

Master 2 Ecosystèmes Terrestres et Action de l'Homme - Université d'Orléans

Etude de la variation de la réponse microdensitométrique du mélèze (*Larix decidua*, Mill.) au climat à deux niveaux altitudinaux

MARIN Sara

INRA d'Orléans, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Avenue de la pomme de pin, BP 20619-ARDON, 45166 Ardon, France

Encadrement : Philippe Rozenberg

Résumé La réponse du mélèze (*Larix decidua*) aux variations environnementales a été étudiée à l'aide de profils microdensitométriques, obtenus sur deux populations situées à des altitudes différentes dans les Alpes françaises. Nous avons utilisé des variables microdensitométriques et des données climatiques pour analyser la réponse microdensitométrique de ces populations aux variations de leur environnement. Les résultats montrent l'existence de différences significatives de cette réponse entre les deux populations et entre les années, pour toutes les variables. De façon surprenante, la croissance radiale est plus importante en altitude. Les cernes des arbres à haute altitude ont un contraste densité du bois initial – densité du bois final plus faible. La densité du bois initial diminue avec l'augmentation de la température liée au changement climatique. D'autres facteurs peuvent aussi intervenir comme les pics de pullulations de la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera diniana*). La croissance radiale et la fabrication du bois du mélèze sont déterminées par des interactions complexes entre facteurs favorables et/ou limitants, changeants dans le temps et dans l'espace.

Mots-clés : climat, croissance radiale, densité du bois, gradient altitudinal.

Master 2 Ecosystèmes Terrestres et Action de l'Homme - Université d'Orléans

Etude de la variation de la réponse microdensitométrique du mélèze (*Larix decidua*, Mill.) au climat à deux niveaux altitudinaux

MARIN Sara

INRA d'Orléans, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Avenue de la pomme de pin, BP 20619-ARDON, 45166 Ardon, France

Encadrement : Philippe Rozenberg

Résumé La réponse du mélèze (*Larix decidua*) aux variations environnementales a été étudiée à l'aide de profils microdensitométriques, obtenus sur deux populations situées à des altitudes différentes dans les Alpes françaises. Nous avons utilisé des variables microdensitométriques et des données climatiques pour analyser la réponse microdensitométrique de ces populations aux variations de leur environnement. Les résultats montrent l'existence de différences significatives de cette réponse entre les deux populations et entre les années, pour toutes les variables. De façon surprenante, la croissance radiale est plus importante en altitude. Les cernes des arbres à haute altitude ont un contraste densité du bois initial – densité du bois final plus faible. La densité du bois initial diminue avec l'augmentation de la température liée au changement climatique. D'autres facteurs peuvent aussi intervenir comme les pics de pullulations de la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera diniana*). La croissance radiale et la fabrication du bois du mélèze sont déterminées par des interactions complexes entre facteurs favorables et/ou limitants, changeants dans le temps et dans l'espace.

Mots-clés : climat, croissance radiale, densité du bois, gradient altitudinal.

ABSTRACT

Larch's response (*Larix decidua*) to environmental variation was studied using microdensity profiles, obtained on two populations located at two different elevations in the French Alps. We used microdensity variables and climatic data to analyze the microdensity response of these populations to their environment variations. Results show significant differences for this response between both populations and among years for all variables. Surprisingly, radial growth is greater in altitude. Tree rings have a lower density contrast between earlywood and latewood at the highest elevation. Earlywood density decreases with the temperature increase related to the climate change. Other factors, such as proliferation peaks of the larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) are also possibly involved. Larch radial growth and wood production are determined by complex interactions between favourable and/or limiting factors, changing with time and space.

Keywords: altitudinal gradient, climate, density of wood, radial growth.

INTRODUCTION

Dans les régions montagneuses, les conditions environnementales deviennent plus stressantes pour les végétaux au fur et à mesure que l'altitude augmente : la variation des conditions environnementales détermine l'étendue altitudinale de la distribution de chaque espèce (Massaccesi et al. 2008). La température moyenne annuelle diminue progressivement de plus de 7°C tous les 1000 mètres, tandis que les précipitations ont tendance à augmenter avec l'altitude (Sergio et Pedrini, 2007).

Différents travaux sur diverses espèces (*Metrosideros polymorpha*, *Nothofagus pumilio*, *Picea schrenkiana*) montrent que la croissance des arbres diminue avec l'altitude (Fisher et al. 2007, Massaccesi et al. 2008, Wang et al. 2005). Une étude sur *Sabina prezewalskii*, espèce du plateau Tibétain, démontre que cette diminution de croissance est régie par divers facteurs climatiques complexes : la croissance des arbres de basse altitude est sensible aux précipitations du mois de mai et juin, ainsi qu'aux températures estivales. Alors qu'à haute altitude, la température devient le seul facteur limitant la croissance. Les auteurs concluent que l'influence des précipitations sur la croissance diminue avec l'altitude (Jianfeng et al. 2008). Un article concernant le hêtre austral (*Nothofagus solandri*) en Patagonie a mis en évidence que la réduction du taux de croissance avec l'altitude était liée au

raccourcissement de la saison de végétation (Coomes et Allen 2001). D'autres études montrent que la diminution de la croissance est causée par le raccourcissement de la saison de croissance au travers du ralentissement de processus physiologiques sensibles à l'abaissement des températures en altitude (Splechtna et al. 2000).

Les facteurs environnementaux jouent un rôle majeur dans le métabolisme de la formation du bois (Jianfeng et al. 2008, Martinez Meier et al. 2008a). Chez les résineux, la plus grande partie du bois est formé d'un seul type cellulaire, les trachéides, responsables notamment du transport de la sève brute des racines vers les feuilles. Dans les régions tempérées, les variations annuelles du climat et de la photopériode provoquent l'accumulation des trachéides sous forme de cernes annuels structurés en une succession de bois initial et de bois final. Le bois initial (ou bois de printemps) se forme au début de la saison de végétation. De faible densité, il est composé de trachéides de gros diamètre avec des parois minces. Le bois final (ou bois d'été), de densité élevée, se forme en fin de saison de végétation et est constitué de trachéides de petit diamètre à parois épaisses (Plomion et al. 2001, Wilkes 1987). De nombreuses études dendrochronologiques ont mis en évidence des relations entre certaines caractéristiques des cernes et les variations inter-annuelles du climat (Fritts 1971). Les variations des caractéristiques inter-cerne et intra-cerne, notamment de l'anatomie du bois, peuvent être précisément décrites par la technique de la microdensitométrie (Rathgeber et al. 2006). Les variations intra-cerne de la microdensité du bois sont liées aux variations du climat pendant la saison de végétation (Domec et Gartner 2002, Martinez Meier et al. 2008b). Ainsi, la réponse des arbres aux variations du climat peut être étudiée à l'aide des profils microdensitométriques.

L'altitude affecte non seulement la croissance radiale, mais aussi la densité du bois : des études sur *Abies lasiocarpa* en Colombie Britannique (Splechtna et al. 2000) et sur *Quercus petrae* (Bergès et al. 2008) en France montrent une diminution significative de la densité du bois lorsque l'altitude augmente. Bergès et al. (2008) expliquent cette réduction de densité par la diminution de la teneur en eau du sol et par son appauvrissement en éléments minéraux avec l'altitude. A notre connaissance, aucune étude ne parle de lien possible entre température et densité du bois le long d'un gradient altitudinal. Par contre, certaines études ont mis en évidence une augmentation de la densité intra-cerne en relation avec l'augmentation de la température et la diminution de la disponibilité en eau du sol au cours de la saison de végétation (Dalla-Salda et al. 2009, Martinez Meier et al. 2008b, Sanchez-Vargas et al. 2007). Les variations de la densité intra-cerne sont liées aux propriétés hydrauliques du bois et à sa capacité à conduire la sève brute (Dalla-Salda et al. 2009).

L'étude de l'enregistrement par le bois de la réponse des arbres aux variations du climat permet d'expliquer les variations du fonctionnement de l'arbre dans le temps sur autant d'années que de cernes disponibles dans le tronc. En France, certains conifères sont distribués sur des gradients altitudinaux dépassant parfois 1000 mètres. C'est le cas du Mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.), espèce à feuilles caduques, endémique des forêts montagneuses de certaines parties des Alpes, capable de s'accommoder de fortes variations de températures (Albert et al. 2008). Notre objectif est de faire une analyse préliminaire de la variation de la réponse microdensitométrique de deux populations de mélèzes des Alpes françaises, situées à deux altitudes différentes (2300 et 1700 mètres). Pour cela, nous avons utilisé l'analyse rétrospective des 41 cernes successifs produits par la croissance des arbres entre 1967 et 2007. Nous avons recherché s'il existait des différences entre niveaux altitudinaux pour les caractéristiques des cernes fabriqués durant la période étudiée. Nous avons également étudié les liens entre les caractéristiques des cernes et les variations inter-annuelles du climat. Dans un peuplement forestier fermé, la croissance des arbres entraîne généralement une augmentation de la compétition entre arbres et donc une diminution de la croissance radiale (Lanier 1994). D'après Lebougeois et al. (2001) le changement climatique entraîne une augmentation de la température, notamment plus rapide en altitude (Ruiz et al. 2008). Est-ce que cette augmentation de la température a un effet sur la croissance du mélèze ? Nous avons regroupé et confronté les résultats obtenus puis nous les avons discutés, notamment dans le contexte de ce changement climatique.

MATERIELS ET METHODES

I) Matériel végétal

Les échantillons de bois collectés proviennent de populations naturelles de mélèzes distribuées le long d'un gradient altitudinal marqué. Ce gradient se situe en France, dans la forêt communale de Villard-Saint-Pancrace, dans le département des Hautes-Alpes. Dans cette forêt, gérée par l'ONF (Office National des Forêts), deux placettes ont été récemment installées par l'INRA à deux altitudes différentes :

- une placette située à 2300 mètres : p2300 (juste en dessous de la limite altitudinale supérieure du mélèze sur ce site),
- et une autre située à 1700 mètres : p1700 (milieu de la distribution altitudinale du mélèze sur ce site) (Figure 1).

Le Tableau 1 résume les caractéristiques des deux placettes de cette étude.

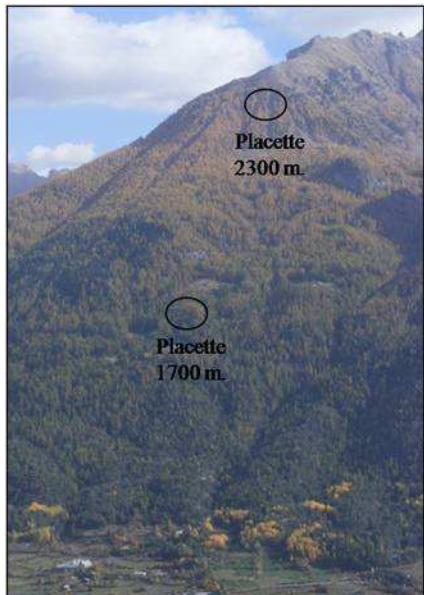


Tableau 1. Description des placettes.

	p2300	p1700
Coordonnées géographiques (GPS)		
Latitude (m)	1992436,281	1993439,409
Longitude (m)	939950,265	938942,235
Altitude	2300 mètres	1700 mètres
Pente moyenne	20,7 °	16,6 °
Nombre d'arbres	200	200
Densité du peuplement	390 arbres/ha	402 arbres/ha
Age moyen du peuplement		
45-80 ans	78 individus	41 individus
80-100 ans	36 individus	46 individus
> 100 ans	33 individus	51 individus
Nombre de profils microdensitométriques exploitables	147	138

Figure 1. Gradient altitudinal mélèze, avec repérage des deux placettes étudiées.

Dans chacune des placettes, 200 mélèzes ont été repérés, marqués et mesurés (distance entre arbres, pente, positionnement GPS). Durant l'automne 2008 (septembre-octobre), une carotte de bois a été récoltée sur chaque arbre, soit 400 carottes. Ces échantillons de bois (Figure 2b) ont été prélevés à l'aide d'une tarière de Pressler de 5 mm de diamètre (Figure 2a), à une hauteur d'environ 1,30 mètre selon une orientation constante sud-nord. Ensuite, ces carottes ont été placées dans une boîte de récolte (plaque alvéolée de polycarbonate) puis séchées 2 à 4 mois au laboratoire afin d'atteindre un taux d'humidité stable d'environ 12%. Enfin, ces échantillons ont été sciés avec une scie-fraise à lames jumelles (Figure 2c), pour obtenir des planchettes de bois (Figure 2d) d'épaisseur uniforme (Millier et al. 2006). La date de récolte des échantillons permet de déterminer l'année de formation du dernier cerne. Le millésime des cernes précédents se déduit de ce cerne de référence. L'observation des planchettes de bois nous a permis d'affecter chaque arbre à l'une des trois classes d'âge suivantes : 45-80 ans, 80-100 ans ou plus de 100 ans.

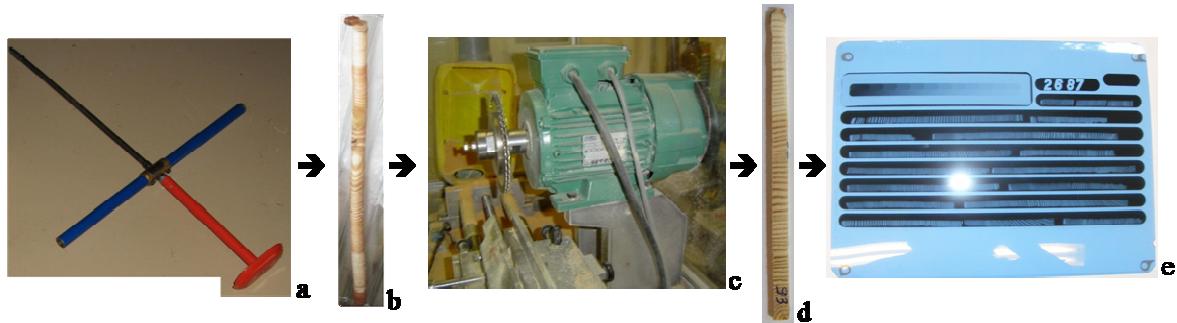


Figure 2. Tarière de Pressler (a), carotte de bois (b), scie-fraise à lame jumelles (c), planchette de bois découpée dans une carotte (d), image radiographique aux rayons X (e).

II) Données climatiques

Les données climatiques destinées à être mises en relation avec les profils microdensitométriques ont été collectées à partir de diverses sources. L'Unité de Service Agroclim de l'INRA d'Avignon a réuni les températures minimum, maximum et les précipitations journalières de 1964 à 2005 de la station Météo-France de Briançon. Cette station est située à 1324 mètres d'altitude, à environ 3 km du dispositif expérimental, dans la même vallée. A l'INRA d'Orléans, nous avons récupéré les données climatiques mensuelles, de 1950 à 2005, de deux stations Météo-France des Hautes-Alpes : Embrun, située à 871 mètres et Ceillac, située à 1665 mètres d'altitude. Enfin, Agroclim a installé des stations météorologiques au sein des placettes, avec un capteur abrité selon les normes d'Agroclim à 1,5 m de hauteur et un autre enterré à 30 cm dans le sol, tous deux connectés à une centrale d'enregistrement. A ce jour ces stations ont permis d'acquérir des données climatiques journalières (températures minimums et maximums) de janvier 2008 à février 2009 sur les deux placettes, avec toutefois des données manquantes suite à des problèmes techniques.

III) Méthodes

A) Obtention des profils microdensitométriques

Les planchettes de bois ont été analysées par la technique de la microdensité indirecte aux rayons X (Polge 1966), méthode basée sur l'absorption différentielle du rayonnement X en fonction des variations locales de densité le long d'un échantillon de bois. L'image obtenue est une radiographie (Figure 2e) et présente des variations fines de niveau de gris, entre et à l'intérieur des cernes (Mothe et al. 1998, Polge 1966). Ces radiographies sont

ensuite numérisées à l'aide d'un scanner bureautique haut de gamme à une résolution de 3600 pixels par pouce avec 8 bits par pixel. Une échelle de densité connue permet de transformer chaque intensité de gris en une valeur de densité. Les variations de densité le long de l'échantillon sont quantifiées sous forme de profils microdensitométriques (Figure 3) à l'aide du logiciel WinDENDRO, Regent Instruments Inc. (Guay et al. 1992). Celui-ci permet principalement d'étalonner la relation niveau de gris-densité et de délimiter les cernes. Le long d'un profil radial, les valeurs de densité se succèdent tous les 10 microns.

Après ces différents traitements, le nombre d'échantillons exploitables est de 147 pour la placette à 2300 mètres et de 138 pour la placette à 1700 mètres. La réduction du nombre d'échantillons est due aux images radiographiques de certains échantillons qui ne permettent pas de repérer précisément l'emplacement des limites de cernes, les raisons étant liées aux caractéristiques des échantillons eux-mêmes. Des profils avec des limites de cernes absentes ou imprécises sont inutilisables.

La variation inter-cerne dans le bois juvénile (15 à 30 premiers cernes depuis le cœur selon les espèces et les caractères utilisés pour définir le bois juvénile (Zobel et Prague 1998)) est fonction de l'environnement et de l'effet âge cambial lié au vieillissement du cambium. Cet effet est généralement considéré comme négligeable au-delà du 30^{ème} cerne (Zobel et Prague 1998). En travaillant sur les 40 derniers cernes d'arbres qui en possèdent au moins 70, on peut raisonnablement négliger cet effet âge cambial et attribuer la totalité de la variation inter-cerne à l'environnement. L'étude des profils microdensitométriques s'est donc effectuée sur le nombre minimum de cernes communs à tous les arbres de l'échantillon et situé au-delà du 30^{ème} cerne, soit 41 cernes correspondant aux années 1967 à 2007.

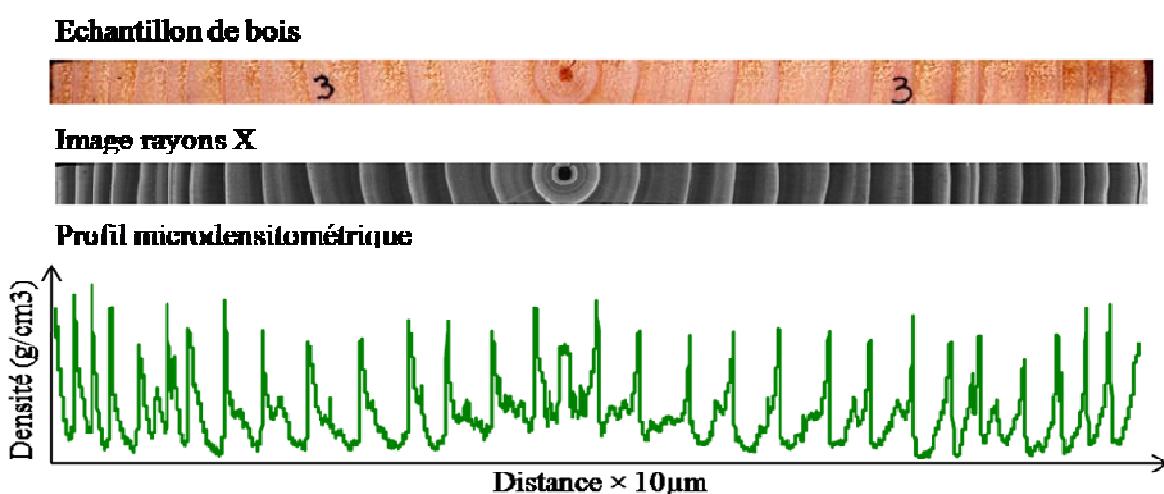


Figure 3. Microdensité aux rayons X.

B) Calcul des variables

Chaque profil microdensitométrique contient plusieurs dizaines de milliers de valeurs de densité et est difficilement exploitable tel quel. Une fonction écrite avec le langage R (R Development Core Team 2008) permet de résumer l'information contenue dans les profils en quelques variables. Un premier programme permet de calculer dans chaque cerne la limite bois initial-bois final. Pour le calcul de cette limite nous avons utilisé la méthode de la moyenne des extrêmes, la limite bois initial-bois final étant située à l'emplacement de valeur de densité égale à la moyenne de la densité minimum et maximum dans le cerne (Figure 4) (Vargas-Hernandez et Adams 1991). Ensuite, un deuxième programme calcule les variables intra-cernes à partir des limites de cernes et de la limite bois initial-bois final. Dans cette étude nous utilisons les variables classiques suivantes : la largeur du cerne (La), la largeur du bois initial (Li) et la largeur du bois final (Lf), la densité moyenne du cerne (Do), la densité minimum (Mi) et maximum (Ma), la densité moyenne du bois initial (Di) et la densité moyenne du bois final (Df) (Figure 5).

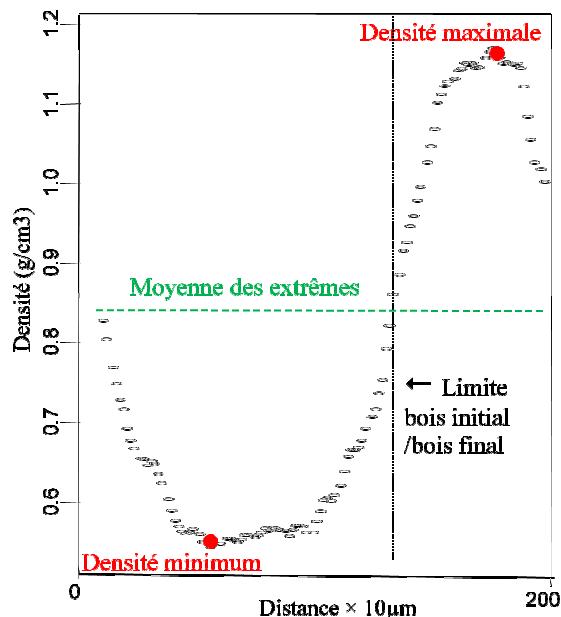


Figure 4. Limite bois initial/bois final calculée à partir de la moyenne des extrêmes.

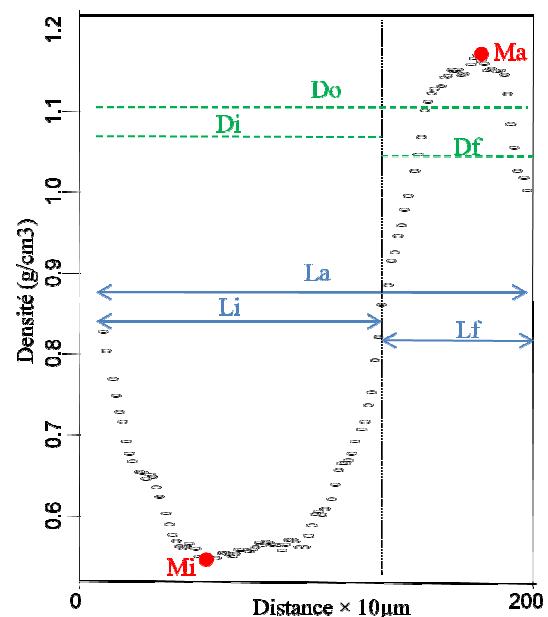


Figure 5. Variables intra-cerne.

C) Analyse des données

Une analyse de corrélations entre variables microdensitométriques au niveau placette a été effectuée pour mettre en évidence la présence d'éventuelles variables redondantes susceptibles d'être éliminées de l'analyse.

Ensuite, plusieurs analyses de variance (ANOVA) des variables microdensitométriques ont été réalisées pour rechercher l'existence de différences significatives entre années, entre classes d'âges et entre placettes. Le premier modèle a permis de rechercher s'il existait des différences significatives entre années (cernes), entre placettes, entre classes d'âge et au niveau des interactions doubles (Equation (1)) :

$$Y_{ijkl} = \mu + P_i + CA_j + M_k + (P.CA)_{ij} + (P.M)_{ik} + (CA.M)_{jk} + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

où Y_{ijkl} est la variable observée, μ est la moyenne de la population observée, P_i est l'effet fixe de la $i^{\text{ème}}$ placette, CA_j est l'effet fixe de la $j^{\text{ème}}$ classes d'âge, M_k est l'effet fixe de la $k^{\text{ème}}$ années, $(P.CA)_{ij}$ est l'effet de l'interaction entre placettes et classes d'âge, $(P.M)_{ik}$ est l'effet de l'interaction entre placettes et années, $(CA.M)_{jk}$ est l'effet de l'interaction entre classes d'âge et années et ε_{ijkl} est l'erreur aléatoire.

Le deuxième modèle, un sous-modèle du modèle (1), a permis de rechercher s'il existait des différences significatives entre années (cernes) et entre classes d'âge au sein de chaque placette (Equation (2)) :

$$Y_{jkl} = \mu + CA_j + M_k + (CA.M)_{jk} + \varepsilon_{jkl} \quad (2)$$

où Y_{jkl} est la variable observée, μ est la moyenne de la population observée, CA_j est l'effet fixe de la $j^{\text{ème}}$ classes d'âge, M_k est l'effet fixe de la $k^{\text{ème}}$ années, $(CA.M)_{jk}$ est l'effet de l'interaction entre classes d'âge et années et ε_{jkl} est l'erreur aléatoire.

Enfin, le troisième modèle, un sous-modèle du modèle (2), a permis de rechercher s'il existait des différences significatives entre années (cernes) au sein de chaque classe d'âge dans chaque placette (Equation (3)) :

$$Y_{kl} = \mu + M_k + \varepsilon_{kl} \quad (3)$$

où Y_{kl} est la variable observée, μ est la moyenne de la population observée, M_k est l'effet fixe de la $k^{\text{ème}}$ années et ε_{kl} est l'erreur aléatoire.

Par la suite, nous avons analysé graphiquement les variations inter-annuelles des caractères microdensitométriques. Ces graphiques présentent les variations du caractère étudiée en fonction des années, de 1967 à 2007, pour chaque placette et pour chaque classe d'âge.

Pour les données climatiques, un indice de sécheresse adapté de l'indice climatique de De Martonne (De Martonne 1926) a été construit (Equation (4)) à l'aide des températures maximum et minimum et des précipitations quotidiennes provenant des données climatiques de Briançon.

$$IS = \frac{3 \times Tx + Tn}{10 + Pp} \quad (4)$$

où Tx est la température quotidienne maximum, Tn est la température quotidienne minimum et Pp sont les précipitations quotidiennes.

Enfin, le climat étant l'un des facteurs susceptible d'expliquer les variations inter-annuelles des caractéristiques de cernes, nous avons réalisé une analyse de corrélation pour rechercher des liens éventuels entre les caractéristiques des cernes des arbres étudiées et les variables climatiques disponibles au niveau de la saison de végétation. Nous avons défini arbitrairement une *saison de végétation étendue* (Sc), de façon à ce qu'elle englobe très probablement la saison de végétation réelle, inconnue. Cette saison de végétation arbitraire va du 1^{er} avril au 31 août. Nous avons découpé également cette saison de végétation en deux parties, une *1^{ère} partie de saison de végétation* (S1) du 1^{er} avril au 30 juin et une *2^{ème} partie de saison de végétation* (S2) du 1^{er} juillet au 31 août. Nous avons calculé les moyennes de la température minimum et maximum quotidiennes et le cumul des précipitations quotidiennes relevées à Briançon pour la 1^{ère} et la 2^{ème} partie et l'ensemble de cette saison de végétation, ce pour les années 1967 à 2005. Puis nous avons calculé le coefficient de corrélation de Pearson entre chacune de ces 9 variables climatiques et chacune des variables microdensitométriques de chaque arbre de notre échantillonnage, pour la série de cernes couvrant la même période, soit 1967 à 2005. Puis nous avons analysé les variations des valeurs de ces coefficients de corrélation en fonction de l'âge et de la placette des arbres.

RESULTATS

I- Variables microdensitométriques

A) Corrélations entre variables

L'analyse des corrélations phénotypiques entre variables au niveau placette montre que *Li* est fortement liée à *La*, tout comme *Mi* est liée à *Di* et *Ma* est liée à *Df* (coefficients de corrélation supérieurs ou égaux à 0.95, Tableau 2), ceci dans les deux placettes. Les variables *Li*, *Mi* et *Ma* peuvent donc être considérées comme redondantes et les résultats les concernant ont été éliminés de l'analyse de données.

Tableau 2. Coefficients de corrélation de Pearson entre variables microdensitométriques, au sein de chaque placette.

Placette 2300m		Placette 1700m					
		La	Li				
La		1					
Li	0,95***						
Lf	0,81***	0,59***					
Do	-0,08***	-0,20***	0,19***				
Di	-0,28***	-0,35***	-0,06***	0,91***			
Df	0,28***	0,34***	0,07***	0,50***	0,29***		
Mi	-0,30***	-0,37***	-0,07***	0,85***	0,97***	0,17***	
Ma	0,32***	0,39***	0,09***	0,42***	0,20***	0,97***	0,07***

Niveau de signification : probabilité < 0.001 ***, entre 0.001 et 0.01 ** et entre 0.01 et 0.05 *.

B) Analyses de variance

Les effets Placette (P), Classe d'âge (CA) et Millésime (M) sont tous les trois hautement significatifs pour toutes les variables, sauf l'effet Placette pour *Do* (Tableau 3). Par contre seul l'effet d'interaction Placette - Millésime est significatif pour toutes les variables. Les interactions Placette - Classe d'âge et Classe d'âge - Millésime ne sont pas significatives pour *Do* et *Di*. Toutes les autres interactions sont significatives pour toutes les variables (Tableau 3). Il est donc utile de présenter les résultats des analyses réalisées avec les modèles d'ANOVA 2 et 3 (Tableau 4). L'interaction Classe d'âge – Millésime n'est significative que dans la placette p2300 et uniquement pour *Do* et *Di*. On présente donc dans le tableau 3 les résultats de l'ANOVA 3, qui montrent que l'effet Millésime est significatif pour ces deux variables pour chacune des trois classes d'âge.

Tableau 3. Résultats de la valeur fixe F et de son niveau de signification pour l'analyse de variance modèle 1, présentant l'effet Placette (P), Classe d'Age (CA) et Année (cerne, M) et leurs interactions (P.CA, P.M, CA.M) pour chaque variable microdensitométrique.

	La	Lf	Do	Di	Df
P	1884,72***	688,61***	1,94 ns	356,16***	306,34***
CA	353,50***	309,20***	169,63***	32,57***	158,60***
M	33,33***	13,12***	39,91***	81,16***	21,28***
P.CA	9,63***	1,19 ns	63,32***	96,31***	0,47 ns
P.M	19,45***	6,18***	9,52***	11,71***	9,20***
CA.M	1,30*	0,72 ns	2,26***	2,65***	0,65 ns

Niveau de signification : probabilité < 0,001 ***, entre 0,001 et 0,01 **, entre 0,01 et 0,05 * et > 0,5 ns.

Tableau 4. Résultats de la valeur fixe F et de son niveau de signification pour les analyses de variance modèles 2 et 3, présentant l'effet Classes d'Age (CA), Année (cerne, M) et leur interaction (CA.M) par placette (tableau (a)), et l'effet Année (M) pour la placette p2300, par classe d'âge (tableau (b)) pour chaque variable microdensitométrique.

	La	Lf	Do	Di	Df		Do	Di
p2300						p2300 / M		
CA	144,26***	140,65***	231,24***	128,73***	113,98****	45-80 ans	26,12***	40,87***
M	33,81***	11,90***	34,18***	62,87***	18,56***	80-100 ans	5,17***	12,02***
CA.M	1,10 ns	0,79 ns	2,70***	3,32***	0,70 ns	> 100 ans	7,91***	15,92***
p1700								(b)
CA	255,78***	182,04***	24,92***	6,24**	56,54***			
M	12,78***	5,95***	17,05***	31,49***	12,89***			
CA.M	0,50 ns	0,34 ns	0,67 ns	0,54 ns	0,46 ns			

(a)

Niveau de signification : probabilité < 0,001 ***, entre 0,001 et 0,01 **, entre 0,01 et 0,05 * et > 0,5 ns.

C) Variations des caractères microdensitométriques

1) Croissance radiale (La, Lf)

Les courbes de croissance radiale (variations inter-annuelles des largeurs de cernes cumulées) par placette et par classe d'âge (Figure 6) montrent que les arbres de la p2300 poussent plus vite que les arbres de la p1700 dans chaque classe d'âge, durant la période 1967-2007. Les variations inter-annuelles des largeurs de cernes *La* en fonction des années (vitesse de croissance radiale), par placette et par classe d'âge sont représentées dans la figure 7. Pour toutes les classes d'âge et presque toutes les années, *La* est plus élevée pour p2300 que pour p1700. On observe des années exceptionnelles pour *La* pour toutes les classes d'âge dans les deux placettes : *La* est particulièrement faible en 1980, 1997 et durant la période 1973-1980. Durant cette dernière période *La* est particulièrement faible pour la classe

d'âge > 100 dans la placette p2300. La croissance radiale La est particulièrement forte en 1989 et 1995, et en 2005 uniquement dans la placette p2300.

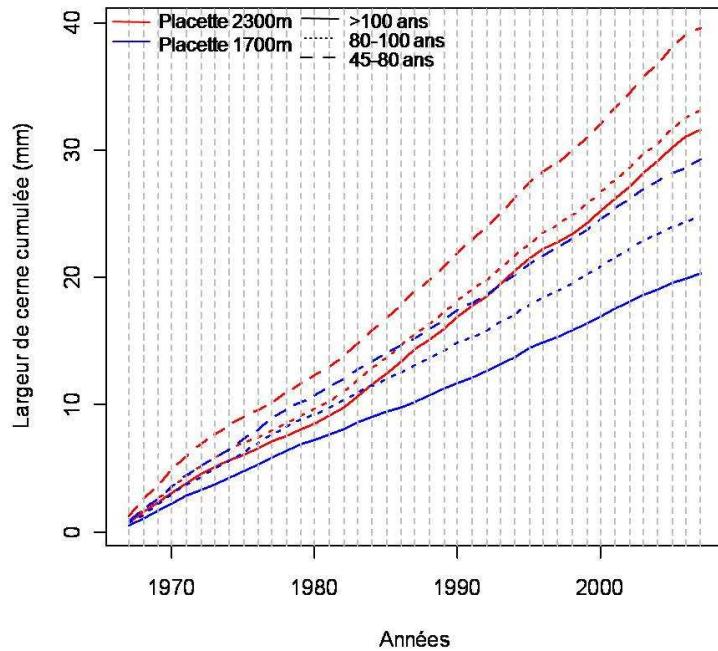


Figure 6. Croissance cumulée de 1967 à 2007 par classe d'âge et par placette.

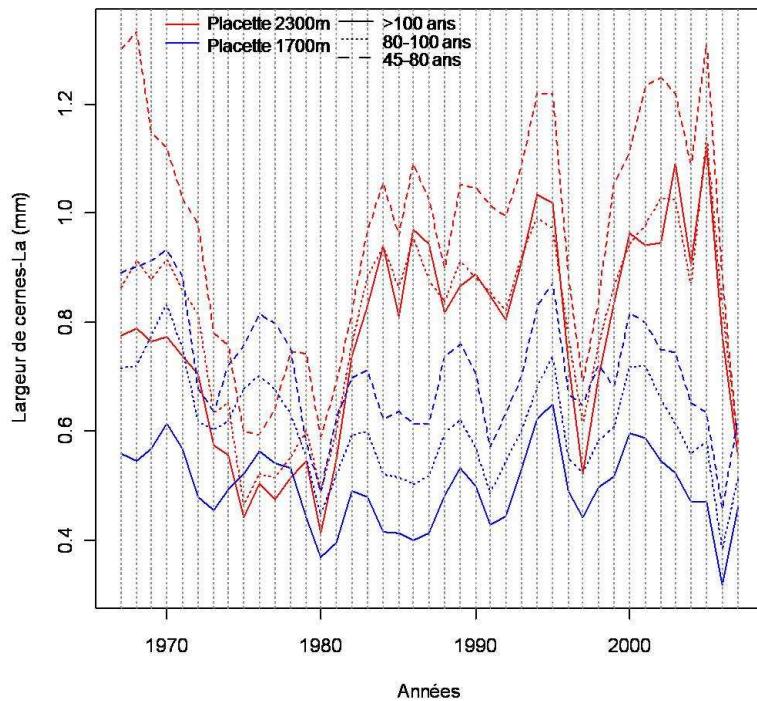


Figure 7. Variation de La (largeur de cerne, mm) par classe d'âge et par placette de 1967 à 2007.

Les courbes de variation de la largeur du bois final (L_f) par placette et par classe d'âge en fonction des années présentent la même tendance générale que La . Il faut noter la différence d'échelle pour l'axe des ordonnées entre la figure 6 (de 0,40 à 1,30mm) et la figure 8 (de 0,15 à 0,40 mm). Des variations de moins grande ampleur que pour La sont observées pour L_f (Figure 8). Comme pour La , on observe une diminution de L_f en 1980 et durant la période 1996-1997, mais pas pendant la période 1973-1980, et une augmentation en 1995 et en 2005 sur la placette p2300 seulement. Le coefficient de corrélation entre La et L_f est de 0,80 ($p<0.001$) (0,81($p<0.001$) pour p2300 et 0,82 ($p<0.001$) pour p1700) (Tableau 2).

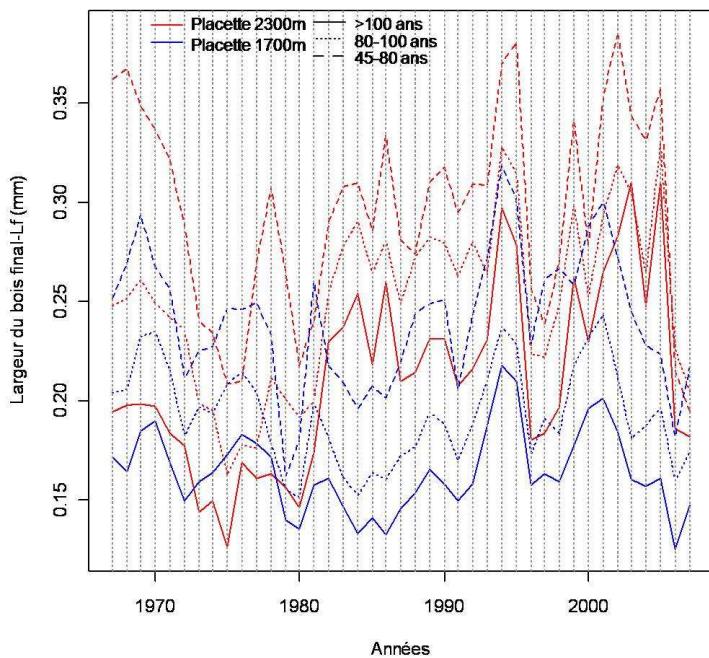


Figure 8. Variations de L_f (largeur du bois final, mm) par classe d'âges et par placette de 1967 à 2007.

2) Densité des cernes (Do , Di , Df)

La figure 9 montre les variations de la densité moyenne de cernes (Do) en fonction des années, pour chaque placette et pour chaque classe d'âge. On constate une diminution de Do au cours du temps pour la plupart des classes d'âge dans les deux placettes, avec des diminutions plus fortes en 1979 et 1996. Les arbres les plus jeunes de la placette p2300 présentent, contrairement aux autres classes d'âge, des valeurs élevées pour Do pendant la période 1973-1980. La figure 10 représente les variations de la densité du bois initial (Di) en fonction des années, pour chaque placette et pour chaque classe d'âge. On observe une tendance générale à la diminution de Di au fil des années dans les deux placettes, avec une diminution particulièrement forte en 1996. La figure 11 montre les variations de la densité du

bois final (Df) en fonction des années, pour chaque placette et pour chaque classe d'âge. La densité du bois final est plus élevée dans la placette p1700 et diminue fortement en 1973, 1980, 1996 et 2006. On observe dans la placette p2300, par rapport à la placette p1700, une densité plus élevée du bois initial et plus faible du bois final. En conséquence, la différence Df moins Di (aussi appelée contraste intra cerne) est plus importante dans la placette à 1700m que dans la placette à 2300m. La variable Do présente dans notre étude un comportement intermédiaire entre la variable Di et la variable Df .

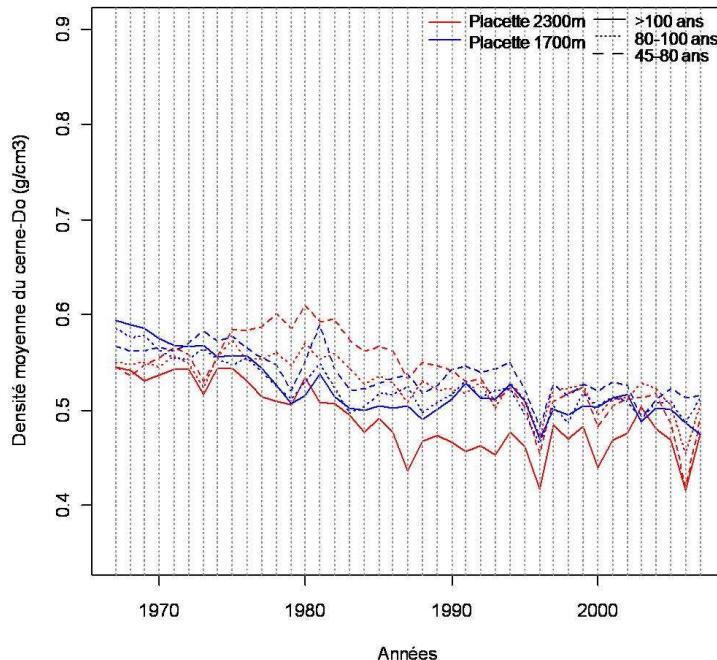


Figure 9. Variations de Do (densité moyenne du cerne, g/cm³) par classe d'âge et par placette de 1967 à 2007.

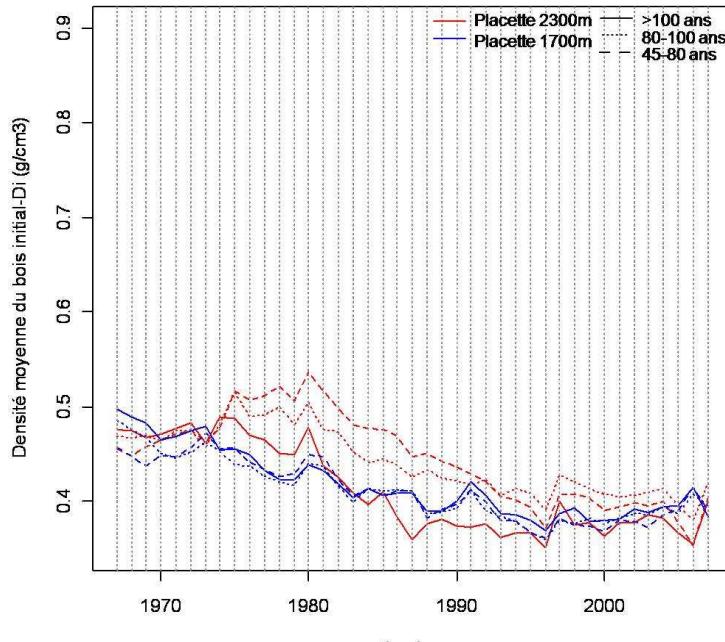


Figure 10. Variations de Di (densité du bois initial, g/cm³) par classe d'âge et par placette de 1967 à 2007.

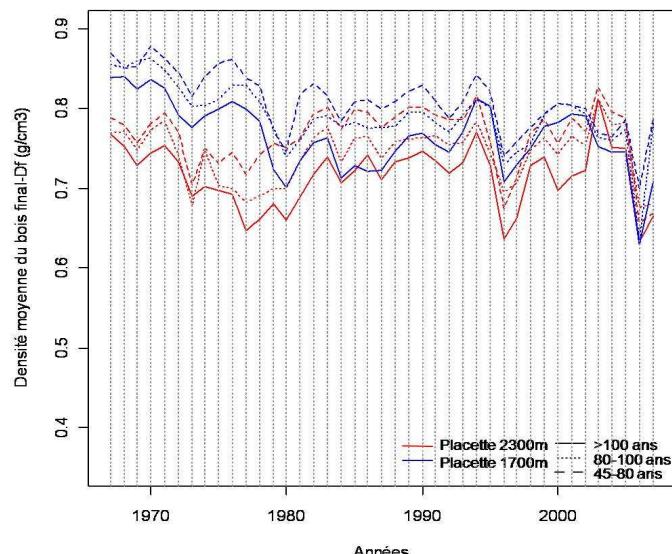


Figure 11. Variations de D_f (densité du bois final, g/cm³) par classe d'âge et par placette de 1967 à 2007.

II- Données climatiques

A) Stations météorologiques au sein des placettes

La figure 12 représente les variations des températures moyennes journalières du 22 janvier 2008 au 26 février 2009, relevées sur chaque placette. En général, la température est plus élevée à 1700 m qu'à 2300 m. Durant la saison de végétation (définie arbitrairement du 1^{er} avril au 31 août) les températures moyennes quotidiennes extrêmes de la placette p1700 varient de -8°C à 20°C et sur la placette p2300, de -13°C à 17°C.

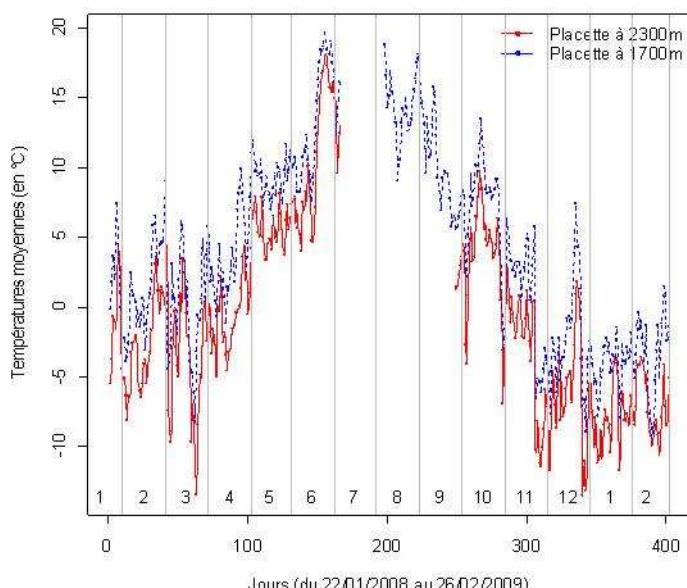


Figure 12. Variation sur l'année 2008 et le début de l'année 2009 des températures moyennes journalières par placette.

B) Station météorologique de Briançon

La figure 13 représente les variations des températures moyennes quotidiennes de la station Météo-France de Briançon entre 1965 et 2005, pendant la 1^{ère} et la 2^{ème} partie de la saison de végétation. Ces courbes permettent d'observer une période fraîche pendant les années 1970-1980, bien marqué pour la 1^{ère} partie de la saison de végétation. On observe également une saison de végétation particulièrement chaude, aussi bien en 1^{ère} qu'en 2^{ème} partie, en 2003.

La figure 14 représente les précipitations cumulées de Briançon entre 1965 et 2005, pendant la saison de végétation. Les précipitations de la 1^{ère} partie de la saison de végétation correspondent généralement à environ 20% des précipitations annuelles et sont accompagnées de températures relativement basses. En 2^{ème} partie de saison de végétation les précipitations sont plus faibles et les températures plus élevées. En 1980 et 2004 les précipitations sont peu abondantes durant toute la saison de végétation. Par contre en 1983 on observe un fort cumul de précipitations durant la 1^{ère} partie de la saison de végétation (environ 50% des précipitations annuelles) suivi par des précipitations faibles durant la 2^{ème} partie de la saison de végétation.

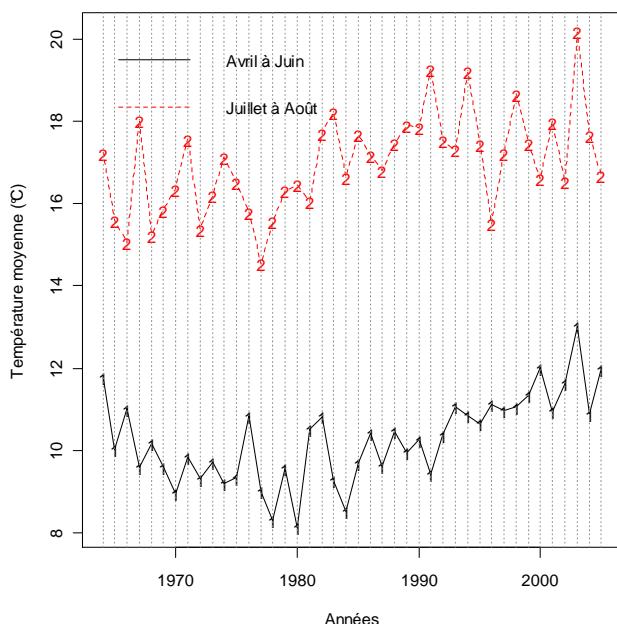


Figure 13. Variation des températures moyennes journalières de la 1^{ère} (avril à juin) et de la 2^{ème} (juillet-août) partie de la saison de végétation, de 1965 à 2005, données provenant de la station Météo-France de Briançon.

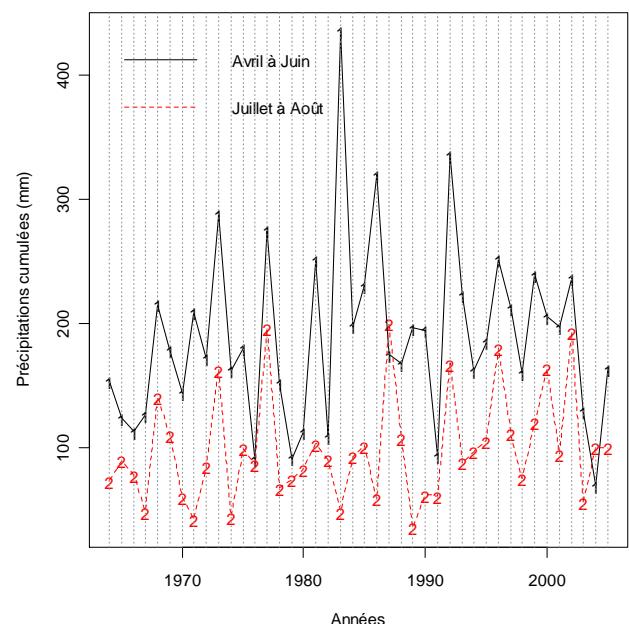


Figure 14. Variation des précipitations cumulées de la 1^{ère} (avril à juin) et de la 2^{ème} (juillet-août) partie de la saison de végétation, de 1965 à 2005, données provenant de la station Météo-France de Briançon.

La figure 15 montre un détail de la figure 8, représentant les variations de la température moyenne de la 1^{ère} partie de la saison de végétation de 1965 à 2005, comparée avec une courbe lissée mettant en évidence une tendance à plus long terme. Cette tendance montre d'abord une diminution de la température de la 1^{ère} partie de la saison de végétation pendant les années 1970-1980, suivie d'une augmentation progressive de 1980 jusqu'à la fin de la courbe, soit 2005.

La figure 16 représente les variations de l'indice de sécheresse de Briançon entre 1965 et 2005, calculé pour les deux parties de la saison de végétation. Cette courbe permet de repérer deux années particulièrement sèches, 1986 et 1996.

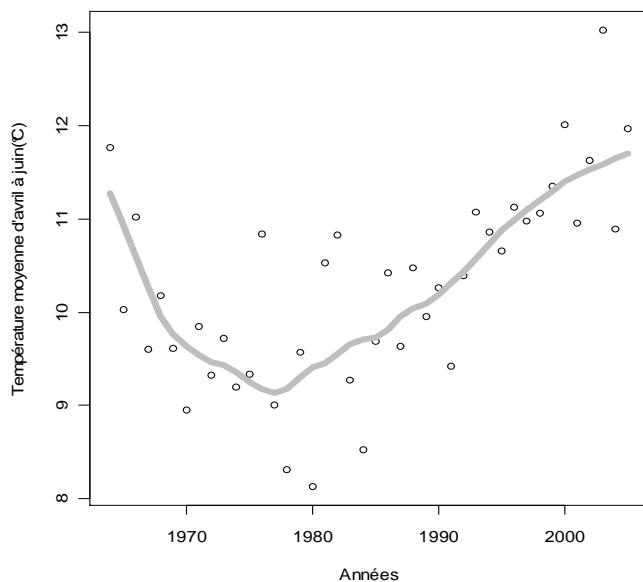


Figure 15. Températures moyennes journalières d'avril à juin, de 1965 à 2005, provenant de la station Météo-France de Briançon.

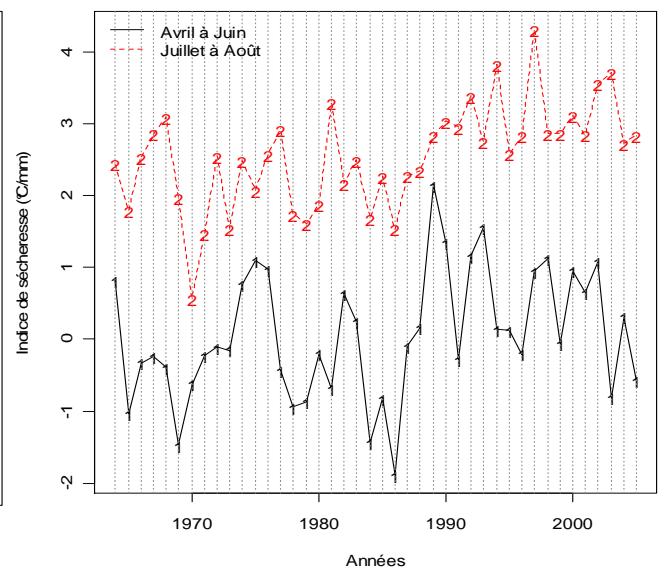


Figure 16. Indice de sécheresse d'avril à août de 1965 à 2005.

C) Stations météorologiques des Hautes-Alpes à différentes altitudes

La figure 17 représente les variations standardisées des températures moyennes annuelles de la station de Briançon et de deux autres stations des Hautes-Alpes situées l'une à plus haute et l'autre à plus basse altitude, Ceillac (1665m) et Embrun (871 m). Ces trois courbes montrent la même tendance générale : une stabilité de 1950 (1965 pour Briançon) à 1975 ou 1980, puis une augmentation marquée de 1975-1980 à 2005. Cette augmentation est plus rapide à Briançon et surtout à Ceillac qu'à Embrun, variant de 1°C à Embrun et de 1,5°C à Ceillac.

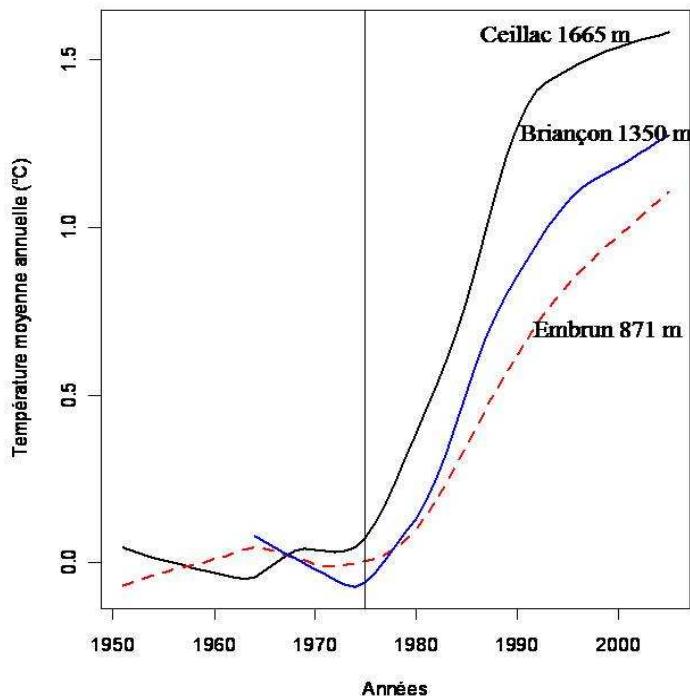


Figure 17. Variation de 1950 à 2005 des températures moyennes annuelles standardisées de trois stations Météo-France des Hautes-Alpes situées à différentes altitudes.

III- Corrélation entre variables microdensitométriques et données climatiques

L’analyse des corrélations au niveau placette et classe d’âge montre qu’il n’y a aucun lien significatif entre les variables microdensitométriques et les précipitations. Par contre, des corrélations ont été trouvées entre les températures minimum et maximum moyennes de la saison de végétation (entièrre, 1^{ère} ou 2^{ème} partie) et certaines variables microdensitométriques. Ces corrélations sont systématiquement légèrement plus fortes avec la température maximum. Le tableau 5 présente une sélection des principaux coefficients de corrélation de Pearson entre variables microdensitométriques et températures maximum relevées à Briançon, au sein de chaque placette, pour toutes les classes d’âge confondues. L’analyse des corrélations s’est effectuée avec les températures maximum de la saison de végétation complète (Sc, d’avril à août) pour *La* et *Do*. Pour *Di* nous avons utilisé la température de la 1^{ère} partie de la saison de végétation (S1, d’avril à juin) et pour *Lf* et *Df*, la température de la 2^{ème} partie de la saison de végétation (S2, juillet-août).

La largeur de cerne *La* et la largeur du bois final *Lf* sont modérément et positivement liées à la température moyenne de Sc et S1, respectivement, uniquement dans la placette p2300. *La* est corrélée avec la température de Sc, alors que *Lf* est corrélée avec la température de S2. La densité moyenne de cerne *Do* est modérément et négativement liée à la température

de Sc. La densité du bois initial *Di* est assez fortement et négativement liée à la température de S1. Cette relation existe dans les deux placettes mais est plus marquée dans la placette p2300. La densité du bois final *Df* est assez fortement et positivement liée à la température de S2, ce uniquement dans la placette p2300.

Tableau 5. Coefficients de corrélation de Pearson entre variables microdensitométriques et températures maximum de Briançon, au sein de chaque placette.

	La/Sc	Lf/S2	Do/Sc	Di/S1	Df/S2
p2300	0,52***	0,41**	-0,57***	-0,72***	0,72***
p1700	ns	ns	-0,51***	-0,63***	ns

Niveau de signification : probabilité < 0.001 ***, entre 0.001 et 0.01 **, entre 0.01 et 0.05 * et > 0.5 ns.

DISCUSSION

Les résultats présentés dans le tableau 3 montrent l'existence de différences significatives entre niveaux de facteurs pour tous les effets simples et pour toutes les variables microdensitométriques sauf *Do*. Il existe donc en particulier des différences significatives de la réponse microdensitométrique entre la placette p2300 et la placette p1700. Les moyennes de la largeur de cerne *La* et de la largeur du bois final *Lf* sont plus élevées sur la placette p2300 que sur la placette p1700 : autrement dit, la croissance radiale est plus importante en altitude dans notre étude, ce qui est contradictoire avec d'autres études qui montrent que la croissance diminue avec l'altitude (Fisher et al. 2007, Massaccesi et al. 2008, Wang et al. 2005). D'après nos mesures directes de température dans les deux placettes (Figure 12) la température est plus faible sur p2300 que sur p1700, ce qui ne permet pas d'expliquer la différence de croissance entre les deux placettes.

Parmi les autres facteurs susceptibles d'expliquer cette différence de croissance inattendue, il y a l'âge du peuplement et sa densité (Lanier 1994) dans les deux placettes. Dans notre étude, les deux placettes ont une densité de peuplement peu différente (390 arbres/ha sur p2300 et 402 arbres/ha sur p1700). Il semble peu probable qu'une aussi faible différence de densité de peuplement puisse expliquer une telle différence de croissance. Des analyses de statistiques spatiales permettront de comparer le statut de chaque arbre dans chaque placette en termes de compétition et donneront peut-être des indications utiles. Le mélèze d'Europe est une espèce de lumière qui trouve son optimum de développement avec une intensité d'éclairement maximal (Lanier 1994). Une meilleure exposition de la cime des

arbres à la lumière sur la placette p2300 que sur la placette p1700 liée à la proximité du sommet et à un effet d'ombrage diminué pourrait favoriser l'accès à la lumière en altitude. Une différence d'âge du peuplement est observée entre les deux placettes : les arbres sont plus jeunes en moyenne sur la p2300 (45-80 ans) que sur la p1700 (80-100 ans). Cette observation pourrait expliquer cette différence de croissance, les arbres jeunes poussant plus vite (Belingard et Tessier 1993). D'autres facteurs sont susceptibles d'expliquer cette croissance plus rapide à haute altitude : des précipitations plus abondantes en altitude, un sol plus riche avec une meilleure rétention en eau, ou une supériorité génétique des arbres de la placette p2300. Pour l'instant, les données permettant de tester ces hypothèses sont en cours d'acquisition et seront disponibles fin 2010.

L'absence de différence significative entre placettes pour la densité moyenne du cerne *Do* s'explique par la densité du bois initial *Di* plus élevée et la densité du bois final *Df* plus faible sur la placette p2300 par rapport à la placette p1700. Ces résultats montrent que la structure des cernes est différente entre les placettes : le contraste bois initial-bois final est plus faible sur la placette p2300 que sur la placette p1700.

Il existe aussi des différences significatives entre classe d'âge, avec une diminution des valeurs des variables microdensitométriques avec l'âge. Parmi les facteurs susceptibles d'expliquer cette diminution avec l'âge, il y a le début de sénescence qui peut provoquer chez les arbres les plus âgés un ralentissement des processus physiologiques lié à la formation du bois.

Sur la figure 6, on vérifie que la croissance radiale *La* est généralement supérieure sur la placette p2300. Cette croissance radiale diminue sur les deux placettes entre 1973 et 1980 et en 1996, avec une diminution de croissance bien plus importante sur p2300 que sur p1700. Cette forte diminution de croissance sur p2300 entraîne pendant les trois années 1975-76-77 une inversion du classement des deux placettes (figure 6) : la croissance devient même significativement plus faible sur p2300 que sur p1700 (résultats non présentés). Pendant la même période, la température relevée à Briançon diminue fortement, surtout en première partie de saison de végétation (figure 15) : puisqu'il y a un lien démontré entre croissance et température (Splechtna et al. 2000) il est possible d'attribuer cette baisse de croissance à la baisse de température. L'impact de cette baisse de température est probablement plus important en altitude (Jianfeng et al. 2008), par l'intermédiaire de l'effet cumulé du ralentissement de processus physiologiques et du raccourcissement de la durée de la saison de végétation (Splechtna et al. 2000) ce qui permet d'expliquer la diminution plus forte de la croissance radiale sur la placette p2300. Nous n'avons pas décelé de tendance générale

évidente pour la croissance radiale sur les 41 années de notre étude : nous pouvions nous attendre à observer soit une diminution de la croissance radiale liée à l'augmentation de la compétition entre arbres dans les peuplements (Lanier 1994), soit une augmentation de la croissance radiale liée à l'effet favorable de l'augmentation de la température attribuée au changement climatique (Figure 17) par un effet sur les processus physiologiques responsables de la formation du bois (Splechtna et al. 2000). Il est possible que dans notre étude ces deux effets se compensent pour aboutir à une croissance globalement uniforme sur toute la période considérée. L'analyse d'arbres en conditions de croissance libre (non soumis à la compétition) nous permettra peut-être de déceler un effet du changement climatique sur la croissance radiale.

Les figures 7 et 8 permettent d'observer la présence d'années exceptionnelles au niveau de *La* et *Lf*. Des croissances fortes sont observées en 1994-1995. L'analyse des données climatiques montre qu'en 1994 les conditions climatiques sont favorables : température minimum et précipitations sont élevées en 2^{ème} partie de la saison de végétation. Ces conditions climatiques sont favorables à la constitution de réserves, ce qui, associé à des conditions climatiques encore assez favorables en 1995, permet d'expliquer cette croissance élevée en 1994 et l'année suivante. Sur la figure 7, une diminution de *La* est observée en 1996 et en 2007. La figure 8 présente la même diminution pour *Lf* en 1996, plus une autre en 2006. Les données climatiques n'expliquent pas cette diminution de croissance. D'après les données mises à notre disposition par l'UR Zoologie Forestière de l'INRA d'Orléans, de fortes pullulations de la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera diniana*) ont été constatées à Briançon en 1979, 1996 et 2005 (Com. Pers. Alain Roques). La tordeuse du mélèze est un insecte défoliateur s'attaquant au mélèze et pouvant laisser des signatures typiques au sein des cernes en regard des années de pullulations (Weber 1997). Si l'éclosion des chenilles coïncide avec le débourrement des bourgeons de mélèze, les dégâts peuvent être spectaculaires. Une défoliation, même totale, ne provoque pas la mort de l'arbre mais diminue fortement ses réserves pour la création d'un nouveau feuillage. Une étude réalisée en Suisse a mis en évidence que ces attaques induisaient une réduction immédiate de la largeur du bois final et une diminution significative, de l'ordre de 40 %, de la croissance radiale l'année du dégât ou l'année suivante (Baltensweiler et al. 2008). Un lien entre attaque de la tordeuse du mélèze et diminution de la croissance radiale est donc probable pendant ces années. En 1996, une attaque en début de saison de végétation peut expliquer une diminution de *La* l'année de la défoliation. Par contre, une défoliation en fin de saison de végétation, diminuant les réserves

des arbres, expliquerait la diminution constatée de Lf l'année de l'attaque, c'est-à-dire en 2006, et la diminution de La l'année suivante, c'est-à-dire en 2007.

Les figures 9 à 11 permettent d'observer à la fois une tendance générale et la présence d'années exceptionnelles pour les variables de densité (Do , Di , Df). Sur les figures 9 et 10, on constate une tendance, visible sur les graphiques, à la diminution de Do et surtout de Di avec le temps. Cette diminution est confirmée par les résultats d'une régression linéaire montrant une baisse significative de la valeur de ces caractères en fonction des années (résultats non présentés).

Les figures 13 et 14 montrent une augmentation de la température au cours des années, surtout en 1^{ère} partie de la saison de végétation, mais ne montrent aucune tendance particulière au niveau des précipitations. La diminution de Di est la seule tendance générale au sein de nos données pouvant être mise en relation avec l'augmentation de la température observée à Briançon ainsi que dans d'autres stations météo des Hautes Alpes (Ceillac et Embrun, Figure 17). Les résultats de la régression linéaire entre Di et les millésimes des cernes réalisée au niveau de chaque placette (résultats non présentés) montrent que la diminution de Di en fonction du temps est plus rapide sur p2300 que sur p1700 : cette observation est cohérente avec les données de la figure 17 et les résultats publiés (Ruiz et al. 2008), qui montrent que l'augmentation de température attribuée au changement climatique est plus rapide en altitude. Mais une relation négative densité – température semble en contradiction avec ce qui a été observé par Dalla-Salda et al. (2009), Martinez Meier et al. (2008b) et Sanchez-Vargas et al. (2007) : ces auteurs ont mis en évidence, sur d'autres espèces et dans d'autres milieux, une augmentation de la densité intra-cerne en relation avec l'augmentation de la température. Notre observation est également contredite au niveau inter-cernes par les résultats de (Bergès et al. 2008) sur chêne montrant une diminution de la densité avec l'altitude, c'est à dire une relation positive entre densité et température. Mais, selon la gamme de variation observée, une augmentation de température pourrait soit plutôt augmenter la demande et diminuer la disponibilité en eau et donc tendre à augmenter la densité du bois (Dalla-Salda et al. 2009), soit plutôt favoriser les processus physiologiques associés à la croissance et donc tendre à augmenter la croissance et diminuer la densité du bois (Splechtna et al. 2000). Des études plus poussées sur l'impact de la température comme facteur limitant ou facteur favorable au sein et entre les saisons de végétation sont donc nécessaires.

Une diminution de Di et Df est observée en 1996 sur les figures 10 et 11. Cette année exceptionnelle peut également être mise en relation avec un pic de pullulation de la tordeuse du mélèze en 1996. Par contre, en 1980, Di et Df présentent un comportement différent : Di

est élevée et Df faible. Les figures 13 et 14 indiquent une année fraîche accompagnée de faibles précipitations tout au long de la saison de végétation permettant d'expliquer la diminution de Df . Mais nos données climatiques n'expliquent pas l'augmentation de Di .

Les variables microdensitométriques sont corrélées avec les températures de la saison de végétation (Tableau 4). Nous pouvons observer que Lf et Df augmentent quand les températures de la 2^{ème} partie de saison de végétation augmentent, tout comme La avec les températures de la saison de végétation complète. Par contre, Do et Di diminuent quand les températures respectives de la saison de végétation complète et de la 2^{ème} partie augmentent. Ces tendances générales expliquent une part des variations inter-annuelles, mais pas toutes les années exceptionnelles.

La variabilité des caractères microdensitométriques au cours du temps et avec l'altitude peut donc être expliquée en partie par des variables climatiques, les facteurs thermiques et hygrométriques ayant une action parfois conjointe, parfois disjointe, et les pics de pullulation de la tordeuse du mélèze. L'augmentation de température associée au changement climatique est peut-être responsable de la diminution de la densité du bois initial. D'autres facteurs, non pris en compte à ce stade de l'étude, seront étudiés par la suite : la compétition, la pédologie, le relief qui peuvent intervenir sur la variabilité des caractères du bois. L'hypothèse de l'existence d'une certaine variabilité génétique entre arbres des deux placettes sera prochainement testée : est-ce que la pression de sélection des environnements différents des deux placettes a entraîné la constitution d'une structure adaptative variable avec l'altitude ? Cette étude préliminaire nous permet de conclure que la croissance radiale et la fabrication du bois du mélèze sont déterminées par des interactions complexes entre facteurs favorables et/ou limitants, changeants dans le temps et dans l'espace.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce à un financement du Ministère de l'Agriculture (Programme 149 Forêt BOP 14901C). Je tiens à remercier P. Rozenberg pour son encadrement, F. Millier pour l'obtention des images aux rayons X, F. Huard pour les données climatiques et A. Roques pour les données sur la tordeuse du mélèze. Ma gratitude va également à l'équipe génétique de l'INRA d'Orléans pour leur aide précieuse sur le terrain, ainsi qu'aux personnes m'ayant soutenue tout au long de la réalisation de mon stage.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Albert, C., W. Thuiller, S. Lavorel, I. Davies and E. Garbolino. 2008. Land-use change and subalpine tree dynamics: colonization of *Larix decidua* in French subalpine grasslands. *J. Appl. Ecol.* 45:659–669.
- Baltensweiler, W., U.M. Weber and P. Cherubini. 2008. Tracing the influence of larch-bud-moth insect outbreaks and weather conditions on larch tree-ring growth in Engadine (Switzerland). *Oikos.* 117(2):161–172.
- Belingard, C. and L. Tessier. 1993. Etude dendroécologique compare de vieux peuplements de *Larix decidua* Mill. Dans les Alpes françaises du sud. *Dendrochronologia.* 11 :69–78.
- Bergès, L., G. Nepveu and A. Franc. 2008. Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *For. Ecol. Manage.* 255:567–579.
- Coomes, D. and R. Allen. 2001. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *J. Ecol.* 95:1084–1097.
- Dalla-Salda, G., A. Martinez-Meier, H. Cochard and P. Rozenberg. 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.
- De Martonne, E. 1926. L'indice d'aridité. *Bulletin de l'Association des géographes français.* 9:3–5.
- Domec, J. and B. Gartner. 2002. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J. Exp. Bot.* 379:2369–2379.
- Fisher, J. B., G. Goldstein, T.J. Jones and S. Cordell. 2007. Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Am. J. Bot.* 94:709–715.
- Fritts, H. 1971. Dendroclimatology and dendroecology. *Quaternary Res.* 1:419–449.
- Guay, R., R. Gagnon and H. Morin. 1992. A new automatic and interactive tree ring measurement system based on a line scan camera. *For. Chronicle.* 68:138–141.
- Jianfeng, P., G. Xiaohua, C. Fahu, L. Jinbao, L. Puxing and Z. Yong. 2008. Altitudinal variability of climate-tree growth relationships along a consistent slope of Anyemaqen Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Dendrochronologia.* 26:87–96.
- Lanier, L. 1994. Précis de sylviculture. ENGREF (Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts), 477p.
- Lebourgues, F., A. Granier and N. Bréda. 2001. Une analyse des changements climatiques régionaux en France entre 1956 et 1997. Réflexions en termes de conséquences pour les écosystèmes forestiers. *Ann. Sci. For.* 58:733–754.
- Martinez Meier, A., L. Sanchez, G. Dalla Salda, M.J. Pastorino, J. Gautry, L. Gallo and P. Rozenberg. 2008a. 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.* 65:102.

- Martinez-Meier, A., L. Sanchez, M.J. Pastorino, L. Gallo and P. Rozenberg. 2008b. 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.
- Massaccesi, G., F. Roig, G.J. Martinez Pastur and M.D. Barrera. 2008. Growth patterns of *Nothofagus pumilio* trees along altitudinal gradients in Tierra del Fuego, Argentina. *Trees*. 22:245–255.
- Millier, F., M. Verger and P. Rozenberg. 2006. Microdensitométrie sur arbres forestiers. *Le Cahier des Techniques de l'INRA*. Numéro Spécial 2006:87–91.
- Mothe, F., G. Duchanois, B. Zannier and J. Leban. 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois: méthode de traitement des données utilisée à l'Inra-ERQB (programme Cerd). *Ann. Sci. For.* 55:301–313.
- Plomion, C., G. Leprovost and A. Stokes. 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiol.* 127:1513–1523.
- Polge, H. 1966. Etablissement des courbes de variations de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur arbres vivants. Application dans les domaines technologiques et physiologiques. Thèse de doctorat, Université de Nancy. 215p.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available in: <http://www.R-project.org>.
- Rathgeber, C., V. Decoux and J.M Leban. 2006. Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann. For. Sci.* 63(7):699–706.
- Ruiz, D., H.A. Moreno, M.E. Gutiérrez and P.A. Zapata. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Sci. Total Environ.* 398:122–132.
- Sanchez-Vargas, N., L. Sanchez and P. Rozenberg. 2007. Plastic and adaptative response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Can. J. For. Res.* 37:2090–2095.
- Sergio, F. and P. Pedrini. 2007. Biodiversity gradients in the Alps: the overriding importance of elevation. *Biodivers. Conserv.* 16:3243–3254.
- Splechtna, B., J. Dobryas and K. Klinka. 2000. Tree-ring characteristics of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in relation to elevation and climatic fluctuations. *Ann. For. Sci.* 57:89–100.
- Vargas-Hernandez, J. and W.T. Adams. 1991. Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding. *Can. J. For. Res.* 21(12):1801–1807.
- Wang, T., H. Ren and K. Ma. 2005. Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Trees-Struct. Funct.* 19(6):736–742.
- Weber, U. M. 1997. Dendroecological reconstruction and interpretation of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreaks in two central alpine valleys of Switzerland from 1470-1990. *Trees-Struct. Funct.* 11(5):277–290.
- Wilkes, J. 1987. Interpreting patterns of variation in tracheid morphology in *Pinus* species. *Commonw. For. Rev.* 66(2):177–190.
- Zobel, B. and J. Sprague. 1998. Juvenile Wood in Forest Trees. Springer-Verlag, Berlin. 300p.