

RAPPORT DRYADE (URFM)

Hendrik Davi, décembre 2010

A.1 ENJEUX ET PROBLEMATIQUE, ETAT DE L'ART

Figures, tableaux et fiches méthodologiques sont en annexe.

Des simulations sur le long terme semblent indiquer que les changements climatiques provoqueront globalement une augmentation de la productivité des forêts françaises (Sabate et al., 2002 ; Rathgeber et al., 2003 ; Loustau et al., 2005 ; Davi et al., 2006 ; Delpierre et al., 2009) à quelques exceptions près. Ces prévisions confirment la tendance actuelle observée par les évaluations dendrométriques (D'Arrigo et al., 1987 ; Kauppi et al., 1992).

Si de nombreuses recherches ont permis d'estimer les conséquences des changements globaux sur la productivité, peu d'études ont concerné leurs effets sur la mortalité et le dépérissement, qui est pourtant un des processus déterminants de la dynamique forestière.

Or, au niveau international, de nombreuses études commencent à démontrer une augmentation récente des mortalités et du dépérissement. La croissance de certaines essences en différentes zones sous climat méditerranéen tend à baisser ces 10 dernières années (Jump et al. 2006 ; Sarris et al. 2007 ; Cailleret & Davi 2010) et le taux de mortalité mesuré par inventaire forestier tend à augmenter (van Mantgem et al. 2009).

En France, des dépérissements récents sont observés dans de nombreux peuplements forestiers chez plusieurs espèces d'arbres (rapport DSF janvier 2008) et semblent être en relation avec des événements climatiques extrêmes (canicule et sécheresse de l'année 2003, par exemple).

Après les dépérissements du Nord-Est de la France dans les années 80 liés majoritairement aux pluies acides et aux arrières effets de la sécheresse de 1976 (Lévi & Becker 1976), une nouvelle « vague » de dépérissements sur Sapin est observée en région méditerranéenne, au niveau de sa limite méridionale.

Les dépérissements étant toujours dus à un complexe de causes fortement intriquées (Franklin et al., 1987 ; Olive & Colinas 2007) et ne conduisent pas mécaniquement à une mortalité massive des peuplements, notre objectif était de mieux comprendre le fonctionnement de la sapinière sous contrainte hydrique et de déterminer les mécanismes déterminant les facteurs de vulnérabilité.

A.2 APPROCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE

Le dispositif mis en place est commun aux partenaires 5 et 6 (URFM et EMMAH). Il comprend différentes d'échelles emboîtées allant de l'arbre à la région (Tableau 1). Quatre types d'analyses ont été menés :

- Une approche **phénoménologique** (ou empirique) a permis classier les causes du dépérissement et de relier statistiquement le niveau de dépérissement (par notation sanitaire) ou la mortalité à des caractéristiques du milieu (climat, sol) ou des arbres (âge, dimensions). Cette approche a été menée à 3 échelles :
 - la France : par l'analyse des données de la base DSF ;
 - la région : au travers d'analyse sanitaire sur l'ensemble des alpes maritime menée par l'ONF ;
 - le versant : grâce à un transect en courbe de niveau sur le Ventoux et à 3 gradients altitudinaux en PACA (Vésubie, Forêt de l'Issole, Ventoux).
- Une approche **ontogénétique** (ou généalogique) a eu comme objectif de comprendre les raisons de la mortalité de certains arbres par comparaison aux autres. Nous avons comparé la croissance passée des arbres sains, dépérisants et morts. Cette comparaison a permis
 - par une analyse diachronique (temporelle) de déterminer quels évènements de la croissance passée de l'arbre permettent d'expliquer la mortalité actuelle ;
 - par une analyse synchronique (spatial) de comprendre quelles situations édaphiques et microclimatiques rendent les arbres plus vulnérables.
- Une approche **nomologico déductive** (ou mécaniste) a été menée pour mieux comprendre le fonctionnement de la sapinière sous contrainte hydrique afin de dégager les mécanismes pouvant conduire aux dépérissements et donc explicatifs de la vulnérabilité. Cette approche a été menée sur la composante carbone à l'URFM par des mesures de photosynthèse, de traits foliaires et des analyses de cernes. La composante hydrique a elle été étudiée par EMMAH. Cette analyse a mise en œuvre des mesures de résistivité du sol (pour estimer l'eau disponible en sol karstique), de flux de sève, de vulnérabilité à la cavitation et de potentiel de base. Une analyse intensive a été conduite sur 2 placettes au Ventoux.
- Une approche par **modélisation** a été réalisée à l'aide du modèle de fonctionnement CASTANEA (Dufrêne et al., 2005) paramétré et validé à partir de la connaissance des mécanismes, acquise dans l'approche précédente. Nous avons réalisé une étude de sensibilité (8 altitudes de 900 à 1600m et 4 réserves utiles 30 à 200 mm) sur climat passé (1968-2007) et sur climat prédit fournit par F. Huard (1950-2100, Modèle Arpège, scénario SRES A1B régionalisé par la méthode Quantile-Quantile à partir de la station d'Avignon).

Le cœur du dispositif expérimental consiste en trois gradients altitudinaux situées sur trois sites climatiquement différents et correspondant potentiellement à trois populations de Sapin différentes sur le plan génétique et écologique (Figure 1). Sur le Ventoux, un dispositif de 16 placettes le long d'un transect en courbe de niveau a été rajouté. Sur l'ensemble de ces sites, l'investissement en terme d'observations (état sanitaire, production de cônes) et d'expérimentation (flux de sève, potentiel de base) a été très important.

A.3 RESULTATS OBTENUS

Analyse phénoménologique

Depuis 1973, les correspondants du Département Santé des Forêts (DSF) ont opéré 2794 signalements sur le Sapin. Chronologiquement, nous observons deux pics de signalements : le premier après 1990, le second après 2003 (Figure 2). 112 types de problèmes principaux ont été signalés, mais 83 sont cités moins de 10 fois, alors que 8 sont cités plus de 100 fois. Une première catégorisation de ces signalements a été faite à partir des problèmes principaux signalés. Les scolytes y représentent plus de 39% des signalements (mais en fait ils sont souvent seulement la trace d'un dépérissement en cours), le chermès arrive ensuite avec près de 27% (Figure 3). La dynamique temporelle des différents types de signalement a ensuite été analysé en valeur relative de signalement : nous constatons deux pics d'attaques de scolytes en 1992 et 2004, 3 pics de chermès en 1990, 1999 et 2002, un pic sécheresse en 2004 et un pic concernant les dégâts dus au vent en 1996 (Figure 4). Par analyse de variance nous avons pu déterminer que les attaques de chermès ou de champignons touchent plus la régénération et que les scolytes et dépérissements sont en moyenne signalés plus souvent sur forte pente et à faible altitude (Tableau 2).

Avec le soutien du Conseil Général des Alpes Maritimes (financement depuis 2007), l'ONF et l'INRA ont d'abord établi une carte des mortalités sur ce département à partir des observations faites sur le terrain par les agents de l'ONF (par observation depuis le versant opposé). En confrontant cette carte avec diverses informations stationnelles, l'ONF a analysé les facteurs liés à ces mortalités et a ainsi établi une clé de détermination du risque de dépérissement (Tableau 3). La vulnérabilité aux aléas de sécheresses (causes des dépérissements observés) semble plus fortes dans les conditions les plus xériques (Préalpes, basse altitude, adret, topographie convexe). En faisant l'hypothèse que cette clé est valide plus largement sur l'aire de répartition du Sapin en région PACA, l'INRA URFM a construit une carte des risques à l'échelle régionale entre 900 et 1800 m (Figure 5). Elle a été réalisée en utilisant le MNT de l'IGN à résolution de 50 m. La carte des expositions nord (ubac) et sud (adret) est obtenue à partir du rayonnement solaire et du relief (indice de Becker) et un indice de « topographie locale » a été estimé à partir du MNT (Fiche méthodologique 1).

A l'échelle locale, les mesures ont été réalisées sur 15 parcelles (3 gradients altitudinaux) et 16 autres parcelles le long d'un transect en courbe de niveau d'une crête vers une combe. Les différents types de mesures sont synthétisés dans le Tableau 4. Les taux de mortalité (inventaire) et de défoliation (état sanitaire) sont plus forts au Ventoux (~30%), qu'en Vésubie et en forêt de l'Issole (~15%). Cette différence est cohérente avec le gradient de fertilité observé (courbe hauteur – âge) ; celle-ci est forte en Vésubie, moyenne en Issole et faible au Ventoux (Figure 6). La forêt de l'Issole se distingue aussi par un faible investissement reproductif, une plus faible proportion d'aubier et une forte masse surfacique des aiguilles (Tableau 5). Ces différences ne semblent pas s'expliquer facilement par la météorologie : plus de précipitations au Ventoux, plus chaud en Vésubie, air plus sec en Issole. Il est donc probable que ces différences proviennent du sol.

Sur notre réseau de parcelles, nous retrouvons une plus grande vulnérabilité (en terme de défoliation) à basse altitude pour Issole, mais cet effet altitude n'est pas significatif au Ventoux ; et en Vésubie c'est la parcelle située, à 1200m sur une crête qui est la plus touchée. Nous avons résumé dans le tableau 6, les différentes corrélations obtenues pour les deux types de dispositifs (intra site – inter site) entre la défoliation/ mortalité et les caractéristiques des parcelles. En inter-sites, les traits foliaires (surface et masse des aiguilles) et dendrométriques (hauteur dominante ou nombre de tiges de certaines classes de diamètre) apparaissent bien corrélés avec le phénomène de dépérissement. Les mêmes aspects dendrométriques se retrouvent en intra site. Toujours en intra site, le dépérissement est plus fort dans les parcelles où les ressources hydriques du sol semblent plus fortes (moins d'éléments grossiers, réserve utile plus forte). Ce résultat paradoxal est confirmé à l'aide des mesures de résistivité (voir rapport partenaire 6). Enfin, notons que selon les sites certains facteurs changent. Par exemple, en Vésubie et en forêt de l'Issole, la défoliation est plus forte pour les arbres de fortes circonférences (par rapport à la moyenne de la parcelle), alors qu'au Ventoux ce sont plutôt les arbres intermédiaires qui sont touchés (Figure 7).

Approche ontogénétique

L'analyse rétrospective des variations de surfaces de cernes a été menée sur des carottes prélevées sur des arbres sains, morts et dépérissants autour des placettes présentées dans l'approche précédente. Mesurer la croissance radiale passée des arbres par dendrochronologie permet de : (1) déterminer les conditions climatiques expliquant les variations de croissance, (2) estimer quelles conditions de croissance passée prédisposent à la mort et au dépérissement, (3) dater et interpréter l'initiation du processus de dépérissement et de ces arrières effets, et (4) prédire la mort à partir de la croissance des arbres.

- (1) Une analyse dendroclimatique a été menée sur 3 sites * 5 gradients altitudinaux. Le climat mensuel a été reconstitué depuis 1950 en Vésubie (Moulinet) et forêt de l'Issole (St-André-les-Alpes) et 1964 au Ventoux (Carpentras) à partir des données de Météo France des stations les plus proches. L'effet altitude a été pris en compte en corrélant les données météo France (basse altitude) et les données acquises au cours du projet depuis 2008 (Cailleret & Davi 2010). Ces mesures nous ont permis de montrer que le gradient de température avec l'altitude variait en fonction de la saison, de l'année, et du site d'étude (Figure 8). La confrontation du climat passé et des indices de croissance des arbres a permis de montrer que la croissance du Sapin est déterminée essentiellement par les sécheresses estivales de l'année en cours (Figure 9). Mais cet effet n'est significatif qu'au Ventoux et en Vésubie à basse altitude. En forêt de l'Issole, ce sont les précipitations printanières qui semblent jouer un rôle prépondérant.
- (2) En comparant le niveau de croissance passée (en surface de cernes) des arbres vivants et morts, nous avons montré qu'à même altitude (dispositif du transect en courbe de niveau) les arbres morts ont eu une croissance juvénile significativement supérieure aux arbres vivants (Figure 12). Les sapins morts sont aussi ceux dont la croissance est la plus sensible aux modifications environnementales (surtout au niveau du bois final) et dont les cernes sont les plus autocorrélés (Tableau 7).
- (3) Pour comparer la croissance des différents arbres, des indices de croissance (GI) ont été calculés à partir d'une courbe BAI âge régionale (Figure 11). La dynamique de croissance passée a été comparée pour des individus sains et morts pour deux classes d'âge (<100 ans et >100 ans). Pour les arbres âgés, la croissance des arbres morts décroche de celle des arbres sains à partir de la sécheresse de 1965 et le phénomène s'accroît après les sécheresses de 1974 et 1976, alors que pour les arbres plus jeunes, la rupture s'opère surtout après la sécheresse de 1989 (Figure 10). Les facteurs déclenchants à l'origine de la vulnérabilité actuelle semblent donc les sécheresses anciennes. Les sécheresses plus récentes (depuis 2003) ayant un rôle de facteur aggravant.
- (4) Grâce aux données dendrochronologiques, l'année de mort de l'arbre a pu être datée précisément (entre 2002 et 2008). Pour chaque année de cette période, différents indices de croissances ont été calculés : Indice de croissance moyen (BAI_n) ou relatif ($relBAI^{juv}_{69} = BAI \text{ des } 69 \text{ premières années} / BA$), pente de l'évolution du BAI des n dernières années ($Locreg_n$), sensibilité moyenne au climat (MS), autocorrélation des cernes (A1). Un modèle logistique a permis de calculer à partir de ces différents indices, une probabilité de mortalité pour chaque année, qui est ensuite comparée à la mortalité réelle. Des modèles à seuil de croissance ou à indice de vitalité cumulée ont aussi été testés. La performance des modèles a été estimée par la méthode des AUC (Fiche méthodologique 3). Le

modèle le moins bon est celui habituellement utilisé qui prédit la mortalité à partir de la croissance des 4 dernières années. Le meilleur modèle logistique est celui qui prend les 4 types d'indices et notamment la croissance juvénile (Tableau 8). Les meilleurs modèles à seuil de croissance, sont à mémoire courte (<2 ans), et prennent en compte l'âge et de le niveau de croissance juvénile de l'arbre.

Approche mécaniste

Cette approche visait à déterminer les paramètres écophysologiques de fonctionnement permettant de paramétrer le modèle CASTANEA (voir synthèse des mesures sur le Tableau 4). Elle a été menée essentiellement sur deux parcelles (dvx2 à 1020 m et dvx5 à 1340m).

En 2009, les mesures de potentiel de base (Figure 13) ont montré que (1) la sécheresse estivale était plus marquée à basse altitude, (2) qu'elle pouvait se prolonger en fin d'année, (3) et que le potentiel hydrique ne descendait pas très bas. En effet, le sapin semble éviter l'embolie en fermant rapidement ces stomates car le potentiel minimum (-2Mpa) demeure assez loin des limites de vulnérabilité à la cavitation des branches et des racines (Tableau 9).

Des mesures de photosynthèse et de conductance stomatiques (courbe A/Ci) ont été réalisées en 2008 à l'aide du LiCor 6400 (Figure 14). Le modèle de photosynthèse de Farquhar couplé au modèle de conductance de Ball & Berry ont été inversées pour déterminer au cours de la saison les variations de la Vitesse Maximale de Carboxylation (V_{cmax}) et de la pente de la relation de Ball & Berry (g_1 inversement proportionnel à l'efficacité d'utilisation de l'eau foliaire). En 2008, la sécheresse était assez faible, pourtant les stomates se ferment dès début juillet (avec un potentiel de base proche de -1 Mpa). D'autre part, comme pour d'autres espèces, le Sapin diminue ses capacités photosynthétiques au cours de la saison (Figure 15). Globalement, le g_1 moyen trouvé (11.8) est fort (moyenne de 8.8 sur 21 espèces), alors que le V_{cmax} est faible (19.1 .vs. une fourchette allant de 18 à 52 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ dans la littérature pour cette espèce).

Les traits foliaires, azote massique (N) et masse surfacique (LMA) ont aussi été mesurés (voir Tableau 5). Par comparaison, aux sapins de la base de données Renecofor (%N=1.32 +/- 0.11), nos trois sites présentent un niveau d'azote dans les aiguilles relativement faible (<1%). L'ensemble de ces données a permis de paramétrer le modèle CASTANEA (Tableau 10)

Approche par modélisation

Le modèle a d'abord été utilisé sur le climat passé (1968-2010) et présent (2000-2010) pour analyser le potentiel de production avec l'altitude selon une gamme de réserves

utiles (30, 50 100, 200). Dans une étude précédente, nous avons montré (Cailleret & Davi 2010), que le potentiel de production du Sapin était maximal à moyenne altitude et que cet optimum s'était déplacé vers les hautes altitudes ces dernières années (Figure 16a). Le modèle reproduit bien un optimum aux altitudes intermédiaires pour une faible réserve utile (50 mm), mais cet optimum se décale à basse altitude dès 100 mm de réserve utile. Il existe donc un seuil important entre 50 et 100 mm. D'autre part, le modèle prédit, comme les mesures, le déplacement de cet optimum vers les hautes altitudes depuis 2000 (Figure 16b).

Concernant le dépérissement, le modèle prédit un décrochage de la croissance (Figure 17) à faible altitude (900 m) et faible Réserve Utile (30 mm). Ce décrochage est surtout dû à une explosion de la respiration en 2003 concomitante d'une photosynthèse faible à cause des sécheresses successives. Il semble que le rapport GPP/respiration soit un bon indice ; quand il chute en dessous de 1.2, le processus de résilience paraît compromis. Ensuite, le couvert ne revient pas à l'équilibre car la surface foliaire chute (moins production d'aiguilles). Mais notons dans ce cas nous n'avons pas pris en compte de chute d'aiguilles massives lors de la sécheresse.

Les scénarios futurs permettent d'analyser si le couvert est susceptible de survivre selon l'altitude pour différentes réserves utiles (RU). Le scénario ARPEGE (1968-2100) produit plus de mortalité sur le climat passé que le climat mesuré ; en effet à aucune altitude le Sapin n'y survit après 1980 avec 30mm de réserve utile (Tableau 11). Avec 50 mm de RU, le Sapin ne survit pas en dessous de 1300 m sur la période présente et disparaît au dessus à partir de 2060. Avec 100 mm de RU, le Sapin survit jusqu'en 2100 au dessus de 1100 m et disparaît en dessous vers 2060. Avec 200 mm le sapin disparaît seulement à 900 m vers 2070.

Ces résultats préliminaires ne prennent pas en compte les effets directs des sécheresses sur l'embolie des vaisseaux du Xylème ou sur les chutes d'aiguilles. D'autre part, le fait que les arbres ayant poussé sur des sols superficiellement favorables ont une plus grande vulnérabilité n'est pas reproduit dans ce cas là car la dynamique de croissance racinaire n'est pas finement modélisée. Néanmoins, ces résultats semblent indiquer que même à basse altitude le Sapin pourrait se maintenir sur des conditions édaphiques très favorables. Comme le sol est très hétérogène, c'est ce qui peut expliquer le dépérissement en mosaïque que nous observons.

Effet des agents biotiques

Quand un arbre est affaibli, il est attaqué par de nombreux pathogènes comme les insectes sous corticaux et le gui. Parmi ces pathogènes, le gui semble jouer un rôle important. Sur le Mont-Ventoux, nous avons trouvé une corrélation négative entre la baisse de croissance des arbres et la présence du gui (via la biomasse). Avec la datation de l'âge du gui, nous avons émis l'hypothèse que la baisse de croissance

était une conséquence de l'arrivée du gui (Figure 18). Il semble également que les arbres isolés et de grande taille soient plus susceptibles d'être gûités.

Les insectes sous corticaux sont considérés comme un facteur aggravant essentiel empêchant la résilience de l'arbre. Nous avons observé que chaque espèce de scolyte possède une niche écologique particulière (Figure 20), caractérisée par le niveau du dépérissement de l'arbre attaqué et la localisation de l'attaque (tronc ou branches). La dynamique des populations de scolytes est fortement liée aux conditions météorologiques : la hausse des températures moyennes et la baisse des précipitations augmente et favorise leur émergence. Dans cette étude, le niveau de population de scolytes semble être élevé car des arbres sains sont touchés. Enfin, la présence de scolytes est liée de manière significative à la faiblesse de la croissance de l'arbre.

A.4 DISCUSSION

Pour l'instant, l'approche par modélisation mécaniste ne prend pas encore en compte tous les résultats issus du projet, notamment en ce qui concerne l'utilisation des ressources hydriques. Ce développement est prévu durant la dernière année de thèse de M. Nourtier en collaboration entre EMMAH et l'URFM.

D'autre part, l'aspect régénération n'a pas explicitement été étudié. Or la pérennité de la sapinière dépend aussi pour beaucoup de ses capacités de régénération naturelle. Lors de ce projet, nous néanmoins avons étudié la production de cônes. Celle-ci dépend du site, de l'année, de l'altitude mais aussi de l'état sanitaires des arbres (Figure 21).

Enfin, deux aspects ont finalement été moins étudiés que prévue.

1. Notre collègue entomologiste est parti en détachement au Canada. Un stage de M2 (M. Gillmann) a permis de pallier partiellement à ce départ. Mais en collaboration avec le Département Santé des Forêts, ce Master 2 a débouché sur un sujet de doctorat qui a débuté cette année et dont le sujet est l'« *Impact des communautés d'insectes sous corticaux sur la dynamique de dépérissement des forêts méditerranéennes* ». A l'issue de cette thèse initiée grâce au projet Dryade, il ne fait aucun doute que nous aurons avancé sur cette question.
2. A l'origine, une dimension génétique était prévue dans le projet. Des analyses ont été menées pour comparer les trois populations issues des trois sites. Les marqueurs utilisés jusqu'à maintenant présentent trop de variabilité pour permettre de significativement distinguer ces trois populations. D'autre part, une expérimentation de transplantations croisées (Fiche méthodologique 3) a été mise en place dans le cadre de Dryade. Du fait, de la faible fructification en 2007, cette expérimentation a pris un an de retard et nous ne disposons comme données que

d'une année de survie des jeunes plants. Pour l'instant la mortalité a été très faible et aucune différence significative n'est observable. Ce dispositif va continuer à être étudié dans le cadre du projet GRAAL¹ (GICC). D'autre part, le projet Dryade nous a permis d'initier un autre projet financé par le RMT AFORCE depuis septembre 2010, dont l'objet est l'utilisation des plantations comparatives pour déterminer « *Quelles ressources génétiques au sein du genre Abies peuvent être utilisées pour faire face aux changements climatiques ?* »

A.5 CONCLUSIONS

Ce projet a donc donné des résultats satisfaisants. De plus, il a permis d'entamer des collaborations fructueuses avec l'unité EMMAH pour la caractérisation des contraintes hydriques des sols karstiques, le DSF pour les aspects biotiques et l'ONF, l'IDF et les équipes de génétique concernant les potentialités d'adaptation. Enfin, au travers de la thèse de M. Cailleret, une compétence en dendrochronologie a été acquise et nous nous sommes insérés dans le réseau national et international de ce domaine.

A.6 REFERENCES

- Cailleret M., Davi H. How climate impacts the growth of two co-occurring species *Fagus sylvatica* and *Abies alba*: a case study along an altitudinal gradient. In press in TREES.
- D'Arrigo R.D., G.C., Jacoby., I.Y., Fung, 1987: Boreal forests and atmosphere-biosphere exchange of carbon dioxide. *Nature* 329, 321-323.
- Davi, H., Dufrêne, E., François, C., le Maire, G., Loustau, D., Bosc, A., Rambal, S., Granier, E. Moors. (2006). Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 141, 35-56.
- Delpierre, N., Soudani, K., François, C., Kostner, B., Pontailleur, J. Y., Nikinmaa, E., Misson, L., Aubinet, M., Bernhofer, Granier, A., Grünwald, T., Heinesch, B., Longdoz, B., Ourcival, J. M., Rambal, S., Vesala, T., Dufrêne, E.: exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis, *Global Change Biol.*, 10.1111/j.1365- 30.2486.2008.01835.x, 2009. 4119.
- Dufrêne, E., Davi, H., François, C., le Maire, G., Le Dantec, V., Granier. (2005). Modelling carbon and water cycles in a Beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, 185(2-4), 407-436.

¹ Mesure du potentiel d'adaptation des arbres forestiers au changement climatique : approches in-situ et ex-situ sur gradients altitudinaux à l'aide de dispositifs de transplantation croisée (GRAAL).

- Franklin, J.F., Shugart, H.H., Harmon M.E.. (1987). Tree death as an ecological process, *Bioscience* 27 (1987). 259–288.
- Jump, A.S., Hunt, J.M. & Peñuelas, J. (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12, 2163–2174.
- Kauppi, P.E., K. Mileikakainen, K. Kuusela, 1992: Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990, *Science*, 256 (5053), 70-74.
- Lévy, G. & Becker, M. 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges: Rôle primordial des déficits d'alimentation en eau.
- Loustau D, Bosc A, Colin A, Davi H, François C, Dufrêne E, Déqué M, Cloppet E, Arrouays D, le Bas C, 2005: Modelling the climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub regional level. *Tree Physiology* 25, 813–823.
- Oliva, J.; Colinas, C., 2007: Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecol. Manage.* 252, 84–97.
- Rathgeber, C., Nicault, A., Kaplan, J.O., Guiot, J., 2003: Using a biochemistry model in simulating forests productivity responses to climatic change and [CO₂] increase: example of *Pinus halepensis* in Provence (south-east France). *Ecological Modelling*, 166, 239-255.
- Sabate, S., Gracia, C.A., Sanchez, A., 2002 : Likely effect of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management*, 162, 23-37.
- Sarris D, Christodoulakis D, Körner Ch (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology*, 13, 1187–1200.
- van Mantgem, PJ et al. (2009). Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United State.. *Science* 323, 521.