

Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française

Cyrille Rathgeber*, Joël Guiot, Philip Roche, Lucien Tessier

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, faculté des sciences et techniques de St-Jérôme, case 461, 13397 Marseille cedex 20, France

(Reçu le 9 juillet 1998 ; accepté le 27 octobre 1998)

Abstract – *Quercus humilis* increase of productivity in the Mediterranean area. Several recent studies have shown an increasing long-term growth trend for various forest tree species in western Europe. Nevertheless such studies have not yet been performed in Mediterranean Europe. The aim of this work is to analyse changes in productivity of some Mediterranean forest ecosystems compared with other medioeuropean forest ecosystems. Sixteen *Quercus humilis* (Miller) populations were sampled in south-east France. Tree ring widths were measured for each tree according to three radius, and annual basal area increments were calculated. Two growth indexes (*IP* and *IC*) were calculated with two different standardization techniques, in order to remove age and interstation productivity effects. From the *IP* and *IC* indexes we can see that there was a productivity increase during the last century, this increase being evaluated at 100 % (*IC* index). These results indicate that the Mediterranean forest ecosystems have shown a high productivity increase over the last century, as have the medioeuropean forest ecosystems. The best hypothesis to explain this increasing long-term growth trend is a direct CO₂ fertilization along with N deposition fertilization. (© Inra/Elsevier, Paris.)

global change / CO₂ / productivity / Mediterranean area / *Quercus humilis*

Résumé – De nombreuses études, réalisées en Europe de l'Ouest, ont montré que plusieurs espèces d'arbres forestiers présentent, pour le XX^e siècle, une augmentation de productivité. De telles études font défaut en Europe méditerranéenne. L'objectif de ce travail est donc d'analyser les variations de croissance de seize populations de chênes pubescents (*Quercus humilis* Miller), réparties dans toute la Provence calcaire (sud-est de la France). Pour chaque arbre l'épaisseur des cernes a été mesurée pour calculer les surfaces d'accroissement annuel. Deux indices de croissance (*IC* et *IP*) libérés des effets de l'âge et des différences de productivité interstationnelles sont calculés par deux méthodes différentes. L'indice *IP* montre une augmentation de la productivité moyenne du chêne pubescent. L'indice *IC* permet d'évaluer cette augmentation de productivité. Ces résultats montrent que les chênes pubescents des forêts méditerranéennes françaises enregistrent, tout comme certaines espèces du nord de l'Europe, une augmentation de productivité au cours du XX^e siècle. L'hypothèse la plus probable pour expliquer cette augmentation de productivité est une fertilisation directe par le CO₂ atmosphérique couplée à une fertilisation par les dépôts de particules atmosphériques azotés. (© Inra/Elsevier, Paris.)

changement climatique / CO₂ / productivité / Provence / *Quercus humilis*

* Correspondance et tirés à part.
Tél. (33) 04 91 28 85 32 ; fax (33) 04 91 28 80 51 ; m9401036@educ-011-u-3mrs.fr

1. INTRODUCTION

Les changements climatiques qui affectent notre planète depuis ces cent dernières années sont susceptibles, par leur ampleur et leur rapidité, de modifier le fonctionnement des systèmes écologiques. Ces changements climatiques sont dus à l'augmentation dans l'atmosphère de gaz à effet de serre. Parmi ces gaz à effet de serre, le gaz carbonique (CO₂) occupe une place prépondérante. Sa concentration est passée d'environ 280 ppmv en 1850 à 358 ppmv en 1994 [51], et elle augmente de plus en plus vite actuellement Boden et al. [12]. L'augmentation du taux de CO₂ peut agir de manière directe sur la végétation, par une amélioration de la photosynthèse – la concentration en CO₂ atmosphérique est un facteur limitant chez la plupart des végétaux [40]. Mais cette augmentation du taux de CO₂ peut agir aussi de façon indirecte, via une modification du climat pouvant se traduire principalement par un changement de la température et des précipitations [45]. Un réchauffement moyen de la surface de la Terre de 1,5 à 4,5 °C est attendu d'ici 2100 [31].

Ces changements climatiques se sont déjà traduits sur le XX^e siècle par une augmentation progressive de la productivité de certains arbres [38]. Cette tendance positive a pu être observée dans la croissance des arbres de nombreuses régions d'Europe du Nord et d'Amérique du Nord [8, 9, 19, 29, 46] ainsi qu'au Maroc [44]. En revanche, elle n'a jamais été étudiée dans la partie méditerranéenne de l'Europe. Il importe pourtant aujourd'hui de connaître à l'échelle régionale la sensibilité des systèmes écologiques forestiers aux changements climatiques planétaires [42].

L'objectif de cet article est d'analyser les variations séculaires de la productivité d'un système écologique forestier méditerranéen et de les comparer à celles observées dans les autres régions du nord de l'Europe. Nous avons pour cela choisi de travailler sur le chêne pubescent (*Quercus humilis* Miller) qui est l'espèce arborescente la plus répandue en région méditerranéenne française [50]. L'étude a été circonscrite à la Provence calcaire (sud-est de la France) afin de travailler avec une variabilité bioclimatique et géologique suffisamment réduite [53].

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Seize populations de chênes pubescents réparties dans toute la Provence calcaire (figure 1) avaient été échantillonnées dans le cadre d'une étude autécologique [53–55]. Ces populations sont représentatives de l'ensemble des stations à chêne pubescent de Provence

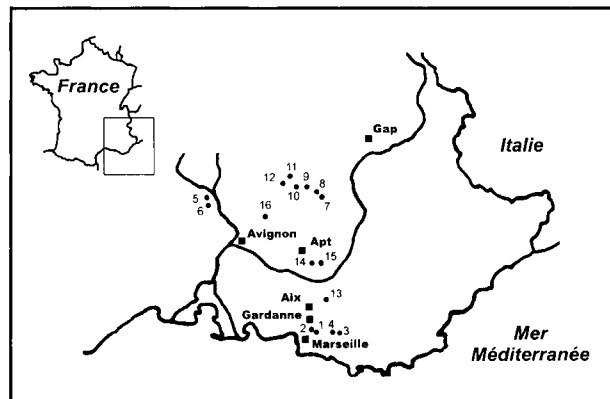


Figure 1. Localisation des 16 populations de Chênes pubescents étudiées et des 6 stations météorologiques.

• Population; ■ Station météorologique.

calcaire (tableau I) de l'étage montagnard à l'étage mésoméditerranéen [50]. La variété des situations sylvicoles prises en compte est motivée par l'objectif d'extraire un signal moyen, valable pour l'ensemble des stations à chêne pubescent de la région étudiée. La sélection des individus s'est faite dans le but d'obtenir la série de cernes la plus longue possible et la moins perturbée par des facteurs non climatiques, d'où le choix des individus les plus vieux et les plus sains physiologiquement (les individus sélectionnés appartenant tout de même généralement à plusieurs classes d'âge). Les individus présentant des blessures, ou trop proches les uns des autres, ont été exclus [52]. Dans le cas des prélèvements effectués sur des cépées, c'est le tronc le plus gros qui a été choisi [53]. Dans chaque population, une douzaine d'arbres ont été échantillonnés (tableau II). Les arbres choisis ont été coupés et un disque a été prélevé sur le tronc à un mètre environ du niveau du sol.

Une interdatation classique, effectuée sous microscope stéréoscopique, permet d'attribuer à chaque cerne l'année exacte de sa mise en place. L'épaisseur des cernes est ensuite mesurée selon trois rayons par disque pour donner trois séries élémentaires d'épaisseur de cerne par arbre. Le synchronisme des différentes séries élémentaires obtenues (une par rayon mesuré) est ensuite vérifié avant de passer au traitement numérique. Le tableau II récapitule les séries chronologiques obtenues pour chaque site.

Les trois séries élémentaires de chaque arbre sont ensuite moyennées pour obtenir une série individuelle moyenne par arbre (RWI). La somme des k premières

Tableau I. Localisation et caractéristiques principales des 16 populations étudiées.

Population	Coordonnées	Altitude	Exposition	Topographie	Pente	Substrat	Végétation	Étage	Port
1	43.41N-5.51E	700 m	N	Crête	Forte	Calcaire à nulle compact	Forêt claire	Mésoméditerranéen	Tronc ± tordus Rejet de souche
2	43.41N-5.51E	550 m	N-NE	Versant	Forte	Calcaire compact	Forêt dense	Supraméditerranéen	Troncs droits Rejet de souche
3	43.32N-5.71E	700 m		Plateau	Nulle	Calcaire compact	Taillis clair (Pin sylvestre)	Supraméditerranéen	Troncs ± tordus Rejet de souche
4	43.34N-5.75E	950 m	N	Versant	Forte	Calcaire compact	Forêt claire	Supraméditerranéen	Franc et rejet de souche
5	44.25N-4.56E	200 m	W-NW	Versant	Faible	Sable	Forêt mixte	Mésoméditerranéen	Futaie
6	44.25N-4.56E	200 m	W-NW	Versant	Faible	Sable	Forêt mixte	Mésoméditerranéen	Futaie
7	44.25N-5.26E	370 m	S-W	Versant	Très faible	Calcaire marneux	Forêt mixte	Mésoméditerranéen	Rejet de souche et franc de pied
8	44.25N-5.25E	390 m	W-SW	Versant	Faible	Calcaire marneux	Bordure d'un vignoble	Mésoméditerranéen	Futaie
9	44.45N-5.11E	680 m	N-E	Versant	Nulle	Grés	Forêt mixte	Collinéen	Futaie
10	44.55N-5.06E	730 m	S-W	Versant	Forte	Calcaire compact	Forêt mixte	Supraméditerranéen	Taillis
11	44.55N-5.06E	860 m	W-SW	Versant	Faible	Calcaire à chaille	Forêt mélangée	Supraméditerranéen	Taillis
12	44.56N-5.08E	920 m	S-SW	Versant	Forte	Calcaire gréseux	Forêt mixte	Montagnard	Futaie
13	43.55N-5.70E	475 m	N-NW	Terrasses	Faible	Marne	Pinède mixte	Mésoméditerranéen	Taillis
14	43.82N-5.50E	1000 m	N	Versant	Faible	Calcaire	Forêt mixte	Supraméditerranéen	Taillis
15	43.82N-5.60E	825 m	W-SW	Versant	Faible	Calcaire fracturé	Chêne pubescent dominant	Supraméditerranéen	Taillis
16	44.15N-5.60E	1250 m	S-W	Versant	Faible	Calcaire compact	Chêne pubescent dominant	Supraméditerranéen	Futaie et taillis

mesures de chaque série moyenne fournit le rayon moyen de chaque arbre (TRW) à l'âge courant k :

$$TRW_k = \sum_{i=1}^k RWI_i \quad (1)$$

Les séries moyennes de mesure de rayon permettent ensuite de calculer l'accroissement moyen annuel de surface basale (BAI) :

$$BAI_k = \left[\pi(TRW_k)^2 - \pi(TRW_{k-1})^2 \right] \quad (2)$$

L'utilisation de BAI donne une meilleure indication de la production d'un arbre que la simple mesure des accroissements radiaux [28] et permet d'éliminer l'effet géométrique lié à l'accroissement en diamètre.

Une analyse spectrale à maximum d'entropie [14] a été appliquée sur chaque chronologie individuelle. Elle détecte les périodicités de façon particulièrement efficace [23, 41]. Cette analyse nous a permis de mettre en

évidence un seuil fréquentiel à 13 ans, permettant ainsi de séparer les basses fréquences des moyennes et hautes fréquences.

Afin de ne conserver que la tendance à long terme (variations de basses fréquences), un filtre passe-bas de période 13 ans est donc appliqué aux données brutes. Le filtre que nous avons utilisé met en jeu une double transformation de Fourier [49].

Pour chacune des 16 populations (indiquée par p), une surface de cerne moyenne (BAI_p) a été calculée fournissant une estimation relative de la productivité de la station. Chaque surface de cerne de l'arbre n , de la population p , pour l'année t et l'âge courant a (BAI_{npta}) a ensuite été divisée par la surface moyenne de sa population d'origine. L'indice obtenu (IP_{npta}) représente la croissance annuelle moyenne en surface débarrassée des différences de productivité interstationnelles :

$$IP_{npta} = BAI_{npta} / BAI_p \quad (3)$$

Tableau II. Longueur des chronologies et nombre d'arbres échantillonnés pour chaque population étudiée.

Population	Site	Longueur des séries	Nombre d'arbres	Age moyen
1	Etoile	1890-1978	9	87
2	Etoile	1918-1978	14	54
3	St-Baume	1920-1981	12	50
4	St-baume	1860-1981	12	67
5	Rhône	1866-1982	12	90
6	Rhône	1894-1982	12	83
7	Baronnies	1850-1976	4	72
8	Baronnies	1931-1976	4	39
9	Bourdeau	1934-1976	14	41
10	St-Maurice	1929-1976	12	47
11	St-Maurice	1902-1976	10	58
12	St-Maurice	1850-1976	7	127
13	St-Victoire	1909-1979	12	55
14	Luberon	1866-1979	11	79
15	Luberon	1900-1978	12	50
16	Ventoux	1875-1986	10	108
Total			167	

Avec :

IP_{npta} : indice de croissance (standardisé par rapport à la productivité) de l'arbre n , appartenant à la population p , pour l'année t et l'âge courant a ;

BAI_{npta} : accroissement de la surface basale de l'arbre n , appartenant à la population p , pour l'année t et l'âge courant a ;

BAI_p : moyenne des accroissements de la surface basale pour toutes les années, tous les âges courants et tous les arbres de la population p .

Cette première standardisation permet tout d'abord de supprimer les différences de productivité entre futaie et taillis. Elle permet donc de comparer toutes les stations entre elles, et de disposer ainsi d'arbres d'âge courant suffisamment différent pour séparer « l'effet âge » de « l'effet date », palliant ainsi au principal défaut de la stratégie d'échantillonnage (pour notre étude) qui était de sélectionner les arbres les plus vieux.

Un tableau général est ensuite construit, dans lequel chaque case contient IP_{ta} , qui est la moyenne de tous les indices IP_{npta} calculés pour un âge courant donné et une année donnée.

Une première méthode consiste à extraire de ce tableau les indices de croissance IP_{ta} pour toutes les dates en fixant l'âge courant. Cette méthode permet d'étudier les variations de productivité au cours du temps pour un âge courant donné [6]. Nous avons utilisé les âges courants 10, 20 et 30 ans qui sont les plus abon-

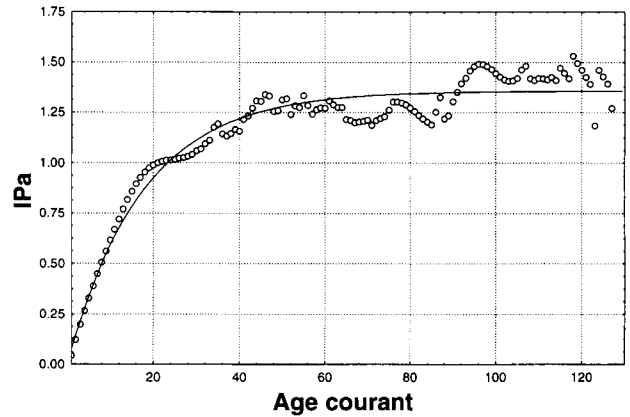


Figure 2. Évolution de l'indice IP_a en fonction de l'âge courant. Équation et caractéristiques du modèle IPM : $F(x) = 135,6 \cdot (1 - \exp(-0,0575x))$; $R^2 = 0,935$; ddl = 126.

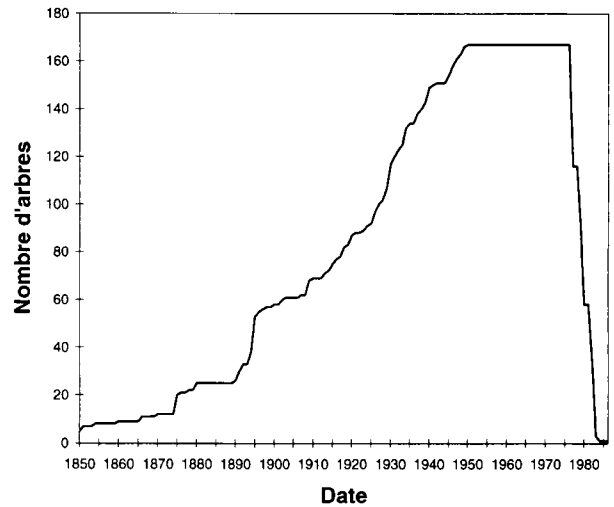


Figure 3. Nombre d'arbres disponibles en fonction de la date.

dants. L'emploi d'une régression linéaire permet de matérialiser la tendance à long terme (figures 4, 5, 6).

Une seconde méthode permet de calculer la tendance à partir de tous les âges cambiaux disponibles. À partir du tableau précédent, la moyenne de tous les IP_{ta} pour un âge courant fixe (IP_a) est calculée. L'évolution de IP_a est ensuite modélisée pour obtenir la loi biologique [6, 43] de la croissance du Chêne pubescent en Provence calcaire. L'ajustement réalisé met en œuvre une fonction de croissance exponentielle de la forme :

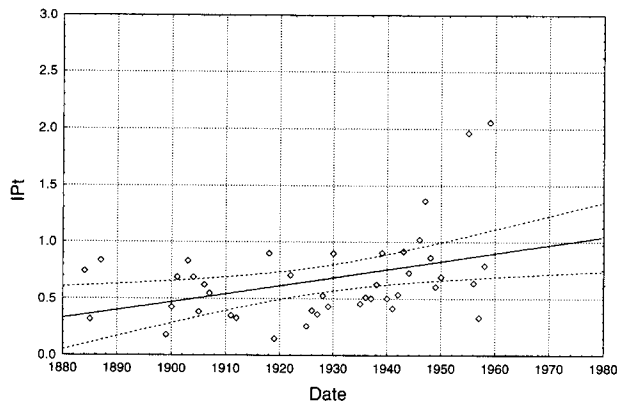


Figure 4. Régression linéaire calculée pour les âges courants de 10 ans. La régression linéaire est en trait plein, l'intervalle de confiance à 95 % en pointillés. Équation et caractéristiques de la droite de régression : $F(x) = 13,141 + 0,007x + \text{eps}$; R^2 ajusté = 0,13 ; ddl = 41 ; $F = 7,27$; $p < 0,0141$.

$$F(x) = c \cdot (1 - e^{-dx}) \quad (4)$$

Ce modèle présente l'avantage de bien s'ajuster aux données (il explique 93,5 % de la variance) tout en étant relativement simple. Il a d'ailleurs déjà été utilisé dans une forme voisine par Briffa [13]. Nous avons appelé IPM le modèle obtenu (figure 2). Chaque IP_{ta} a ensuite été divisé par la valeur du modèle (IPM_a) à l'âge courant correspondant pour donner IC_{ta} (indice débarrassé de l'effet des différences de productivité entre sites et, surtout, de l'effet de l'âge) :

$$IC_{ta} = IP_{ta} / IPM_a \quad (5)$$

avec :

IC_{ta} : indice de croissance pour l'année t et l'âge courant a ;

IP_{ta} : indice de croissance pour l'année t et à l'âge courant a ;

IPM_a : indice de croissance modélisé à l'âge courant a .

Pour chaque année calendaire t , la moyenne de tous les IC_{ta} fournit l'indice IC_t . Les différents indices IC_t constituent donc une série chronologique ajustée par une droite de régression (figure 7) qui donne la tendance à long terme [6].

Le nombre d'arbres disponibles est jugé trop faible pour utiliser la seconde méthode avant 1880 et après 1980 (figure 3) ; les résultats couvrent donc la période 1880–1980, soit un siècle.

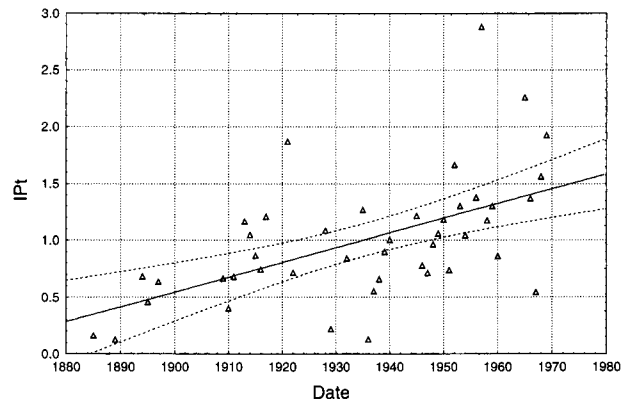


Figure 5. Régression linéaire calculée pour les âges courants de 20 ans. La régression linéaire est en trait plein, l'intervalle de confiance à 95 % en pointillés. Équation et caractéristiques de la droite de régression : $F(x) = -24,183 + 0,013x + \text{eps}$; R^2 ajusté = 0,29 ; ddl = 43 ; $F = 18,55$; $p < 0,0002$.

3. RÉSULTATS

Pour la méthode à âge constant, les trois droites de régressions calculées expliquent environ 20 % de la variance (figures 4, 5 et 6). La régression calculée à partir des âges courants 10 ans montre que l'indice IP passe de 0,3 en 1880 à 1,1 en 1980, soit une augmentation de l'indice de 0,8 en 100 ans ou une multiplication par 3,7 (figure 4). La régression calculée à partir des âges courants 20 ans montre que l'indice IP passe de 0,4 en 1880 à 1,6 en 1980, soit une augmentation de l'indice de 1,2 ou une multiplication par 4 (figure 5). La régression calculée à partir des âges courants 30 ans montre que l'indice IP passe de 0,5 en 1880 à 1,4 en 1980, soit une augmentation de l'indice de 0,9 ou une multiplication par 2,8 (figure 6).

Pour la deuxième méthode de standardisation qui utilise tous les âges courants, la droite de régression calculée explique 80 % de la variance. L'indice IC passe de 0,63 en 1880 à 1,23 en 1980. Cette droite traduit donc une augmentation de l'indice IC de 0,60 en 100 ans, soit une multiplication de cet indice par 2 (figure 7).

Quels que soient les indices de croissance utilisés (IP ou IC), une augmentation de la croissance des arbres des écosystèmes forestiers étudiés est mise en évidence. L'indice IC , qui est le plus synthétique, subit une augmentation de 100 % de 1880 à 1980.

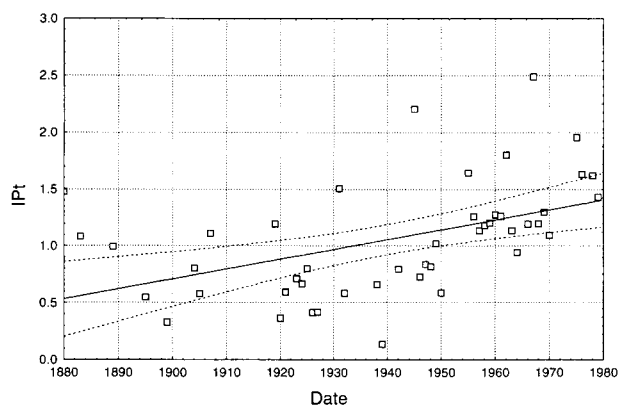


Figure 6. Régression linéaire calculée pour les âges courants de 30 ans. La régression linéaire est en trait plein, l'intervalle de confiance à 95 % en pointillés. Équation et caractéristiques de la droite de régression : $F(x) = -15,893 + 0,009x + \text{eps}$; $R^2 = 0,21$, ddl = 45, $F = 12,66$; $p = 0,0017$.

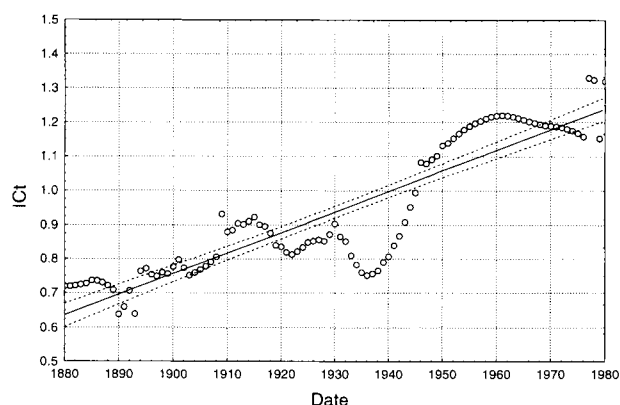


Figure 7. Régression linéaire calculée pour tous les âges courants. La régression linéaire est en trait plein, l'intervalle de confiance à 95 % en pointillés. Équation et caractéristiques de la droite de régression : $F(x) = -10,811 + 0,006x + \text{eps}$; $R^2 = 0,81$; ddl = 100 ; $F = 415,28$; $p = 0$.

4. DISCUSSION

Un biais éventuel d'estimation de la tendance à long terme évoqué par Becker et al. [8] porte sur la structure spatiale de l'échantillon et sur la diversité écologique des stations correspondantes. On peut en effet suspecter que les arbres très vieux se rencontrent dans les stations défavorables. À moins d'être compensée par une compétition plus faible, la croissance radiale y est plus lente et l'âge d'exploitabilité y est atteint plus tardivement. On aurait donc, dans ce cas de figure, une sous estimation croissante de la productivité au fur et à mesure que l'on remonte dans le temps. Mais il a été vérifié, au cours de cette étude, que les stations les plus vieilles ne se situaient pas systématiquement dans des conditions plus défavorables que les jeunes stations. D'autre part il a été vérifié que la surface de cerne moyenne (qui nous a servi à faire une première standardisation) n'est pas une fonction de l'âge du peuplement mais des conditions stationnelles (la relation liant l'âge moyen du peuplement à sa surface de cerne moyenne n'est pas significative). Cette standardisation aurait pu dans le cas contraire introduire un biais méthodologique dans le calcul de la tendance.

Les résultats sont en accord avec ceux obtenus par d'autres auteurs qui mettent tous en évidence une tendance à long terme positive comprise entre 50 % et 160 % [4]. Diverses études dendrochronologiques récentes montrent en effet que la productivité de divers écosystèmes forestiers a augmenté de façon significative au cours du siècle écoulé. Cette augmentation a été observée dans les forêts boréales d'Europe [25, 32] et

d'Amérique du Nord [16, 30, 47], ainsi que dans les forêts de montagne de la zone tempérée [11, 13, 19, 20, 38, 46, 48]. Les exemples de conclusions similaires basées sur l'étude de forêts de l'étage collinéen de la zone tempérée sont plus rares [2, 3, 57]. Avec une approche méthodologique différente, Kenk et al. [35] ont obtenu un résultat comparable en Forêt-Noire, par la comparaison directe de la production ligneuse totale de deux générations successives d'épicéa (*Picea abies* L.) sur les mêmes placettes permanentes. En plaine, Becker et al. [8–10] ainsi que Lebourgeois et Becker [39] décrivent eux aussi une tendance à long terme positive pour les chênes sessiles (*Quercus petraea* Mattuschka) : +90 % et pédonculés (*Quercus robur* L.) : +55 % sur le Plateau Lorrain ainsi que pour les Pins laricio (*Pinus nigra* Arnold) : +50 % dans les Pays de la Loire (France) entre 1850 et 1980. En région méditerranéenne, enfin, Nefaoui (1996) montre qu'il existe une tendance à long terme positive enregistrée par les peuplements de Pins maritimes (*Pinus pinaster* Aiton) marocains.

Une sylviculture plus dynamique du Chêne pubescent, c'est-à-dire une fréquence ou une intensité plus élevée des éclaircies au cours du siècle écoulé, aurait pu expliquer la tendance observée [2, 3], mais cette hypothèse ne peut s'appliquer à la région étudiée où au contraire la pression de l'homme sur les forêts diminue [5].

Certains auteurs, [1, 7, 15, 19–21, 37] invoquent l'importance de dérives climatiques telles que l'augmentation des précipitations ou l'augmentation des températures, pour expliquer cette augmentation de productivité. Dessens [17], Dessens et Bücher [18] et Nicholls et al.

[45] ont en effet mis en évidence une augmentation des précipitations et des températures hivernales de l'hémisphère Nord. Nous avons pu vérifier cette augmentation des températures hivernales grâce aux données de Météo France fournies sur six stations météorologiques (Aix, Apt, Avignon, Gardanne, Gap, Marseille) de la zone étudiée. Une régression simple a été réalisée sur les moyennes des températures minimales du mois le plus froid de l'année en fonction du temps ($R^2 = 0,185$). La moyenne des températures minimales du mois le plus froid a augmenté de 2 °C de 1880 à 1980 à Marseille. En revanche, aucune tendance n'a pu être mise en évidence pour les températures estivales et les précipitations. Selon ces constatations, la phase de réactivation du cambium pourrait être avancée [54, 55], mais ceci ne paraît pas pouvoir expliquer une augmentation significative de la productivité à l'échelle régionale. En effet, seules les populations situées en limite d'aire de répartition semblent devoir réagir à un tel changement de température [33].

D'autres auteurs proposent, comme explication à cette augmentation de productivité, une fertilisation directe par le CO₂ atmosphérique [13, 16, 22, 25, 36, 38, 46]. Certains auteurs, enfin, associent dans leurs explications fertilisations par les dépôts azotés atmosphériques et par le CO₂ atmosphérique [8, 9, 24, 26, 27, 29, 34, 35, 57]. En effet, si le dépôt de composés azotés atmosphériques diminue à présent, il reste néanmoins important en France [56]. Cette dernière hypothèse est la plus probable puisque les systèmes écologiques forestiers méditerranéens, qui devraient être globalement pénalisés par une augmentation de température, enregistrent au contraire une augmentation de productivité semblable à celle enregistrée par les systèmes écologiques forestiers du Nord de l'Europe.

Remerciements: Nous remercions Monsieur Dupouey, Institut national de la recherche agronomique (unité d'écophysologie forestière, équipe phyto-écologie) pour ses critiques méthodologiques. Nous remercions également Christopher Carcaillet, laboratoire Jacques Rousseau (département de géographie, université de Montréal) pour ses conseils lors de la rédaction.

RÉFÉRENCES

- [1] Archambault S., Bergeron Y., An 802-year tree ring chronology from the Quebec boreal forest, *Can. J. For. Res.* 22 (1992) 674–682.
- [2] Badeau V., Étude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaire de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole, thèse de doctorat, Université de Nancy I, pp. 238, 1995.
- [3] Badeau V., Dupouey J.-L., Becker M., Picard J.-F., Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L. in northeastern France. A comparison between high and low density stands, *Acta Oecol.* 16 (1995) 571–583.
- [4] Badeau V., Becker M., Bert D., Dupouey J.-L., Lebourgeois F., Picard J.-F. Long-term growth trends of trees: ten years of dendrochronological studies in France, in : Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.-P. (éd.), *Growth Trends in European Forests*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1996, pp. 167–181.
- [5] Barbero M., Bonin G., Loisel R., Quézel P., Change and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin, *Vegetatio* 87 (1990) 151–173.
- [6] Becker M., Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique et dendrochronologique, *Ann. Sci. For.* 44 (1987) 379–402.
- [7] Becker M., 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 (1989) 1110–1117.
- [8] Becker M., Bert G.D., Bouchon J., Picard J.F., Ulrich E., Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du XIX^e siècle, *Rev. For. Fr.* XLVI (1994) 335–341.
- [9] Becker M., Niemen T.M., Gérémia F., Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂, *Ann. Sci. For.* 51 (1994) 477–492.
- [10] Becker M., Bert G.D., Bouchon J., Dupouey J.L., Picard J.F., Ulrich E., Long-term changes in forest productivity in northeastern France: the dendroecological approach, in : Landmann G., Bonneau M. (éd.), *Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1995, pp. 143–156.
- [11] Bert G., Silver fir (*Abies alba* Mill.) shows an increasing long term trend in the Jura mountains, *Lundqua Report* 34 (1992) 27–29.
- [12] Boden T.A., Sepanski R.J., Stoss F.W., Trends 1991: a Compendium of Data on Global Change, Carbon Dioxide Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, ORNL / CDIAC-46, 1991.
- [13] Briffa R.K., Increasing productivity of natural growth-conifers in Europe over the last century, *Lundqua Report* 34 (1992) 64–71.
- [14] Burg J.P., A New Analysis Technique for Time Series Data, *Nato Adv. Study Inst. On Signal Processing*, Enschede, The Netherlands, 1968.
- [15] Cook E.R., Bird T., Peterson M., Barbetti M., Buckley B., D'Arrigo R., Francey R., Tans P., Climatic change in Tasmania inferred from a 1089-year tree ring chronology of Huon pine, *Science* 253 (1991) 1266–1268.
- [16] D'Arrigo R., Jacoby G.C., Fung I.Y., Boreal forests and atmosphere-biosphere exchange of carbon dioxide, *Nature* 329 (1987) 321–323.

- [17] Dessens J., Severe convective weather in the context of nighttime global warming, *Geophys. Res. Lett.* 22 (1995) 1241–1244.
- [18] Dessens J., Bücher A., Changes in minimum and maximum temperatures at the Pic du Midi in relation with humidity and cloudiness, 1882–1984, *Atmos. Res.* 37 (1995) 147–162.
- [19] Graumlich L.J., Subalpine tree growth, climate, and increasing CO₂: an assessment of recent growth trends, *Ecology* (N.Y.) 72 (1991) 1–11.
- [20] Graumlich L.J., Brubaker L.B., Grier C.C., Long-term trends in forest net primary productivity: Cascade Mountains, Washington, *Ecology* 70 (1989) 405–410.
- [21] Graybill D.A., A network of high-elevation conifers in the western US for detection of tree-ring growth response to increasing atmospheric carbon dioxide, in : Jacoby G.C., Hornbeck J.W. (éd.), *Ecologic Aspects of Tree-Rings analysis* Springfield, National Technical Information Service, United States Department of Commerce, 1987, pp. 463–473.
- [22] Graybill D.A., Detecting the aerial fertilization effect of atmospheric CO₂ enrichment in tree-ring chronology, *Global Biochem. Cycles* 7 (1993) 81–95.
- [23] Guiot J., Goeury C., PPPBase, a software for statistical analysis of paleoecological and paleoclimatological data, *Dendrochronologia* 14 (1996) 295–300.
- [24] Hari P., Arovaara H., Detecting CO₂ induced enhancement in the radial increment of trees. Evidence from northern timber line, *Scand. J. For.* 3 (1988) 67–74.
- [25] Hari P., Arovaara H., Raunemaa T., Hautojärvi A., Forest growth and the effects of energy production: a method for detecting trends in the growth potential of trees, *Can. J. For. Res.* 14 (1984) 437–440.
- [26] Hari P., Raunemaa T., Hautojärvi A., The effects on forest growth of air pollution from energy production, *Atmos. Environ.* 20 (1986) 129–137.
- [27] Hättenschwiler S., Schweingruber F.H., Körner C., Tree ring responses to elevated CO₂ and increased N deposition in *Picea abies*, *Plant Cell Environ.* 19 (1996) 1369–1378.
- [28] Hornbeck J.W., Smith R.B., Documentation of red spruce growth decline, *Can. J. For. Res.* 15 (1985) 1199–1201.
- [29] Innes J.-L., High-altitude and high-latitude tree growth in relation to past, present and future global climate change, *The Holocene* 1 (1991) 168–173.
- [30] Jozsa L.A., Powell J.M., Some climatic aspects of biomass productivity of white spruce stem wood, *Can. J. For. Res.* 17 (1987) 1075–1079.
- [31] Kattenberg A., Giorgi F., Grassl H., Meehl G.A., Mitchell J.F.B., Stouffer R.J., Tokioka T., Weaver A.J., Wigley T.M.L., *Climate Models – Projections of Future Climate*, in : Houghton J.T., Meira Filho L.G., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A., Maskell K. (éd.), *Climate Change 1995*, Cambridge University Press, 1996, pp. 290–357.
- [32] Kauppi P.E., Mielikäinen K., Kuusela K., Biomass and Carbon Budget of European Forest, 1971 to 1990, *Science* 256 (1992) 70–74.
- [33] Keller T., Guiot J., Tessier L., Climatic effect of atmospheric CO₂ doubling on radial tree growth in south eastern France, *J. Biogeogr.* 24 (1997) 857–864.
- [34] Kenk G., Fischer H., Evidence from nitrogen fertilisation in the forests of Germany, *Environ. Pollut.* 54 (1988) 199–218.
- [35] Kenk G., Rommel W.D., Spiecker H., Weiter Ergebnisse zum aktuellen und früheren Wachstumsverhalten von Fichten, *KfK-PEF* 50 (1989) 117–126.
- [36] Kienast F., Luxmoore R.J., Tree-ring analysis and conifer growth responses to increased atmospheric CO₂ levels, *Oecologia* (Berl.) 76 (1988) 487–495.
- [37] Kuivinen K.C., Lawson M.P., Dendroclimatic analysis of birch in South Greenland, *Art. Alp. Res.* 14 (1982) 243–250.
- [38] LaMarche V.C., Graybill D.A., Fritts H.C., Rose M.R., Increasing atmospheric carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation, *Science* 225 (1984) 1019–1021.
- [39] Lebourgeois F., Becker M., Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. Évolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies, *Ann. Sci. For.* 53 (1996) 931–946.
- [40] Lloyd J., Farquhar D., The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status. I General principles and forest ecosystems, *Funct. Ecol.* 10 (1996) 4–32.
- [41] Malgras J., Applications, à des données de la biologie des populations et de l'écologie, de méthodes d'analyse des séries temporelles, thèse, université de Lyon I, pp. 242, 1996.
- [42] Melillo J.M., Prentice I.C., Farquhar G.D., Schulze E.-D., Sala O.E., Terrestrial biotic responses to environmental change and feedbacks to climate, in : Houghton J.T., Meira Filho L.G., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A., Maskell K. (éd.), *Climate Change 1995*, Cambridge University Press, 1996, pp. 450–481.
- [43] Mitchell V.L., An investigation of certain aspects of tree growth rates in relation to climate in the central Canadian boreal forest, *Univ. Wisconsin Dept. Meteorol. Tech. Rep.* 33, NSF GP-5572X, Madison, 1967.
- [44] Nefaoui M., Dendroécologie, productivité et dynamique de la croissance radiale du Pin maritime naturel du Maroc, thèse, université d'Aix-Marseille III, pp. 302, 1996.
- [45] Nicholls N., Gruza G.V., Jouzel J., Karl T.R., Ogallal L.A., Parker D.E., Observed climate variability and change, in : Houghton J.T., Meira Filho L.G., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A., Maskell K. (éd.), *Climate Change 1995*, Cambridge University Press, 1996, pp. 138–192.
- [46] Nicollussi K., Bortenschlager S., Körner C., Increase in tree-ring width in subalpine *Pinus cembra* from the central Alps that may be CO₂-related, *Trees Struct. Funct.* 9 (1995) 181–189.
- [47] Payette S., Filion L., Gauthier L., Boutin Y., Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Quebec, *Nature* 315 (1985) 135–138.

- [48] Peterson D.L., Arbaugh M.J., Robinson J.L., High elevation tree growth trends in the Sierra Nevada, California, U.S.A. 1992, Lunqua Report 34 (1992) 269–273.
- [49] Press W.H., Flannery B.P., Tenkolsky S.A., Vetterling NT, Numerical Recipes, Cambridge University Press, 1986.
- [50] Quézel P., La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen, Forêt Méditerranéenne 1 (1979) 7–18.
- [51] Schimel D., Alves D., Enting I., Heimann M., Joos F., Raynaud D., Wigley T., Prather M., Derwent R., Ehhalt P., Fraser P., Sanhueza E., Zhou X., Jonas P., Charlson R., Rodhe H., Sadasivan S., Shine K.P., Fouquart Y., Ramaswamy V., Solomon S., Srinivasan J., Albritton D., Derwent R., Isaksen I., Lal M., Wuebbles D., Radiative forcing of climate change, in : Houghton J.T., Meira Filho L.G., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A., Maskell K. (éd.), Climate Change 1995, Cambridge University Press, 1996, pp. 71–131.
- [52] Schweingruber F.H., Tree Rings. Basics and Applications of Dendrochronology, Kluwer Academic Publ. Boston, 1988.
- [53] Tessier L., Dendroclimatologie et écologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. Dans le Sud-Est de la France, thèse, université d'Aix-Marseille III, 1984, 277 p.
- [54] Tessier L., Approche dendroclimatologique de l'écologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. Dans le Sud-Est de la France, Acta Oecol. 7 (1986) 339–355.
- [55] Tessier L., Nola P., Serre-Bachet F., Deciduous Quercus in the Mediterranean region: tree-ring / climate relationships, New Phytol. 126 (1994) 355–367.
- [56] Ulrich E., Williot B., Les dépôts atmosphériques en France de 1850 à 1990, Inra-ONF-Ademe, 1993.
- [57] Wagener K., de Luca Rebello A., Hollstein E., Increasing Productivity in Recent European Oak Trees?, Radiat. Environ. Biophys. 22 (1983) 303–310.