissance en 2007-2008. Cependant, les conclusions que l'on peut déduire de l'observation des arbres DHS restent sujettes à précaution, car cette catégorie est constituée de peu d'arbres et n'est pas représentée dans tous les sites étudiés. Concernant la densité du bois, aucune différence significative n'a été observée entre les différentes classes d'état sanitaire, que ce soit avant ou après 2003 (fig. 46c. et 46d.). Ce résultat laisse supposer que le dépérissement observé n'est pas lié à une plus grande vulnérabilité à la cavitation des arbres dépérissants. D'autre part, le dépérissement n'est pas associé à une diminution de la densité du bois comme deKort et al. (1991) avaient pu l'observer sur un douglas dépérissant présentant plus de 60 % de pertes foliaires.

* Le retrait des arbres (DHS) dans l'analyse ne modifie pas la significativité de la différence observée entre les classes.

F. Comparaison de la croissance et de la densité du bois entre les arbres de différents états sanitaires observés en 2009

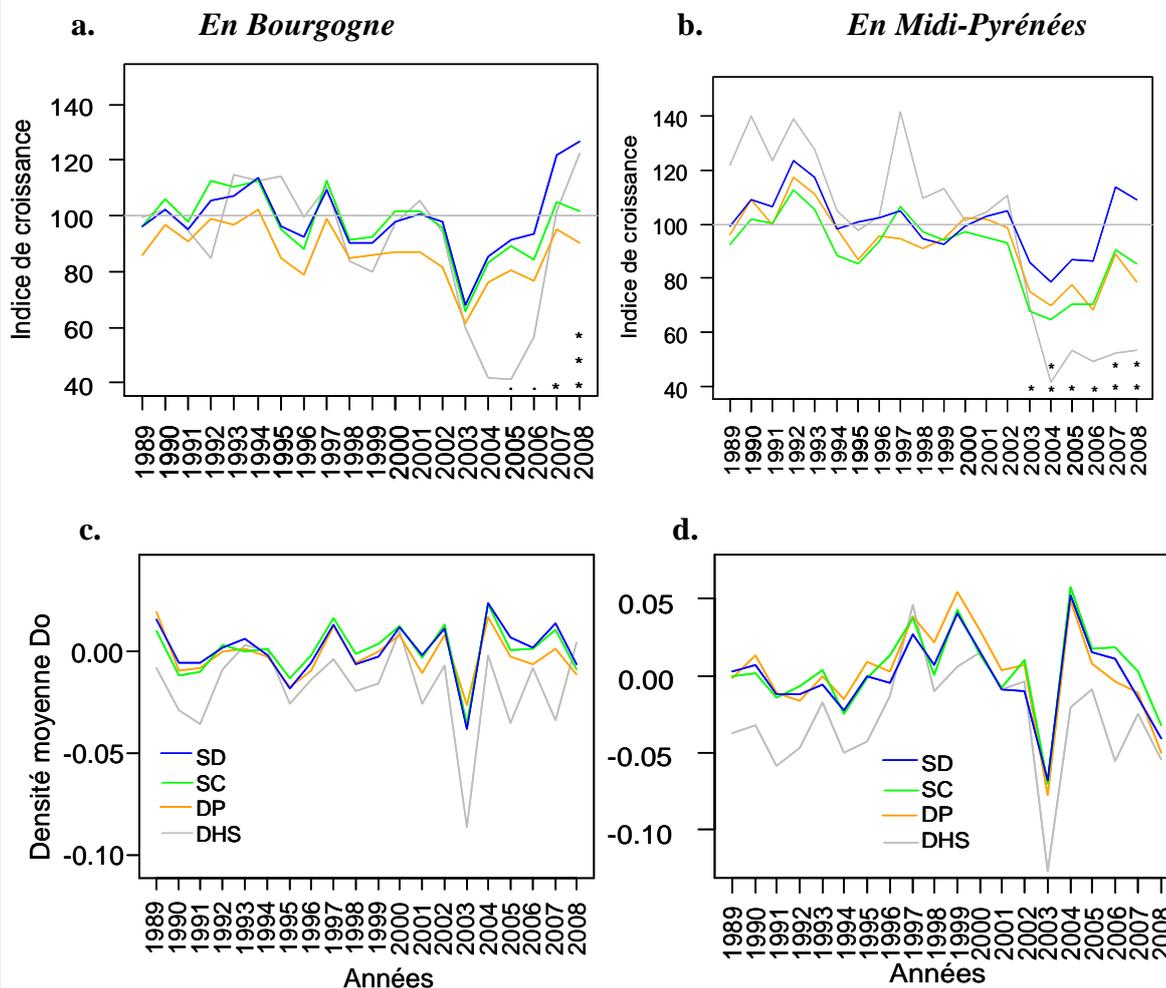


Figure 46 : Variation interannuelle de l'indice de croissance (**a.** et **b.**) et de la densité moyenne du cerne (**c.** et **d.**) des arbres vivants de différents états sanitaires (DHS : défoliation complète de la partie supérieure du houppier (gris), DP : pertes foliaires supérieures à 40% (orange), SC : pertes foliaires inférieures ou égales 40% et supérieures à 20%(vert) et SD : pertes foliaires inférieures ou égales à 20% (bleu) dans les deux régions étudiées. Effectifs en nombre d'arbres en Bourgogne DHS=7, DP=52, SC=114 et SD=182 et en Midi-Pyrénées DHS=9, DP=20, SC=191 et SD=195. Moyenne des arbres par classe d'état sanitaire en incluant uniquement les arbres des placettes avec au moins un arbre dépérissant. Les étoiles indiquent les années pour lesquelles les différences entre groupes sont significatives et les probabilités associées (. $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

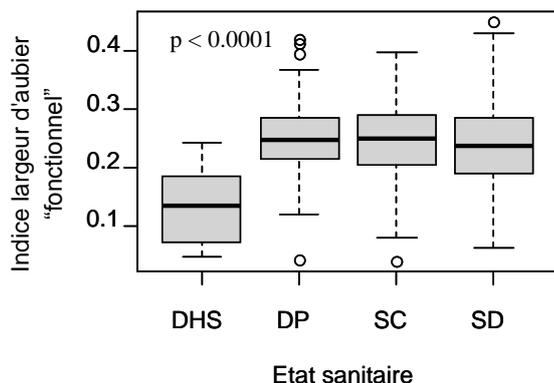
Les résultats obtenus par Becker en 1987 ont montré que la proportion d'aubier était un meilleur indice de la vitalité des arbres que le déficit foliaire. L'aubier assure la conduction de la sève brute ainsi que le stockage d'une partie des composés de réserves de l'arbre. Ces deux principales fonctions font de l'aubier un organe particulièrement important dans le fonctionnement de l'arbre. De plus chez le douglas, il existe une relation étroite entre la surface d'aubier mesurée dans le tronc et la surface de feuilles dans le houppier (Granier 1981), cette relation permet donc d'utiliser la largeur d'aubier comme un indicateur de la vigueur de l'arbre (Waring et al. 1980). D'après Becker (1987), cet indice permet de mieux discriminer les divergences entre les patrons de croissance. Dans un premier temps, nous avons donc cherché à déterminer s'il existait un lien entre l'aspect visuel du houppier et la largeur d'aubier. Dans un deuxième temps, nous avons stratifié les courbes de croissance des arbres par catégorie de proportion d'aubier.

Nos résultats montrent tout d'abord que seuls les arbres DHS présentent une proportion d'aubier *fonctionnel* significativement inférieure (encadré G fig. 47). Deuxièmement, aucune différence n'a pu être mise en évidence entre les autres classes d'état sanitaire, contrairement aux observations faites sur le douglas par (deKort 1993). La plus faible proportion d'aubier observée chez les arbres présentant une descente de cime est certainement le résultat d'un ajustement de la surface d'aubier à la disparition d'une grande partie du houppier. Cette faible proportion d'aubier est d'ailleurs plus marquée pour la proportion d'aubier *fonctionnel* que pour la proportion d'aubier total. Ceci signifie que quand le feuillage est durablement réduit il existe un délai d'ajustement entre la perte de fonctionnalité de l'aubier et la transformation en duramen de l'aubier. Les données de suivi du houppier par le CPRF nous ont montré que la perte foliaire pouvait fluctuer d'une année à l'autre. L'absence de différence entre les différents niveaux de perte foliaire pourrait indiquer que ces pertes foliaires n'entraînent pas une réduction immédiate de la proportion d'aubier et pourraient expliquer en partie la capacité de récupération rapide du feuillage chez le douglas.

La stratification des courbes de croissance indique, comme pour la stratification selon l'état sanitaire, que les divergences de croissance dans les deux régions sont récentes (2002 en Bourgogne, 2004 en Midi-Pyrénées). Les différences entre les classes de proportion d'aubier sont cependant plus importantes et montrent un impact plus faible de la sécheresse et une meilleure récupération pour les arbres aux proportions d'aubier plus élevées (fig. 48).

G. Comparaison entre la vitalité du houppier, la largeur d'aubier et la croissance relative

En Bourgogne



En Midi-Pyrénées

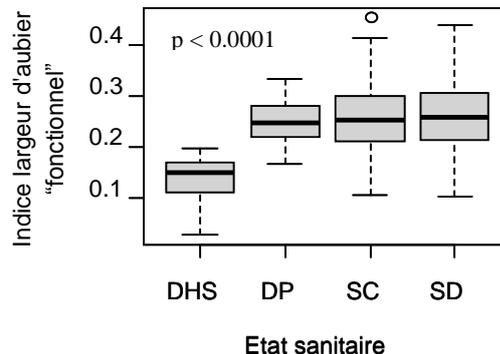


Figure 47 : Distribution des valeurs de l'indice de largeur d'aubier par grandes catégories d'état sanitaire appréciées par estimation des pertes foliaires dans chacune des régions (DHS : défoliation complète de la partie supérieure du houppier, DP : pertes foliaires supérieures à 40%, SC : pertes foliaires inférieures ou égales à 40% et supérieures à 20% et SD : pertes foliaires inférieures ou égales à 20%). Effectifs en nombre d'arbres en Bourgogne DHS=7, DP=52, SC=114 et SD=182 et en Midi-Pyrénées DHS=9, DP=20, SC=191 et SD=195.

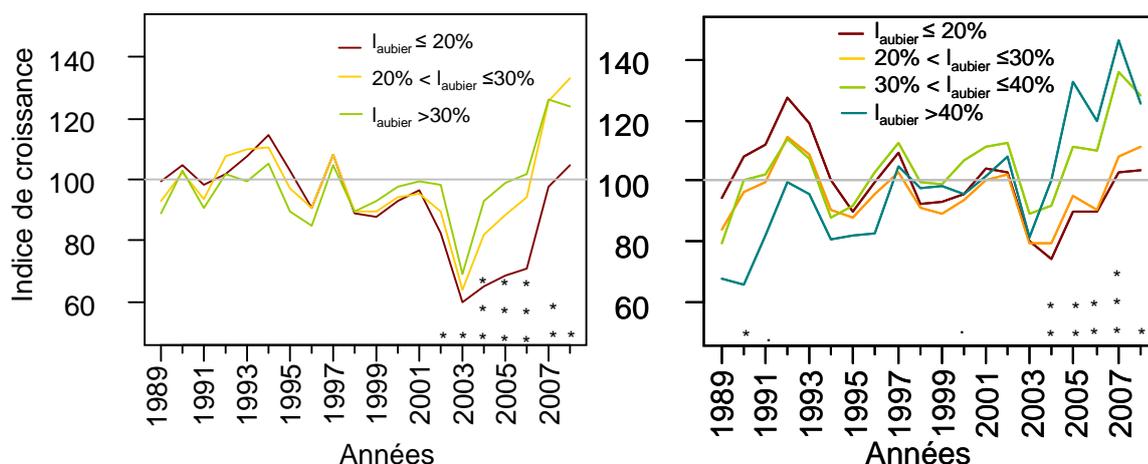


Figure 48 : Variation interannuelle de l'indice de croissance en fonction de la proportion de la surface d'aubier *fonctionnel* dans les deux régions étudiées. Moyenne des arbres par classe d'état sanitaire en incluant uniquement les placettes avec au moins un arbre dépérissant. Les étoiles indiquent les années pour lesquelles les différences entre groupes sont significatives et les probabilités associées (. $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). Effectifs en nombre d'arbres en Bourgogne ($I_{aubier} \le 20\%$ $n = 98$, $20\% < I_{aubier} \le 30\%$ $n = 188$ et $I_{aubier} > 30\%$ $n = 69$) et en Midi-Pyrénées ($I_{aubier} \le 20\%$ $n = 78$, $20\% < I_{aubier} \le 30\%$ $n = 238$, $30\% < I_{aubier} \le 40\%$ $n = 87$ et $I_{aubier} > 40\%$ $n = 11$)

Le fomes et la rouille suisse sont-ils des facteurs de vulnérabilité phytosanitaire à la sécheresse ?

Les premiers signalements dans la base DSF de fomes en Midi-Pyrénées datent de 1993. Notre diagnostic individuel, sur carottes de bois prélevées au collet, a permis de détecter la présence de fomes sur 21 placettes sur 30, alors que des carpophores n'avaient été observés que sur 11 placettes sur 30. Sur les 21 placettes infectées, la proportion d'arbres infectés était en moyenne de 23% (65 arbres sur 284). Le fomes est donc dans cette région une maladie courante sur le douglas. Le fomes est principalement connu pour les dégâts qu'il occasionne chez d'autres espèces forestières (Département de la Santé des Forêts 2006):

- Chez l'épicéa en plus des dégâts racinaires, il occasionne un pourrissement du duramen, conduisant à sa disparition dans les premiers mètres du tronc.

- Chez les pins, les symptômes de pourrissement du duramen ne sont pas observés, mais le fomes qui se développe dans l'aubier entraîne des dépérissements et des mortalités. (Cherubini et al. 2002) sur *Pinus mugo* ont montré une mort rapide des arbres infestés sans symptômes de dépérissement visibles. Cette mort rapide peut avoir lieu de nombreuses années après la contamination. Ils ont également montré que les arbres avaient une plus grande probabilité d'être affectés lorsqu'ils étaient plus gros (plus gros diamètres et plus fortes croissances relatives durant les dix ans avant leur mort).

- Chez le douglas, le fomes a longtemps été considéré comme inoffensif, avec un comportement plus proche de celui observé chez l'épicéa que celui observé chez les pins (Département de la Santé des Forêts 2006). En effet, les symptômes principaux sont l'apparition de taches de pourrissement (rouges) dans le duramen sans entraîner pour autant son pourrissement complet.

Cependant (Omdal et al. 2004) ont mis évidence, chez le douglas, un lien entre l'intensité des symptômes visuels de dégradation du houppier et la proportion du système racinaire affectés. De plus les dégâts occasionnés sur les racines pourraient diminuer les capacités de prospection et d'absorption du système racinaire, rendant les arbres contaminés plus vulnérables à la sécheresse.

Premièrement, pour déterminer si la contamination par le fomes a eu une incidence sur l'état sanitaire visuel des arbres, nous avons testé la différence de pertes foliaires entre les arbres infectés et non infectés. Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les deux cohortes d'arbres (probabilité = 0.20). Des résultats similaires ont été obtenus

lors de l'étude de sapins dépérissants (*Abies alba*) dans les Pyrénées en Espagne (Oliva and Colinas 2007).

Deuxièmement, nous avons cherché à déterminer si les arbres contaminés par le fomes sont plus vulnérables à la sécheresse que les arbres sains, en comparant la croissance radiale des deux cohortes d'arbres. Là encore, nous n'avons pas mis en évidence de différence significative de croissance entre les deux cohortes d'arbres, pendant les années avant ou après 2003.

Ces deux résultats laissent donc supposer que le fomes n'est pas un facteur de vulnérabilité significatif dans le processus de dépérissement du douglas observé en Midi-Pyrénées. D'après (Omdal et al. 2004), il existe un consensus entre les pathologistes Nord-Américains pour dire que chez le douglas et les sapins (genre *Abies*), 80 % du système racinaire doit être affectés pour que le pathogène entraîne la mort de l'arbre. De plus, leurs analyses ont montré que 6 % des douglas étudiés étaient encore en vie, malgré une colonisation du système racinaire supérieure à 80 %.

La méthode que nous avons utilisée ne permet pas de déterminer la proportion du système racinaire affecté (cela nécessiterait l'excavation complète du système racinaire). Nous ne pouvons donc pas savoir si l'absence de symptômes sur la croissance et sur l'aspect visuel du houppier est due au fait qu'une faible part du système racinaire soit infesté. Cependant notre étude a permis : (1) de montrer que l'observation des conidies est réalisable sur des carottes permettant ainsi un diagnostic non destructif comparé au diagnostic sur rondelle habituellement pratiqué et (2) de mieux estimer le nombre de placettes contaminées par rapport à l'observation des seuls carpophores.

Concernant le rouille suisse (*Phaeocryptopus gaeumannii*), certaines études menées dans l'aire naturelle ont mis en évidence que la rouille suisse, en entraînant une perte foliaire (jusqu'à 30% de réduction du LAI d'après (Weiskittel and Maguire 2007) peut induire lors d'attaques répétées une réduction de 23 % à 50 % de la croissance en volume (Maguire et al. 2002) et jusqu'à 85 % de croissance radiale (Black et al. 2010). Toutefois, nous n'avons pas établi de lien significatif entre la croissance pendant la période de dépérissement ou pendant la période de récupération dans les deux régions étudiées. Par contre en Bourgogne, nous

avons mis en évidence un lien entre la perte foliaire moyenne, observée à l'échelle de la placette et la présence de rouille suisse en 2009 (probabilité=0.007 **). Les placettes sur lesquelles la présence de rouille a été observée présentaient en moyenne une perte foliaire supérieure d'environ 5 %. Néanmoins, cette différence de niveau de perte foliaire ne semble pas assez marquée pour avoir un impact sur la croissance du douglas ; d'autant qu'elle ne concerne pas les aiguilles de l'année, mais les aiguilles des années précédentes dont la capacité photosynthétique est plus faible.

L'origine génétique des douglas peut-elle être un facteur individuel de vulnérabilité à la sécheresse ?

Lors des enquêtes effectuées auprès des propriétaires nous n'avons pas pu obtenir d'informations précises sur l'origine des plants utilisés lors du boisement ; soit parce que le propriétaire ne disposait pas de l'information, soit parce qu'il ne connaissait que l'état d'origine. Cependant, d'après l'historique de l'introduction du douglas en France, il est très fortement probable que ces peuplements soient originaires de graines issues de récoltes commerciales dans les états de Washington et de l'Oregon. Pour déterminer si l'origine des douglas est un facteur de vulnérabilité de la croissance à la sécheresse, nous avons donc utilisé deux tests de comparaison de provenances commerciales (Washington et Oregon) implantés il y a plus de 40 ans dans des zones de production en France (le test n°1.704.2 à St Amans Valtoiret dans le Tarn et le test n°1.702.2 à Epinal dans les Vosges).

Comme dans l'étude du dépérissement, pour pouvoir étudier la vulnérabilité, il était nécessaire de quantifier l'impact et l'aléa. Nous avons tout d'abord cherché à établir une relation entre le déficit hydrique et la croissance radiale. Dans les deux sites, nous avons observé une relation négative entre la croissance et l'intensité du déficit hydrique (encadré H fig. 49 a.). Cependant la relation établie à Epinal est très fortement influencée par l'année 2003 (la seule année sèche dans ce dispositif). Dans les deux sites, l'année 2003 est l'année la plus sèche de la période avec une intensité comparable entre les sites.

H. Réponse de la croissance au déficit hydrique dans deux tests de comparaison de provenances

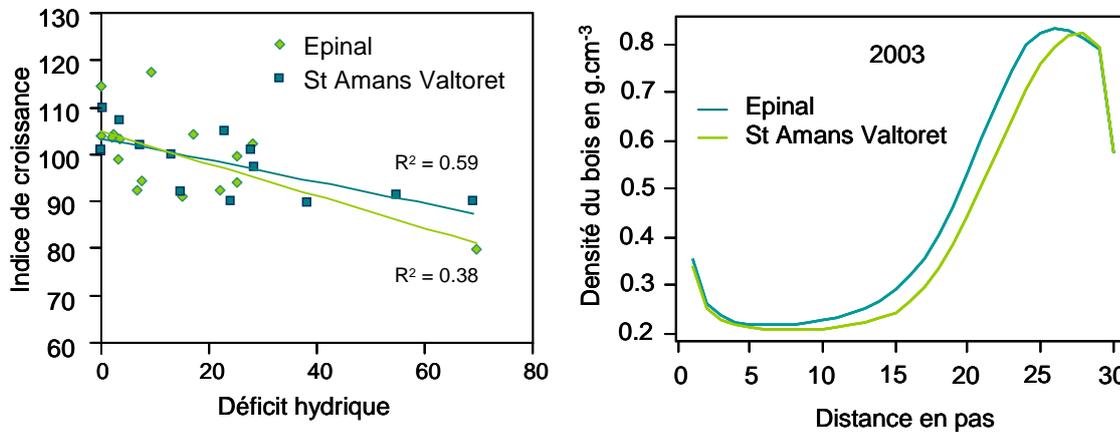


Figure 49 : a. relations entre le déficit hydrique et la croissance dans les deux tests de comparaison de provenances étudiés, un point représente une année dans un site. b. Profil micro-densitométrique du cerne de l'année 2003 dans les deux tests étudiés.

Nous avons choisi cette année pour étudier la variabilité entre provenances de la sensibilité de la croissance à la sécheresse dans les deux sites. Les résultats n'ont montré aucune différence significative entre provenances pour la croissance en 2003, indiquant une homogénéité de sensibilité de ces provenances à la sécheresse. Auparavant, certaines de ces provenances avaient déjà fait l'objet d'études en relation avec la sécheresse exceptionnelle de 1976. La première étude menée par (Aussenac 1980) avait porté sur l'influence de l'alimentation en eau sur la croissance du douglas (âgé de 16 ans). Basée sur une expérimentation d'irrigation (en 1976 et 1977) cette étude n'avait mis en évidence aucune différence entre provenances sur l'effet du traitement. Au contraire, l'étude rétrospective de la hauteur menée par (Rozenberg 1993) de certaines de ces mêmes provenances dans le test de comparaison de provenances de 1.702.1 en Haute-Vienne (test homologue à celui d'Epinal mais aujourd'hui disparu) avait mis en évidence des différences entre provenances pour la croissance en hauteur en 1976. Le fait que ces deux études aient donné de résultats différents, sur des arbres jeunes et sur la croissance en hauteur et non radiale peut rendre difficile la comparaison avec nos résultats. Par contre, aucune de ces deux études n'a montré d'arrière effets de la sécheresse de 1976 sur la croissance en hauteur en 1977 ; ce qui, comme dans le

cas de croissance radiale, semblerait montrer que la récupération est possible dès que la contrainte sécheresse s'arrête.

Lors de notre étude, nous avons par contre observé une différence significative de réduction de croissance en 2003 entre les deux sites (probabilité <0.001 ***). Une perte de 20% a été observée à Epinal contre seulement 10 % à St Amans Valtoret. Nous avons donc cherché à comprendre l'origine de cette différence. Tout d'abord, les caractéristiques des déficits hydriques ne semblent pas expliquer cette différence car leurs intensités (69,6 à Epinal et de 69,1 à St Amans Valtoret) sont comparables et leurs dates de début sont très proches (9 juin à Epinal et 13 juin à Saint Amans). La deuxième hypothèse que nous avons formulée concerne le démarrage de la saison de végétation. La température moyenne annuelle à St Amans Valtoret étant 3°C supérieure à celle d'Epinal, la saison de végétation commence certainement plus tôt. Ainsi la durée pendant laquelle le bois initial a pu être formé est plus longue, ce qui expliquerait la plus faible réduction de la croissance à St-Amans Valtoret. Cette hypothèse paraît plausible au vu des profils de cernes moyens obtenus dans les deux sites, montrant une part plus importante du bois initial dans le cerne formé à St Amans Valtoret (encadré H fig. 49b.).

Cette étude a également montré que, bien que la pluviométrie soit bien plus élevée à St Amans Valtoret (1678 mm contre 921 mm à Epinal, soit presque le double), le déficit hydrique moyen dans deux sites est globalement faible et peu différent (15 à Epinal contre 24 à St Amans Valtoret). Cette observation montre l'importance de prendre en compte non seulement la pluviométrie mais aussi les paramètres influençant l'évapotranspiration lors du choix des sites d'installation de tests de comparaison génétique. Le bilan hydrique apparaît donc comme un élément crucial pour l'installation de nouveaux tests pour répondre à l'adaptation aux changements climatiques et nous reviendrons plus tard sur ce point.

Les provenances peu ou pas utilisées actuellement présentent-elles un intérêt pour le programme d'amélioration ? Comment expliquer leurs différences de vulnérabilité au déficit hydrique ? Comment interpréter la diminution de croissance observée les années les plus humides ?

Le douglas a fait l'objet d'un des plus gros programmes d'amélioration dans le monde, avec rien que dans l'ouest de l'Amérique du Nord plus de 4 millions de descendances issues d'environ 34 000 parents installés dans près de 1000 sites de comparaison génétique (Lipow et al. 2003). Cependant la quasi-totalité de ce programme d'amélioration aux États-Unis ou en France est basée sur des arbres sélectionnés parmi les provenances des états de Washington et d'Oregon. Les observations dans l'aire naturelle ainsi que les premiers tests de comparaisons de provenances ont très vite conduit à exclure les autres origines du fait de leurs plus faibles productivités. Cette même tendance est également visible dans les études scientifiques car sur les 7630 publications ou articles scientifiques disponibles actuellement sur le douglas, seules 217 concernent le douglas intérieur (recensées par le logiciel ISI Web of Science). De façon assez surprenante, très peu de résultats dans la littérature internationale ont été trouvés sur la comparaison entre les provenances intérieures et côtières. Probablement car la plupart de ces études ont été publiées sous forme littérature dite grise* et sont par conséquent difficilement accessibles. Cependant, dans le contexte des changements climatiques ces provenances issues de zones plus arides pourraient s'avérer intéressantes car elles pourraient être plus adaptées à la sécheresse.

Pour évaluer l'intérêt de ces provenances nous nous sommes donc basés sur trois critères : la surface terrière qui reflète la productivité, la croissance relative observée durant deux années de sécheresse consécutives qui reflète la sensibilité à la sécheresse et enfin la densité du bois initial potentiellement liée à la résistance à la cavitation. Un total de 22 provenances, distribuées de façon incomplète dans trois sites de comparaison de provenances situés en dehors de l'aire de production, a été étudié.

Les premières analyses de données nous ont conduits à éliminer un de ces trois dispositifs. Le dispositif de Saint André les Alpes a été exclu de nos analyses, car sur ce site nous n'avons

* La littérature grise est constituée de l'ensemble des documents scientifiques non référencés dans les bases de données bibliographiques : rapports de projets de recherche et rapports d'étudiants

pu mettre en évidence une relation forte entre la croissance et le déficit hydrique. Ce test se situe dans des conditions très particulières. Après réflexion, il s'agit donc à notre avis d'une erreur dans notre stratégie d'échantillonnage. D'une part, parce que le modèle de bilan hydrique utilisé ne prend pas en compte l'enneigement qui est un facteur important sur ce site situé à 1400 m d'altitude, deuxièmement car le déficit n'est certainement pas le principal facteur limitant de la croissance (climat sub-montagnard) et troisièmement parce que ce peuplement a subi de nombreuses perturbations abiotiques et biotiques qui ont pu masquer la réponse de la croissance au climat (incendie, chlorose calcaire, attaques de *Rhabdocline* (*Rhabdocline pseudotsugae*) et d'*Ips acuminé* (*Ips acuminatus*). Nous avons donc mené nos analyses détaillées uniquement sur les deux autres tests étudiés.

Dans les tests du Treps et de Félines-Minervois, nous avons pu mettre en relation la croissance radiale et le déficit hydrique. Dans ces deux sites, les années 2003 et 2004 se situent parmi les années les plus sèches de la période. Elles ont donc été choisies pour étudier la sensibilité de la croissance à sécheresse. Pour ce caractère, comme pour les deux autres caractères étudiés (densité du bois initial et surface terrière), nous avons pu mettre en évidence des différences significatives entre provenances. Cependant cette variabilité est principalement due aux différences entre les grandes zones géographiques : Côtière, Intérieur nord et Intérieur sud. Les différences les plus importantes entre provenances ont été observées pour le caractère de productivité (surface terrière). Nos résultats ont confirmé une plus faible croissance des provenances intérieures comparée aux provenances côtières déjà observée par plusieurs auteurs (Irgens-Moller 1968; Rosette 1986; Aitken et al. 1995; Anekonda et al. 2004). Le résultat de l'analyse en composante principale nous montre que la productivité (surface terrière) est corrélée aux précipitations annuelles moyennes observées pour les provenances dans l'aire naturelle, les provenances issues des zones les plus arrosées (provenances côtières) présentent les productivités les plus élevées. A l'opposé, une plus forte densité du bois initial est observée pour le groupe de provenances Intérieur-Sud originaires des zones où l'indice de sécheresse climatique est le plus élevé. Cette observation supporte l'hypothèse selon laquelle une densité élevée du bois initial présente un avantage adaptatif vis-à-vis de la résistance à la cavitation. (Kavanagh et al. 1999) ont d'ailleurs montré que les provenances intérieures étaient moins vulnérables à la cavitation que les provenances côtières élevées dans les mêmes conditions environnementales. De même des valeurs plus élevées de $\Psi_{50\%}$ (valeur de déficit hydrique induisant 50% de la perte de conductivité hydraulique) ont été observées chez les douglas intérieur (- 5 MPa d'après (Stout and Sala 2003)) que chez les

douglas côtiers (-3,5 MPa d'après (Cochard 1992; Dalla-Salda et al. 2011; Sperry and Ikeda 1997).

Suite à cette observation, on pourrait donc s'attendre à ce que les provenances Intérieures-Sud présentent la plus faible perte de croissance durant les années de sécheresse grâce à leur capacité à croître dans des conditions arides. Mais nos résultats ont montré le contraire, les provenances Intérieures-Sud ont présenté la croissance la plus sensible à la sécheresse. Cette apparente contradiction peut être due aux deux mécanismes impliqués dans la résistance à la sécheresse : la tolérance et l'évitement. Ainsi ces provenances plus tolérantes pourraient également être plus évitantes. Une étude en conditions contrôlées menée par (Ferrell and Woodard 1966) avait montré que les provenances intérieures étaient à la fois plus tolérantes et plus évitantes que les provenances côtières. Les auteurs n'avaient cependant pas étudié les raisons physiologiques de ces différences. La plus forte réduction de croissance induite par une régulation stomatique plus précoce ou plus forte pourrait être attribuée soit à un enracinement moins profond dans les conditions des sites étudiés (du à une taille générale inférieure à celle des douglas côtiers) ou à une inadaptation du ratio surface de feuille/surface de racine. Cependant cette deuxième hypothèse paraît peu probable puisque des comparaisons entre des douglas intérieurs et côtiers ont montré que les douglas intérieurs présentaient un plus faible ratio surface de feuille/biomasse racinaire ainsi qu'un plus faible ratio surface de feuille/surface d'aubier que les douglas côtiers (Hermann and Lavender 1968; Joly et al. 1989). D'autre part, des études plus récentes ont montré de façon surprenante que les douglas intérieurs présentaient une efficacité de l'utilisation de l'eau plus faible que les douglas côtiers (Aitken et al. 1995; Anekonda et al. 2004; Zhang et al. 1993). Ce comportement pourrait être rapproché de celui de nombreuses espèces méditerranéennes qui présentent une faible productivité, qui sont très résistantes à la cavitation, sans pour autant être moins évitantes, ce qui leur procure une plus grande marge de sécurité. Cependant la période d'assimilation du carbone étant courte (dans les conditions climatiques auxquelles elles sont adaptées) et elles présentent généralement une faible efficacité d'utilisation de l'eau ce qui leur permet de maximiser leur gain de carbone pendant cette période (Brendel and Cochard 2011).

Dans les deux tests que nous avons étudiés, aucune mortalité n'a été observée à la suite de la sécheresse de 2003 en dépit du fort niveau de déficit hydrique observé. Cette absence de mortalité pourrait donc refléter une plus grande résistance de ces provenances peu utilisées jusqu'à présent, comparée aux provenances Washington et Oregon. Toutefois,

156

l'absence de comparaison de ces deux groupes de provenances dans des conditions pédoclimatiques similaires ne nous permet pas de conclure. Dans les années 60-70 lorsque les tests ont été établis, l'objectif était de trouver des provenances productives adaptées aux zones de production et non de les tester en conditions limites. Ainsi les provenances Washington et Oregon n'ont pas été implantées dans les mêmes tests que les provenances moins courantes étudiées ici. De plus les conditions climatiques dans lesquelles ces deux tests ont été installés ne sont pas idéales pour tester l'adaptation de ces provenances aux changements climatiques. Car si elles sont effectivement situées à des températures moyennes de + 0,5 à + 4,5° C par rapport aux zones de production, ils sont également situés dans les zones où la pluviométrie est très élevée et qui ne correspondent pas à celles des régions affectées par le dépérissement. Encore une fois, ces observations montrent l'importance du choix des conditions pédoclimatiques et de la gamme de provenances pour l'installation de tests de comparaisons de provenances servant à étudier l'adaptation du douglas à travers le choix de provenances plus adaptées.

Lors de cette étude nous avons également pu observer que la croissance était diminuée les années les plus pluvieuses dans les deux sites. Les pluviométries observées ces années là sont bien plus élevées (1649 mm à 2638 mm) que la moyenne des précipitations auxquelles sont soumises ces provenances dans leur aire d'origine. A Félines nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence significative de croissance entre les provenances durant ces années humides. Au Treps au contraire, des différences significatives ont été mises en évidence et cette variation a pu être reliée aux précipitations observées dans l'aire d'origine (fig.50).

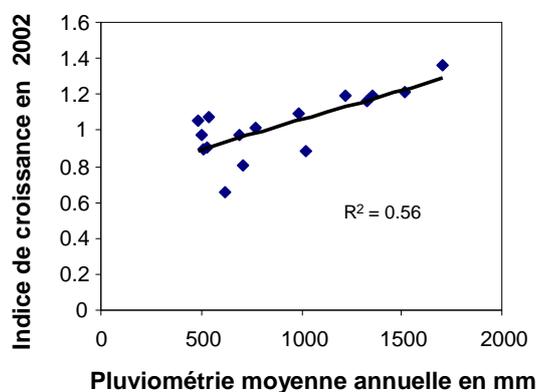


Figure 50: Relations entre la croissance en 2002 au Treps et la pluviométrie observée dans l'aire naturelle des provenances étudiées. Un point présente une provenance.

A l'heure actuelle nous n'avons pas d'hypothèse physiologique solide à proposer pour expliquer cette réduction de croissance les années les plus pluvieuses. D'autres études seront nécessaires pour confirmer et mieux comprendre ce phénomène qui pourrait être un frein à l'installation future de ces provenances dans les zones les plus arrosées de l'aire de production.

La classification effectuée sur les trois critères étudiés a montré que :

- les provenances côtières californiennes ont présenté la meilleure productivité mais aussi la meilleure croissance au cours des deux années de sécheresse. Ces résultats semblent indiquer que, dans les conditions climatiques de cette étude, ces provenances sont les plus intéressantes ;

- les provenances Intérieur-Nord ont présenté une bonne croissance en 2003, mais plus contrastée en 2004, une densité du bois initial plutôt élevée et une productivité plus faible. En conséquence ces provenances pourraient être un bon compromis entre croissance et vulnérabilité à la sécheresse dans des situations plus sèches que celles observées dans cette étude ;

- les provenances Intérieur-Sud ont présenté une productivité faible, une croissance faible pendant les années de sécheresse et une densité du bois initial élevée. Ces caractéristiques, associées à leur plus grande vulnérabilité connue aux attaques de *Rabdocline* (Bastien et al. 1988) semblent fortement réduire leur intérêt. Cependant des travaux supplémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre les stratégies de réponse à la sécheresse de ce groupe de provenances avant de conclure définitivement sur leur potentiel.

Recommandations pour l'adaptation du douglas aux changements climatiques

Au travers de cette étude, nous avons pu progresser sur la connaissance de la vulnérabilité au dépérissement du douglas ainsi sur la connaissance de la diversité la réponse de la croissance au déficit hydrique. Ces résultats nous permettent de proposer aux gestionnaires forestiers des éléments de réponses sur l'adaptation au changement climatique du douglas pour les peuplements en place et leur renouvellement.

Comment diminuer la vulnérabilité des peuplements en place ?

Premièrement, les deux études du dépérissement que nous avons menées ont démontré le rôle prépondérant du déficit hydrique dans le dépérissement. Le climat ainsi que le sol et le peuplement jouent un rôle dans l'intensité, la durée et la précocité du déficit hydrique. Pour les peuplements en place la seule variable sur laquelle le gestionnaire peut agir est celle qui concerne le peuplement lui-même. Le rapport entre la surface de feuille et la surface au sol (LAI) est un paramètre important qui influence l'interception des pluies et l'évapotranspiration c'est-à-dire la quantité d'eau qui arrive au sol pour recharger la réserve en eau du sol et la consommation en eau du peuplement. Les éclaircies permettent de diminuer la surface foliaire (Binkley and Reid 1984) et donc l'interception et l'évapotranspiration (Aussenac, 1984 ; Aussenac et Granier, 1988). Les comparaisons entre les itinéraires sylvicoles (Angelier, 2007) et des situations sylvicoles observées en 2003 dans les deux régions (voir annexe 2), nous ont montré qu'une grande majorité des peuplements présentaient des retards d'éclaircie importants. Ainsi pour réduire la vulnérabilité, il apparaît important de réaliser des éclaircies régulières pour maintenir un LAI en adéquation avec le contexte pédo-climatique de la station.

Deuxièmement l'étude de la croissance a permis de mettre en évidence que la fertilité azotée intervenait dans le processus de récupération après la sécheresse. Ainsi sur les sols les plus pauvres, des amendements pourraient être envisagés pour permettre une meilleure résilience des peuplements après la sécheresse. Cette pratique a déjà été utilisée avec succès sur le sapin (Lebourgeois et al. 1993).

Troisièmement, l'âge du peuplement a été identifié comme un facteur de vulnérabilité au dépérissement. Cette observation pousse à se poser la question de la réduction des âges d'exploitation pour limiter les risques. Tout d'abord notre étude a montré que les peuplements de plus de 30 ans étaient plus vulnérables au dépérissement. Mais l'étude de la croissance réalisée sur des peuplements presque tous de plus de 30 ans n'a pas confirmé cet effet de l'âge. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que cet effet de l'âge correspond plutôt à un changement de la structure de la compétition entre les peuplements jeunes et les peuplements plus âgés. De toute façon si ce seuil de 30 ans est avéré, il n'est cependant pas possible (pour des raisons de rentabilité) d'exploiter les peuplements avant 40 ans. Le comportement à adopter dépend donc des situations. Dans les situations vulnérables, plus le peuplement reste longtemps en place plus il est susceptible d'être soumis à un aléa, il faut prendre en compte ce risque de dépérissement en prévoyant une sylviculture adaptée qui permette une exploitation partielle ou totale d'urgence en cas de dépérissement. Dans le cas des peuplements moins vulnérables une sylviculture à plus longue rotation peut être envisagée. Lorsque les arbres sont récoltés dans les 6 mois après leur mort, leur valeur commerciale n'est pas dépréciée. De même malgré les récoltes et la mise sur le marché d'une quantité plus importante de bois de douglas suite au dépérissement le prix de vente du douglas a continué à augmenter entre 2004 et 2008 (d'après les évolutions annuelles du prix du bois sur pied publié par Forêt de France). Les mesures de croissance que nous avons effectuées nous ont permis d'évaluer la perte moyenne de croissance durant le période de dépérissement, dans les deux régions à soit 16 % par an ; ce qui sur quatre ans représente moins d'une année de croissance et reste faible à l'échelle de la vie du peuplement. Ainsi la perte économique associée au dépérissement peut-être limitée si la vulnérabilité au dépérissement est prise en compte dans les plans d'aménagement et si les récoltes exceptionnelles liées à la mortalité sont effectuée rapidement. Ainsi la réduction de l'âge d'exploitabilité n'est pas forcément nécessaire d'autant plus qu'une exploitation précoce (avant 60 ans) peut entraîner une diminution de la fertilité du sol (Ranger et al. 1997), ce qui pourrait augmenter la vulnérabilité du peuplement suivant.

Dans quelles conditions stationnelles renouveler ou installer de nouveaux peuplements de douglas ?

Nos résultats montrent une plus grande vulnérabilité des peuplements :

- situés sur des sols à faible réserves utile en eau ;
- implantés dans les positions topographiques défavorables (haut de versant) ;
- exposés aux expositions les plus contraignantes climatiquement (sud, sud-ouest, ouest) ;
- sur les sites à faible fertilité azotée.

Par conséquent, ces situations doivent être évitées dans la mesure du possible et la fertilité des sols doit être préservée par des préparations de sol adaptées non destructives. Cependant, il ne faut pas oublier que le risque n'existe que si un peuplement est soumis à un aléa ; par conséquent ces situations peuvent individuellement tout de même être envisagées au cas par cas si les facteurs défavorables sont compensés par d'autres facteurs favorables. La notion de pédo-climat est donc cruciale pour l'évaluation de la vulnérabilité car le climat seul ne suffit pas. Il n'est pas possible de donner des seuils de pluviométries ou de réserve utile pour éviter le dépérissement comme le demande souvent les gestionnaires forestiers. Nos résultats ont montré que des dépérissements pouvait être observés sur des sites où la pluviométrie dépasse 1000 mm, (valeur bien au-delà des 750 mm généralement préconisés (Angelier, 2007) car les conditions pédologiques, stationnelles et sylvicoles limitaient la disponibilité en eau du sol.

Quelles provenances planter dans le contexte des changements climatiques ?

A l'heure actuelle il n'est pas possible de répondre à cette question, car nous ne disposons pas d'information sur la vulnérabilité au déficit hydrique du matériel amélioré ou sélectionné disponible actuellement. Dans ce cas, trois possibilités s'offrent aux gestionnaires forestiers pour le renouvellement des peuplements (l'ordre proposé ne préjuge pas de l'intérêt de ces possibilités) :

- utiliser le matériel disponible en prenant en compte le risque de dépérissement et en favorisant les situations les moins vulnérables ;

- régénérer naturellement les peuplements à partir des arbres qui auront traversé les épisodes de dépérissement. La régénération naturelle permettrait de profiter de la sélection naturelle ou assistée des arbres les plus adaptés. De plus, lors de la régénération naturelle, un changement des caractéristiques moyennes de la population est possible en une seule génération (Howe et al. 2003), car la plus forte intensité de sélection intervient lors de la germination et de l'installation des semis (Lawrence and Rediske 1962) et que plus de 2000 semis installés peuvent être nécessaire à l'obtention d'un douglas adulte (Campbell 1979). Ce n'est pas le cas dans la population améliorée car la totalité des graines est utilisée et semée et les jeunes plants qui en sont issus poussent dans des conditions optimales, et sont donc soumis à une faible pression de sélection. Dans ce cas la population de descendants est très peu différentes à la population de départ ;

- renouveler par une substitution essence, cette possibilité nécessite de connaître les exigences stationnelles et la vulnérabilité des essences envisagées.

Conclusion générale et perspectives

Ce travail de thèse a permis de mettre en évidence le lien fort qui existe chez le douglas entre croissance et déficit hydrique. Cette relation a été mise en évidence à différentes échelles spatiales et temporelles ainsi que chez toutes les provenances étudiées. La mise en évidence de ces relations a été rendue possible par l'utilisation d'un indice intégrateur : le déficit hydrique. Cet indice a permis de démontrer l'importance de la prise en compte non seulement du climat mais également du sol et des caractéristiques du peuplement dans la quantification de la sécheresse. Alors qu'il n'a pas été possible d'établir des seuils de pluviométrie ou de réserve utile en eau induisant un dépérissement, cet indice a permis de déterminer des seuils d'intensité de déficit hydrique induisant soit une perte de croissance soit une dégradation du houppier. Ces seuils de déficit hydrique couplés aux prévisions climatiques futures devraient à terme pouvoir être intégrés dans les modèles de productivité afin d'y intégrer les risques de dépérissement et de perte de croissance associés à la sécheresse.

En plus nous avons pu identifier des facteurs de vulnérabilité intervenant soit sur l'exposition à l'aléa, soit sur la sensibilité à l'aléa ou encore sur la résilience à l'aléa. Mis à part les facteurs attendus tels que l'exposition, la topographie ou encore la réserve utile en eau dont les effets sur l'intensité de la sécheresse étaient déjà connus, notre étude a permis de mettre en évidence deux nouveaux points importants intervenant dans la résilience :

- premièrement, nous avons pu établir un lien entre la résilience pour la croissance et la fertilité azotée. Ce lien nécessite cependant d'être mieux exploré pour déterminer les mécanismes physiologiques impliqués. Néanmoins il montre que la fertilité est un aspect important dont les gestionnaires forestiers devront intégrer dans leurs pratiques sylvicoles. Car si à l'heure actuelle la fertilité reste élevée sur de nombreux sites du fait de leur passé agricole, des déficiences pourraient à plus long terme concerner l'ensemble de plantation de douglas.

- deuxièmement, nous avons pu mettre en évidence la plus faible résilience des peuplements situés dans les conditions hydriques habituellement les plus favorables. Cette relation a mis en évidence l'absence d'acclimatation à la sécheresse de certains peuplements. Ce point est particulièrement intéressant car il pourrait signifier que, si un jour les peuplements des zones actuellement les plus favorables, jusqu'à aujourd'hui épargnées par des aléas de sécheresse significatifs (Limousin par exemple), venaient à être soumis à une sécheresse importante, des dépérissements plus intenses et plus durables pourraient alors subvenir. D'autant plus que les cartes de vulnérabilité établies à l'échelle de la France ont également permis de montrer qu'il existait des peuplements vulnérables dans toute les régions en France y compris les plus favorables pour la production.

Cette étude a également permis de montrer qu'il n'existe pas de lien évident entre le dépérissement et la mortalité. A l'échelle de la placette le dépérissement semble être lié à une récupération difficile après la sécheresse. Cette récupération difficile est due à une faible disponibilité azotée. Au sein d'une même placette, nous n'avons pas d'hypothèse physiologique qui permette d'expliquer la variabilité du dépérissement entre arbres. La mortalité à l'échelle individuelle pourrait quant à elle être le résultat d'une plus grande vulnérabilité à la cavitation associée à de plus faibles réserves. Cependant il ne s'agit que d'une hypothèse établie de façon indirecte et les mécanismes physiologiques réellement impliqués dans le dépérissement et la mortalité restent encore inconnus.

L'étude de la variation entre provenances n'a pas permis de mettre en évidence de différence entre les provenances du groupe côtier Washington-Oregon pour la vulnérabilité de la croissance à la sécheresse. Ce résultat est cohérent avec nos observations sur les autres provenances, peu ou pas utilisées, pour lesquelles la variabilité se situe principalement entre grands groupes géographiques. Au sein de ces provenances peu ou pas utilisées nous avons pu mettre en évidence des différences significatives de croissance et de vulnérabilité à la sécheresse. Cependant, ces résultats ne permettent pas de conclure sur l'éventuelle supériorité de ces provenances peu communes par rapport aux provenances côtières (Washington et Oregon) face au dépérissement. D'une part parce que ces deux lots de provenances n'ont pas été testés dans des conditions similaires et d'autre part parce qu'elles n'ont pas été testées dans des conditions pédoclimatiques proches de celles qui ont induit des dépérissements dans les zones de productions. Ces deux limites importantes liées à l'historique du programme d'amélioration devront être prise en compte pour l'installation de nouveaux tests de

provenances ou de validation des variétés améliorées actuellement disponibles. De plus, si la croissance et la densité donnent une idée de la vulnérabilité de ces provenances à la sécheresse, les stratégies de résistance restent encore à étudier. Pour cela il faut envisager des mesures de résistance à la cavitation, de potentiels hydriques et de flux de sève, qui permettront d'étudier la régulation stomatique mise en place lors du déficit hydrique. Ces mesures sont également envisagées pour évaluer l'intérêt du matériel végétal amélioré actuellement disponible.

Dans le cas d'une espèce comme le douglas l'adaptation des peuplements aux changements climatiques, et plus particulièrement aux aléas climatiques de type sécheresse, reposera en très grande partie sur l'action de l'homme, au travers du choix du matériel de plantation, des stations et des sylvicultures appliquées. Le travail mené dans cette thèse a permis de mieux comprendre le phénomène de dépérissement du douglas, de proposer des recommandations pour limiter la vulnérabilité des peuplements en place et futurs et d'identifier certaines études encore nécessaires pour avancer sur la question de l'adaptation du douglas aux changements climatiques.



Bibliographie

- Ahas R, Aasa A, Menzel A, et al. (2002) Changes in European spring phenology. *Int J Climatol* 22:1727–1738. doi: 10.1002/joc.818
- Aitken SN, Kavanagh KL, Yolder BJ (1995) Genetic variation in seedling water-use efficiency as estimated by carbon isotope ratios and its relationship to sapling growth in Douglas-fir. *Forest Genetics* 2:199–206.
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, et al. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95–111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manage* 259:660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Andrianarisoa KS, Zeller B, Dupouey JL, Dambrine E (2009) Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. *For Ecol Manage* 257:2241–2253. doi: 10.1016/j.foreco.2009.02.037
- Anekonda T, Jones C, Smith BN, Hansen LD (2004) Differences in physiology and growth between coastal and inland varieties of Douglas-fir seedlings in a common garden. *Thermochimica Acta* 422:75–79. doi: 10.1016/j.tca.2004.05.036
- Angelier A (2007) *Douglasaies française, guide des sylvicultures*. Office National des Forêts Ed., Paris. 296 p.
- Angelier A (2006) *Guide des sylvicultures pour le Douglas: De nouvelles courbes de fertilité adaptées*. RDV techniques - ONF 11:7–12.
- Attorre F, Francesconi F, Scarnati L, et al. (2008) Predicting the effect of climate change on tree species abundance and distribution at a regional scale. *Biogeosci Forestry* 1:132–139.
- Aussenac G (1980) Premiers résultats d'une étude de l'influence de l'alimentation en eau sur la croissance des arbres dans un peuplement de douglas. *Rev For Fr* 32:167–172.
- Aussenac G, Finkelstein D (1983) Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du cèdre. *Ann Sci Forest* 40:67–77.
- Aussenac G, Granier A (1988) Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Can J For Res* 18:100–105. doi: 10.1139/x88-015
- Aussenac G, Granier A, Ibrahim M (1984) Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologica Plantarum* 5:241–253.

-
- Aussenac G, Granier A, Naud R (1982) Influence d'une éclaircie sur la croissance et le bilan hydrique d'un jeune peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Can J For Res 12:222–231. doi: 10.1139/x82-034
- Aussenac G, Grieu P, Guehl JM (1989) Drought resistance of two Douglas fir species (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco and *Pseudotsuga macrocarpa* (Torr.) Mayr.): relative importance of water use efficiency and root growth potential. Ann For Sci 46 suppl.:384s–387s.
- Aussenac G, Guehl JM (1994) Dépérissement et accidents climatiques. Rev For Fr 66:458–470.
- Bachelet D, Neilson RP, Lenihan JM, Drapek RJ (2001) Climate Change Effects on Vegetation Distribution and Carbon Budget in the United States. Ecosystems 4:164–185. doi: 10.1007/s10021-001-0002-7
- Badeau V, Dupouey JL, Cluzeau C, et al. (2010) Climate change and the biogeography of French tree species: first result and perspectives. Forests, carbon cycle and climate change, Editions Quae, c/o INRA. Loustau, D., Versailles, France, pp 231–252
- Baize D, Jabiol B (1995) Guide pour la description des sols, INRA Editions. Paris
- Bastien JC, Roman-Amat B, Ferrandes P (1988) Faut-il s'intéresser au Douglas bleu? Rev For Fr 40:436–446.
- Bastien J-C, Roman-Amat B, Vonnet G (1985) Natural variability of some wood quality traits of coastal Douglas-fir in a French progeny test: implications on breeding strategy. Proceedings IUFRO Working party on breeding strategies for Douglas-fir as an introduced species
- Becker M (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. Ann For Sci 44:379–402.
- Becker M (1989) The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of northeastern France. Can J For Res 19:1110–1117.
- Becker M, Bert GD, Bouchon J, et al. (1994) Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du nord-est de la France depuis le milieu du xx siècle. Rev For Fr 46:335–341.
- Becker M, Lévy G (1982) Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais Les causes écologiques. Ann For Sci 39:6. doi: 10.1051/forest:19820407
- Becker M, Lévy G (1988) A propos du dépérissement des forêts: climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. Rev For Fr 345–358.
- Belrose V (2006) Les conséquences de la canicule-sécheresse de l'été 2003 sur les forêts: synthèse des observations collectées par le Département de la santé des Forêts. Les Cahiers du DSF 17–25.
- Belrose V, Nageleisen L-M, Renaud J-P (2004) Les conséquences de la canicule et de la sécheresse sur la santé des Forêt: Bilan à la fin de l'année 2003. 16 p.

- Benichou P, Lebreton O (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie* 7:23–24.
- Benito Garzón M, Sánchez de Dios R, Sainz Ollero H (2008) Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11:169–178. doi: 10.3170/2008-7-18348
- Berry PM, Dawson TP, Harrison PA, Pearson RG (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecol Biogeo* 11:453–462. doi: 10.1111/j.1466-8238.2002.00304.x
- Bigler C, Gavin DG, Gunning C, Veblen TT (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116:1983–1994. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16034.x
- Bigler C, Veblen TT (2009) Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos* 118:1130–1138. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17592.x
- Binkley D, Reid P (1984) Long-term responses of stem growth and leaf area to thinning and fertilization in a Douglas-fir plantation. *Can J For Res* 14:656–660. doi: 10.1139/x84-118
- Birot Y, Ferrandes P (1972) Quelques aspects de la variabilité infraspécifique du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb) introduit en zone méditerranéenne subhumide. *Ann For Sci* 29:17. doi: 10.1051/forest/19720302
- Black BA, Shaw DC, Stone JK (2010) Impacts of Swiss needle cast on overstory Douglas-fir forests of the western Oregon Coast Range. *For Ecol Manage* 259:1673–1680. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.047
- Black TA (1979) Evapotranspiration from Douglas fir stands exposed to soil water deficits. *Water Resour Res* 15:164–170. doi: 10.1029/WR015i001p00164
- Bodin P, Wilman BLB (2007) The usefulness of stability concepts in forest management when coping with increasing climate uncertainties. *For Ecol Manage* 234:541–552.
- Borghetti M, Vendramin GG, Giannini R (1986) Specific leaf area and leaf area index distribution in a young Douglas-fir plantation. *Can J For Res* 16:1283–1288. doi: 10.1139/x86-227
- Bouchon J (1976) Pour la détermination rapide du facteur d'espacement de Hart-Bercking. *Rev For Fr* 731–732.
- Bouchon J (1982) Potentialités du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en France. *CR Acad Agr* 58:441–449.
- Braun-Blanquet J (1964) *Pflanzensoziologie: Grundzüge der vegetationskunde*. Springer-Verlag., Vienna, Austria
- Bréda N (2003) Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *J Exp Bot* 54:2403–2417. doi: 10.1093/jxb/erg263

-
- Bréda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *CR Geosci* 340:651–662. doi: 10.1016/j.crte.2008.08.003
- Bréda N, Granier A (2011) Outils pour raisonner les calculs de flux d'eau et de bilan hydrique à l'échelle du peuplement. *Forêt Entreprise* 22–24.
- Bréda N, Granier A, Aussenac G (2004) The 2003 drought in the climate context of the last 59 years: Ecophysiological analysis and impact on forest trees. *Rev For Fr LVI*:109–131.
- Bréda N, Granier A, Barataud F, Moyne C (1995) Soil water dynamics in an oak stand. *Plant Soil* 172:17–27. doi: 10.1007/BF00020856
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63:623–642. doi: 10.1051/forest:2006042
- Bréda N, Soudani K, Bergonzini JC (2002) Mesure de l'indice foliaire en forêt., GIP-ECOFOR.
- Brendel O, Cochard H (2011) How plant species cope with water stress. *Water for forest and people in the Mediterranean: a challenging balance*, European Forest Institute, pp 76–80
- Briffa K, Jones P, Bartholin T, et al. (1992) Fennoscandian summers from ad-500 - temperature-changes on short and long timescales. *Climate Dyn* 7:111–119.
- Briffa KR, Jones PD, Schweingruber FH, et al. (1995) Unusual twentieth-century summer warmth in a 1,000-year temperature record from Siberia. *Nature* 376:156–159. doi: 10.1038/376156a0
- Brix H, Mitchell A (1983) Thinning and nitrogen fertilization effects on sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir. *Can J For Res* 13:384–389.
- Bunn AG (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26:115–124. doi: 10.1016/j.dendro.2008.01.002
- Campbell RK (1986) Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon. *Silvae Genetica* 85–96.
- Campbell RK (1979) Genecology of Douglas-Fir in a Watershed in the Oregon Cascades. *Ecology* 60:1036. doi: 10.2307/1936871
- Camy C, Villebonne D, Delatour C, Marçais B (2003) Soil factors associated with infection by *Collybia fusipes* and decline of oaks. *For Pathol* 33:253–266. doi: 10.1046/j.1439-0329.2003.00333.x
- Cavender-Bares J, Bazzaz FA (2000) Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124:8–18. doi: 10.1007/PL00008865

-
- CEMAGREF (2007) *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco - Douglas vert.
- Charnet F, Paillassa E, Dumé G (1996) Étude des dommages causés par les sécheresses de 1989, 1990 et 1991 aux peuplements de Douglas dans le Centre-Ouest. 39.
- Charru M, Seynave I, Morneau F, Bontemps J-D (2010) Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *For Ecol Manage* 260:864–874. doi: 16/j.foreco.2010.06.005
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biol* 30:239–264.
- Chen P-Y, Welsh C, Hamann A (2010) Geographic variation in growth response of Douglas-fir to interannual climate variability and projected climate change. *Global Change Biol* 16:3374–3385. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02166.x
- Cherubini P, Fontana G, Rigling D, et al. (2002) Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *J Ecol* 90:839–850. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00715.x
- Ching KK, Hinz PN (1978) Provenances study of Douglas-fir in the Pacific Northwest region. III Field performance at age twenty years. *Silvae Genetica* 27:229–233.
- Chmura DJ, Anderson PD, Howe GT, et al. (2011) Forest responses to climate change in the northwestern United States: Ecophysiological foundations for adaptive management. *For Ecol Manage* 261:1121–1142. doi: 16/j.foreco.2010.12.040
- Christophe C, Birot Y (1979) Genetic-variation within and between populations of douglas-fir. *Silvae Genetica* 28:197–206.
- Chuine I, Morin X, Bugmann H (2010) Warming, Photoperiods, and Tree Phenology. *Science* 329:277–278. doi: 10.1126/science.329.5989.277-e
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529–533. doi: 10.1038/nature03972
- Cochard H (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol* 11:73–83. doi: 10.1093/treephys/11.1.73
- Cook ER, Briffa KR, Shiyatov SG, Mazepa VS (1990) Tree-ring standardization and growth-trend estimation. *Methods of Dendrochronology*, Kluwer Academic Publisher. Dordrecht, pp 104–123
- Cook ER, Perters K (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring B* 41:45–53.
- Cown D, Parker M (1979) Densitometric analysis of wood from five Douglas-fir provenances. *Silvae Genetica* 28:48–53.

-
- Curt T, Bouchaud M, Agrech G (2001) Predicting site index of Douglas-Fir plantations from ecological variables in the Massif Central area of France. *For Ecol Manage* 149:61–74.
- Curtis R (1982) A simple index of stand density for Douglas-fir. *For Sci* 28:92–94.
- Dalla-Salda G, Martinez-Meier A, Cochard H, Rozenberg P (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Ann For Sci* 68:747–757. doi: 10.1007/s13595-011-0091-1
- Dauphiné A, Provitolo D (2007) La résilience : un concept pour la gestion des risques. *Ann Geo* 654:115. doi: 10.3917/ag.654.0115
- Davis MB, Shaw RG (2001) Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292:673–679.
- Decourt N, Nys C (1976) Nutrition, growth and production of Spruce and Douglas Fir in the Limousin. *Rev For Fr* 28:193–201.
- Decoux V, Varcin E, Leban J (2004) Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. *Ann For Sci* 61:251–262. doi: 10.1051/forest:2004018
- deKort I (1993) Wood production and latewood percentage of Douglas-fir from different stands and vitality classes. *Can J For Res* 23:1480–1486.
- deKort I, Loeffen V, Baas P (1991) Ring width, density and wood anatomy of Douglas-fir with different crown vitality. *IAWA Bulletin* 12:453–465.
- Département de la Santé des Forêts (2006) Le Fomes des résineux.
- Département de la Santé des Forêts (2004) Sécheresse et canicule de l'été 2003. Quelle incidence visuelle sur les peuplements forestiers?
- Desprez-Loustau M-L, Marçais B, Nageleisen L-M, et al. (2006) Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Ann For Sci* 63:16. doi: 10.1051/forest:2006040
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur J For Res* 124:319–333. doi: 10.1007/s10342-005-0085-3
- Dobbertin M, Brang P (2001) Crown defoliation improves tree mortality models. *For Ecol Manage* 141:271–284. doi: 10.1007/s10342-001-00335-2
- Dobbertin M, Wermelinger B, Bigler C, et al. (2007) Linking Increasing Drought Stress to Scots Pine Mortality and Bark Beetle Infestations. *TheScientificWorldJOURNAL* 7:231–239. doi: 10.1100/tsw.2007.58
- Duchesne L, Ouimet R, Morneau C (2003) Assessment of sugar maple health based on basal area growth pattern. *Can J For Res* 33:2074–2080. doi: 10.1139/x03-141

- Dunbar A, Dhubhain A, Bulfin M (2002) The productivity of Douglas fir in Ireland. *Forestry* 75:537–545.
- Dupouey JL, Dambrine E, Laffite JD, Moares C (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecol* 83:2978–2984. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2978:IIOPLU]2.0.CO;2
- Dwyer JP, Cutter BE, Wetteroff JJ (1995) A dendrochronological study of black and scarlet oak decline in the Missouri Ozarks. *For Ecol Manage* 75:69–75. doi: 10.1016/0378-1127(95)03537-K
- Eckhardt LG, Menard RD (2008) Topographic features associated with loblolly pine decline in central Alabama. *For Ecol Manage* 255:1735–1739. doi: 16/j.foreco.2007.11.036
- Eichhorn J, Szepesi A, Ferretti M, et al. (2006) Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests Part II Visual Assessment of Crown Condition.
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, et al. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 1–258.
- Esper J, Cook ER, Schweingruber FH (2002) Low-Frequency Signals in Long Tree-Ring Chronologies for Reconstructing Past Temperature Variability. *Science* 295:2250–2253. doi: 10.1126/science.1066208
- Espinosa Bancalari MA, Perry DA, Marshall JD (1987) Leaf area-sapwood area relationships in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates. *Can J For Res* 17:174–180.
- Everett KT, Hawkins BJ, Mitchell AK (2010) Douglas-fir seedling response to a range of ammonium: nitrate ratios in aeroponic culture. *J Plant Nut* 33:1638–1657. doi: 10.1080/01904167.2010.496888
- Fernandez R (1992) Récoltes en peuplements classés et contrôles. période 1978-1990.
- Ferrell WK, Woodard ES (1966) Effects of seed origin on drought resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) (Mirb.) Franco. *Ecol* 47:499–503.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, et al. (2006) Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127:343–352. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x
- Fritts HC (1966) Growth-rings of trees: their correlation with climate. *Science* 154:973–979.
- Fritts HC (1976) *Tree-Rings and climate*. Academic press, London, UK
- Füssel H-M (2007) Vulnerability: A generally applicable conceptual framework for climate change research. *Global Env Change* 17:155–167. doi: 16/j.gloenvcha.2006.05.002
- Gatrell AC, Bailey TC, Diggle PJ, Rowlingson BS (1996) Spatial Point Pattern Analysis and Its Application in Geographical Epidemiology. *Transactions of the Institute of British Geographers* 21:256–274. doi: 10.2307/622936

-
- Gerardin V, Duerue J-P (1990) An objective approach to evaluating natural drainage of forest mineral soils for non-specialists. *Vegetatio* 87:127–133. doi: 10.1007/BF00042949
- Geremia F, Nassau M-A (2006) Le point sur le carottage mécanisé d'arbres vivants. *Le Cahier des Techniques de l'Inra* 83–86.
- Gijsman AJ (1991) Soil water content as a key factor determining the source of nitrogen (NH_4^+ or NO_3^-) absorbed by Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and the pattern of rhizosphere pH along its roots. *Can J For Res* 21:616–625. doi: 10.1139/x91-085
- Girard Q (2009) Etude de l'impact de la sécheresse 2003 sur la croissance des arbres des forêts Française à partir des données IFN. 94.
- Gonzalez-Elizondo M, Jurado E, Navar J, et al. (2005) Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies from the Sierra Madre Occidental, Mexico: A 1681-2001 rain reconstruction. *For Ecol Manage* 213:39–53. doi: 10.1016/j.foreco.2005.03.012
- Granier A (1981) Etude des relations entre la section du bois d'aubier et la masse foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco). *Ann For Sci* 38:503–512. doi: 10.1051/forest:19810406
- Granier A, Bréda N, Biron P, Villette S (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol Mod* 116:269–283.
- Granier A, Reichstein M, Bréda N, et al. (2007) Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agr For Met* 143:123–145. doi: 16/j.agrformet.2006.12.004
- Greiner M, Pfeiffer D, Smith RD (2000) Principles and practical application of the receiver-operating characteristic analysis for diagnostic tests. *Preventive Veterinary Medicine* 45:23–41. doi: 10.1016/S0167-5877(00)00115-X
- Guay R, Gagnon R, Morin H (1992) A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera. *For Chron* 68:138–141.
- Guehl JM (1982) Potentiel de photosynthèse hivernale du douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) en relation avec le régime thermique. *Annales des Sciences Forestières* 39:20. doi: 10.1051/forest:19820304
- Guehl JM, Picon C, Vivin P, et al. (1999) Forêts et augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 : effets bénéfiques ou adverses ? *Rev For Fr* LI:254–265.
- Gugger PF, Sugita S (2010) Glacial populations and postglacial migration of Douglas-fir based on fossil pollen and macrofossil evidence. *Quaternary Sci Rev* 29:2052–2070. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.04.022
- Hacke UG, Sperry JS (2001) Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives Plant Ecol Evol Syst* 4:97–115. doi: 78/1433-8319-00017
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461–467. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x

- Hamrick JL (2004) Response of forest trees to global environmental changes. For Ecol Manage 197:323–335. doi: 10.1016/j.foreco.2004.05.023
- Hanna A., Harlan PW, Lewis DT (1983) Effect of landscape position and aspect on soil-water recharge. Agr J 75:57–60.
- Hanninen H (1996) Effects of climatic warming on northern trees: Testing the frost damage hypothesis with meteorological data from provenance transfer experiments. Scandinavian J For Res 11:17–25. doi: 10.1080/02827589609382908
- Hanninen H, Kramer K (2007) A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions. Silva Fennica 41:167–205.
- Hansen J, Makiko S, Reto R, et al. (2006) Global temperature change. Proc Natl Acad Sci 103:14288–14293. doi: 10.1073/pnas.0606291103
- Hemery GE, Clark JR, Aldinger E, et al. (2010) Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: a review of risks and opportunities. Forestry 83:65–81. doi: 10.1093/forestry/cpp034
- Héois B (1994) Variabilité juvénile chez *Pseudotsuga menziesii*(Mirb.) Franco : Contribution à la mise au point de tests précoces. INAP-G
- Hermann R, Lavender D (1999) Douglas-fir planted forests. New Forests 17:53–70.
- Hermann R, Lavender D. (1968) Early growth of Douglas-fir from various altitudes and aspects in Southern Oregon. Silvae Genetica 143–151.
- Hickel R (1922) Le sapin de Douglas (*Pseudotsuga douglasii*). Bull Soc Dendrologique Fr 51–79.
- Hinckley TM, Dougherty PM, Lassoie JP, et al. (1979) A Severe Drought: Impact on Tree Growth, Phenology, Net Photosynthetic Rate and Water Relations. Am Midland Naturalist 102:307–316. doi: 10.2307/2424658
- Howe GT, Aitken SN, Neale DB, et al. (2003) From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. Can J Bot 81:1247–1266. doi: 10.1139/b03-141
- Hsiao TC, Acevedo E, Fereres E, Henderson DW (1976) Water Stress, Growth, and Osmotic Adjustment. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 273:479–500. doi: 10.1098/rstb.1976.0026
- IPCC (2007a) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of the Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- IPCC (2007b) Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and vulnerability. Contribution of the Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- IPCC (2001) Climate change 2001: the scientific basis.

-
- Irgens-Moller H (1968) Geographical variation in growth patterns of Douglas-fir. *Silvae Genetica* 17:106–110.
- Ishii H, Ford ED, Boscolo ME, et al. (2002) Variation in specific needle area of old-growth Douglas-fir in relation to needle age, within-crown position and epicormic shoot production. *Tree Physiol* 22:31–40.
- Jamagne M (1967) Bases et techniques d'une cartographie des sols, *Annales d'Agronomie*.
- Jassal RS, Black TA, Cai T, et al. (2010) Impact of nitrogen fertilization on carbon and water balances in a chronosequence of three Douglas-fir stands in the Pacific Northwest. *Agr For Met* 150:208–218. doi: 10.1016/j.agrformet.2009.10.005
- Jenkins MA, Pallardy SG (1995) The influence of drought on red oak group species growth and mortality in the Missouri Ozarks. *Can J For Res* 25:1119–1127. doi: 10.1139/x95-124
- Johnson AH (1989) Decline of red spruce in the northern Appalachians: determining if air pollution is an important factor. Commission on Life Sciences, *Biologic Markers of Air-pollution Stress and Damage in Forests*. National Academy Press, Washington, pp 91–104
- Joly R, Adams W, Stafford S (1989) Phenological and morphological responses of mesic and dry site sources of coastal Douglas-Fir to water deficit. *For Sci* 35:987–1005.
- Jones M, Turner N, Osmond C (1981) Mechanism of drought resistance. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Paleg L. and Aspinall D., pp 15–37
- Jussy J-H, Colin-Belgrand M, Ranger J (2000) Production and root uptake of mineral nitrogen in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Beaujolais Mounts. *For Ecol Manage* 128:197–209. doi: 16/S0378-1127(99)00147-4
- Jussy JH, Koerner W, Dambrine E, et al. (2002) Influence of former agricultural land use on net nitrate production in forest soils. *Eur J Soil Science* 53:367–374. doi: 10.1046/j.1365-2389.2002.00468.x
- Kavanagh KL, Bond BJ, Aitken SN, et al. (1999) Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree Physiol* 19:31–37. doi: 10.1093/treephys/19.1.31
- Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:11823–11826. doi: 10.1073/pnas.0802891105
- Kennedy MC, Ford ED, Hinckley TM (2010) Defining how aging *Pseudotsuga* and *Abies* compensate for multiple stresses through multi-criteria assessment of a functional-structural model. *Tree Physiol* 30:3–22.
- Kimball BA, Turnblom EC, Nolte DL, et al. (1998) Effects of thinning and nitrogen fertilization on sugars and terpenes in Douglas-fir vascular tissues: Implications for black bear foraging. *For Sci* 44:599–602.
- Kozlowski TT (1992) Carbohydrate sources and sinks in woody-plants. *Bot Review* 58:107–222.

- Krajina VJ, Madoc-Jones S, Mellor G (1973) Ammonium and nitrate in the nitrogen economy of some conifers growing in Douglas-fir communities of the Pacific Northwest of America. *Biol Biochem* 5:143–147.
- Kung FH, Wright JW (1972) Parallel and divergent evolution in Rocky Mountain trees. *Silvae Genetica* 21:77–85.
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, et al. (2008) Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452:987–990. doi: 10.1038/nature06777
- Lacaze J. (1964) Note sur la résistance au froid du douglas suivant l'origine des graines. *Rev For Fr* 225–227.
- Lambert D (1992) Zero-Inflated Poisson Regression, with an Application to Defects in Manufacturing. *Technometrics* 34:1–14. doi: 10.2307/1269547
- Lambert D, Roberts E (1976) Aspect differences in an unimproved hill country pasture. I. Climatic differences. *New Zeland J Agr Res* 19:459–467.
- Lambert D, Roberts E (1978) Aspect differences in an unimproved hill country pasture.II. Edaphic and biotic differences. *New Zeland J Agr Res* 21:255–260.
- Lawlor DW, Cornic G (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment* 25:275–294. doi: 10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
- Lawrence WH, Rediske JH (1962) Fate of sown Douglas-fir seed. *For Sci* 8:210–218.
- Lawson AB (2006) *Statistical methods in spatial epidemiology*, 2nd ed. Wiley, Chichester (GBR)
- Lebourgeois F (1997) RENECOFOR - Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. Office National de Forêts, Département des Recherches Techniques, Paris
- Lebourgeois F, Becker M (1996) Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. Évolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Ann For Sci* 53:16. doi: 10.1051/forest:19960502
- Lebourgeois F, Becker M, Bonneau M (1993) Influence d'une fertilisation minérale sur la croissance radiale de sapinières dépérissantes dans les Vosges. *Rev For Fr* 65:639–650.
- Legrand P (2005) Le douglas face à la sécheresse-canicule de l'été 2003. 3.
- Legrand P (1997) L'État sanitaire du Douglas en France. 38–45.
- Levanič T, Čater M, McDowell NG (2011) Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree Physiol* 31:298–308. doi: 10.1093/treephys/tpq111
- Levitt J (1980) *Responses of plant to environmental stresses*, Academic Press. London

-
- Lévy G, Becker M, Lefèvre Y, Schipfer R (1987) Le dépérissement du sapin dans les Vosges: rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann For Sci* 44:403–416. doi: 10.1051/forest:19870402
- Lipow SR, Johnson Y, Bradley J, et al. (2003) The role of tree improvement programs for ex situ gene conservation of coastal Douglas-fir in the Pacific Northwest. *Forest Genetics* 10:111–120.
- Liu CJ (1986) Rectifying radii on off-center increment core. *For Sci* 32:1058–1061.
- Lorenz M, Fischer R, Becher G, et al. (2007) Forest Condition in Europe. 2007 Technical Report. 91.
- Lundin L (1995) Soil water chemistry dependence on water pathways and turnover. *Water Air Soil Pollut* 85:1695–1700. doi: 10.1007/BF00477224
- Maguire D, Kanaskie A, Voelker W, et al. (2002) Growth of young Douglas-fir plantations across a gradient in Swiss needle cast severity. *West J Applied For* 17:86–95.
- Manion PD (1981) *Tree disease concepts*, Prentice Hall. Englewood Cliffs
- Marshall JD, Waring RH (1986) Comparison of Methods of Estimating Leaf-Area Index In Old-Growth Douglas-Fir. *Ecol* 67:975. doi: 10.2307/1939820
- Martinez-Meier A, Sanchez L, Pastorino M, et al. (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manage* 256:837–843. doi: 10.1016/j.foreco.2008.05.041
- Martínez-Vilalta J, Piñol J, Beven K (2002) A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecol Mod* 155:127–147. doi: 16/S0304-3800(02)00025-X
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, et al. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178:719–739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- McDowell NG (2011) Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiol* 155:1051–1059. doi: 10.1104/pp.110.170704
- McDowell NG, Phillips N, Lunch C, et al. (2002) An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiol* 22:763–774.
- McDowell NG, Sevanto S (2010) The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all. *New Phytol* 186:264–266.
- McGregor GR, Ferro CAT, Stephenson DB (2005) Projected Changes in Extreme Weather and Climate Events in Europe. In: Kirch W, Bertollini R, Menne B (eds) *Extreme Weather Events and Public Health Responses*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp 13–23
- McLachlan JS, Hellmann JJ, Schwartz MW (2007) A Framework for Debate of Assisted Migration in an Era of Climate Change. *Conservation Biology* 21:297–302. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00676.x

- Meehl GA, Tebaldi C (2004) More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science* 305:994–997. doi: 10.1126/science.1098704
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, et al. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biol* 12:1969–1976. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x
- Miller JT, Knowles FB (1994) Introduced forest trees in New Zealand: recognition, role, and seed source. 14, 14,. New Zealand Forest Research Institute, Rotorua, N.Z.
- Misson L, Ponette Q, Andre F (2001) Regional scale effects of base cation fertilization on Norway spruce and European beech stands situated on acid brown soils: soil and foliar chemistry. *Ann For Sci* 58:699–712.
- Mitchell AK, Barclay HJ, Brix H, et al. (1996) Biomass and nutrient element dynamics in Douglas-fir: effects of thinning and nitrogen fertilization over 18 years. *Can J For Res* 26:376–388. doi: 10.1139/x26-042
- Monserud R, Rehfeldt G (1990) Genetic and environmental components of variation of site index in inland douglas-fir. *Forest Science* 36:1–9.
- Morin X, Lechowicz MJ, Augspurger C, et al. (2009) Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology* 15:961–975. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01735.x
- Morin X, Viner D, Chuine I (2008) Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *J Ecol* 96:784–794. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01369.x
- Mothe F, Duchanois G, Zannier B, Leban J-M (1998a) Analyse microdensitométrique appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l’Inra-ERQB (programme Cerd). *Ann For Sci* 55:13 pages. doi: 10.1051/forest:19980303
- Mothe F, Sciama D, Leban J-M, Nepveu G (1998b) Localisation de la transition bois initial - bois final dans un cerne de chêne par analyse microdensitométrique. *Ann Sci Forest* 55:13 pages. doi: 10.1051/forest:19980404
- Oliva J, Colinas C (2007) Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For Ecol Manage* 252:84–97. doi: 16/j.foreco.2007.06.017
- Omdal DW, Shaw CG, Jacobi WR (2004) Symptom expression in conifers infected with *Armillaria ostoyae* and *Heterobasidion annosum*. *Can J For Res* 34:1210–1219. doi: 10.1139/X04-007
- Oswald H (1984) Production et sylviculture du douglas en plantations. *Rev For Fr* 36:268–278.
- Pardé J, Bouchon J (1988) Dendrométrie. 2eme édition. ENGREF, Nancy
- Park YI, Dallaire G, Morin H (2006) A method for multiple intra-ring demarcation of coniferous trees. *Ann For Sci* 63:9–14.

-
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42. doi: 10.1038/nature01286
- Pauly H (2006) Résultats 2005 du réseau complémentaire canicule. 1–9.
- Pauly H, Belrose V (2005) Sécheresse et canicule de l'été 2003: observation en 2004 des conséquences sur les peuplements forestiers adultes. Département de la Santé des Forêts, Paris
- Pedersen BS (1998) Modeling tree mortality in response to short- and long-term environmental stresses. *Ecol Mod* 105:347–351. doi: 10.1016/S0304-3800(97)00162-2
- Perrin J, Ferrand J (1984) Automatisation des mesures sur carottes de sondage de la densité du bois, de son retrait et des contraintes de croissance. *Ann Sci Forest* 69–86.
- Petit RJ, Hampe A (2006) Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:187–214. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110215
- Pharis RP, Ferrell WK (1966) Differences in drought resistance between coastal and inland sources of Douglas-fir. *Bot* 44:1651–1659. doi: 10.1139/b66-177
- Pittermann J, Sperry JS, Wheeler JK, et al. (2006) Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant Cell Env* 29:1618–1628. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01539.x
- Polge H (1966) Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants: applications dans les domaines Technologique et Physiologique. *Ann Sci Forest* 23:218 pages. doi: 10.1051/forest/19660101
- Polge H, Nicholls JWP (1972) Quantitative radiography and the densitometric analysis. *Wood Sci* 51–59.
- Van Praag HJ, Weissen F (1986) Foliar mineral composition, fertilization and dieback of Norway spruce in the Belgian Ardennes. *Tree Physiol* 1:169–176. doi: 10.1093/treephys/1.2.169
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Raffa KF, Berryman AA (1983) The Role of Host Plant Resistance in the Colonization Behavior and Ecology of Bark Beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological Monographs* 53:27–49. doi: 10.2307/1942586
- Ranger J, Marques R, Colin-Belgrand M (1997) Nutrient dynamics during the development of a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand. *Acta Oecologica* 18:73–90. doi: 10.1007/BF00346666
- Rathgeber CBK, Decoux V, Leban J-M (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann For Sci* 63:8 pages. doi: 10.1051/forest:2006050

- Rebetez M, Mayer H, Dupont O, et al. (2006) Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Ann For Sci* 63:569–577. doi: 10.1051/forest:2006043
- Rehfeldt GE, Crookston NL, Warwell MV, Evans JS (2006) Empirical analyses of plant-climate relationships for the western United States. *Int J Plant Sci* 167:1123–1150. doi: 10.1086/507711
- Rehfeldt GE, Ying C, Wykoff WR (2001) Physiologic plasticity evolution and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50:355–376.
- Reineke LH (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forest. *Journal of Agricultural Research* 46:627–638.
- Rennenberg H, Loreto F, Polle A, et al. (2006) Physiological Responses of Forest Trees to Heat and Drought. *Plant Biology* 8:556–571. doi: 10.1055/s-2006-924084
- Repo T, Hanninen H, Kellomaki S (1996) The effects of long-term elevation of air temperature and CO₂ on the frost hardiness of Scots pine. *Plant Cell Env* 19:209–216. doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00242.x
- Robert N, Vidal C, Colin A, et al. (2010) National Forest Inventories-Pathways for Common Reporting. Springer, Heidelberg, Dordrecht, London, New York, pp 207–221
- Rosette C (1986) Contribution à l'exploration de la variabilité infraspécifique du douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.Franco). 136.
- Rossi S, Morin H, Deslauriers A, Plourde P-Y (2011) Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biol* 17:614–625. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02191.x
- Rozenberg P (1993) Comparaison de la croissance en hauteur entre 1 et 25 ans de 12 provenances de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco). *Ann Sci Forest* 50:19. doi: 10.1051/forest:19930404
- Rozenberg P, Franc A, Commère PH, et al. (1997) Height growth, wood density and dry fibre weight of four 33 year-old Douglas-fir provenances. Timber management toward wood quality and end-product value. p IV.83–IV.90
- Sala A, Frida P, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol* 186:274–281.
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen Ø, et al. (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol* 149:369–399. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D., et al. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 332–336.
- Schweingruber FH (1988) Tree rings: basics and applications of dendrochronology. D. reidel Publishing Compagny, Dorderecht, Netherlands
- Silen RR (1962) Pollen Dispersal Considerations for Douglas-Fir. *J Forestry* 60:790–795.

-
- Smith NJ (1993) Estimating leaf area index and light extinction coefficients in stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Can J For Res* 23:317–321. doi: 10.1139/x93-043
- Solberg S (2004) Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *For Pathol* 34:93–104. doi: 10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006) Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am J Bot* 93:1490–1500. doi: 10.3732/ajb.93.10.1490
- Sperry JS, Ikeda T (1997) Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiol* 17:275–280. doi: 10.1093/treephys/17.4.275
- Sperry JS, Tyree MT (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment* 13:427–436. doi: 10.1111/j.1365-3040.1990.tb01319.x
- St Clair JB, Howe GT (2007) Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biol* 13:1441–1454. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01385.x
- St Clair JB, Mandel NL, Vance-Boland KW (2005) Genecology of Douglas fir in western Oregon and Washington. *Ann Bot* 96:1199–1214. doi: 10.1093/aob/mci278
- St.Clair JB (1993) Family differences in equations for predicting biomass and leaf area in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *For Sci* 39:743–755.
- Stoehr M, Ukrainetz N, Hayton L, Yanchuk A (2009) Current and future trends in juvenile wood density for coastal Douglas-fir. *Can J For Res* 39:1415–1419. doi: 10.1139/X09-059
- Stott PA, Stone DA, Allen MR (2004) Human contribution to the European heatwave of 2003. *Nature* 432:610–614. doi: 10.1038/nature03089
- Stout DL, Sala A (2003) Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats. *Tree Physiol* 23:43–50. doi: 10.1093/treephys/23.1.43
- Sweet GB (1965) Provenance differences in Pacific coast Douglas-fir. *Silvae Genetica* 14:46–26.
- Tainter FH (1983) Drought as a Cause of Oak Decline and Death on the South Carolina Coast. *Plant Dis* 67:195. doi: 10.1094/PD-67-195
- Tans P, Keeling R (2011) Trends in Carbon Dioxide. <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>. Accessed 13 Apr 2011
- Tene A, Tobin B, Dyckmans J, et al. (2011) Assessment of tree response to drought: validation of a methodology to identify and test proxies for monitoring past environmental changes in trees. *Tree Physiology* 31:309–322. doi: 10.1093/treephys/tpq114
- Thivolle-Cazat A (2004) Le Douglas en France: une ressource résineuse en pleine expansion.

-
- Turner BL, Kasperson RE, Matson PA, et al. (2003) A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:8074–8079. doi: 10.1073/pnas.1231335100
- Turner D, Acker S, Means J, Garman S (2000) Assessing alternative allometric algorithms for estimating leaf area of Douglas-fir trees and stands. *For Ecol Manage* 126:61–76.
- Tyler A, Macmillan D, Dutch J (1995) Predicting the yield of Douglas-fir from site factors on better quality sites in Scotland. *Ann For Sci* 52:619–634.
- Vanninen P, Ylitalo H, Sievanen R, Makela A. (1996) Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees Struct Funct* 10:231–238.
- Vidal JP, Martin E, Franchisteguy L, et al. (2010) Multilevel and multiscale drought reanalysis over France with the Safran-Isba-Modcou hydrometeorological suite. *Hydrol Earth Syst Sci* 459–478.
- Wand MP, Jones MC (1995) Kernel smoothing. Chapman & Hall
- Wand MP, Jones MC (1993) Comparison of Smoothing Parameterizations in Bivariate Kernel Density Estimation. *J Am Stat Assoc* 88:520–528. doi: 10.2307/2290332
- Wang T, Hamann A, Spittlehouse DL, Aitken SN (2006) Development of scale-free climate data for Western Canada for use in resource management. *Int J Climatol* 26:383–397. doi: 10.1002/joc.1247
- Waring R, Nordmeyer A, Whitehead D, et al. (2008) Why is the productivity of Douglas-fir higher in New Zealand than in its native range in the Pacific Northwest, USA? *For Ecol Manage* 255:4040–4046. doi: 10.1016/j.foreco.2008.03.049
- Waring RH (1987) Characteristics of Trees Predisposed to Die. *BioScience* 37:569–574. doi: 10.2307/1310667
- Waring RH, Thies WG, Muscato D (1980) Stem growth per unit of leaf-area - A measure of tree vigor. *For Sci* 26:112–117.
- Weiskittel A, Crookston N, Rehfeldt J, et al. (2010) Mapping Douglas-fir current and future abundance and potential site productivity in North America.
- Weiskittel AR, Maguire DA (2007) Response of Douglas-fir leaf area index and litterfall dynamics to Swiss needle cast in north coastal Oregon, USA. *Ann For Sci* 64:121–132. doi: 10.1051/forest:2006096
- Werling J., Tajchman SJ (1984) Soil thermal and moisture regimes on forested slopes of an appalachian watershed. *For Ecol Manage* 7:297–310.
- Westerling AL (2006) Warming and Earlier Spring Increase Western U.S. Forest Wildfire Activity. *Science* 313:940–943. doi: 10.1126/science.1128834
- White TL (1987) Drought tolerance of southwestern Oregon Douglas-fir. *For Sci* 33:283–293.

-
- Woodruff DR, Meinzer FC, Lachenbruch B (2004) Height-related trends in leaf xylem anatomy and shoot hydraulic characteristics in a tall conifer: safety versus efficiency in water transport. *New Phytol* 180:90–99.
- Wyckoff PH, Clark JS (2002) The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *J Ecol* 90:604–615. doi: 10.1046/j.1365-2745.2002.00691.x
- Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR (1987) *Stomatal function*. Stanford University Press
- Zhang J, Marshall JD, Jaquish B (1993) Genetic differentiation in carbon isotope discrimination and gas exchange in *Pseudotsuga menziesii*. *Oecologia* 93:80–87.

Annexe 1 Concept de vulnérabilité

Pour étudier la vulnérabilité nous nous sommes basés sur l'équation suivante :

$$\text{Impact} = \text{Aléa} \times \text{Vulnérabilité}$$

L'impact est le niveau auquel le système est affecté par l'aléa. L'impact est quantifié selon un enjeu dans le cas du douglas nous avons étudié l'impact du dépérissement à travers la croissance et à travers la dégradation de l'aspect visuel du houppier.

L'aléa est l'événement qui induit le dépérissement (quantifié par l'impact). Dans le cas du douglas, l'aléa est climatique et lié à la sécheresse. Pour la quantifier nous avons utilisé le modèle de bilan hydrique Biljou ©

La vulnérabilité est la prédisposition d'un système à être affecté par un aléa. La vulnérabilité peut être divisée en trois composantes : l'exposition à l'aléa, la sensibilité à l'aléa et la résilience après l'aléa.

Annexe 2 Description générale des placettes de l'étude dépérissement

1. Etat sanitaire

L'échantillonnage a été construit de façon à couvrir une large gamme d'état sanitaire dans les deux régions. La proportion d'arbres de chaque groupe d'état sanitaire est présentée pour chacune des placettes dans les deux graphiques suivants (fig. 51 et 52). Ces données sont issues de la description de l'état sanitaire effectuée sur l'ensemble des arbres de la placette et ne prennent en compte que les arbres dominants et co-dominants.

En Midi-Pyrénées

Après vérification des historiques (absence de coupe sanitaires) on dénombre quatre placettes sans arbres dépérissants (défoliation supérieur à 40%) ni arbres morts. La proportion d'arbre morts et d'arbres dépérissants est en moyenne de 20%.

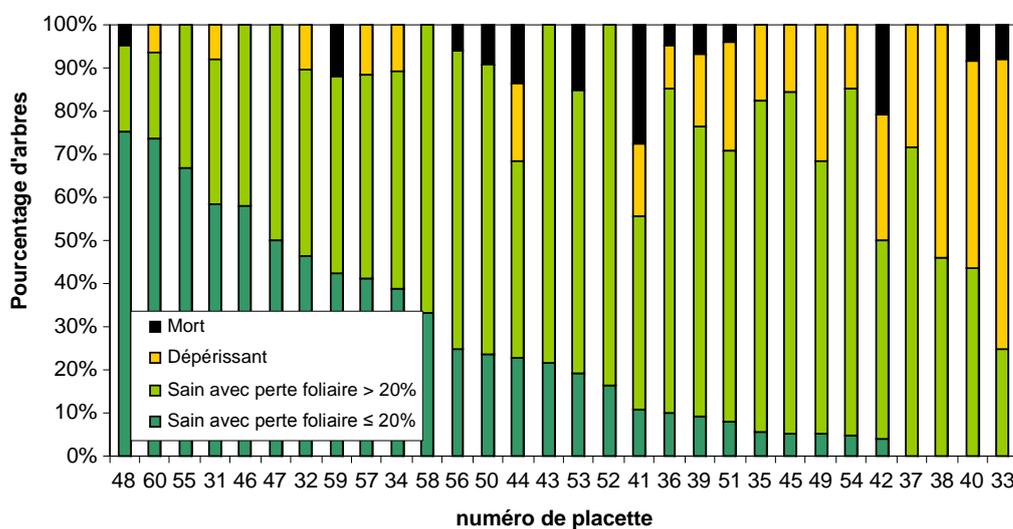


Figure 51 : Proportion d'arbre par classes d'état sanitaires pour chaque placette étudiée en région Midi-Pyrénées

En Bourgogne

Après vérification des historiques (absence de coupe sanitaires), on dénombre trois placettes sans arbres dépérissants ni arbres morts. La proportion d'arbre morts et d'arbres dépérissants est en moyenne de 20.9%

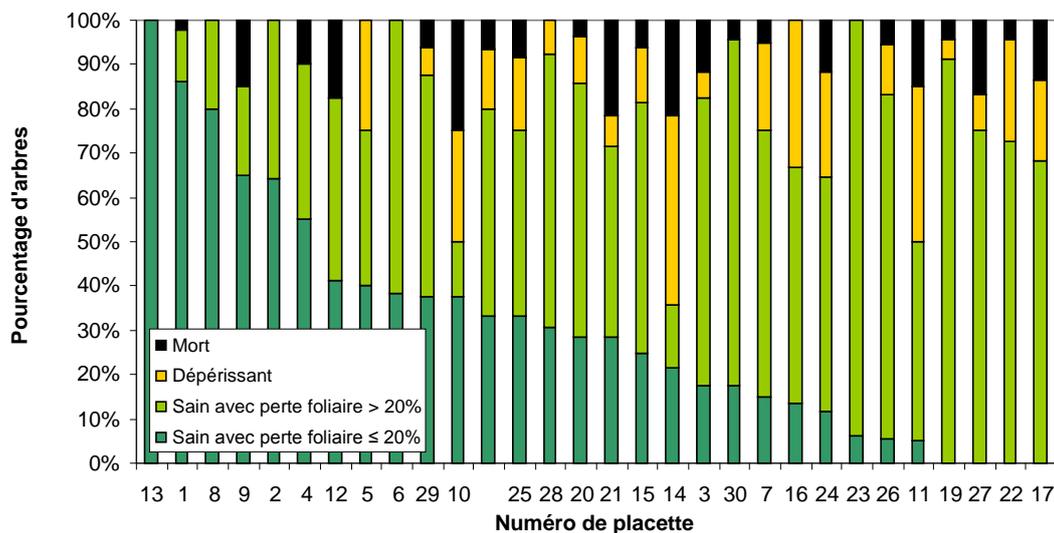


Figure 52 : Proportion d'arbre par classe d'état sanitaire pour chaque placette étudiée en région Bourgogne

2. Classe d'âge

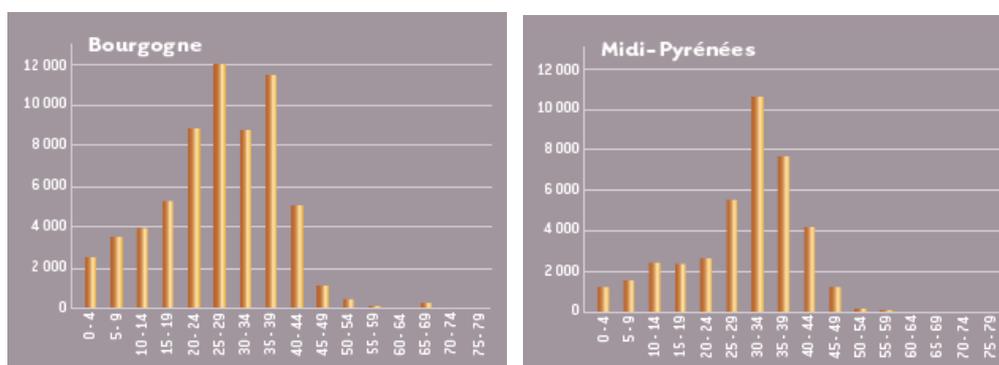


Figure 53 : Distribution des âges des peuplements en Bourgogne et en Midi-Pyrénées (source AFOCEL, 2004)

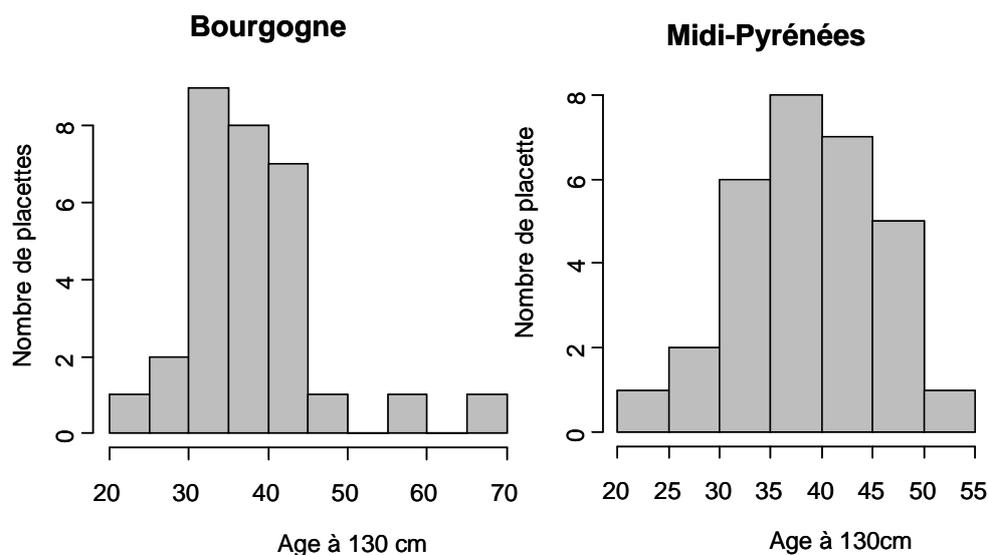


Figure 54 : Distribution des âges des peuplements étudiés en Bourgogne et en Midi-Pyrénées

3. Productivité

Afin de déterminer si les peuplements étudiés avaient une croissance comparable à celle généralement observée chez le douglas, nous avons comparé l'accroissement radial de chaque placette avec celui mesuré sur les placettes du réseau RENECOFOR (Lebourgeois 1997) et nous avons comparé la croissance en hauteur avec les courbes de fertilité établies pour le douglas (Angelier, 2006). L'accroissement sur les placettes RENECOFOR correspond à l'accroissement moyen sur la période 1980-1994, en fonction de l'âge du peuplement à 130 cm en 1994. Sur notre réseau, l'accroissement moyen a été calculé sur la période 1989-2002 et est représenté en fonction de l'âge du peuplement à 130 cm en 2002. Pour notre étude nous avons choisi de ne pas prendre en compte la période 2003-2008 afin de ne pas modifier la valeur observée par l'intensité de la perte de croissance due au dépérissement.

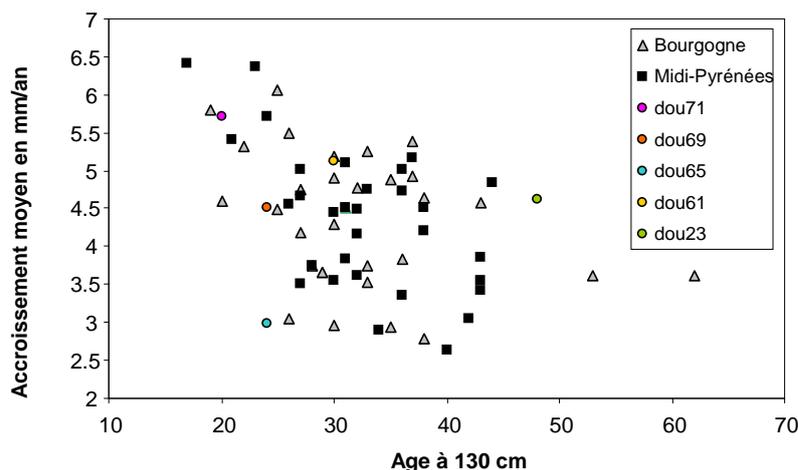


Figure 55 : Accroissement moyen en mm/ an en fonction de l'âge à 130 cm pour les peuplements étudiés et pour les peuplements du réseau RENECOFOR

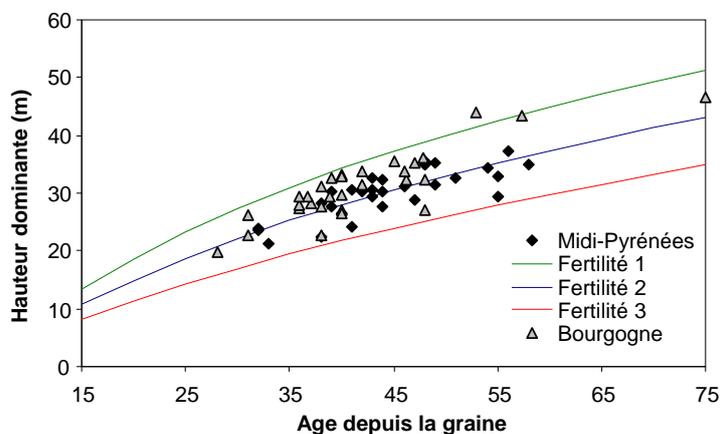


Figure 56 : Classement de peuplement étudiés par rapport aux courbes de fertilité établies pour le douglas en fonction leur hauteur dominante et de l'âge depuis la graine.

4. Sylviculture et éclaircie sanitaire

Afin d'évaluer l'intensité de la sylviculture dans les deux régions et de l'intensité des éclaircies qui ont eu lieu depuis 2003, nous avons placé chaque peuplement sur les itinéraires sylvicoles préconisés par l'ONF (Angelier 2007) (fig. 57 et 58). Ces figures illustrent deux situations différentes dans les deux régions étudiées. Des éclaircies ont été effectuées sur les deux-tiers (21/30) des placettes en Bourgogne et seulement sur la moitié des placettes (16/30) en Midi-Pyrénées

En Midi-Pyrénées une majorité des peuplements était dans une situation de retard d'éclaircie en 2003 et les éclaircies post-2003 ont contribué à rapprocher un bon nombre d'entre eux des itinéraires préconisés.

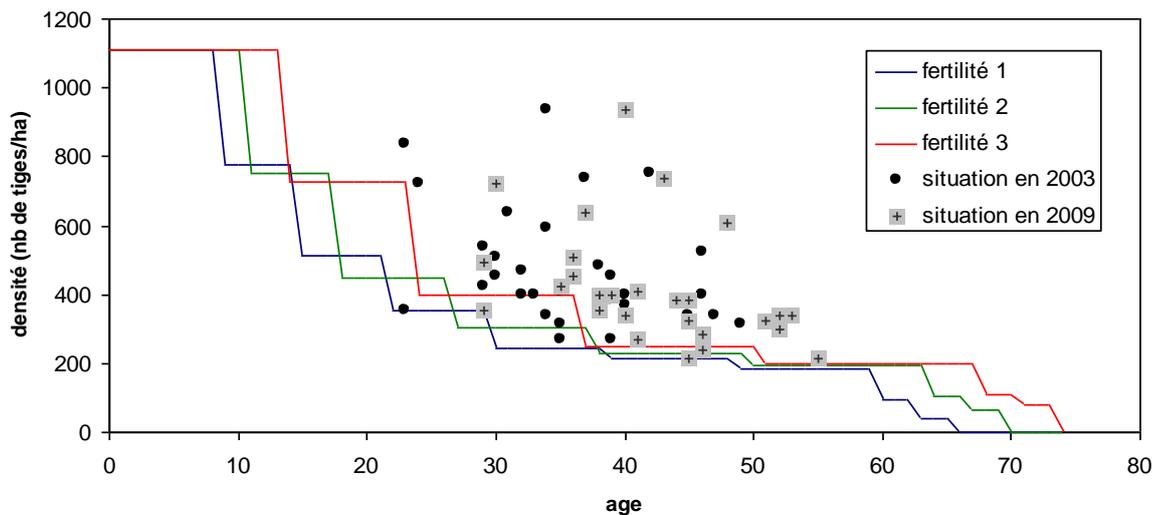


Figure 57 : Situations en 2003 et 2009 des peuplements étudiés en Midi-Pyrénées vis-à-vis des itinéraires sylvicoles préconisés pour le Douglas établies sur de la densité de tiges en fonction de l'âge

En Bourgogne le retard d'éclaircies était encore plus prononcé en 2003 que celui observé en Midi-Pyrénées. Les éclaircies post-2003 ont été très intenses dans beaucoup de peuplements conduisant un nombre plus important de peuplement à se rapprocher des itinéraires sylvicoles préconisés.

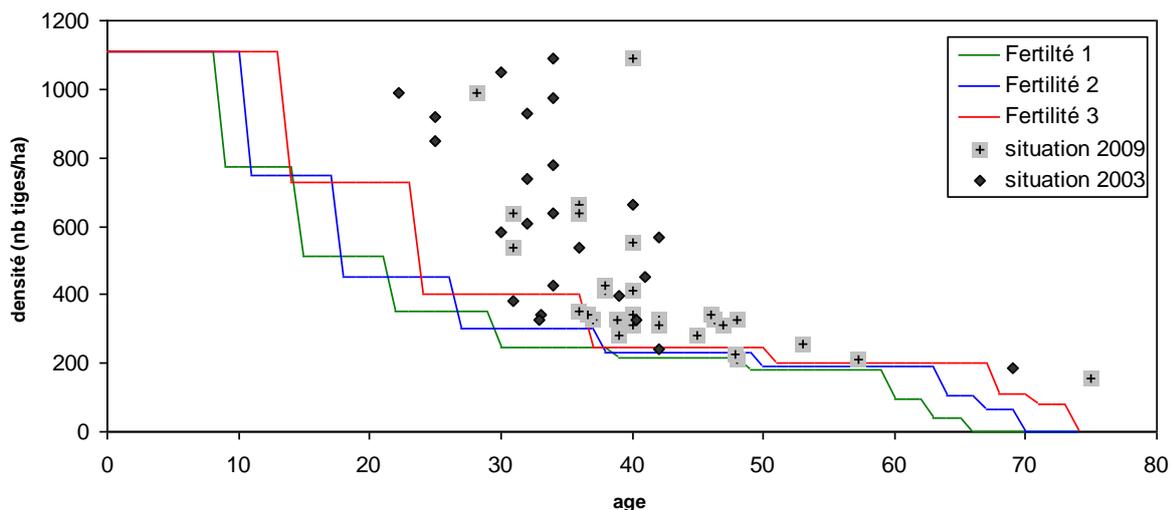


Figure 58 : Situations en 2003 et 2009 des peuplements étudiés en Bourgogne vis-à-vis des itinéraires sylvicoles préconisés pour le Douglas établies sur de la densité de tiges en fonction de l'âge

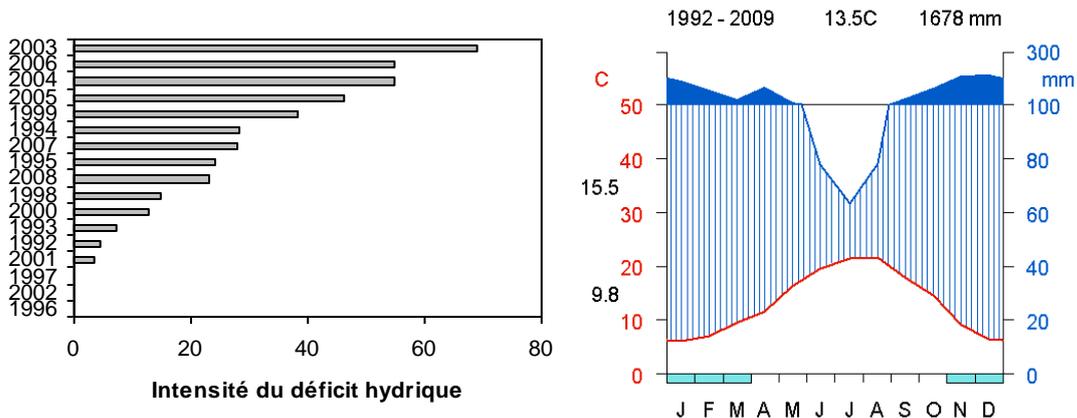
Annexe 3 Modèles de vulnérabilité et d'impact

Tableau VI : Modèles régionaux de vulnérabilité et d'impact sur la croissance, utilisés pour la construction des cartes présentées dans la partie synthèse

Variable	Coefficient	Ecart-type	Probabilité	R ²
Modèle de Vulnérabilité : sensibilité de la croissance				
Bourgogne				
Constante	57,72	17.5	0.0029	0.28
Réserve Utile	0.16	0.05	0.0027	
Ellenberg N	6.16	2.76	0.0348	
Pluviométrie Annuelle	-0.02	0.01	0.1029	
Midi-Pyrénées				
Constante	-	-	ns	0.34
Ellenberg N	9.46	3,37	0.0096	
Pluviométrie Annuelle	0.04	0.02	0.0183	
Réserve Utile	0.12	0.08	0.1300	
Modèle d'impact sur la croissance				
Bourgogne				
Constante	72.6	14.14	<0.0001	0.29
IS ₂₀₀₃₋₂₀₀₆	-0.06	0.02	0.0027	
Ellenberg N	9.46	2.68	0.0900	
Midi-Pyrénées				
Constante	80.41	19.26	0.0003	0.45
IS ₂₀₀₃₋₂₀₀₆	-0.16	0.04	0.0006	
Ellenberg N	9.46	3.08	0.0049	
Modèle de Vulnérabilité : résilience de la croissance				
Bourgogne				
Constante	81.43	45.91	0.0870	0.37
Ellenberg N	26.12	7.3	0.0014	
Pluviométrie Annuelle	-0.09	0.03	0.0075	
Midi-Pyrénées				
Constante	-	-	ns	0.45
Réserve Utile	0.43	0.11	0.0008	
Ellenberg N	17.15	4.89	0.0017	

Annexe 4 Caractéristiques climatiques des tests de comparaison de provenances d'Epinal et de St-Amans Valtoret

St -Amans Valtoret



Epinal

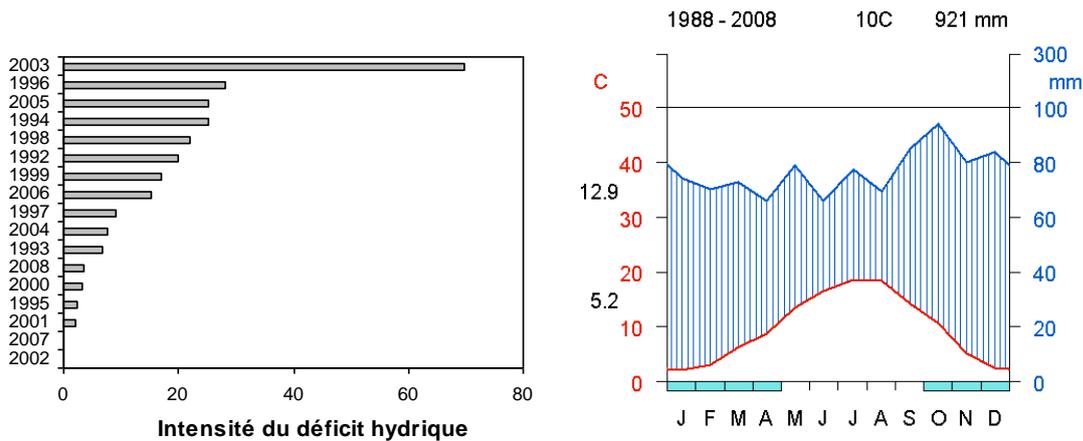


Figure 59 : Classements des années par intensité du déficit hydrique et diagrammes ombrothermiques établis sur les périodes étudiées dans les deux sites.

Annexe 5 Article publié dans la revue Swiss Forestry Journal

Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas

Philippe Rozenberg	Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)*
Anne-Sophie Sergent	Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)
Guillermina Dalla-Salda	Instituto nacional de tecnologia agropecuaria, Bariloche (AR)
Alejandro Martinez-Meier	Instituto nacional de tecnologia agropecuaria, Bariloche (AR)
Sara Marin	Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)
Manuela Ruiz-Diaz	Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)
Jean-Charles Bastien	Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)
Leopoldo Sanchez	Institut national de recherche agronomique (INRA), Orléans (FR)
Nathalie Bréda	Institut national de recherche agronomique (INRA), Nancy (FR)

Retrospective analysis of the adaptation of the Douglas-fir to drought

For a number of years in certain regions of France the Douglas-fir trees (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) have presented symptoms of withering which have been attributed to drought. Our results show that the hydraulic function of the wood plays a part in the resistance of the Douglas-fir to dry conditions. Narrower cellular conduits, and therefore a greater wood density, contribute to the survival of trees confronted with a period of a marked water deficit. This idea is confirmed by the existence of significant relationships between wood density and hydraulic properties of wood in which the raw sap circulates, and also by the relationships found between the ecological preferences of specimens in their area of origin and the density of their wood in regions of France where they have been introduced. Those coming from dry regions have a tendency to develop wood with characteristics similar to that of trees which have survived drought. While the relationship between wood density and survival has been demonstrated, the differences in the nature of this relationship between different sites show that the mechanisms involved are complex and to a large extent still not understood.

Keywords: Douglas-fir, drought, wood physiology, hydraulic conductivity, France
doi: 10.3188/szf.2012.0088

* UR 0588 AGPF INRA Orléans, FR-45075 Orléans, courriel philippe.rozenberg@orleans.inra.fr

Après avoir séduit les sylviculteurs, le douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) a conquis l'industrie du bois et est devenu une espèce forestière importante en France. La canicule de 2003 a provoqué des dépérissements allant jusqu'à la mort de certains individus: l'inquiétude est à la hauteur de l'engouement. Quelles sont les causes de ces dépérissements, quels sont les facteurs de la vulnérabilité du douglas? Est-ce que le douglas peut s'adapter à des déficits en eau plus fréquents, plus longs et plus marqués?

L'Institut national de recherche agronomique (INRA) conduit en France un programme d'amélioration génétique du douglas. Il s'appuie sur du matériel végétal originaire de régions côtières des états de Washington et Oregon aux Etats-Unis. Est-ce que les variétés améliorées proposées aujourd'hui sont

toujours adaptées aux nouvelles conditions climatiques?

Plasticité phénotypique et adaptation génétique

L'adaptation est l'ensemble des mécanismes naturels qui permettent aux populations de s'ajuster à de nouvelles conditions environnementales. Si on exclut l'apport de ressources génétiques extérieures, l'adaptation comprend deux mécanismes: un mécanisme individuel à court terme, la plasticité phénotypique, et un mécanisme à long terme au niveau de la population, l'adaptation génétique. La plasticité phénotypique est la réponse d'un individu (ou génotype) aux variations de son environnement

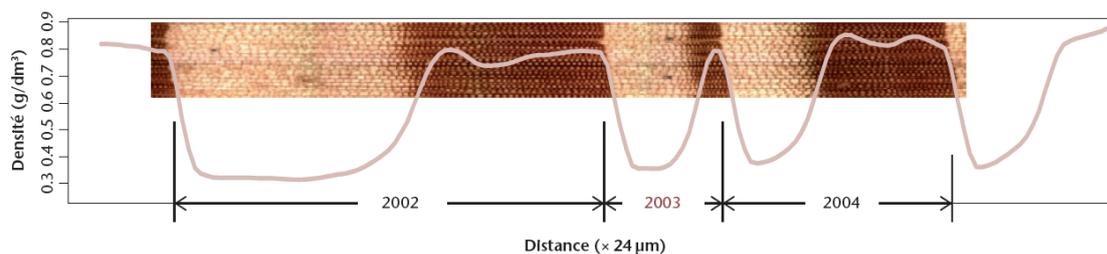


Fig. 1 Anatomie du bois (photo) et profil microdensitométrique correspondant (courbe rose superposée). Les variations de l'anatomie du bois entre le bois initial (marron clair) et le bois final (marron foncé) et entre cernes sont bien visibles et bien décrites par les variations de la microdensité.

(DeWitt 2004). Si cette variation phénotypique lui permet de mieux survivre ou de mieux se reproduire, donc d'améliorer sa valeur adaptative (fitness), alors la plasticité est adaptative (Bradshaw 1965). La courbe qui décrit la variation du phénotype en fonction de la variable environnementale s'appelle une norme de réaction et mesure la plasticité phénotypique (DeWitt 2004).

L'adaptation génétique est le moteur de l'évolution: la réponse des populations aux pressions de sélection est rendue possible par l'introduction ou le maintien d'une variabilité génétique importante. Elle se traduit par une modification des fréquences alléliques aux *loci* soumis à sélection et peut s'exprimer à l'échelle d'une seule génération (Skröppa & Kohmann 1997).

La plasticité phénotypique est un mécanisme important pour les arbres forestiers qui sont fixés, longévifs et susceptibles de faire face à de nombreuses et fortes variations environnementales au cours de leur vie. Le changement climatique est une composante récente de ces variations environnementales, caractérisé par une augmentation rapide de la température moyenne (Bates & Palutikof 2008). Les douglas introduits en France proviennent de régions où les précipitations annuelles sont supérieures à 800 mm. Or on n'atteint pas toujours ce niveau dans certaines zones d'introduction. Après la sécheresse et canicule de 2003, on s'est demandé si cet épisode exceptionnel de stress hydrique n'avait pas repoussé au-delà de leurs limites d'adaptabilité des douglas installés en situation vulnérable. Des résultats suggèrent l'existence d'un lien entre les dépérissements et le fonctionnement hydrique du douglas (Breda et al 2006), dans lequel le bois joue un rôle important.

En effet, en climat tempéré, le bois s'accumule sous la forme de couches imbriquées, les cernes. Les caractéristiques des cernes varient en fonction de leur position dans l'arbre, de l'âge de l'arbre et des variations de son environnement: les propriétés du cerne enregistrent les variations de l'environnement de l'arbre. L'étude rétrospective des cernes apporte des informations sur la façon dont l'arbre a réagi aux variations passées de son environnement, dont le climat.

Approches et méthodes

Cet article regroupe des résultats récents acquis et en cours d'acquisition dans le cadre de plusieurs thèses à l'INRA Orléans^{1,2}. Il comprend deux groupes d'approches basées sur l'étude des cernes. La première approche est basée sur l'étude directe du rôle de la fonction de conduction de la sève brute dans les cernes. La seconde est basée sur l'étude de la variabilité entre régions, sites, années et entités génétiques de caractères des cernes liés à cette fonction de conduction de la sève brute.

La première approche a pour but de déterminer s'il existe de la variabilité et en particulier de la variabilité génétique pour les caractères de base expliquant le fonctionnement hydraulique du douglas (conductivité spécifique et résistance à la cavitation), si cette variabilité peut avantager des individus soumis à des déficits en eau et s'il existe des liens entre les variables du fonctionnement hydraulique et des caractères microdensitométriques du bois plus faciles à mesurer. Les variables microdensitométriques sont calculées à partir de profils de microdensité (figure 1). Ces profils sont utilisés en sciences du bois, en dendrochronologie pour reconstituer des climats passés et en dendroécologie pour apprécier la réponse moyenne de populations d'arbres à leur environnement (Fritts 1976).

Notre seconde approche a pour objectif de déterminer s'il est possible d'attribuer une valeur adaptative à la réponse microdensitométrique aux variations de la disponibilité en eau. Cette réponse possède une valeur adaptative si sa variation affecte la survie et la reproduction d'une population. La reproduction est difficile à étudier. En revanche, la mortalité des arbres est facile à observer. Nous avons utilisé la mortalité apparue après 2003 pour étudier les liens entre capacité de survie du douglas et propriétés de base du bois liées à son fonctionnement

1 MARTINEZ-MEIER A (2009) Réponse du douglas à des événements climatiques extrêmes: capacité d'adaptation au changement climatique. INRA Orléans France: AgroParisTech. 175 p.

2 SERGENT AS (2011) Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas. INRA Orléans France: Université d'Orléans.

hydraulique. Nous avons comparé des variables microdensitométriques calculées sur des cernes d'arbres morts et survivants après 2003. Dans des dispositifs expérimentaux distribués dans des régions de France à climats très différents, nous avons également mesuré la variabilité entre provenances de variables de microdensité (Sergent 2011).

Etude directe de la fonction de conduction de la sève brute

Cette approche consiste à abattre des arbres, récolter des échantillons de bois, les découper et les préparer en les maintenant en conditions humides pour ensuite mesurer directement les deux principales propriétés hydrauliques du bois, conductivité hydraulique et résistance à la cavitation. Consommatrice de temps, cette approche ne peut pas être mise en œuvre sur un grand nombre d'arbres. Nous l'avons réalisée à deux reprises, une première fois sur 12 arbres appartenant à trois clones de douglas (quatre arbres par clone), provenant d'un test de comparaison de clones (Dalla-Salda et al 2009) situé à Chassennoix en Bourgogne, appartenant à l'Institut technologique forêt cellulose bois-construction ameublement (FCBA), et une deuxième fois sur 21 arbres appartenant à sept clones (trois arbres par clone), provenant d'un test de comparaison de clones installé à l'INRA Orléans (Dalla-Salda et al 2011). Cette approche a été rendue possible par le développement récent de deux techniques permettant la mesure plus rapide des propriétés hydrauliques du bois. L'une de ces méthodes a été développée à l'INRA Orléans par G. Dalla-Salda et al (2009) de l'Institut national de technologie agricole Bariloche (INTA Bariloche). Elle consiste à estimer la conductivité spécifique du bois en mesurant directement le débit maximum supporté par un groupe de cellules bien localisées dans un cerne précis (soit une surface tangentielle-radiale circulaire de 2 mm de diamètre): une aiguille de 2 mm de diamètre est plantée dans le bois, de l'eau distillée est injectée et récupérée après avoir traversé l'épaisseur de l'échantillon dans la direction longitudinale. Le débit en sortie mesure la conductivité spécifique. La mesure est précise et répétable, donne des résultats comparables à ceux obtenus avec les méthodes traditionnelles et permet de traiter cinq à dix fois plus d'échantillons. L'autre méthode a été développée par H. Cochard à l'INRA Clermont-Ferrand et permet de construire directement sur un échantillon de bois découpé dans un cerne une courbe de résistance à la cavitation (Cochard et al 2005). Elle utilise la rotation d'une centrifugeuse pour créer une force qui simule la pression négative induisant la cavitation. On mesure la perte de conductivité dans l'échantillon au fur et à mesure que celui-ci s'embolise.

De façon à établir le lien entre ces mesures et les mesures réalisées selon la deuxième approche dé-

crité ci-dessous, des profils microdensitométriques ont été obtenus sur tous ces échantillons.

Etude microdensitométrique

La microdensitométrie indirecte aux rayons X permet à partir d'un échantillon de bois de petite taille (une carotte) d'obtenir une description détaillée des variations des dimensions radiales-tangentes moyennes des cellules de bois le long d'un axe parcourant le rayon de l'arbre. Cette microdensité (en réalité une masse volumique) mesure la proportion de pleins et de vides, c'est-à-dire de parois et de lumen dans l'échantillon de bois: elle est très liée aux dimensions intérieures des cellules de bois. Donc ses variations sont susceptibles d'influencer la circulation de la sève (Rathgeber et al 2006).

La microdensité varie fortement durant la saison de végétation: faible au niveau du bois initial, elle augmente fortement pour atteindre un maximum trois à cinq fois plus élevé en fin de saison. A ces variations physiques correspondent de fortes variations climatiques: en début de saison la température est douce, l'eau est disponible en abondance. Au fur et à mesure que la saison avance, la température augmente, les précipitations diminuent, et la demande évapotranspiratoire au niveau des houppiers augmente, au point de dépasser la disponibilité en eau dans le sol. Notre hypothèse est que le profil microdensitométrique d'un cerne peut être compris comme un enregistrement de la réponse de l'arbre aux variations de l'équilibre entre disponibilité et demande en eau (Martinez-Meier et al 2008).

Dans le cadre de plusieurs projets de recherche mis en œuvre depuis 2004, nous avons obtenu et analysé des profils microdensitométriques de douglas sur trois tests de comparaison de clones appartenant au FCBA et situés dans les régions Bourgogne, Limousin et Midi-Pyrénées, avec une période couverte par la série temporelle allant de 1995 à 2004 (Martinez-Meier et al 2008); un test de comparaison de provenances de l'INRA installé en région Centre (forêt d'Orléans), avec une période couverte allant de 1986 à 2005 (Martinez-Meier et al 2008); 60 plantations commerciales distribuées dans deux régions, Bourgogne et Midi-Pyrénées. La période la plus longue commune à tous les arbres va de 1989 à 2007 (Sergent 2011). Finalement, cinq autres tests de comparaison de provenance issus du réseau de tests de l'amélioration génétique du douglas de l'INRA Orléans, situés en Lorraine, Provence-Alpes-Côtes d'Azur, Languedoc-Roussillon et Midi-Pyrénées, avec une période d'étude allant de 1993 à 2007 (Sergent 2011) ont été pris en compte.

Dans deux de ces études indépendantes (site, matériel végétal et campagnes de récoltes des échan-

tillons et d'obtention des profils différentes, à méthodologies identiques), nous avons comparé des individus morts et survivants après la canicule de 2003 pour diverses variables microdensitométriques des cernes formés avant 2003 (Martinez-Meier et al 2008, Sergent 2011). Nous avons réalisé cette comparaison sur trois lots de profils: le test de comparaison de provenances de la forêt d'Orléans et les deux séries de placettes des régions Bourgogne et Midi-Pyrénées. Nous avons sélectionné les placettes où le nombre d'arbres morts était égal ou supérieur à deux, leur nombre variant de deux à sept par placette. Dans tous les cas, on s'est assuré en datant les profils microdensitométriques que les arbres morts avaient bien été victimes de la canicule de 2003. Les cas où la date de mort n'a pu être établie avec certitude ont été éliminés de l'analyse. En tout, ce sont près de 450 arbres morts et vivants de trois régions françaises, situés dans des conditions écologiques variées, qui ont été comparés.

Résultats

Fonction de conduction de la sève brute

Nous avons mis en évidence des différences significatives entre clones pour la conductivité spécifique et les variables des courbes de résistance à la cavitation (figure 2). Malgré la relativement petite taille des échantillons (trois et sept clones), la variation assez importante confirme que ces caractères jouent certainement un rôle-clé dans l'adaptation aux variations de la disponibilité en eau (Dalla-Salda et al 2009, Dalla-Salda et al 2011).

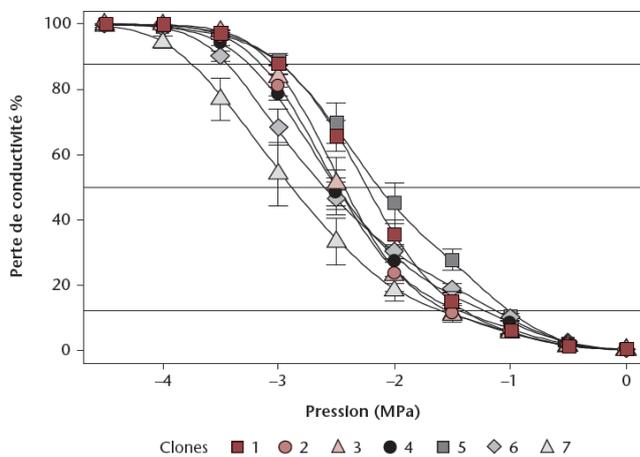


Fig. 2 Courbes de perte de conductivité (ou résistance à la cavitation) significativement différentes pour un groupe de sept clones de douglas. Quand la disponibilité en eau est suffisante, la perte de conductivité hydraulique est nulle (0%). Au fur et à mesure que se produit et s'accroît un déséquilibre entre disponibilité et demande en eau, la cavitation (altération de la conduction de la sève brute) apparaît et s'étend jusqu'à interruption complète de la circulation de la sève brute dans le bois (perte de conductivité hydraulique de 100%).

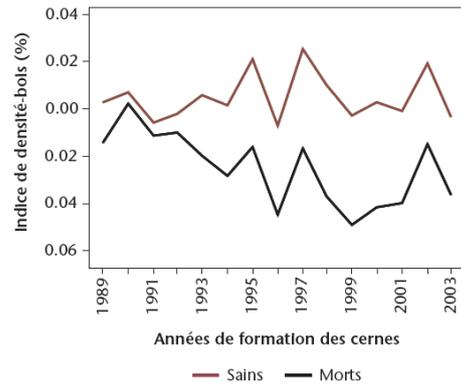


Fig. 3 Comparaison de cernes d'arbres vivants et morts après 2003, pour un indice relatif de densité-bois (pourcentage de variation par rapport à la moyenne générale ajustées des effets non climatiques, Sergent 2011). Les deux courbes sont significativement différentes de 1993 à 2003.

L'autre résultat important de cette étude est la mise en évidence de relations significatives assez fortes entre les propriétés hydrauliques du bois et des variables microdensitométriques. Ces relations démontrent que les dimensions intérieures des conduits guidant la sève brute dans l'arbre ont un effet, direct ou indirect, sur la conductivité spécifique et sur la résistance à la cavitation: à un bois plus dense correspondent des dimensions intérieures de conduits plus petites, une conductivité spécifique plus faible et une plus forte résistance à la cavitation, c'est-à-dire une meilleure résistance à la sécheresse. Cette tendance est confirmée par le fait que, parmi trois clones extrêmes du point de vue de leur réponse à la canicule de 2003, le clone le plus embolisé est celui qui présente le bois le moins dense (Dalla-Salda et al 2009).

Nos résultats ont été obtenus sur relativement peu d'arbres et peu de clones, sur deux sites seulement, et pour une seule sécheresse, la canicule de 2003; cet échantillon représente une toute petite part de la variabilité au sein de l'espèce douglas en France: il est possible que cette part ne soit que peu représentative des tendances générales au sein de l'espèce, ou que la structure globale de la variabilité soit complexe et doive être expliquée par des facteurs non pris en compte à ce stade. Il est indispensable d'explorer la variabilité de la réponse du douglas à une échelle plus vaste, tant en termes de variation génétique qu'en termes de variation environnementale. Il paraît de plus nécessaire d'envisager des expériences en conditions contrôlées avec du matériel végétal connu pour tenter de transformer les relations statistiques en relations explicatives.

Ces relations peuvent être considérées comme des outils pour étudier indirectement la variation des propriétés hydrauliques du bois à une échelle

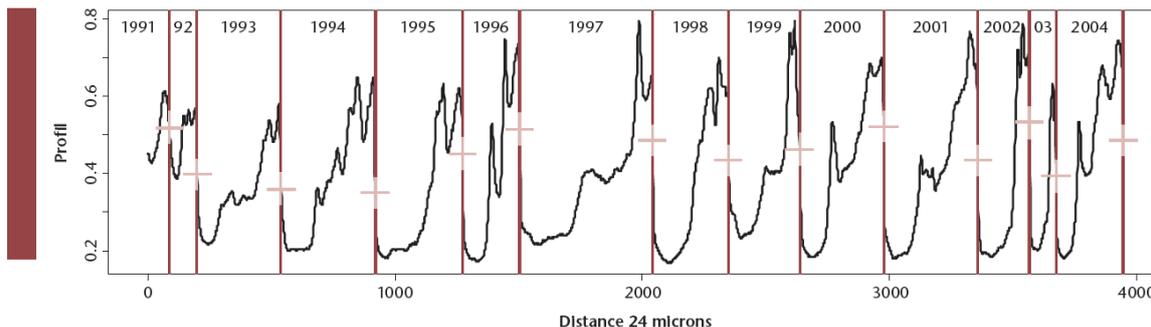


Fig. 4 Exemple de profil microdensitométrique caractéristique du test clonal de Chassennoix, l'arbre 204: le cerne 2003 est plus étroit avec un bois final moins dense que les cerne précédents et suivants.

plus grande que celle permise par les mesures directes, sans abattage d'arbre, puisque les profils microdensitométriques peuvent être obtenus à l'aide de carottes.

Vulnérabilité et potentiel d'adaptation du douglas à un déficit en eau

Nos résultats convergent vers l'idée générale que la principale cause de dépérissement du douglas en France depuis la fin des années 1990 et le début des années 2000 est le déficit en eau. L'évènement majeur est la sécheresse-canicule de 2003. Des dépérissements évidents, nombreux et aboutissant à un certain taux de mortalité lui ont succédé. Nos premiers résultats concernent les différences de densité entre individus survivants et morts suite à la canicule de 2003.

Comparaison des individus morts et survivants

Les résultats démontrent que la densité des arbres survivants est significativement supérieure à celle des arbres morts (figure 3). En revanche, les variables microdensitométriques pour lesquelles morts et survivants sont significativement différents ne sont pas les mêmes dans les trois régions: en région Centre (forêt d'Orléans), c'est surtout la densité du bois final qui est plus élevée chez les survivants. C'est également le cas en région Midi-Pyrénées et en Bourgogne (avec toutefois un effet moins marqué en Bourgogne). En revanche, dans ces deux régions, et contrairement à la région Centre, la densité du bois initial des survivants est significativement supérieure à celle des arbres morts. De plus, dans les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées uniquement, la croissance, exprimée en surface de cerne, des arbres morts est supérieure à celle des survivants pour une partie des cerne avant 2003. Cette étude tend à démontrer que la densité du bois à une valeur adaptative. En revanche, elle n'explique pas, ou peu, le ou les mécanismes impliquant la densité du bois.

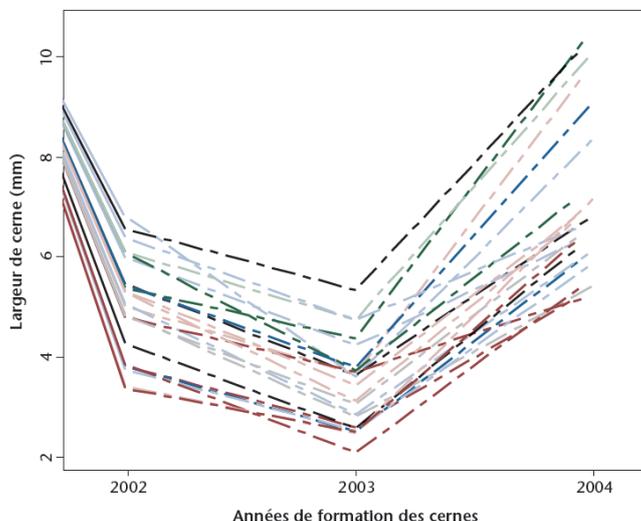


Fig. 5 Variation de la largeur de cerne de 2002 à 2004 sur le site de Chassennoix, pour les neuf clones de douglas étudiés sur ce site. Pour tous les clones, la largeur du cerne 2003 est plus faible que celle des cerne 2002 et 2004. Les différences entre clones sont significatives.

Réponse microdensitométrique aux variations de la disponibilité en eau

Les trois tests clonaux étudiés, Chassennoix, Sorrèze (Midi-Pyrénées) et Lartimache (Limousin), sont situés dans trois régions de France diversement affectées par la canicule de 2003. De ce fait, la canicule a différemment et significativement affecté la formation du bois (Martinez-Meier et al 2008). Les arbres du site de Chassennoix ont réagi plus fortement que ceux des deux autres: le cerne de l'année de la canicule est plus étroit et moins dense que le même cerne dans les deux autres sites, et plus étroit et moins dense que le cerne immédiatement antérieur (2002) et postérieur (2004) dans le même site (figure 4).

La formation du bois s'est arrêtée plus tôt, et le bois final ne s'est pas complètement développé (figures 3 et 4). A Chassennoix toujours, le cerne de l'année 2004 ressemble plus au cerne 2002 qu'au cerne 2003, ce qui traduit une récupération (figures 4 et 5).

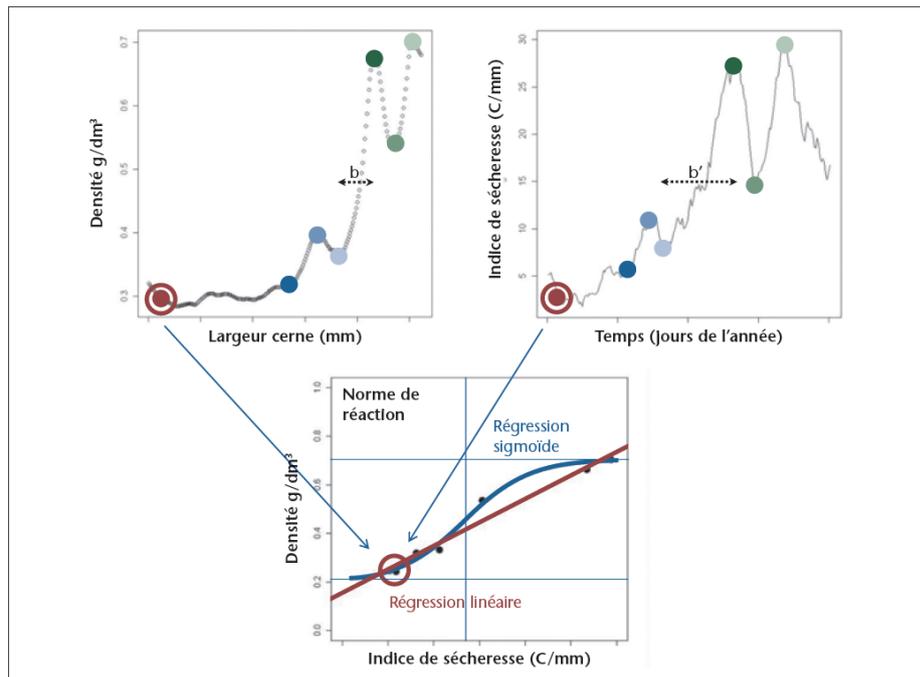


Fig. 6 Mesure de la plasticité phénotypique à partir d'un profil microdensitométrique de cerne annuel (en haut à gauche) et d'un indice climatique de la saison de végétation correspondante (en haut à droite). La correspondance entre les points remarquables des deux courbes permet de construire une relation qui mesure la variation de la microdensité du cerne en fonction de la variation de l'indice climatique de la saison de croissance correspondante. Cette relation est par définition une norme de réaction. Nous avons testé des ajustements linéaires (en rouge) ou sigmoïdes (en bleu). Cette norme de réaction mesure la plasticité phénotypique, ici dénotée à l'aide du néologisme dendroplasticité.

Nous avons mis en évidence un déterminisme génétique pour toutes les variables intracernes dans les trois sites, pour les trois années 2002, 2003 et 2004 (Martinez-Meier et al 2008). Les héritabilités sont très variables entre caractères, sites et années, sans structure particulière, sauf à Chassenoi où elles sont légèrement plus faibles durant l'année de la canicule. Des variables décrivant la réponse des arbres entre 2002 et 2003, puis 2003 et 2004 sont très irrégulièrement déterminées génétiquement, avec des héritabilités au sens large allant de 0 à près de 0.5. Le douglas semble avoir été suffisamment plastique pour s'acclimater à la sécheresse et canicule, puis pour récupérer en 2004 une croissance proche de celle de 2002 (figure 4).

Les derniers profils microdensitométriques issus des cinq tests de comparaison de provenances ont été obtenus fin 2010. Les résultats préliminaires disponibles à ce jour montrent qu'il existe des différences significatives entre provenances pour toutes les variables extraites des profils microdensitométriques: croissance radiale et densité, quelle que soit la partie du cerne considérée. Il existe des relations entre la plupart des variables microdensitométriques et les caractéristiques climatiques des régions d'ori-

gine des provenances: les provenances des régions à climat océanique (précipitations élevées, température moyenne, faible contraste de température entre été et hiver) ont tendance à pousser plus vite et à fabriquer un bois moins dense que les provenances des régions à climat plus continental ou montagnard méditerranéen ou sec (été plus sec, parfois plus chaud, fort contraste de température entre été et hiver, saison de végétation plus courte). Cette variation est la trace d'une adaptation locale dans l'aire naturelle: les caractéristiques phénotypiques adaptatives acquises lors de l'évolution dans l'aire naturelle sont transmises aux générations suivantes et se retrouvent chez les descendants introduits en France.

Variation génétique de la dendroplasticité

Nous avons développé une approche indirecte pour synchroniser les variations de la densité du bois à l'intérieur du cerne avec les variations du climat pendant la saison de végétation (figure 5). Cette approche nous a permis de mesurer la dendroplasticité (plasticité phénotypique d'un arbre) chez le douglas en utilisant des normes de réactions (figure 6). Nous avons mesuré la variation génétique, géographique et temporelle de la dendroplasticité. L'héritabilité de

la dendroplasticité est similaire à celle des caractères de microdensité du bois et supérieure à celle de la largeur du cerne (Martinez-Meier et al 2009). Les valeurs d'héritabilité des variables de microdensité sont très variables entre caractères, sites et cernes, avec des valeurs maximum de l'ordre de 0.7 pour différents caractères selon les sites et les cernes: densité moyenne du cerne, densité des points de rupture, position des points de rupture et variables de dendroplasticité.

Discussion

Les résultats des comparaisons entre arbres morts et survivants nous indiquent qu'on peut attribuer une valeur adaptative aux caractères du bois liés à la conduction de la sève brute: des conduits plus étroits, c'est-à-dire une densité plus élevée, favoriseraient la survie d'arbres confrontés à un épisode de déficit en eau. Cette idée est renforcée par l'existence de relations significatives entre ces caractères et les propriétés hydrauliques du bois: on confirme l'idée intuitive que des variations des dimensions internes de conduits peuvent affecter la circulation de la sève, que ce soit en période d'abondance ou en période de déficit. De plus, des relations entre les préférences écologiques des provenances dans l'aire d'origine et la densité de leur bois dans les régions d'introduction en France ont été trouvées: les provenances issues de régions sèches ont tendance à développer un bois possédant des caractéristiques plus proches de celles des survivants à la sécheresse et canicule de 2003. La relation trouvée entre densité du bois final et la vulnérabilité à la cavitation contredit l'idée que le bois final ne participe pas au transport de la sève. Toutefois, Domec et al (2002) ont montré que dans certaines conditions, le bois final intervenait dans la conduction de la sève et qu'il était plus vulnérable que le bois initial chez le douglas.

Les relations mises en évidence entre vulnérabilité à la cavitation et densité sont des relations statistiques non explicatives: les dimensions intérieures des trachéides interviennent dans l'alimentation en eau du douglas, ainsi que d'autres éléments anatomiques comme les ponctuations (éléments anatomiques permettant la communication entre cellules). L'étude de Rosner et al (2007) ne met pas en évidence ce type de relations chez l'épicéa commun. Il est possible que, chez le douglas, les caractéristiques des ponctuations soient liées à la densité, ou puissent expliquer la part de la variation non expliquée par la densité (de 50 à 20% selon les cas).

Parmi les caractères intéressants, la densité du bois, facile à mesurer à partir d'une carotte, présente un intérêt particulier: elle permet de développer des outils de qualification rapide du potentiel d'acclimatation des individus. De façon générale, la densité

est un caractère peu variable mais fortement héritable, ce qui explique que les descendants d'arbres de différentes régions de l'aire naturelle présentent en France les mêmes caractéristiques que leurs parents dans l'aire d'origine. Cette tendance est confirmée par nos résultats: héritabilité modérée à assez élevée pour les caractères qualifiant la variabilité de la réponse du douglas à un déficit hydrique, forte variation significative entre provenances. Des estimations à grande échelle, directes ou indirectes, du déterminisme génétique des caractères les mieux liés à la résistance à la sécheresse restent encore à obtenir. Si la relation densité du bois-survie suite à un épisode de sécheresse marqué a bien été mise en évidence, des différences entre sites dans la nature de cette relation montrent que les mécanismes impliqués sont certainement complexes et qu'ils ne font pas toujours intervenir les mêmes caractères. Il est bien sûr possible que ces relations statistiques n'aient pas ou peu de pouvoir explicatif: les caractères réellement impliqués dans le fonctionnement de l'arbre répondant à un déficit en eau sont peut-être d'autres, statistiquement liés aux caractères pour lesquels nous avons mis en évidence la différence entre morts et survivants. Par exemple, les ponctuations interviennent dans le fonctionnement hydraulique de l'arbre, mais ont été à ce jour beaucoup moins étudiées. La sélection des génotypes avec une dendroplasticité désirable est envisageable dans le cadre de programmes d'amélioration génétique parce que le caractère dendroplasticité possède une héritabilité assez élevée, est relativement facile à mesurer et peut aussi être évalué dans d'autres situations. La plasticité phénotypique, soumise à sélection, peut avoir une importance dans le processus d'évolution des populations d'arbres dans le contexte du changement climatique.

Conclusions et perspectives

Nos résultats permettent de mieux comprendre le fonctionnement de l'arbre confronté à la sécheresse. Toutefois, ils sont à considérer avec prudence, car ils dévoilent également la complexité de cette réponse. L'effet de la sylviculture sur la réponse à la sécheresse reste à déterminer. Nos résultats permettent de reformuler certains conseils: il faut ajuster les exigences écologiques des espèces et des origines aux caractéristiques écologiques des sites de plantation. Il faut tenir compte des tendances du changement climatique. Ces conseils ont des limites, car la plus grande partie de la variation génétique pour les caractères de réponse à la sécheresse se trouve à l'intérieur des provenances: même avec un ajustement soigné de l'origine au site de plantation, il subsistera une importante variation de la réponse à la sécheresse. De ce point de vue, nos résultats lais-

sent entrevoir la possibilité de construire des outils de diagnostic qui permettraient au sylviculteur de sélectionner, au fil des éclaircies, des individus plus susceptibles de survivre en cas de sécheresse importante. A plus long terme, le potentiel d'adaptation génétique de l'espèce permettra de produire des variétés plus résistantes à la sécheresse. Ces résultats doivent être confirmés: il est indispensable de mieux comprendre le fonctionnement hydraulique du douglas en mesurant à plus grande échelle les caractères d'intérêt. En l'absence de variations environnementales suffisantes à court terme, il faut installer des expérimentations en conditions contrôlées. Un effort doit être conduit pour mesurer d'autres propriétés du bois susceptibles d'expliquer le comportement hydraulique. Enfin, le déterminisme génétique des caractères impliqués doit être mesuré à plus grande échelle et plus précisément. ■

Soumis: 31 mai 2011, accepté (avec comité de lecture): 3 octobre 2011

Références

- BATES BC, PALUTIKOF JP, EDITORS (2008) Climate change and water. Geneva: Intergovernmental Panel Climate Change, Technical Paper. 214 p.
- BRADSHAW AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv Genet* 13: 115–155.
- BREDA N, HUC R, GRANIER A, DREYER E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of eco-physiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63: 625–644.
- COCHARD H ET AL (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol Plant* 124: 410–418.
- DALLA-SALDA G, MARTINEZ-MEIER A, COCHARD H, ROZENBERG P (2009) Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For Ecol Manage* 257: 182–189.
- DALLA-SALDA G, MARTINEZ-MEIER A, COCHARD H, ROZENBERG P (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.]). *Ann For Sci* 68: 747–757.
- DEWITT TJ, SCHEINER SM, EDITORS (2004) Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches. Oxford: Oxford Univ Press. 272 p.
- DOMEC JC, GARTNER BL (2002) How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J Exp Bot* 53: 2369–2379.
- FRITTS HC (1976) Tree rings and climate. London: Academic Press. 567 p.
- MARTINEZ-MEIER A ET AL (2008) Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France. *Ann For Sci* 65 (1). doi: 10.1051/forest:2007074
- MARTINEZ-MEIER A ET AL (2009) Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *For Ecol Manage* 258: 860–867.
- MARTINEZ-MEIER A, SANCHEZ L, PASTORINO M, GALLO L, ROZENBERG P (2008) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manage* 256: 837–843.
- RATHGEBER C, DECOUX V, LEBAN JM (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco). *Ann For Sci* 63: 699–706.
- ROSNER S, KLEIN A, MULLER U, KARLSSON B (2007) Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiol* 27: 1165–1178.
- SKRÖPPA T, KOHMANN K (1997) Adaptation to local conditions after one generation in Norway spruce. *For Genet* 4: 171–177.

Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas

Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) présente depuis quelques années dans certaines régions de France des symptômes de dépérissement que nous attribuons à la sécheresse. Nos résultats montrent que le fonctionnement hydraulique du bois joue un rôle dans la résistance du douglas à la sécheresse: des conduits cellulaires plus étroits, c'est-à-dire une densité plus élevée, favoriseraient la survie d'arbres confrontés à un épisode de déficit en eau marqué. Cette idée est renforcée par l'existence de relations significatives entre densité du bois et propriétés hydrauliques du bois dans lequel circule la sève brute, et par les relations trouvées entre préférences écologiques de provenances dans leur aire d'origine et densité de leur bois dans les régions d'introduction en France: les provenances issues de régions sèches ont tendance à développer un bois possédant des caractéristiques proches de celles des survivants à la sécheresse. Si la relation densité du bois-survie a bien été mise en évidence, des différences entre sites dans la nature de cette relation montrent que les mécanismes impliqués sont complexes et encore largement incompris.

Retrospektive Analyse der Anpassung der Douglasie an die Trockenheit

Seit einigen Jahren zeigt die Douglasie (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) in verschiedenen Regionen Frankreichs Absterbeerscheinungen, die wir der Trockenheit zuschreiben. Unsere Untersuchungen belegen, dass das Leitsystem des Holzes bei der Resistenz der Douglasie gegenüber Trockenheit eine Rolle spielt: Engere Gefässe, d.h. eine höhere Holzdicke, würden das Überleben der Bäume in Perioden mit ausgeprägtem Wassermangel begünstigen. Diese Idee wird durch signifikante Zusammenhänge zwischen der Holzdicke und den hydraulischen Eigenschaften des Splintholzes sowie durch die gefundenen Beziehungen zwischen den ökologischen Vorlieben der Provenienzen in ihrer Herkunftsregion und der Dichte ihres Holzes in den Regionen Frankreichs, in denen sie eingebracht wurden, belegt: Herkünfte aus trockenen Regionen haben die Tendenz, ein Holz zu entwickeln, das ähnliche Eigenschaften zeigt wie dasjenige von Bäumen, die Trockenperioden überlebten. Die Beziehung Holzdicke-Überleben konnte zwar klar herausgestellt werden, jedoch zeigen die Unterschiede zwischen den Standorten, dass die Wirkungsmechanismen komplex sind und grösstenteils noch nicht verstanden werden.

Avec plus de 400 000 ha, le douglas (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco) est l'une des essences les plus plantées en France. Originnaire de l'ouest de l'Amérique du Nord, cette essence introduite est appréciée des gestionnaires forestiers pour sa croissance rapide et la qualité de son bois. Cependant ses performances de productivité pourraient être compromises dans le contexte d'augmentation de la fréquence des sécheresses. Suite à la sécheresse exceptionnelle de 2003, le douglas a en effet connu des dysfonctionnements importants (mortalité, pertes foliaires, réduction de croissance ...) et durables marquant l'entrée dans une phase de dépérissement. Les objectifs de ce travail sont (1) de vérifier si la sécheresse est l'aléa induisant le dépérissement, (2) de déterminer les facteurs écologiques et sylvicoles de vulnérabilité à la sécheresse et (3) de contribuer à l'exploration de la variabilité génétique de la réponse à la sécheresse au travers de l'étude de provenances issues de l'aire naturelle. L'analyse des signalements du Département de la Santé de la Forêt a montré que les deux principales régions affectées par ces dépérissements post 2003 sont la Bourgogne et le nord-est de la région Midi-Pyrénées. L'étude dendro-écologique menée dans ces deux régions nous a permis de démontrer (1) la très forte sensibilité de la croissance radiale à l'intensité du déficit hydrique du sol, (2) que si la sécheresse exceptionnelle de 2003 est l'aléa déclenchant du dépérissement, les sécheresses récurrentes entre 2003 et 2006 ont induit une perte de croissance radiale prolongée, (3) que les sols à faible réserve utile constitue un facteur de vulnérabilité au dépérissement. La fertilité minérale du sol évaluée par bio-indication apparaît comme un facteur clé de la récupération de la croissance. Lors de l'étude génétique, aucune différence de croissance en réponse à la sécheresse n'a pu être mise en évidence entre les provenances Washington et Oregon. L'ensemble de ces résultats permet de proposer des recommandations aux gestionnaires pour réduire les risques de dépérissement induits par la sécheresse.

Mots clé : douglas, dépérissement, sécheresse, croissance, provenance

Diversity of Douglas-fir response to soil water deficit and vulnerability to decline

With more than 400 000 ha, Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) is one of the most widely planted species in France. This introduced species native of western North America, is forest managers appreciated for its rapid growth and quality of its wood. However, its productivity performance could be compromised in the context of increased frequency of droughts. Following the exceptional drought of 2003, Douglas has indeed experienced major and durable shortcomings (mortality, leaf loss, reduced growth ...) marking the entry into a phase of decline. The objectives of this work are (1) to check if the hazard inducing decline is drought, (2) to determine the ecological and silvicultural factors of vulnerability to drought and (3) contribute to the exploration of the variability genetic response to drought through the study of provenances from the natural range. Analysis of reports of the Department of Health Forest showed that the two main areas affected by the dieback are post 2003 Burgundy and northeast of the Midi-Pyrenees. The dendro-ecological study conducted in these two regions allowed us to demonstrate (1) the high sensitivity of radial growth in the intensity of soil moisture deficit, (2) if the exceptional drought of 2003 is the decline inducing hazard, recurrent droughts between 2003 and 2006 induced a prolonged loss of radial growth, (3) that soils with low reserves are a factor of vulnerability to dieback. Mineral soil fertility assessed by bio-indication appears as a key factor in the recovery of growth. In the genetic study, no difference in growth in response to drought could be demonstrated between Washington and Oregon provenances. All these results allow us to make recommendations to managers to reduce the risk of dieback induced by drought.

Key-words : Douglas-fir, decline, drought, growth, provenance

INRA - Centre de Recherches d'Orléans

Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestière
2163 Avenue de la pomme de pin CS 40001 ARDON
F-45075 ORLEANS Cedex 2, FRANCE

