Peut-on changer les trajectoires de croissance du chêne sessile et du sapin de Douglas suite à une sécheresse en modulant la fertilité du sol ?

Yoran Bornot

▶ **To cite this version:**

Yoran Bornot. Peut-on changer les trajectoires de croissance du chêne sessile et du sapin de Douglas suite à une sécheresse en modulant la fertilité du sol ?. Biologie végétale. Université de Lorraine, 2017. Français. NNT : 2017LORR0356 . tel-01835619

HAL Id: tel-01835619

https://theses.hal.science/tel-01835619

Submitted on 11 Jul 2018

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

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

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Thèse présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du grade de **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE** Spécialité Biologie Végétale et Forestière par

Yoran BORNOT

Peut-on changer les trajectoires de croissance du chêne sessile et du sapin de Douglas suite à une sécheresse en modulant la fertilité du sol ?

Soutenance: le 22 décembre 2017

Membres du Jury :

Rapporteurs :

Mme Caroline VINCKE	Professeur Université Catholique de Louvain
M. Laurent AUGUSTO	Directeur de Recherche, INRA Bordeaux

Examinateurs :

Mme Juliette BOIFFIN	Ingénieur du CRPF de Lorraine
M. Bernard AMIAUD	Professeur Université de Lorraine

Invitée :

Mme Claudine RICHTER	Ingénieur du GREF, Service R&D ONF Fontainebleau

Directeurs de la thèse :

Mme Nathalie BREDA	Directrice de recherche, INRA Nancy Grand-Est
M. Stéphane PONTON	Chargé de recherche, INRA Nancy Grand-Est

Centre Inra de Nancy-Grand-Est

UMR Ecologie & Ecophysiologie Forestières
54280 Champenoux

Remerciements

Ces quelques années de thèse ont été pour moi une expérience particulièrement enrichissante, aussi bien sur le plan professionnel que sur le plan personnel. C'est donc avec un grand plaisir que j'adresse mes remerciements à toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail ou qui ont su me soutenir même dans les moments les plus compliqués.

Tout d'abord, j'adresse un grand merci à mes encadrants, Nathalie Bréda et Stéphane Ponton pour m'avoir accueilli et fait confiance. Merci à vous pour m'avoir soutenu tout au long de ce travail, merci pour toutes les aides que vous m'avez apportés et pour toutes les connaissances que vous m'avez permis d'obtenir.

Merci au LABEX arbre et au département EFPA de l'INRA qui ont financé ce projet, sans quoi rien n'aurait été réalisable.

Merci aussi à l'ONF pour m'avoir autorisé à carotter les arbres et ainsi obtenir le matériel nécessaire à la réalisation de ce travail.

Merci aux membres du jury, Caroline Vincke, Laurent Augusto, Juliette Boiffin, Bernard Amiaud et Claudine Richter pour avoir accepté d'évaluer mon travail, pour vos pertinentes remarques et nos enrichissants échanges pendant et après la soutenance. Un remerciement tout particulier à Juliette qui a pu se libérer pour participer au jury malgré une demande de dernière minute imprévue.

Merci aux membres de mon comité de thèse, Mark Bakker, Quentin Ponette, Marc Buée, Arnaud Legout et Anne Poszwa. Merci pour votre disponibilité. Merci pour vos remarques et vos conseils et surtout merci pour m'avoir orienté quand je faisais fausse route. Un remerciement tout particulier pour toi Arnaud, pour toute l'aide que tu as fourni dans la longue recherche des sites disponibles. Merci aussi pour tout le temps que tu as passé à répondre à mes interrogations et pour toutes les informations que tu m'as transmis. Un remerciement particulier aussi à Marc pour m'avoir fait une place au sein du projet BRIDGE et pour toutes les discussions enrichissantes que nous avons pu avoir.

Merci à Claude Nys sans qui je n'aurais pas pu avoir accès à de nombreuses informations importantes sur les dispositifs expérimentaux ni aux dispositifs eux-mêmes.

Merci aux membres de la PTEF. Et plus particulièrement à Carole Antoine et Patrick Riveron pour les formations, l'aide et les mesures isotopiques.

Merci aux gestionnaires de l'unité pour votre disponibilité, votre aide et votre patience pour tout le volet administratif.

Merci aux ingénieurs, techniciens et stagiaires qui ont participés à l'acquisition et au traitement des données, que ce soit sur le terrain ou en laboratoire. Merci à Joseph Levillain, François Gérémia, Thierry Paul, Erwin Thirion, Cyrielle Visine, Jérémie Trubert. Merci aussi à Patrick Behr, Bastien Gérard et Christophe Rose pour m'avoir initié au carottage. Merci également à Louis-Michel Nageleisen pour m'avoir formé à la mesure du DEPEFEU et aidé sur le terrain.

Merci à toute l'équipe de la phyto pour l'accueil et les moments partagés. Merci en particulier à Jean-Luc Dupouey pour nos échanges constructifs. Merci aussi à Pierre Montpied pour toute l'aide concernant les stats et R. Merci également à Vincent Badeau, Catherine Massonnet et Fabrice Bonne pour toutes les discussions que nous avons pu avoir et pour votre bonne humeur au quotidien.

Merci à tous les thésards, les stagiaires, les post-docs et les contractuels avec qui j'ai partagé des moments studieux mais aussi des moments de détente. Merci à Charlotte, Cécilia, Alexandre, Maxime B, Laura, Estelle, Emeline, Camille, Marie, Quentin, Lucas, Maxime D, Amandine, Sarah, PAC et beaucoup d'autres. Un grand merci en particulier à toi Laura pour ce soutien mutuel jusqu'à la toute fin de nos thèses.

Merci à tous mes amis proches qui me soutiennent depuis le début et à ceux que j'ai rencontré au cours de ces quelques années de thèses. Merci pour tous les bons moments passés avec vous.

Merci à ma famille, vous qui m'avez toujours soutenu et cru en moi, même dans les moments les plus difficiles.

Sommaire

Remerciements 1
Sommaire 3
Liste des figures et des tableaux 7
Liste des figures 7
Liste des tableaux 8
Liste des abréviations 9
Introduction 11
Contexte : Changements globaux 11
Changement climatique 11
Changement de la fertilité des sols, changements de la gestion des peuplements 11
Les pistes d'adaptation de gestion forestière pour faire face aux changements globaux 12
Historique et évolution de l'usage de la fertilisation en forêt 13
Distinctions entre fertilisation et amendement 13
Les modèles biologiques étudiés 14
Chêne sessile 14
Sapin de Douglas 16
Notion de résilience 18
Le concept 18
La métrique de la résilience et la notion de crise 19
Hypothèses de travail 20
Chapitre I : Etat de l'art de l'effet des fertilisations en forêt 21
Introduction 21
Interface racine-sol 23
Transport des nutriments 23
Caractéristiques foliaires 23
Allocation du C aux différentes fonctions 25
Stockage 25
Reproduction 25
Respiration 26
Défense 26
Croissance 26
Réponse à la sécheresse et effet de la sécheresse sur l'absorption de nutriments 27

Chapitre II : Démarches de recherche et justification des matériels et méthodes retenus 29
Introduction 29
Choix de la méthode expérimentale d'étude des variations de la fertilité 29
Variations spatiales de fertilité le long de gradients écologiques 29
Modifier la fertilité par l'usage ancien des sols 30
Modifier la fertilité expérimentalement par fertilisation 30
Description des sites étudiés 32
Forêt domaniale de Bercé 32
Forêt domaniale de Tronçais 35
Forêt domaniale des Potées 39
Récapitulatif des traitements 44
Caractérisation des épisodes de sécheresse par modélisation rétrospective de bilan hydrique 45
Caractérisation du déficit hydrique à Bercé 46
Caractérisation du déficit hydrique à Tronçais 46
Caractérisation du déficit hydrique aux Potées 47
Indice de sécheresse relatif 48
Données historiques santé des forêts 48
Les différents indicateurs de la réponse des arbres 48
Calcul des indices de résilience, résistance et récupération 49
Mesures du $\delta^{13}C$ des cernes 49
Caractérisation de l'état sanitaire des chênes 50
Sélection des arbres, carottage et mesure des largeurs de cernes 50
Prélèvements de sol (cf descriptions des sites pour les analyses et profils des sols) 51
Analyses des données 51
Correction de l'effet âge 51
Comparaison des croissances radiales 51
Effet du climat 52
Choix des périodes prises en compte dans le calcul des résistances, récupérations et résiliences. 52
Chapitre III : Résultats 57
Résultats acquis sur le dispositif de fertilisation de chêne en forêt de Bercé 57
Présentation de l'étude 57
Effectif total et inventaire des placettes étudiées 57
Résultats principaux et discussions 57
Article en préparation pour Forest Ecology and Management 58
1. Introduction 59

2. Material and methods 60
3. Results 63
4. Discussion 69
Conclusion 72
References 72
Résultats acquis sur le dispositif de fertilisation de chêne en forêt de Tronçais 78
Différences de croissance radiale entre arbres fertilisés et témoins 78
Modélisation largeurs de cernes en fonction du climat 79
Résistance, récupération et résilience aux crises 81
Etat des cimes 84
Résultats acquis sur le dispositif d'amendement du sapin de Douglas en forêt des Potées 86
Ajustement et croissance radiale entre arbres amendés et témoins 86
Correction et modélisation 87
Résistance, récupération et résilience 90
Discussion 93
Comment analyser l'interaction climat x fertilisation ? 93
Variations interannuelles de croissance et climat 94
Effet de la fertilisation sur les réponses à moyen terme des arbres à des évènements de sécheresse 94
La fertilisation modifie-t-elle les relations à haute fréquence entre le climat et la croissance des chênes et des Douglas ? 95
Réponses de la croissance des arbres au climat 95
Effet de la fertilisation sur les relations entre le climat et la croissance des arbres 96
Valeurs du déficit hydrique et seuil 96
La fertilisation modifie-t-elle les résistances, récupérations et résiliences des arbres à la sécheresse ? 98
Conclusions et perspectives 100
Bibliographie 103
Résumé 115

Liste des figures et des tableaux

Liste des figures

Figure 1 Distinction entre les modes d'action de la fertilisation et de l'amendement. 14
Figure 2 Aire naturelle de distribution du chêne sessile. 15
Figure 3 Evolution du déficit foliaire pour 4 espèces de chênes en France. 15
Figure 4 Aire naturelle de distribution du sapin de Douglas en Amérique du Nord. 16
Figure 5 Répartition de la ressource en Douglas en France par classe d'âge. 17
Figure 6 Processus intervenant dans le cycle biogéochimique en forêt. 21
Figure 7 Schéma synthétique du cycle des nutriments et de la répartition des produits de la photosynthèse 22
Figure 8 Localisation des différents sites de fertilisation et d'amendement disponibles en France et représentation du déficit hydrique calculé par Biljou© en 1976. 31
Figure 9 Localisation des sites de l'étude. 32
Figure 10 Photographie d'une parcelle du dispositif de Bercé. 33
Figure 11 Plan du dispositif expérimental en forêt domaniale de Bercé. 34
Figure 12 Photographie d'une parcelle du dispositif de Tronçais. 35
Figure 13 Plan du dispositif expérimental en forêt domaniale de Tronçais. 36
Figure 14 Teneurs en éléments chimiques des sols de Tronçais. 37
Figure 15 Circonférence des chênes du dispositif de Tronçais. 38
Figure 16 Variation de l'effectif des arbres de l'analyse entre 1895 et 2013. 39
Figure 17 Photographie de la placette de douglas du site des Potées. 39
Figure 18 Plan du dispositif expérimental complet des Potées. 41
Figure 19 Teneurs en éléments chimiques des sols des Potées. 43
Figure 20 Circonférence des sapins de Douglas des Potées. 44
Figure 21 Exemple d'une simulation du bilan hydrique par Biljou©. 45
Figure 22 Variation du déficit hydrique du dispositif de Bercé calculé par Biljou© de 1950 à 2008. 46
Figure 23 Variation du déficit hydrique du dispositif de Tronçais calculé par Biljou© de 1953 à 2013. 47
Figure 24 Variation du déficit hydrique du dispositif des Potées calculé par Biljou© de 1993 à 2015. 47
Figure 25 Résistance (Rs), récupération (Rc) et résilience (Rl) pour une crise théorique. 49
Figure 26 Résistances, récupérations et résiliences des chênes de Tronçais à la sécheresse de 1985. Arrière-effet non intégré. 53
Figure 27 Résistances, récupérations et résiliences des chênes de Tronçais à la sécheresse de 1985. Arrière-effet intégré. 54
Figure 28 Yearly variation of soil water deficit integrated over the whole vegetative period in the forest of Bercé from 1950 to 2007 calculated by the Biljou© model. 62
Figure 29 Growth chronologies of sessile oaks according to treatments. 64
Figure 30 Model of the diminution of growth after fertilization. 66
Figure 31 Relationship between the standardized and predicted tree ring widths from dendrobioclimatic model of oaks growth. 67
Figure 32 Resistance and resilience of oaks according to the treatment and the crisis, and the variation of soil water deficit according to the crisis.. 68
Figure 33 Variation of soil water deficit and carbon isotope composition between 1965 and 1980 according to treatments. 69
Figure 34 Croissance moyenne des chênes sessiles de Tronçais selon le traitement. 78
Figure 35 Variation des différences moyennes de largeurs de cerne entre fertilisés et témoins et représentation du modèle linéaire utilisé pour corriger les données. 79
Figure 36 Largeurs de cernes mesurées des chênes du dispositif de Tronçais et corrigées pour les fertilisés en fonction du nombre d'années depuis le traitement. 80

Figure 37 Largeurs de cerne des chênes sessiles du dispositif de Tronçais mesurées et modélisées entre 1980 et 2013. 81
Figure 38 Sélection des crises en fonction des pertes de croissance et de l'intensité du déficit hydrique. 82
Figure 39 Moyennes, écarts-types et valeurs min et max des résistances, récupération et résiliences des chênes sessiles de Tronçais aux sécheresses en fonction du traitement et de la crise. 84
Figure 40 Effectif par classe de DEPEFEU hivernal pour les 120 mesures DEPEFEU. 85
Figure 41 Largeurs de cernes des chênes de Tronçais stratifiés en fonction de leur DEPEFEU et du traitement. 86
Figure 42 Croissances des sapins de Douglas des Potées selon le traitement. 87
Figure 43 Croissances détendancées des sapins de Douglas des Potées selon le traitement. 88
Figure 44 Largeurs de cerne des sapins de Douglas des Potées mesurées et modélisées entre 1994 et 2015. 89
Figure 45 Sélection des crises en fonction des pertes de croissance et de l'intensité du déficit hydrique. 90
Figure 46 Moyenne, écarts-types et valeurs min et max des résistances, récupérations et résiliences des sapins de Douglas des Potées aux sécheresses en fonction du traitement et de la crise. 91
Figure 47 Résiliences moyennes des arbres par crise et par site en fonction de l'indice de déficit hydrique relatif de la crise par rapport à la moyenne du site ou en fonction de l'indice de déficit hydrique maximum atteint pendant la crise. 97
Figure 48 Résistances moyennes des arbres par crise et par site en fonction de l'indice de déficit hydrique relatif de la crise par rapport à la moyenne du site. 98

Liste des tableaux

Tableau 1 Paramètres de sol et de peuplement requis par Biljou© pour calculer le bilan hydrique du dispositif de Bercé. 33
Tableau 2 Profil de sol du site de Bercé. 35
Tableau 3 Paramètres de sol et de peuplement requis par Biljou© pour calculer le bilan hydrique du dispositif de Tronçais. 36
Tableau 4 Paramètres de sol et de peuplement requis par Biljou© pour le calcul du bilan hydrique du dispositif des Potées. 40
Tableau 5 Profil de sol du site des Potées. 42
Tableau 6 Date, dose et forme des apports de nutriments selon le site. 44
Tableau 7 Déficit hydrique maximum et relatif à la moyenne calculée par site sur la période de temps 1993 - 2009. 48
Tableau 8 Stand parameters and soil properties used to run the Biljou© model. 62
Tableau 9 Characteristics of the 7 drought-induced crisis of growth detected in radial growth chronologie. 63
Tableau 10 Contribution and significance of the parameters selected for the dendrobioclimatic model. 65
Tableau 11 Significativité et coefficient des paramètres sélectionnés pour le modèle dendrobioclimatique. 81
Tableau 12 Caractéristiques des 4 crises de croissance provoquées par une sécheresse. 82
Tableau 13 Significativité et coefficient des paramètres sélectionnés pour le modèle dendrobioclimatique. 89
Tableau 14 Caractéristiques des 2 crises de croissance provoquées par une sécheresse. 90

Liste des abréviations

DEPEFEU = Dépérissement des feuillus

Dh = déficit hydrique

Dr = Drought

DSF = Département de la santé des forêts

ICP Forest = International Co-operative programme on assessment and monitoring of air pollution effects on forests

IPCC = Intergovernmental panel on climate change

LAI = leaf area index

MPa = méga Pascal

PreDr = PreDrought

PostDr = PostDrought

REW = Relative Extractable Water

Rc = récupération

Rs = résistance

RI = résilience

SWD = Soil Water Deficit

WUE = Water use efficiency

Introduction

Contexte : Changements globaux

Changement climatique

Depuis plusieurs décennies, les températures globales ne cessent d'augmenter. En moyenne, elles sont près de 1°C supérieures à celles du début du XX^{ème} siècle. Cette augmentation de température est en partie causée par l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre tels que le CO_2, le CH_4 ou les oxydes d'azote, conséquence directe de l'extension de l'urbanisation et des activités humaines. Depuis la fin du XX^{ème} siècle les augmentations de températures se sont encore accélérées atteignant des vitesses jamais atteintes auparavant. Les modèles climatiques actuels prédisent des augmentations de températures pouvant aller à +4°C d'ici à la fin du siècle (IPCC, 2013). Par ailleurs, l'intensité et la fréquence d'aléas climatiques extrêmes tels que des tempêtes, vagues de froid ou de chaleur et sécheresses devraient s'accroître dans les prochaines années.

Ce changement climatique a de nombreuses conséquences sur les organismes vivants. Les conséquences de forts épisodes de sécheresse ont déjà fait régulièrement l'objet d'études qui toutes ont montré que les déficits hydriques extrêmes ou récurrents induisaient des vagues de dépérissements et de mortalités chez des espèces forestières et notamment chez le sapin (Lévy et Becker, 1987), le sapin de Douglas (Sergent, 2012) ou le chêne pédonculé (Becker et Lévy, 1982 ; Drobyshev et al., 2007).

La hausse des températures pourrait induire chez certaines espèces forestières une modification de la phénologie. En augmentant notamment les températures printanières, le débourrement devient plus précoce et les saisons de végétation plus longues (Menzel et al., 2006). La production des peuplements pourrait alors être augmentée (Loustau et al., 2005) ; cependant, certains aléas biotiques comme des gels tardifs ou précoces ou certains risques biotiques (ravageurs thermophiles, certaines maladies fongiques) pourraient être plus fréquents aussi.

Chez les espèces conifères et notamment le sapin de Douglas, la productivité pourrait aussi être augmentée grâce notamment une augmentation du taux d'acquisition du carbone en hiver permise par la hausse de la température moyenne hivernale. Par ailleurs, le taux de CO_2 atmosphérique pourrait aussi à lui seul augmenter la productivité des peuplements forestiers (Hyvönen et al., 2007). Toutefois la diminution de la disponibilité en eau et de l'acquisition des minéraux pourrait alors limiter le gain potentiel produit par le taux de CO_2 et l'allongement des durées des saisons de végétation.

Une modification de la répartition géographique des espèces pourrait aussi être une des conséquences du réchauffement climatique (i.e. Badeau et al., 2010 sur le hêtre). En déplaçant les conditions climatiques optimales, les espèces pourraient migrer plutôt que s'adapter aux changements de l'environnement et notamment vers des zones d'altitude plus élevée.

Changement de la fertilité des sols, changements de la gestion des peuplements

Le changement climatique n'est toutefois pas la seule conséquence de l'extension de l'anthropisation. Avec l'augmentation du nombre d'usines et l'intensification de l'usage de fertilisants agricoles, c'est aussi l'émission de polluants atmosphériques qui augmente. Or certaines de ces émissions, en particulier les dépôts azotés et sulfurés (Lajtha et Jones, 2013), en retombant peuvent dégrader les sols en les acidifiant, ce qui induit une perte par lessivage des nutriments disponibles sur le long terme

(Landmann et Bonneau, 1995 ; Ranger et al., 2000 ; Van der Heijden et al., 2011, 2013). Par ailleurs, les demandes en bois ont évolué au cours de ces dernières années avec notamment une augmentation de la demande en bois énergie soutenue par les politiques de transition énergétique (voir Puech, 2009). A cela s'ajoute la volonté de diminuer l'âge d'exploitabilité des arbres afin de réduire le temps d'exposition aux risques liés au changement climatique (ONF, 2013) et pour répondre aux besoins de la filière bois résineux pour des produits calibrés, de diamètre compatible avec les outils de sciage. Or ces pratiques, en augmentant la quantité et la nature (grumes, mais aussi branches, écorces, aiguilles et feuilles) de bois exporté, réduisent les quantités de nutriments restitués au sol et tendent à diminuer la fertilité des sols sur le long terme (Akelsson et al., 2007 ; Aherne et al., 2008 ; Thiffault et al., 2011). La fertilisation ou les amendements apparaissent donc être des pratiques pertinentes, pour restaurer ou maintenir la fertilité des sols à long terme et permettre d'adapter la sylviculture sans les appauvrir.

Les pistes d'adaptation de gestion forestière pour faire face aux changements globaux

Les forestiers doivent ainsi anticiper une sylviculture devant faire face à des conditions climatiques plus sèches et des sols plus pauvres, tout en maintenant une productivité élevée pour répondre aux besoins en bois grandissant. L'interaction entre ces deux facteurs, disponibilité en eau d'une part, et disponibilité en nutriments, d'autre part, n'a été que très peu étudiée chez les arbres forestiers. Cependant, quelques observations ont été faites sur le sapin de Douglas (Sergent et al., 2014) et sur le chêne pédonculé (Cater et al., 1999) et suggèrent qu'une meilleure fertilité du sol pourrait accroitre les récupérations des peuplements dépérissants.

Jusqu'à présent, les solutions évoquées pour permettre aux forêts de mieux lutter contre les conséquences des changements climatiques ont reposé essentiellement sur la sélection du matériel génétique en amont de la plantation et sur la conduite sylvicole des peuplements. Le choix des essences et la sélection des provenances sur une base de bonne qualité et diversité génétique reposent sur deux idées. Être certain que les plantations ne seront pas installées sur des sites aux conditions limites (Legay et al., 2006) et le fait qu'une grande diversité génétique est synonyme d'un plus grand potentiel adaptatif et par conséquent plus avantageux dans un contexte de climat changeant (Legay et al., 2006 ; Riou-Nivert, 2015). Legay et al. (2006) suggèrent de favoriser les mélanges d'essences pour des sites ou le choix de l'essence est difficile en contexte incertain. L'idée est qu'en cas d'aléas climatiques extrêmes, les peuplements puissent se reconstituer notamment grâce à la recolonisation des espèces résistantes. Toutefois le mélange d'espèces peut parfois mener à des pertes de croissance et des diminutions des capacités physiologiques en condition de sécheresse (Grossiord et al., 2014) ou n'avoir aucun effet bénéfique (Merlin et al., 2015). Adapter la sylviculture en augmentant les éclaircies est une possibilité dans les sites exposés à des risques de sécheresse, dans la mesure où la demande en eau par le peuplement et son interception des précipitations sont proportionnelles à la surface foliaire (Bréda et al., 1995 ; Legay et al., 2006).

Enfin, couper les arbres plus tôt est un autre moyen de faire face aux variations du climat. Cette pratique permet notamment de limiter les risques en exposant moins longtemps les peuplements aux aléas non prévisibles du changement climatique. Par ailleurs, en conservant des peuplements relativement jeunes, on limite les risques liés à l'âge (vulnérabilité au dépérissement et aux ravageurs) ou à la taille (stabilité au vent). Des révolutions plus courtes permettent aussi d'adapter les essences et les provenances plus fréquemment.

Historique et évolution de l'usage de la fertilisation en forêt

La fertilisation en forêt n'est pas une pratique de gestion courante en France. A l'origine, la fertilisation en forêt était plutôt expérimentale et utilisée par la recherche scientifique. Les premiers essais de fertilisation en forêt datent d'il y a plus de 150 ans (Baule et Fricker, 1969). Ces premiers essais montraient déjà un effet positif de l'apport en nutriments sur la productivité des arbres. Au début des années 1900, la fertilisation commence à être utilisée pour contrer les effets négatifs de carences, observables notamment chez les pins par le jaunissement des aiguilles (Baule et Fricker, 1969). Près de 40 ans plus tard, les faibles quantités en éléments minéraux disponibles sont reliées aux faibles productivités que peuvent avoir les arbres dans certains milieux.

C'est à partir des années 50 que la fertilisation des arbres forestiers prend de l'importance. Le fait que l'effet de la fertilisation puisse être visible sur le long terme, que les gestions et les demandes en bois mènent à un appauvrissement des sols et une explosion des prix du bois sont autant de raisons qui ont mené au regain d'intérêt de la fertilisation en forêt (Baule et Fricker, 1969). Ainsi, après la seconde guerre mondiale, avec une demande en bois qui explose, des essences résineuses sont plantées dans de nombreuses zones délaissées par l'agriculture et dont les sols sont parfois très pauvres et acides (Becker, 1992 ; Picard et al., 1999 ; Jonard et al., 2010). Or certaines espèces résineuses telles que l'épicéa commun ont tendance à appauvrir les sols (Augusto et al., 2002). Par ailleurs, l'exploitation du bois et des litières tendent à appauvrir davantage des sols déjà pauvres. Deux principaux buts de la fertilisation émergent alors, il s'agit à la fois de permettre aux peuplements d'obtenir des conditions idéales pour être au maximum de leur potentiel de croissance et aussi de maintenir dans le temps la bonne qualité du sol. Plus récemment, les buts de la fertilisation se sont orientés vers une restauration des peuplements dont l'état sanitaire était dégradé (Bonneau et al., 1992 ; Bonneau, 1995).

Aujourd'hui, dans le contexte des changements globaux, on se propose de tester si la fertilisation pourrait être un moyen susceptible d'aider les arbres à croître correctement dans des conditions où les disponibilités hydriques deviennent très contraignantes. L'hypothèse formulée est ici que les effets de la fertilité du sol sur la physiologie des arbres pourraient être bénéfiques en situation de sécheresses accrues et répétées. Les effets de la fertilité du sol sur la physiologie des arbres sont complexes et multiples. Les études existantes sont très loin de pouvoir dresser une synthèse des effets pour chacun des nutriments et chacune des fonctions physiologiques impactées. Les interactions entre fonctions dans l'arbre mais aussi entre nutriments doivent être prises en considération pour obtenir un bilan à l'échelle de l'individu. Les connaissances sur ce sujet sont logiquement plus avancées sur les plantes herbacées annuelles que sur les arbres forestiers où l'association de grandes dimensions et longévité complique considérablement le fonctionnement physiologique et les expérimentations à mettre en œuvre pour l'étudier. Le chapitre I a pour vocation de rassembler et synthétiser au mieux les connaissances actuelles. Il est vraisemblable que chaque espèce aura, dans ses réponses à la disponibilité des nutriments, ses propres particularités. Nous avons fait le choix de concentrer nos efforts sur deux espèces aux fonctionnements *a priori* très différents, l'une étant un feuillu à feuillage caduque et l'autre un résineux à feuillage persistant, mais toutes deux considérées comme de première importance pour la forêt française du futur. Ces deux espèces, le chêne sessile et le sapin de Douglas, serviront dans ce travail d'espèces modèles.

Distinctions entre fertilisation et amendement

Dans cette première partie de l'introduction, nous avons parlé de fertilisation au sens large (à savoir, un apport d'éléments nutritifs dans le milieu). Néanmoins, cette pratique se décline en deux variantes selon les éléments apportés et leur mode d'action. On distingue alors la fertilisation *stricto sensu* et l'amendement. Dans le cas d'une fertilisation, l'effet bénéfique des nutriments apportés est direct sur

les arbres cibles alors que dans le cas d'un amendement l'action des éléments nutritifs vise à reconstituer de faibles réserves du sol en cations (Ca et Mg le plus souvent) (Nys, 1989) et à limiter l'acidification sous l'effet d'apports atmosphérique de polluants (N, S). Un effet bénéfique indirect sur les plantes apparait par la suite une fois que le cycle biogéochimique a été rééquilibré et le fonctionnement de l'humus redynamisé. L'amendement possède plutôt un effet restaurateur sur le sol alors que la fertilisation produit un effet stimulant sur les plantes. Les éléments apportés lors d'un amendement sont en général du Ca et du Mg alors que les éléments P, K et N correspondent un une fertilisation.

Dans la pratique, hors cas des plantations de pin maritime en Aquitaine (forêts publiques et privées) et dans les peupleraies (forêt privée), les pratiques d'apport d'engrais sont rares en France. Les standards de certification PEFC et FSC restreignent en effet aujourd'hui l'usage de fertilisants en forêt. En forêts publiques, des pratiques d'amendements calcaires réalisées dans un but de restauration de la fertilité de sols acidifiés en contexte de risque de dépérissement de peuplements forestiers sont réalisés. Cependant, il n'existe pas de statistique nationale sur les surfaces, estimées à dire d'expert à moins de 50 000 ha (Richter, comm. pers.).

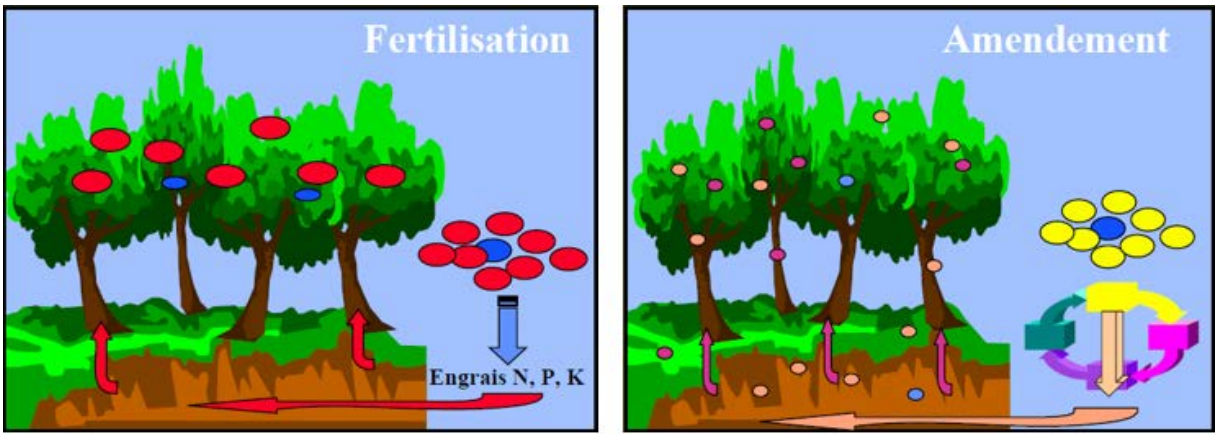


Figure 1 Distinction entre les modes d'action de la fertilisation (à gauche) et de l'amendement (à droite). D'après Nys et Flot, 2005.

Les modèles biologiques étudiés

Chêne sessile

Le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) est une espèce forestière feuillue de la famille des Fagacées. Il est originaire d'Europe et présente en France dans la plupart des régions bien que rare dans le sud-ouest et la côte méditerranéenne. Son aire de répartition naturelle recouvre la quasi-totalité de l'Europe occidentale. Elle s'étend à l'Est jusqu'au Caucase et au Nord jusqu'à l'extrémité de la Norvège et de la Suède. Le chêne sessile est toutefois absent au Portugal et dans la quasi-totalité de l'Espagne (Figure 2). Il s'agit d'une espèce adaptée à un climat tempéré, présente fréquemment jusqu'à 800 m d'altitude et beaucoup plus rarement jusqu'à 1600 m. Ses températures annuelles optimales se situent entre 8 et 12°C, il requiert une pluviométrie de plus de 600 mm par an (Jarret, 2004 ; Ducousso, 2017). Le chêne sessile peut parfois présenter un débourrement précoce, ce qui le rend sensible aux gels tarifs. Il peut être présent sur une grande gamme de sols, de très acide à calcaire mais ses préférences se situent au niveau de sols neutres à acides. Il ne tolère pas l'engorgement permanent mais peut récupérer après un engorgement temporaire et il est plus tolérant à la sécheresse que son homologue le chêne pédonculé (Bréda et al., 1993). Le caractère tolérance à la sécheresse est en outre caractérisé par la fermeture stomatique efficace mais non totale, le chêne

sessile maintenant un flux transpiratoire et photosynthétique jusqu'à des potentiels hydriques bas de l'ordre de -2.5 MPa (Bréda et al., 1993). Le potentiel hydrique minimum entrainant 50% de perte de conductivité est de -3.3 MPa (Cochard et al., 1992)

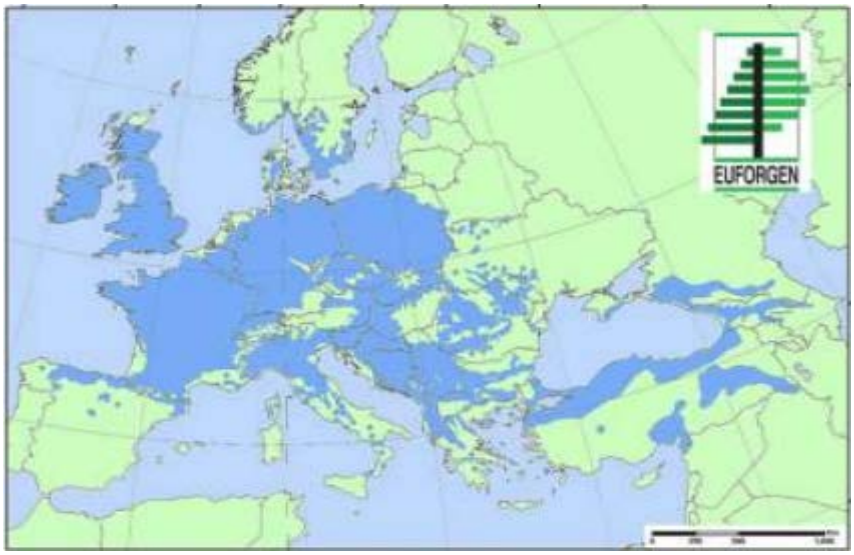
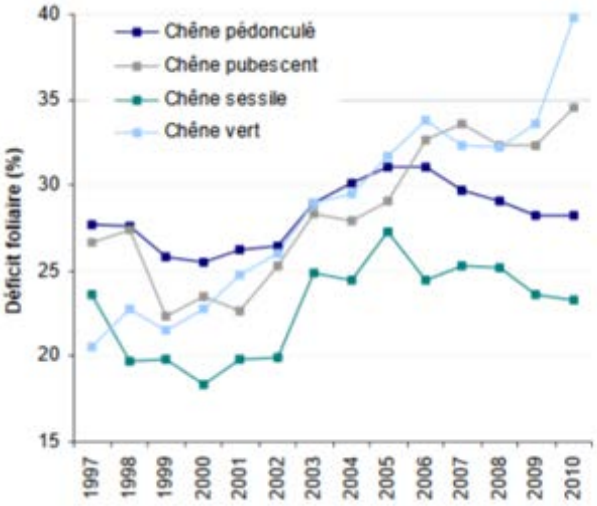


Figure 2 Aire naturelle de distribution du chêne sessile (Ducousso et Bordacs, 2011).

Les populations de chênes sessiles présentes en France possèdent une grande variété génétique. Des tests de comparaisons de provenances ont permis de mettre en avant des caractères particuliers à certaines régions. Les chênes du Sud présentent un débourrement plus précoce que ceux du Nord. De même, les chênes à basse altitude présentent eux aussi un débourrement plus précoce que ceux à plus haute altitude (Ducousso, 2017).

Le bois du chêne sessile est apprécié pour son utilisation en bois d'œuvre, bois de charpente ou encore bois de chauffage. Cette essence est l'une de celles sélectionnées pour être plantées en vue des climats futurs. Il est donc pertinent de comprendre comment améliorer les réponses de cette essence à des sécheresses susceptibles d'induire des pertes de croissance voire à compromettre son état sanitaire.



Signalons que, malgré sa meilleure tolérance à la sécheresse que le chêne pédonculé, l'ONF a récemment rapporté des dépérissements de chêne sessile en forêt domaniale de Tronçais (Petroff, 2014). Plus globalement, grâce au réseau de suivi de l'état sanitaire des forêts (ICP Forest, partie française du réseau), une augmentation brutale de son déficit foliaire est observée après la sécheresse exceptionnelle de 2003. Le déficit foliaire est passé de 20% à 25% (Figure 3).

Figure 3 Evolution du déficit foliaire pour 4 espèces de chênes en France. Partie française du réseau européen systématique du suivi des dommages forestiers, source DSF (Goudet, 2011).

La sylviculture du chêne était jusqu'à récemment encore peu formalisée, en partie à cause de la diversité des types de chênaies, et recouvre encore aujourd'hui une grande gamme de pratiques. Trois grands types de chênaies se distinguent principalement en France : les chênaies atlantiques, les chênaies continentales et les chênaies du Sud-Ouest. Ces types de chênaies se différencient principalement par les conditions pluviométriques auxquelles elles sont soumises et par la fréquence de fructifications (Jarret, 2004). L'ONF (2010) a produit des guides sylvicoles pour aider les gestionnaires et regrouper les itinéraires recommandés, notamment pour les chênaies atlantiques (Jarret, 2004) et les chênaies continentales (Sardin, 2008).

Sapin de Douglas

Figure 4 Aire naturelle de distribution du sapin de Douglas en Amérique du Nord (Bastien et al., 2016).

Le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) est une espèce forestière de la famille des Pinacées. Il est originaire de la côte ouest des Etats-Unis où il est présent en deux sous-espèces, le douglas vert (*ssp menziesii*) et le douglas bleu (*ssp glauca*). L'aire de répartition naturelle du Douglas s'étend sur plus de 2200 km depuis la Colombie Britannique au nord vers la Californie et depuis le niveau de la mer jusqu'à 1500 m d'altitude (Figure 4). Cette aire étendue fait du Douglas une espèce naturellement acclimatée à une large gamme de conditions climatiques.

Le sapin de Douglas est introduit en Europe en 1827 mais ce n'est qu'au début du XX^{ème} que son utilisation en plantation augmente drastiquement. Actuellement, la France est le pays Européen possédant la plus grande surface en douglas (plus de 400 000 ha) suivie par l'Allemagne. Cependant, les exportations de son bois restent faibles, notamment en raison du jeune âge des peuplements français actuels (la plupart étant inférieure à 30-50 ans ; Figure 5).

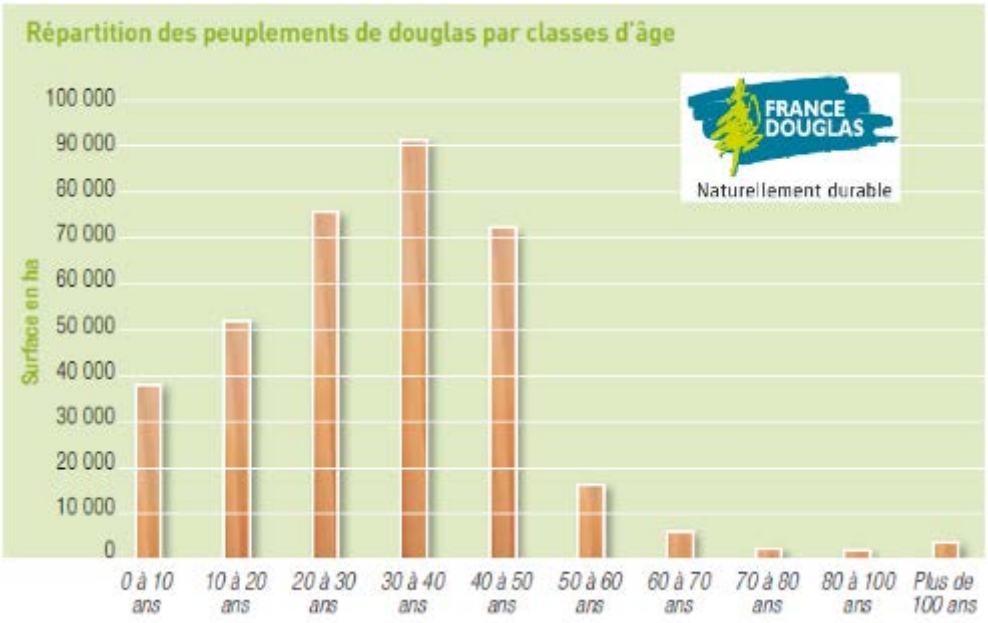


Figure 5 Répartition de la ressource en Douglas en France par classe d'âge. Source : France-Douglas.com.

Le sapin de Douglas est une essence à croissance rapide et dont la productivité est forte. Le bois produit est particulièrement dense et résistant d'où sa principale utilisation aux Etats-Unis en tant que bois de construction. En France, le Douglas s'impose comme une des espèces principales utilisées dans le reboisement. Il est adapté à un climat tempéré (avec des températures annuelles moyennes comprises entre 8 et 11°C), correspondant en France à une altitude basse ou moyenne (entre 0 et 1000 m d'altitude), et une pluviométrie d'au moins 700 mm par an bien répartie sur l'ensemble de l'année (Angelier, 2007 ; Bastien et al., 2016). Il est tolérant à des sécheresses modérées (Aussenac et al., 1984) grâce à une régulation stomatique efficace dès que le potentiel hydrique de base chute de -0.1 à -0.5 MPa (Running, 1976 ; Hallgren, 1978). La tolérance à la sécheresse est due au fait que la fermeture stomatique n'est pas totale, le douglas maintenant un flux transpiratoire et photosynthétique jusqu'à des potentiels hydriques bas de l'ordre de -2.1 MPa (Aussenac et Granier, 1978). En revanche, il peut être fortement impacté par des sécheresses extrêmes telles que celles des années 1976 (Aussenac et Granier, 1978), 1989 (Charnet et al., 1996) ou 2003, ou par des sécheresses récurrentes, selon les signalements de dépérissements recensés par le Département de la Santé des Forêts (Sergent, 2012). Le potentiel hydrique minimum entrainant 50% de perte de conductivité est de -3.5 MPa (Cochard, 1992), valeurs atteintes lors des sécheresses extrêmes et prolongées. Sa tolérance pour des sols acides fait de lui une bonne espèce pour remplacer certaines autres essences moins tolérantes en moyenne montagne comme le sapin ou l'épicéa. En revanche, il est peu tolérant aux sols calcaires, peu profonds ou hydromorphes.

Un programme d'amélioration a été mis en place dans les années 50. L'objectif principal de ce programme était de produire des variétés améliorées afin de subvenir aux besoins des plantations dans des milieux aux conditions optimales pour le Douglas. Le programme visait à sélectionner les douglas selon plusieurs critères de tardiveté du débourrement, de productivité et de qualité de bois (Bastien et al., 2016). Ce programme a débuté par la récolte de graines dans une sélection des populations idéales dans l'aire naturelle américaine et dans l'aire d'introduction française. Des arbres aux meilleures performances de croissance et de bonne qualité génétique ont ensuite été sélectionnés au sein de ces tests de comparaison de provenances ou via des tests génétiques avant d'être multipliés et implantés en vergers (Bastien et al., 2016).

La sylviculture du Douglas a pour but principal la production de bois de construction. Elle doit donc être adaptée de sorte à satisfaire une croissance rapide et régulière des arbres. Les choix sylvicoles peuvent varier selon les peuplements (peuplements exceptionnels, peuplements tardifs) mais les objectifs restent globalement les mêmes. En général, les peuplements de Douglas sont conduits en futaie régulière sur des sols au préalable nettoyés et dessouchés. Les plants utilisés sont âgés de 3 à 4 ans. Ils sont plantés en ligne à intervalle régulier pour une densité pouvant varier de 400 à 2500 tiges/ha. Des éclaircies sélectives sont réalisées à intervalle de temps réguliers jusqu'à l'exploitation du peuplement à l'âge de 60 ans. Au cours des premières années du peuplement, un élagage à 6 m peut être réalisé sur 150 à 250 tiges/ha, qui constitueront alors le peuplement final, dans le but de produire un bois sans nœuds. Pour plus d'informations concernant la sylviculture du Douglas, le lecteur pourra se reporter à Oswald (1984) et Angelier (2007). Le douglas apparaît comme une espèce alternative pour le reboisement dans un contexte de changement climatique, en particulier en substitution à l'épicéa, particulièrement sensible aux sécheresses et aux dégâts de scolytes.

Notion de résilience

Le concept

La résilience est un concept ambigu, utilisé dans de nombreux domaines et disciplines mais pas toujours défini de la même manière. Dovers et Handmer (1992) donnent deux définitions à la résilience selon la réactivité de la population humaine suite à une perturbation. Dans le cas d'une résilience active, la société tente de renforcer le système actuel afin de le rendre plus résistant aux aléas, alors que dans la résilience « proactive », l'on cherche à créer un système capable de s'adapter aux changements (Klein et al., 2004). Klein et al. (2004) ajoutent que cette distinction entre actif et « proactif » vient initialement de la différence entre l'écologie et la sociologie dans la mesure où l'Homme est capable d'anticiper et d'apprendre là où l'écosystème n'est capable que de subir et s'adapter. Handmer et Dovers (1996) mettent aussi en avant l'importance de la distinction entre la résilience et la stabilité dans la mesure où un système résilient peut tout de même être fluctuant si tant est qu'il retrouve un état au moins égal à celui d'avant la perturbation. Finalement, l'idée générale du terme reflète une capacité de récupération après perturbation vers un état stable, au moins égal à celui d'avant perturbation. Dans certains cas, une notion de temps est intégrée dans cette capacité de résilience. Cette notion de résilience est historiquement très présente en écologie (Holling, 1996) où la stabilité des écosystèmes est un enjeu crucial en raison des chocs climatiques comme les tempêtes, mais elle est aussi présente dans d'autres domaines scientifiques tels que la médecine, l'économie (Adger, 1997) ou encore la sociologie (i.e. ville et terrorisme, Harrigan et Martin, 2002). D'une manière générale le terme de résilience est de plus en plus présent dans les études scientifiques et cette recrudescence de l'utilisation du concept en écologie est en particulier due au contexte des changements climatiques (Côté et Darling, 2010), puisque les effets les plus directs et immédiats du changement climatique s'opèreront via des aléas extrêmes tels que des tempêtes ou des sécheresses par exemple (Klein et al. 2004). Quelques auteurs ont déjà réalisés des études sur la notion de résilience, notamment en dendroécologie (Becker, 1992 ; Dobbertin, 2005), sans utiliser explicitement ce terme et en parlant de trajectoire de récupération.

Dans le domaine de l'écologie, deux définitions principales se distinguent, l' 'ingineering resilience' et l' 'ecological resilience' (Holling, 1996). L' 'ingineering resilience' ne s'intéresse qu'aux variations entre deux états stables avant et après une perturbation là où l' 'ecological resilience' incorpore une échelle temporelle. Dans le premier cas, la résilience à proprement parler peut être définie comme la capacité

d'un système à retrouver ses fonctions d'avant perturbation alors que dans la seconde définition, il s'agit de quantifier le temps nécessaire à la restauration de ses fonctions.

La métrique de la résilience et la notion de crise

L'une des difficultés autour de cette notion de résilience est de transformer ce concept théorique en un outil opérationnel (Klein et al., 2004). Il n'existe à ce jour aucun consensus sur les méthodes à employer pour mesurer les résiliences d'un système à une perturbation. Quelques auteurs proposent toutefois des façons de faire. Cumming et al. (2005) proposent une façon d'estimer les résiliences à partir de mesure empirique dans un système socio-écologique. En écologie et plus particulièrement dans un contexte de déficit hydrique, Lloret et al. (2011) ont par exemple proposé des indices afin d'estimer la résilience d'arbres soumis à des sécheresses. Ils se basent sur la définition d' 'ingeneering resilience' et définissent alors mathématiquement leur résilience comme étant le rapport entre le niveau de la fonction étudiée (ici la croissance) après perturbation et avant perturbation. Deux autres indices, composants de la résilience, sont aussi calculés dans leur étude, la résistance et la récupération. La résistance correspond à l'effet direct de la perturbation climatique sur la croissance et la récupération à la capacité de retrouver un niveau de croissance adéquat par rapport à la croissance pendant la perturbation (voir chapitre II). Cependant, au-delà de la définition générique, la mise en œuvre du calcul pose de nombreuses questions : sur quelle période calculer le « niveau de croissance adéquat » ? Comment définir une période de croissance « stable » alors que la variabilité interannuelle de celle-ci est très élevée ? Faut-il utiliser une période de référence constante (par exemple trois ans ou cinq ans) ou faut-il définir cette période pour chaque perturbation ? Ces indices ont été repris et adaptés par d'autres auteurs, par exemple pour étudier la résilience à des gels de printemps (Principe et al., 2017). Thurm et al. (2017) ont par ailleurs utilisé les mêmes indices en ajoutant une dimension temporelle à la résilience (similaire à l' 'ecological resilience') et en utilisant un cumul des pertes de croissance pendant la perturbation.

Dans le cadre de cette thèse, ce sont les résiliences à des crises de croissance, plutôt qu'à des épisodes de sécheresse stricts qui sont étudiées. Ces crises (ou perturbation) de croissance sont définies de sorte à prendre en compte les arrière-effets climatiques, notamment bien connus sous le terme d'autocorrélation de croissance chez le chêne. Ces crises de croissance sont donc dépendantes à la fois du déficit hydrique et de la perte de croissance qu'il induit. La crise de croissance telle que nous l'utilisons s'étend alors sur plusieurs années en général. Elle comprend toutes les années où le déficit hydrique produit une perte de croissance sur les arbres et les années suivantes où malgré un retour à la normale des conditions hydriques, les croissances sont toujours anormalement basses. Par ailleurs, est considérée comme une crise de croissance toute une période où la croissance est diminuée en réponses à des déficits hydriques même si ponctuellement des années de bonnes conditions apparaissent au cours de cette période.

Les réponses des arbres aux contraintes peuvent s'étendre sur plusieurs années. Le cumul des aléas climatiques et/ou des pratiques de gestion peut rendre l'étude en direct difficile, et l'utilisation de la dendrochronologie s'impose alors comme l'outil le plus pertinent pour analyser rétrospectivement les réponses des arbres aux aléas. Les cernes sont souvent utilisés dans les études écologiques forestières car ils enregistrent de façon biologique les événements environnementaux passés. Ils sont un indicateur de la croissance des arbres et leur taille varie de façon importante en fonction des conditions climatiques et édaphiques. Dans le cadre de cette thèse, le calcul des résiliences, résistances et récupérations sera réalisé à partir des largeurs de cerne des arbres.

Hypothèses de travail

La thèse repose sur une approche dendrochronologique réalisée sur trois sites ayant reçu un apport en nutriments. Deux des sites concernent le chêne sessile et le troisième le sapin de Douglas. Sur chacun des sites, des données climatiques sont obtenues via plusieurs stations météorologiques de Météo France. Ces données permettent notamment de calculer les déficits hydriques annuels via l'utilisation du modèle Biljou©. L'analyse de ces trois sites permettra de tester quatre hypothèses :

(I) La résistance des arbres à la sécheresse est inversement proportionnelle à l'intensité du déficit hydrique.
(II) L'apport de nutriments améliore la croissance des arbres de façon durable et différée.
(III) L'apport de nutriments améliore la résilience des arbres à la sécheresse.
(IV) L'apport de nutriments atténue la dépendance de la croissance des arbres au climat.

Ces quatre hypothèses concernent quasi-exclusivement le fonctionnement et les réponses des arbres, par conséquent, les effets des apports nutritionnels sur le fonctionnement du sol ne seront pas appréhendés. Le manuscrit de thèse s'organise autour de trois chapitres. Le premier dressera un bilan des effets connus des nutriments sur les réponses fonctionnelles des arbres. Le second chapitre expliquera les démarches d'études possibles et décrira celle choisie en faisant le point sur les sites sélectionnés. Enfin, le troisième chapitre compilera les résultats obtenus sur les trois sites. La dernière section discutera des résultats et conclura le travail.

Chapitre I : Etat de l'art de l'effet des fertilisations en forêt

Introduction

Les plantes sont dépendantes du milieu dans lequel elles passeront la totalité de leur vie, et notamment des ressources hydriques et minérales disponibles dans le sol. Cependant, ce réservoir n'est pas infini et même si les nutriments sont parfois très abondants, ils peuvent être présents sous des formes non mobilisables par les plantes (i.e. formes gazeuses de l'azote telles que NH_3, N_2O etc.). Par ailleurs, les nutriments utilisables par les plantes doivent être présents dans la solution du sol. Ils sont issus de l'altération de la roche mère et de la minéralisation de la matière organique mais aussi des dépôts atmosphériques, et peuvent aussi quitter le système par drainage. Une partie des nutriments absorbés par la plante est stockée, l'autre partie contenue dans les organes non pérennes est restituée au sol lors de leur chute formant la litière (feuilles, fructifications) ou directement dans le sol (racines fines). L'ensemble des processus d'entrée et de sortie de chaque nutriment, résumés dans la Figure 6, forme ce que l'on nomme le cycle biogéochimique.

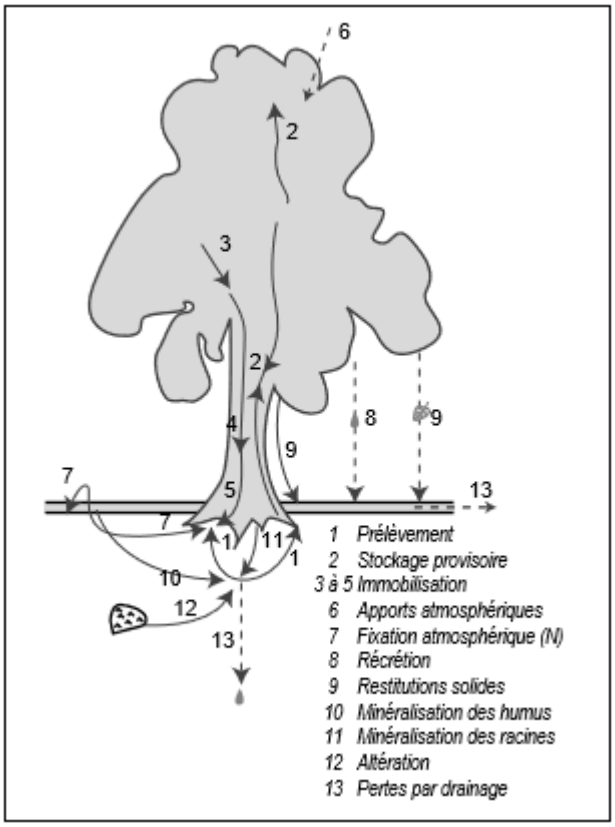


Figure 6 Processus intervenant dans le cycle biogéochimique en forêt (Ranger et al., 1995).

Le cycle biogéochimique est donc le mécanisme qui permet de maintenir une fertilité chimique du sol adéquate au cours du temps pour des espèces adaptées au milieu dans lequel elles vivent. Il n'existe actuellement aucun consensus sur la définition de la fertilité (Bonneau, 1995). Toutefois, certaines caractéristiques biologiques et physico-chimiques du sol témoignent directement de la fertilité. Ainsi, la profondeur d'un sol et son aération, son activité biologique ainsi que sa richesse minérale et

hydrique sont des propriétés informatives de la fertilité d'un sol. Cette fertilité du sol peut être appréhendée par divers moyens. Une mesure directe des nutriments disponibles à partir de prélèvements de sol ou estimée par les quantités contenues dans les feuilles (Boerner, 1984 ; Adams et al., 1987). L'utilisation d'estimateurs tels que l'indice azote d'Ellenberg issus de bioindication par la flore et la hauteur d'arbres dominants à un âge donné peut aussi renseigner sur la richesse trophique du milieu. Les sols forestiers français, délaissés par l'agriculture, sont souvent acides et d'une fertilité assez faible (Badeau et al., 1999).

Les plantes puisent les ressources minérales dans le sol par leurs racines. Les nutriments sont ensuite distribués dans l'ensemble de la plante via le xylème. Une partie de ces nutriments est amenée aux feuilles et contribue au processus de photosynthèse, mécanisme par lequel la plante acquiert le carbone nécessaire à son bon fonctionnement physiologique et à sa croissance. Le carbone ainsi acquis est ensuite distribué aux différents organes via le phloème (Figure 7 ; Marschner et al., 1996).

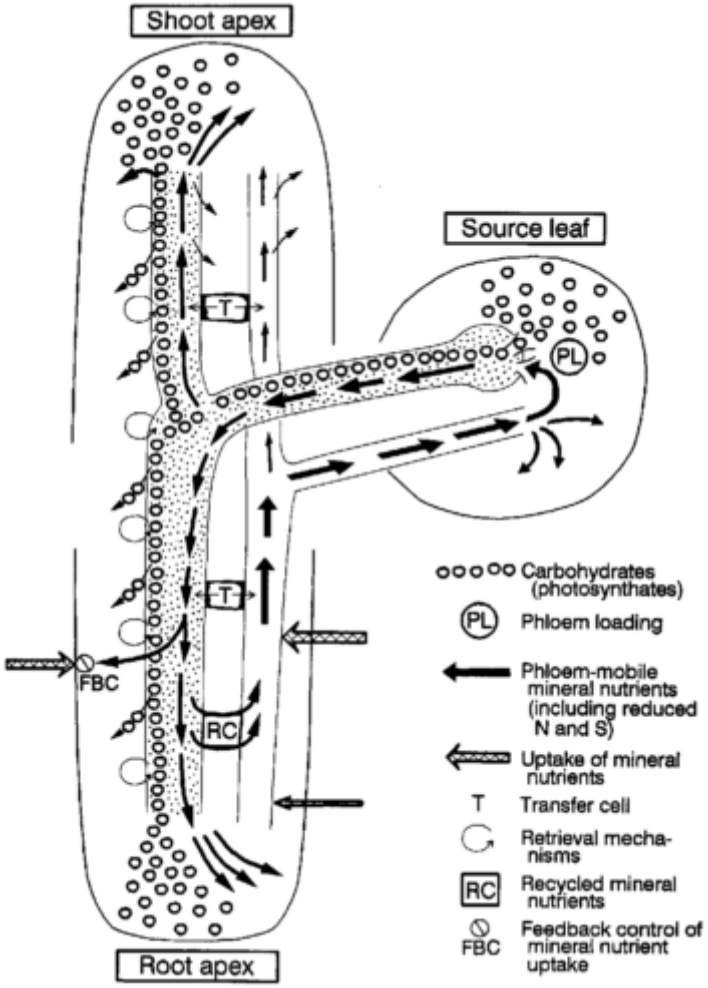


Figure 7 Schéma synthétique du cycle des nutriments et de la répartition des produits de la photosynthèse chez les plantes (Marschner et al., 1996)

Dans ce chapitre, nous passerons en revue les résultats de la littérature sur l'effet des nutriments sur le fonctionnement physiologique et la croissance des arbres en suivant le cheminement des éléments nutritifs depuis le sol vers les feuilles puis en suivant le transport et la répartition des produits issus de la photosynthèse.

Interface racine-sol

La première étape dans la nutrition des arbres se situe au niveau du sol, réservoir des nutriments et de l'eau. Les plantes sont capables d'absorber les minéraux disponibles dans la solution du sol via leur système racinaire et les éventuelles mycorhizes avec lesquelles elles sont en symbiose. Un système racinaire bien développé et la présence de nombreuses mycorhizes permettent un taux d'acquisition des ressources hydrominérales plus important en augmentant le volume de sol prospecté mais aussi en contribuant à la solubilisation de certains éléments tels que le phosphore ou le potassium grâce aux activités enzymatiques des mycorhizes (Baule et Fricker, 1969). Par ailleurs, une meilleure fertilité du sol peut aider à la croissance racinaire et au développement des communautés fongiques. Quelques travaux ont notamment montré l'implication de la disponibilité minérale sur la richesse et diversité des mycorhizes. Le phosphore est par exemple impliqué dans la formation de mycorhizes chez le pin blanc (Ackerson, 1985) et dans la croissance des arbres (Lovelock et al., 2004 ; Graciano et al., 2006). Rineau et al. (2010) ont aussi montré les effets de la fertilisation sur les communautés fongiques du sol, l'apport de calcium et de magnésium par leur propriété sur le sol initiant une modification des communautés de champignons.

Transport des nutriments

Après absorption des nutriments par le système racinaire, ces derniers sont acheminés à travers l'arbre pour rejoindre chacun des organes. Ce transport est réalisé par la sève brute dans le xylème depuis les racines vers les feuilles. Dans le sens opposé, circule dans le phloème la sève élaborée. La sève élaborée se charge de sucres, produits de la photosynthèse, avant de les amener aux organes puits. Les gradients de potentiel hydrique induits par la transpiration foliaire sont le principal processus responsable du déplacement ascendant de l'eau à l'intérieur des vaisseaux du xylème. En raison de l'effet de capillarité, second mécanisme impliqué dans le mouvement de l'eau, la taille des vaisseaux est un paramètre important qui influe directement sur le débit de l'eau (Goldstein et al., 2013). Les nutriments peuvent donc modifier le transport de l'eau en jouant sur le contrôle stomatique, sur la surface foliaire et la surface d'aubier ou sur la morphologie des vaisseaux. Cependant, les observations sur chacun de ces paramètres varient d'une étude à l'autre et par conséquent, il est difficile de conclure sur les relations des nutriments sur le mouvement global de l'eau dans l'arbre. Faustino et al. (2013) montrent, par exemple, que l'azote peut produire une diminution de la conductivité hydrique, alors que dans d'autres études les auteurs montrent l'inverse (Lovelock et al., 2004 ; Bucci et al., 2006).

Les nutriments peuvent aussi influencer le chargement de la sève élaborée en produits de la photosynthèse (cf. partie sur l'allocation du carbone p.20).

Caractéristiques foliaires

Les feuilles, un des organes puits, sont le siège de la photosynthèse et de l'acquisition du carbone et nécessitent d'être fournies en nutriments afin d'assurer leur fonctionnement physiologique (Figure 6). Les rôles qu'ont chacun des nutriments au sein des feuilles sont variés, ils peuvent jouer sur les taux d'acquisition du carbone par leur implication dans la composition d'organites et d'enzymes nécessaires au bon déroulement du processus (Dreyer et al., 1994 ; Balakrishnan et al., 2000 ; Tomlinson, 2003 ;

Warren et al., 2003 ; Bauer et al., 2004) ou en agissant sur le contrôle stomatique (Laing et al., 2000 ; Sun et al., 2001 ; Fournier et al., 2005). Par ailleurs, les nutriments ont aussi un rôle sur le développement cellulaire (multiplication et croissance cellulaire) amenant à des changements morphologiques des feuilles tels qu'une augmentation de leur taille, une augmentation de leur masse spécifique et dans certains cas, une augmentation de leur quantité. De façon générale, quel que soit le rôle spécifique d'un nutriment, une carence amène toujours à une diminution de l'acquisition du carbone.

Cependant, en raison de la variabilité des conditions environnementales abiotiques et biotiques, telles que le climat, le sol, la densité d'individus, l'espèce ou encore l'âge des peuplements, l'effet de l'apport d'un nutriment peut varier en pratique d'une situation particulière à une autre. Si dans la plupart des cas, amener un nutriment est bénéfique pour la survie et la croissance des arbres, il s'avère que dans certaines conditions particulières, l'effet peut être nul voire même délétère. Dans le cas du fonctionnement et du développement des feuilles, il est toutefois rare d'observer des effets négatifs suite à l'apport de nutriments dans le milieu mais il est très courant de n'observer aucun effet, sur au moins un ou plusieurs paramètres (i.e. photosynthèse, croissance) et des effets positifs sur un autre de ces paramètres. Ainsi, si des études ont mis en avant un effet positif de la fertilisation sur l'augmentation des quantités de feuilles (Brown et al., 2011 ; Krause et al., 2012), des capacités photosynthétiques (Dreyer et al., 1994 ; Brown et Courtin, 2003 ; Forrester et al., 2013) ou des deux (Green et Mitchell, 1992 ; Zhao et Liu, 2012), il s'avère que bien d'autres ont montré des effets contraires.

Tahlelm et al. (2011) montrent une absence de stimulation de la photosynthèse chez *Acer saccharum* après addition d'azote. A l'inverse, Elvir et al. (2010) montrent une augmentation des échanges gazeux, pour la même espèce, après l'ajout d'une dose d'azote comparable. Les travaux de Krause et al (2012) sur *Picea abies* suggèrent que l'apport d'azote n'entraîne pas de modification des échanges gazeux mais plutôt une augmentation de l'indice foliaire (LAI). Boyce et al. (2006) mettent en évidence un effet stimulant de la fertilisation en phosphore et en azote sur le taux de photosynthèse alors que Mulligan (1989) observe un effet négatif de l'addition de P sur la photosynthèse de plusieurs espèces d'eucalyptus. Par ailleurs, Thomas et al. (2006) concluent sur l'implication du phosphore dans l'augmentation de la taille des feuilles plutôt que du taux d'assimilation du carbone. Brown et al. (2011) montrent eux aussi une modification de la morphologie des feuilles avec une augmentation de la masse spécifique des feuilles de l'aulne rouge suite à l'ajout de P. A une échelle plus fine, le rôle du phosphore sur la production et l'élongation cellulaire a été mis en évidence sur des plantes herbacées telles que le maïs (Assuero et al., 2004).

Les études sur le potassium sont moins disparates et ne montrent en général que des effets sur les capacités photosynthétiques, que ce soit par son implication sur le contrôle stomatique (Fournier et al., 2005) ou son rôle d'activateur enzymatique (Bednarz et al., 1998 ; Pettigrew, 2008). Toutefois, quelques rares études témoignent d'un potentiel effet négatif du potassium lors d'une trop forte abondance (Arquero et al., 2006). Le magnésium par son implication dans la composition de la chlorophylle, que ce soit chez des arbres (Dreyer et al., 1994 ; Balakrishnan et al., 2000 ; Tomlinson, 2003) ou des plantes herbacées (Peaslee et Moss, 1966) ou par son rôle activateur de la rubisco (Clarkson et Hanson, 1980) ou encore par son rôle sur l'ouverture stomatique (Laing et al., 2000 ; Sun et al., 2001) améliore les capacités photosynthétiques dans la plupart des cas. Cependant, il existe certains cas où l'apport de magnésium n'amène pas à une augmentation des capacités photosynthétiques bien que les quantités de chlorophylle soient augmentées (Dreyer et al., 1994).

En milieu riche en nutriments (et notamment N et Mg) les feuilles des arbres sont pourvues d'une quantité optimale de chlorophylle et de rubisco afin de satisfaire leur besoin photosynthétique. L'ajout

dans le milieu de ces deux nutriments peut amener à une augmentation des quantités de ces composés et enzymes foliaires ainsi qu'à la production de métabolites secondaires mais ces surplus n'augmentent pas le taux de photosynthèse, ils possèdent alors un rôle de stockage (Dreyer et al., 1994 ; Warren et al., 2003 ; Bauer et al., 2004,). De plus l'activité de la rubisco peut être inhibée par une trop grande quantité d'azote (Cheng et Fuchigami, 2000 ; Warren et al., 2003 ; Manter et al., 2005). D'une manière générale, l'azote devient toxique lorsqu'il est présent en excès et peut amener à observer des diminutions du taux de photosynthèse suite à l'addition d'azote dans le milieu (Hyvönen et al., 2007). Par conséquent, des espèces adaptées à des milieux pauvres en azote sont plus susceptibles d'être d'impactées négativement par une addition en cet élément (Van de Weg et al., 2013). Concernant le potassium, les rares disparités entre résultats observés dans la littérature sont explicables par l'intensité du stress (Hsiao et Lauchli, 1986). L'interaction potentielle entre le potassium et l'acide abscissique (ABA), dont le rôle sur la régulation stomatique est connu, est aussi une explication plausible. En effet, l'activité de l'ABA sur les stomates peut diminuer lorsque K devient limité (Fournier et al., 2005).

Allocation du C aux différentes fonctions

Les produits de la photosynthèse sont utilisés afin d'assurer les différentes fonctions physiologiques des arbres. Certains nutriments jouent un rôle dans le transport des photoassimilats. L'implication du potassium et du magnésium a notamment été mise en évidence à plusieurs reprises sur des espèces herbacées (Ericsson et al., 1992 ; Cakmak et al., 1994). *A contrario*, dans l'étude de Cakmak et al. (1994) le phosphore aussi analysé possède un effet nul. Epron et al. (2012) montrent toutefois une absence de modification de l'allocation du carbone vers les parties racinaires suite à l'addition de K dans une plantation d'Eucalyptus. L'implication de l'azote dans l'allocation du carbone a aussi été mise en évidence (Ibrahim et al., 1998 ; Davis et al., 2004).

Stockage

Une partie des molécules carbonées produites est stockée dans les organes de réserves tels que les grosses racines, le tronc ou les branches, et pourra être remobilisée par la suite pour assurer l'endurcissement au froid à l'entrée de l'hiver, la respiration d'entretien en hiver et à la croissance des feuilles et du bois, notamment en début de saison de végétation. Les réserves sont d'autant plus importantes chez les chênes que sans elles, ils ne sont pas capables de fournir le carbone nécessaire à la mise en place des premiers vaisseaux conducteurs du bois initial nécessaires à la restauration de la conductivité hydraulique, puisque les gros vaisseaux de l'année précédente ne sont plus fonctionnels suite à l'embolie hivernale (Bréda et Granier, 1996). Les nutriments sont impliqués dans le stockage du carbone, il a été montré chez *Pinus taeda* que le total de carbone stocké augmentait lorsque la disponibilité en nutriments augmentait elle aussi (Ludovici et al., 2002).

Reproduction

Garbaye et Leroy (1974) montrent dans leur étude sur le chêne notamment en forêt de Bercé que la fertilisation ne joue pas sur les qualités et compositions des glands. En revanche, il y a un effet significatif sur les quantités de glands produits. Garbaye et Leroy (1974) montrent aussi une augmentation de l'allocation du carbone à la reproduction lors d'un apport de nutriments. Erel et al.

(2013) montrent aussi une implication des apports en azote, phosphore et potassium sur le taux de floraison et la production de fruit chez l'olivier (*Olea europea*). Par ailleurs, la fertilisation est une pratique déjà couramment utilisée par l'ONF dans le but d'augmenter la production de fruits des peuplements classés (Philippe, 1990). Toutefois, l'intensité de l'effet de l'apport de nutriments peut varier selon l'âge des arbres considérés (Davis et al., 2004).

Respiration

Une partie des sucres produits est utilisée pour produire l'énergie nécessaire à la réalisation de divers processus physiologiques. Il s'agit de la respiration d'entretien et de la respiration de croissance. La respiration d'entretien se réalise dans toutes les parties vivantes de l'arbre (racine, feuille, bois d'aubier, Ryan et al., 1995) et tout au long du temps (même en période hivernale pendant la phénophase défeuillée) contrairement à la photosynthèse qui n'a lieu qu'au niveau des feuilles et dans les tiges de certaines espèces telles que le peuplier et le hêtre (Damesin, 2003). La respiration de croissance est limitée à la saison de croissance de chaque organe. L'effet des nutriments et notamment la quantité d'azote sous forme de protéines (Penning de Vries, 1974) est connu pour jouer sur les coûts de la respiration à l'échelle de la plante entière (Ibrahim et al., 1997, 1998).

Défense

Une partie du carbone produit peut être allouée à la production de métabolites secondaires dont le but est de protéger les tissus ou les arbres contre l'ensemble des agents pathogènes, insectes mais aussi pollution dont ozone, excès de rayonnement etc. Donaldson et al. (2006) ont mis en évidence l'implication des nutriments dans la production de métabolites secondaires défensifs chez *Populus tremuloides* en observant une augmentation de la production de tannins en conditions de fertilité défavorable.

Croissance

Enfin, le carbone est alloué à la croissance primaire et secondaire des parties aériennes et souterraines. Outre un effet direct de la nutrition sur la croissance aérienne ou souterraine, plusieurs travaux montrent une modification de l'équilibre entre les deux, quantifié par le shoot : root ratio, par apport de nutriments.

Parties aériennes

La croissance aérienne (primaire et/ou secondaire) des arbres est, dans la majorité des cas étudiés, améliorée par l'apport de nutriments, qu'il s'agisse d'azote (Brooks et Coulombe, 2009 ; Elvir et al., 2010 ; Jassal et al., 2010 ; Talhelm et al., 2011 ; Krause et al., 2012), de phosphore (Thomas et al., 2006 ; Faustino et al., 2013), de potassium (Epron et al., 2012), de calcium (Nys, 1989 ; Fehlen et Picard, 1994 ; Picard et al., 1999) ou de magnésium (Laing et al., 2000 ; Sun et al., 2001). Toutefois, quelques études décrivent un effet dépressif d'apports de nutriments, en particulier lorsqu'il s'agit d'azote (Bauer et al., 2004 ; Elvir et al., 2006, 2010) et de phosphore (Brown et al., 2011). Les différences observables entre les études sont parfois dues à des différences d'espèces. L'azote possède un effet positif sur la croissance de l'érable à sucre (*Acer saccharum*) (Elvir et al., 2010 ; Talhelm et al., 2011), de l'épicéa commun (*Picea abies*) (Krause et al., 2012) ou bien encore sur le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) (Brooks et Coulombe, 2009) ; il s'avère que, sur d'autres espèces ou dans d'autres contextes

pédoclimatiques, l'effet peut être nul (Elvir et al., 2010 sur l'épicéa rouge) voire dépressif (Becker et al., 1992 sur le sapin *Abies alba*, Fehlen et Picard, 1994 sur l'épicéa *Picea abies*, Marsalle, 1996 sur le hêtre *Fagus sylvatica*, Bauer et al., 2004 sur le pin rouge *Pinus resinosa*).

Dans la même idée, Fleischer et al. (2013) ont montré à l'aide d'une méta-analyse que les effets de l'azote dépendent du type de forêt dans laquelle intervient l'apport. Dans cette étude, l'effet de l'azote est très faible lorsqu'il est appliqué à une forêt de feuillus décidus alors qu'il est beaucoup plus fort dans le cas de résineux ou de feuillus sempervirents. Elvir et al. (2006) expliquent les différences de réponses en termes de croissance des arbres à l'addition d'azote par des différences d'architecture du système racinaire. Par ailleurs, le fait que des espèces puissent être adaptées à des milieux initialement pauvres en azote est à prendre en considération (van de Weg et al., 2013). En effet, l'azote, de même que le phosphore, deviennent toxiques lorsqu'ils sont en excès et peuvent donc mener à des pertes de croissance (Manter et al., 2005). Par ailleurs, l'azote par son action acidifiante sur le sol peut mener à une diminution des autres nutriments disponibles qui deviennent alors limitants pour la croissance des arbres (Bauer et al., 2004). Cette acidification du sol est aussi évoquée par Elvir et al. (2010) qui dans un premier temps montrent un effet bénéfique de l'azote sur la croissance de l'érable à sucre puis un effet dépressif à long terme suite à une perte des nutriments disponibles. L'azote n'est cependant pas le seul nutriment dont l'effet sur la croissance varie entre les situations. En effet, le calcium présente parfois des effets nuls sur les croissances des essences forestières (Lundström et al., 2003).

Parties souterraines

Du fait de la taille du système racinaire et des contraintes qui en découlent pour l'étudier, peu de résultats sur arbres adultes sont disponibles dans la littérature scientifique.

Par ailleurs, des modifications de l'allocation du carbone suite à l'apport de nutriments mènent parfois à une amélioration des croissances racinaires au détriment des croissances aériennes et dans d'autres cas à l'opposé (Fahey et al., 2016). Ainsi, les apports de potassium et de magnésium sont connus pour privilégier les croissances racinaires, alors que ceux d'azote, phosphore et calcium amélioreront principalement les croissances des tiges et feuillages (Ericsson, 1995). Dans certaines conditions, cependant, les biomasses de racines fines ne sont pas affectées par l'apport de fertilisant (Fabiao et al., 1995 ; Genet, 2009) et peuvent même être diminuées en milieu tropical par exemple (Wright et al., 2011). Dans une étude d'Albaugh et al. (1998) sur *Pinus taeda*, la croissance aérienne rapportée par unité de LAI augmente après fertilisation azotée et irrigation suggérant une diminution du carbone alloué aux racines, au profit des tiges contrairement à Davis et al. (2004) pour qui l'apport d'azote induit une augmentation de la production de racines fines chez Nothofagus.

Réponse à la sécheresse et effet de la sécheresse sur l'absorption de nutriments

Comme pour la croissance et de nombreuses autres fonctions chez les arbres, les réponses aux sécheresses font intervenir de nombreux mécanismes amenant parfois à des résultats contradictoires d'une étude à l'autre. Par ailleurs, si la disponibilité des nutriments peut jouer sur les réponses des arbres à la sécheresse, la disponibilité en eau détermine aussi la disponibilité des nutriments. En effet, un manque d'eau dans le sol peut diminuer la disponibilité et limiter *de facto* l'absorption racinaire et donc le taux d'acquisition des éléments nutritifs par les plantes (Farooq et al., 2009). Toutefois, les plantes ont tendance à accroître l'allocation du carbone à la croissance racinaire lors d'un manque en

eau (Shao et al., 2008), augmentant par conséquent le volume de sol prospecté et ainsi l'accès à des eaux et minéraux plus profonds. De plus, la présence de certains champignons mycorhiziens tolérants au déficit hydrique (*Cenococcum, Paxillus*) peut aussi améliorer la résistance des arbres à la sécheresse (Baule et Fricker, 1969 ; Parke et al., 1983 ; Garbaye et Churin, 1997), ainsi, il est possible que la fertilisation ait un effet indirect sur la résistance des arbres à la sécheresse grâce à ses effets sur les compositions et les taux de mycorhizes.

L'azote favorisant l'assimilation carbonée peut permettre aux arbres de conserver des entrées de carbone suffisantes même lorsque les stomates se ferment (jusqu'à une certaine limite). Par conséquent, en cas de sécheresse, même si la plante répond par un contrôle stomatique, l'azote peut dans une certaine mesure augmenter le taux de carbone assimilé. Cependant, l'azote entraîne une augmentation de la surface foliaire et par conséquent de la surface transpirante, augmentant ainsi les pertes de carbone et d'eau (Lloret et al., 1999 ; Trubat et al., 2008, 2011). *A contrario*, Jassal et al. (2010) montrent que malgré une augmentation de croissance, l'évapotranspiration de la canopée chez le sapin de Douglas n'augmente pas, résultant en une efficience d'utilisation de l'eau globalement plus importante. Samuelson et al. (2008) montrent une absence d'interaction entre la fertilisation azotée et l'irrigation sur les caractéristiques hydriques chez *Pinus taeda* et sa croissance.

Le phosphore permet aussi une meilleure efficience d'utilisation de l'eau à l'échelle de la feuille (Brown et Courtin 2003), via un maintien du taux de photosynthèse constant alors que la conductance stomatique diminue. Le potassium est aussi connu pour aider les plantes à résister à la sécheresse notamment grâce à son action sur le contrôle stomatique (Arquero et al., 2006 ; Benloch-Gonzales et al., 2008) souvent démontrée chez les plantes herbacées. Chez *Picea abies,* Dünisch et Bauch (1994) ont également montré une augmentation de la formation du bois suite à une fertilisation potassique et magnésique dans des conditions de faibles précipitations. Cependant les effets bénéfiques du potassium ne s'accompagnent pas toujours d'une amélioration de l'efficience d'utilisation de l'eau (Epron et al., 2012).

Chapitre II : Démarches de recherche et justification des matériels et méthodes retenus

Introduction

Les objectifs principaux de la thèse sont d'analyser les effets de la fertilité du sol sur les réponses des arbres à la sécheresse. Ainsi, la première difficulté était de mettre en place un échantillonnage permettant de comparer des arbres croissant sur des milieux riches en nutriments avec des arbres croissant sur milieux pauvres. D'autres contraintes se sont ajoutées à la sélection des sites, en effet, on s'est intéressé uniquement à des arbres adultes en milieu naturel. Par conséquent, les expérimentations en pépinière ou sous serre n'étaient pas envisagées. Il restait néanmoins plusieurs stratégies envisageables pour échantillonner dans des situations de fertilités contrastées, que nous avons discutées puis choisies ou écartées afin de réaliser notre étude. Dans ce chapitre, nous discuterons des trois principales pistes évoquées au cours de la thèse en détaillant en quoi aurait consisté la méthode et quels auraient été les avantages et les inconvénients. La méthode sélectionnée et les sites finalement étudiés au cours de la thèse seront ensuite décrits précisément.

Choix de la méthode expérimentale d'étude des variations de la fertilité

Variations spatiales de fertilité le long de gradients écologiques

L'une des approches envisagées pour tester nos hypothèses était l'utilisation d'un gradient écologique. En utilisant des placettes réparties sur l'ensemble de la France ou une large région, nous pouvions mettre en évidence des différences de réponse selon des gradients nutritionnels. Cette approche par enquête sur un large territoire est caractéristique de l'approche dendroécologique classiquement menée au laboratoire. De nombreuses études ont utilisé ce type de démarche dans différents contextes, pour déterminer par exemple les effets des dépôts azotés sur les communautés ectomycorrhiziennes (Lilleskov et al., 2002), les relations entre le dépérissement du Douglas et le climat (Sergent, 2012) ou encore pour tester les réponses de croissance du pin au climat (Pasho et al., 2012). La principale limite de cette approche est qu'elle ne nous permet que très peu de contrôle sur tous les autres facteurs environnementaux, par conséquent, l'observation d'un quelconque signal risque d'être bruitée par la présence de nombreux autres facteurs. Cette méthode accentue donc le risque d'éventuelles interprétations erronées dues à la présence de facteurs de confusion. La solution pour pallier à ces difficultés est alors d'augmenter considérablement le nombre de placettes échantillonnées afin d'obtenir un signal concluant, augmentant par conséquent le temps et les moyens matériels nécessaires à la réalisation de l'étude. Par exemple, nous avions à disposition plusieurs réseaux de placettes dont notamment le réseau de suivi du dépérissement des espèces feuillues mis en place par le Département de la Santé des Forêts dans le cadre de l'ICP Forest. Nous avons décidé d'écarter cette approche car le budget et le temps à allouer, pour obtenir un signal satisfaisant, nous semblait trop important dans le cas de notre étude.

Modifier la fertilité par l'usage ancien des sols

Une seconde approche discutée était l'utilisation de connaissances historiques sur l'usage des sols. Certaines forêts en France ont eu la particularité d'être gérées par le passé de façon à toujours conserver une surface non exploitée, dite « quart de réserve ». En utilisant ces connaissances ou en utilisant des cartes retraçant l'évolution des surfaces forestières au cours des dernières décennies, nous aurions pu mettre en place des échantillonnages sur des couples de parcelles forêts gérées et « quart de réserve » ou forêts récentes et forêts anciennes. Cette approche aurait permis d'éviter d'avoir de nombreux facteurs de confusion en particulier climatiques dans l'analyse en prenant des individus proches géographiquement. Toutefois, même si l'usage du sol a un impact sur sa fertilité notamment dans le cas d'anciens sols agricoles (Koerner et al., 1997 ; Dupouey et al., 2002), nous n'aurions pas eu la certitude que les différences de fertilité auraient été suffisantes pour induire des différences de réponses aux sécheresses entre les arbres.

Modifier la fertilité expérimentalement par fertilisation

La troisième démarche que nous avions à disposition pour étudier l'effet d'une meilleure richesse trophique sur les réponses du chêne et du sapin de Douglas à la sécheresse était l'utilisation de dispositifs expérimentaux de fertilisation en forêt. Ces dispositifs ont particulièrement été étudiés au sein de l'équipe pour répondre à des objectifs initiaux différents de nos objectifs actuels. Un premier objectif à l'installation de ces dispositifs était de quantifier l'amélioration des productions de bois dans un contexte où la demande du matériau était en plein essor. A ces premiers dispositifs datant des années 70-80, d'autres objectifs sont venus s'insérer dans leur utilisation. A la suite d'observations de dépérissement chez diverses espèces de feuillus et de résineux, un nouvel objectif est apparu, à savoir si l'apport de nutriments sur des sols initialement pauvres et où les arbres ont une santé altérée améliorerait leur état sanitaire.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons retenu cette démarche parmi celles que nous avons envisagées. Nous avions à disposition plusieurs dispositifs expérimentaux ayant fait l'objet d'analyse rétrospective de croissance ou non. Une étude a notamment été réalisée dans le laboratoire comparant différents dispositifs sur lesquels des chronologies de croissances étaient disponibles (Robles Leon, 2013) et mettant en avant l'effet variable de la fertilisation sur la croissance radiale des arbres selon le site et la disponibilité en eau du sol. Les différents dispositifs disponibles sont regroupés dans la carte ci-dessous (Figure 8). Parmi les différents dispositifs disponibles, nous avions le choix entre des sites ayant été fertilisés et des sites ayant été amendés. Ces dispositifs ont été mis en place sur des peuplements de diverses espèces. En espèces feuillues, nous avions à disposition des sites sur le chêne sessile, le chêne pédonculé et le hêtre et sur le sapin, le sapin de Douglas et l'épicéa en ce qui concerne les conifères. Le choix des dispositifs a été compliqué dans la mesure où les objectifs initiaux de ces dispositifs consistaient à tester les effets des fertilisations/amendements sur la productivité des arbres et sur la restauration de sols dégradés et acides. Ils ont donc été mis en place dans des milieux généralement peu déficients en eau souvent en moyenne montagne où les sécheresses ne sont généralement ni fréquentes ni intense. La figure 8 illustre cependant que plusieurs de ces dispositifs sont situés dans des zones impactés par la sécheresse exceptionnelle de 1976 par exemple. Par ailleurs, nous avions en tête de travailler sur deux espèces précises, à savoir, le sapin de Douglas et le chêne sessile. Ces deux espèces possèdent un intérêt économique important et sont actuellement des cibles potentielles pour le renouvellement des peuplements dans un contexte de climat futur.

Avantage de cette méthode :

Le principal avantage que présente cette démarche est l'homogénéité des conditions de sol, de climat et de sylviculture entre tous les individus de tous les traitements. Les arbres étant séparés d'une centaine de mètres au maximum, nous limitons les différences au niveau des sols, et seul le microclimat peut changer entre individus. Cette méthode permet donc un contrôle plus satisfaisant sur les facteurs qui pourraient interagir avec les réponses des arbres aux sécheresses sous différentes disponibilités nutritionnelles.

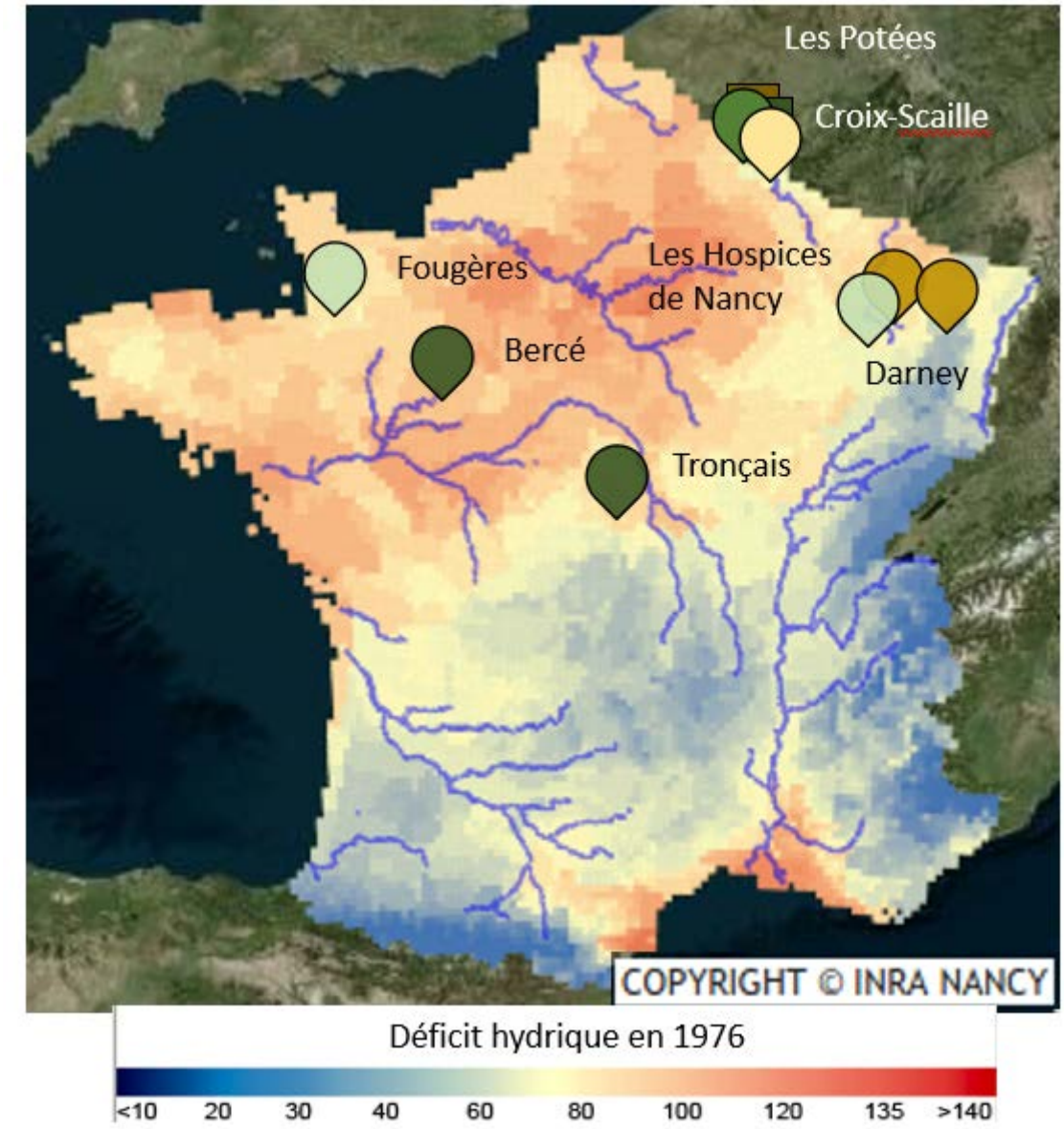


Figure 8 Localisation des différents sites de fertilisation ○ *et d'amendement* ▭ *disponibles en France et représentation du déficit hydrique calculé par Biljou© en 1976.* ■ *Chêne sessile ;* ■ *Chêne pédonculé ;* ■ *Hêtre ;* ■ *Sapin de Douglas ;* ■ *Sapin ;* ■ *Epicéa.*

Description des sites étudiés

La thèse a été réalisée sur trois des dispositifs expérimentaux de fertilisation ou d'amendement mis en place par le passé, situés dans les forêts domaniales de Bercé, Tronçais et Les Potées (Figure 9). L'un des sites, Bercé, a déjà fait l'objet d'une étude sur les réponses de la croissance des arbres à la fertilisation et à l'éclaircie sur une période de 5 ans (Garbaye et al., 1974) puis été réutilisé dans le cadre de la thèse de Bakker (1998) pour étudier l'impact de la fertilisation sur les racines fines. Le site de Tronçais a lui aussi été exploité en partie dans la thèse de Bakker et dans un stage de DEA de Delmas (1984) qui lui comparait les réponses des chênes sessile et pédonculé, mais n'a pas fait l'objet d'autres publications par la suite. Enfin, les dispositifs d'amendement de chêne et hêtre des Potées ont été analysés au cours de la thèse de Genet (2009) mais le troisième dispositif amendé de ce site portant sur le sapin de Douglas n'avait jusqu'alors pas fait l'objet d'une étude de croissance. Ces trois sites ont été sélectionnés sur divers critères :

- Présence du chêne sessile ou du sapin de Douglas.

- Apport de nutriments (fertilisation ou amendement) sur des placettes proches de placettes témoins afin d'homogénéiser au maximum les autres paramètres de sol, climat et sylviculture.

- Peuplements en place au moment de la fertilisation.

- Disponibilités des données climatiques nécessaires au calcul des déficits hydriques

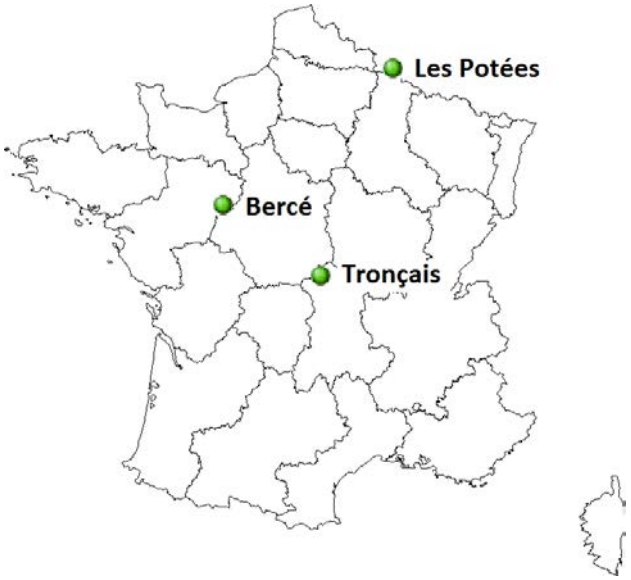


Figure 9 Localisation des sites de l'étude

Forêt domaniale de Bercé

Description du site

La forêt domaniale de Bercé se situe dans le département de la Sarthe (N 47° 48' 23'', E 0° 23' 17''; alt. 153 m). Elle s'étend sur une superficie d'environ 5400 ha et est constituée en majorité de chênes sessiles (64%), de diverses espèces de pins (pin laricio, pin maritime et pin sylvestre 35%) et d'autres feuillus (1%) (source ONF). La température moyenne annuelle est de 11.9°C avec une hauteur de

précipitations de 687 mm (données moyennes sur la période 1949-2009). Le dispositif (Figure 10) est installé sur les parcelles 133 & 134, et repose sur un sol lessivé à pseudogley (Garbaye et al., 1974) dont le pH relativement bas varie entre 3.7 et 4.0 avec un fort rapport C/N (23.2 à 5 cm de profondeur) et une faible disponibilité en Ca (<0.10 mmol.l^{-1}). Initialement, les dispositifs expérimentaux de Bercé ont été mis en place dans l'optique de tester si l'apport d'azote, de calcium et dans une moindre mesure de phosphore pourrait accroître la production du chêne dans un milieu où l'alimentation en eau est *a priori* non limitante (Garbaye et al., 1974).

Figure 10 Photographie d'une parcelle du dispositif de Bercé (Photo de C. Rose Avril 2008).

Tableau 1 Paramètres de sol et de peuplement requis par Biljou© pour calculer le bilan hydrique du dispositif de Bercé. La réserve utile a été calculée à partir d'échantillons de sols et des propriétés observés par l'ICP (Brêthes et Ulrich, 1997). Les dates de débourrement et de chute des feuilles proviennent de Lebourgeois et al. (2002).

Propriétés de sol	Couche 1	Couche 2
profondeur (cm)	0-50	50-120
texture	limoneux	argilo-limoneux
fraction de racines fines (pourcentage)	80	20
réserve utile (mm)	52	120
humidité au point de flétrissement permanent (kg.kg^{-1})	0.08	0.18
densité apparente	1.15	1.47
Paramètres de la canopée	débourrement	chute des feuilles
date (jour)	90	299
indice foliaire (LAI)	6.0	

Plan expérimental

Le dispositif de Bercé a été mis en place en 1969 en parcelle 133 et 134 sur un peuplement de chêne sessile âgé d'environ 40 – 60 ans. Il s'organise en 3 blocs comprenant chacun les 3 modalités de fertilisation appliquées sur des placettes de 0.33 ha (Figure 11). Les 3 modalités de la fertilisation correspondent à une fertilisation complète comprenant azote, phosphore, potassium, calcium et magnésium, une fertilisation partielle ne comprenant qu'azote et calcium et enfin un témoin. Une première partie des nutriments a été appliquée à la volée en août comprenant 1500 $kg.ha^{-1}$ de CaO sous forme de chaux éteinte, 200 kg.ha-1 de P_2O_5 sous forme de scories ainsi que 34 $kg.ha^{-1}$ de MgO et 120 $kg.ha^{-1}$ de K_2O sous forme de Patentkali. L'azote a été apporté en deux fois sous forme d'ammonitrate en mai 1970 à hauteur de 120 $kg.ha^{-1}$ et en mai 1971 à hauteur de 100 $kg.ha^{-1}$ (Tableau 6).

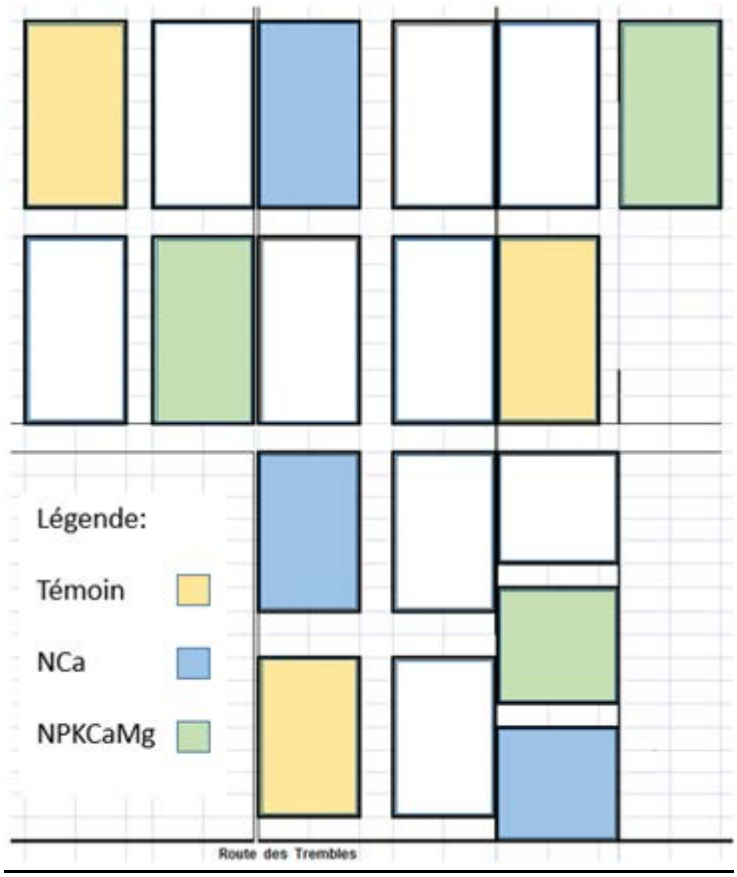


Figure 11 Plan du dispositif expérimental en forêt domaniale de Bercé installé entre les parcelles 133 et 134.

Profil de sol

Le profil de sol décrit dans le tableau 2 provient de Brêthes et Ulrich 1997. Cette description n'a pas été faite directement dans nos placettes mais dans une placette voisine.

Tableau 2 Profil de sol du site de Bercé. Tiré de Brêthes et Ulrich, 1997.

Site	Type de sol	Horizons			Couleur	Texture	Structure	Taches	Compacité	Eléments grossiers (%)	Racines (%)	Couche
		Nomenclature	Profondeur	Limites								
Bercé	lessivé à pseudogley	A	0-2cm	/	brun-gris foncé	LI	continue à grumeleuse peu nette	/	/	0	80	1
		BPh	2-5cm		brun		continue, sec		peu compact			
		Eg1	5-40cm		beige foncé		continue		compact	5		
		Eg2	40-50cm	transition ondulée	beige foncé		continue					
		BTg	50-90cm		brun-gris claire	AL	prismatique nette			10	20	2
		Cg	90-120cm	/	brun franc		polyédrique anguleuse					

Forêt domaniale de Tronçais

Description du site

La forêt domaniale de Tronçais se situe dans le département de l'Allier en région Auvergne-Rhône-Alpes (N 46° 38' 29", E 2° 43' 17"). Elle est l'un des plus gros massifs forestiers français et reconnu pour ses remarquables futaies de chênes. Elle s'étend sur plus de 10 000 ha et est constituée en majorité par des chênes sessile et pédonculé. La température moyenne annuelle est de 10.7 °C et les précipitations de 790 mm (calculées sur la période 1952 – 2014). Le sol du dispositif de Tronçais (Figure 12) est un sol brun acide à texture sableuse avec une forte dominance de sables grossiers (Delmas, 1984 ; Bakker, 1998). Il présente un rapport C/N de 17, un pH_{eau} de l'horizon organo-minéral égal à 4.9 et ses taux de bases échangeables Ca, Mg et K sont moyens voire faibles.

Figure 12 Photographie d'une parcelle du dispositif de Tronçais (Photo de Y. Bornot Juin 2014).

Tableau 3 Paramètres de sol et de peuplement requis par Biljou© pour calculer le bilan hydrique du dispositif de Tronçais.

Propriétés de sol	Couche 1	Couche 2
profondeur (cm)	0-30	30-120
texture	limono-sableux	argilo-limoneux
fraction de racines fines (pourcentage)	80	20
réserve utile (mm)	35	150
humidité au point de flétrissement permanent ($kg.kg^{-1}$)	0.17	0.16
densité apparente	1.3	1.77
Paramètre de la canopée	débourrement	chute des feuilles
date (jour)	110	300
indice foliaire (LAI)	6	

Plan expérimental

Le dispositif de Tronçais installé en parcelle 136 sur un peuplement de chêne de 80 ans environ, n'a que deux modalités différentes, une fertilisation complète (NPKCaMg) et un témoin. Chaque modalité est répétée deux fois et est appliquée sur des parcelles de 1 ha (incluant une bande tampon de 20 mètres de large) (Figure 13). La fertilisation a été apportée là aussi à deux dates différentes. En 1981, 1500 $kg.ha^{-1}$ de calcaire magnésien et 180 $kg.ha^{-1}$ de P_2O_5 sous forme de superphosphate triple sont répandus puis 80 $kg.ha^{-1}$ de K_2O sous forme de chlorure de potassium et 155 $kg.ha^{-1}$ d'azote sous forme d'ammonitrate en 1982 (Bakker, 1998) (Tableau 6).

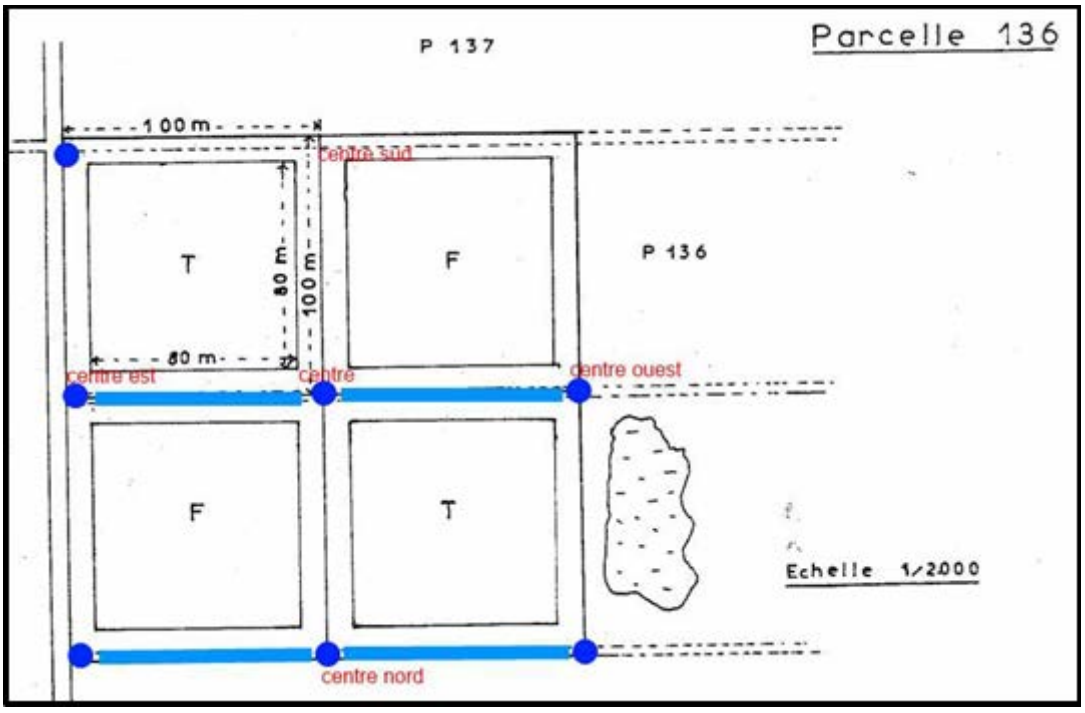


Figure 13 Plan du dispositif expérimental en forêt domaniale de Tronçais.T= témoin, F= fertilisation complète NPKCaMg.

Analyses chimiques du sol

Des prélèvements de sols ont été effectués sur chacune des parcelles étudiées du site de Tronçais lors de la campagne de mesure en 2014. Ces échantillons ont été analysés par le laboratoire d'Arras. Les résultats obtenus sont représentés dans la figure 14. Quelques différences entre les traitements sont encore observables plus de 30 ans après la fertilisation. Les teneurs en fer, aluminium et phosphore sont notamment plus élevées dans les placettes témoins par rapport aux placettes fertilisées, quel que soit l'horizon de sol considéré. Des apports importants d'azote sont notamment connus pour provoquer des modifications de la disponibilité des éléments du sol telles qu'une augmentation de l'aluminium (Johnson et al., 1997) ou encore une diminution des autres cations. Les disponibilités de calcium, magnésium et potassium sont au contraire plus élevées dans les placettes NPKCaMg mais uniquement dans les horizons de surface. Dans les horizons plus profonds, le potassium ne se différencie pas entre les traitements et les teneurs en magnésium et en sodium sont plus élevées dans les placettes témoins.

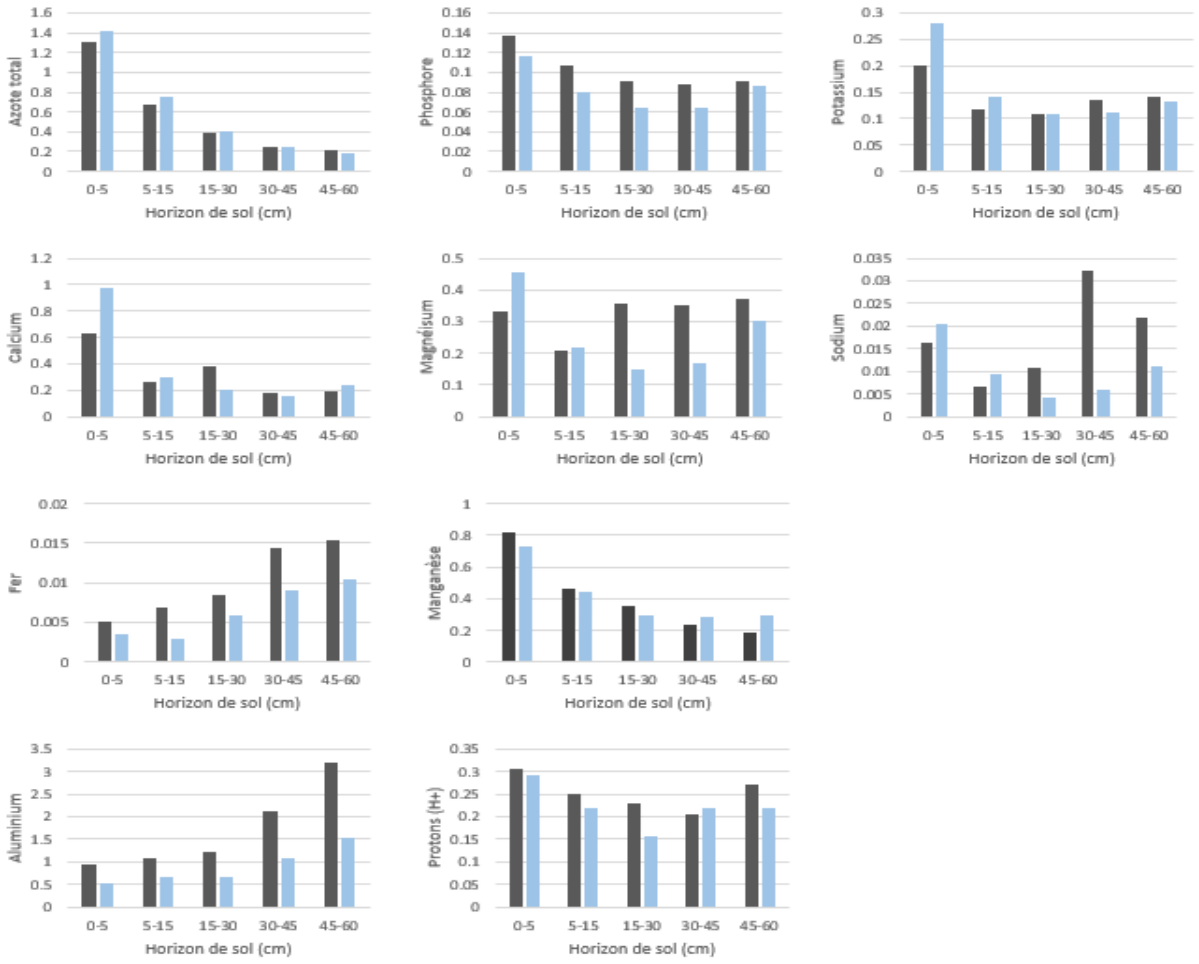


Figure 14 Teneurs en éléments chimiques (cmol⁺/kg et g/kg pour N et P) des sols de Tronçais (prélèvement en 2014) en fonction de la profondeur et du traitement. Noir : témoins, bleu : fertilisés.

Effectif total et inventaire des placettes étudiées

Sur chacune des placettes, les chênes sélectionnés ne représentent qu'une faible part de la totalité des arbres présents (toute espèce confondue) soit 301 arbres sur T1, 321 sur T2, 295 sur F1 et 308 sur

F2 (seuls les arbres dont la circonférence dépasse 30 cm ont été inventoriés). Par ailleurs, le nombre de chênes sessiles varient aussi d'une parcelle à l'autre, on en dénombre plus de 120 sur les parcelles T2 et F2 et seulement 70 sur les parcelles T1 et F1. Les chênes sessiles sélectionnés pour l'analyse ont été prélevés parmi les dominants de chaque placette et par conséquent parmi les plus gros (Figure 15).

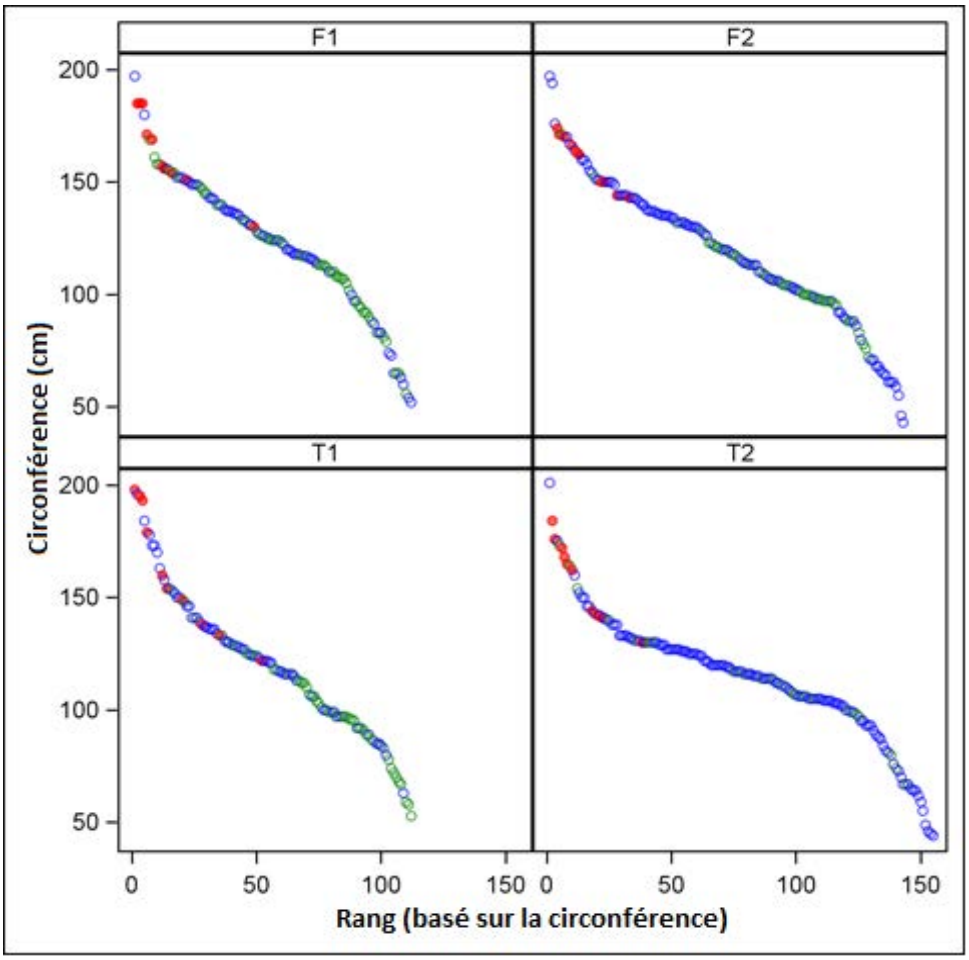


Figure 15 Circonférence de la totalité des chênes des placettes T1, T2, F1 et F2 du dispositif de Tronçais selon leur rang au moment du carottage (2014). Les points bleus représentent les chênes sessiles non sélectionnés, en rouges les chênes sessiles sélectionnés et en vert les chênes pédonculés présents sur chaque placette.

Les chênes sélectionnés ont donc été choisis sur la base de leur statut (dominant) et de leur circonférence. Toutefois à cause des différences d'âge qu'il peut y avoir entre les arbres (peuplement issus de régénération naturelle), chaque année depuis 1895 n'est pas représentée par le même nombre d'individus. Par conséquent, toutes les analyses qui suivent ont été réalisées sur la période 1953-2013 pendant laquelle l'effectif est complet (20 individus, Figure 16)

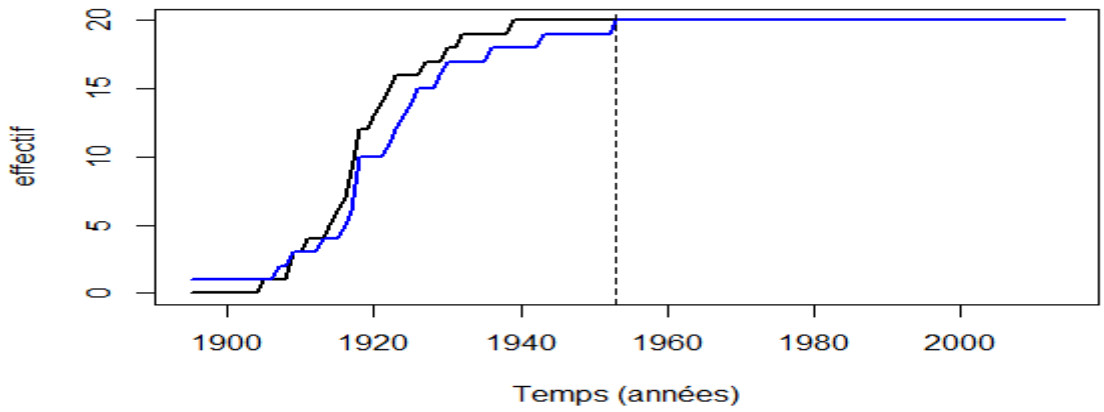


Figure 16 Variation de l'effectif des arbres de l'analyse entre 1895 et 2013. Bleu : fertilisé, noir : témoin. La droite pointillée représente l'année (1953) à partir de laquelle l'effectif est complet (20 individus par traitement).

Forêt domaniale des Potées

Description du site

La forêt domaniale des Potées est située dans les Ardennes (N 49°51'33", E 04°29'34", alt. 380 m) (Figure 17). Elle possède une superficie d'approximativement 1350 ha, sa température moyenne annuelle est 8.9°C et sa pluviométrie de 953 mm (calculées sur la période 1993-2007). L'essai est installé en parcelle 140 et 142, le sol est de type brun acide dont le pH est quasiment toujours inférieur à 5 avec un rapport C/N de 12 et une CEC relativement faible. Le peuplement est composé de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et est issu de plantation.

Figure 17 Photographie de la placette de douglas du site des Potées (Photo de N. Bréda Janvier 2016).

Tableau 4 Paramètres de sol et de peuplement requis par Biljou© pour le calcul du bilan hydrique du dispositif des Potées.

Propriétés de sol	Couche 1	Couche 2
profondeur (cm)	0-56	56-110
texture	limono-argileux	limono-argileux
fraction de racines fines (pourcentage)	75	25
réserve utile (mm)	109	11
humidité au point de flétrissement permanent (kg.kg-1)	0.135	0.152
densité apparente	1.23	1.50
paramètres de la canopée	débourrement	chute des feuilles
date (jour)	espèce	sempervirente
indice foliaire (LAI)	6	

Plan expérimental

Le dispositif expérimental des Potées est constitué de 2 placettes témoins et de 2 placettes amendées de 50 m x 100 m de dimension (Figure 18). L'amendement a été apporté en 1995 à la volée sous forme de 760 kg.ha^{-1} de CaO et 200 kg.ha^{-1} de MgO (Tableau 6). Les sapins de Douglas lors de l'apport de nutriments sont âgés de 10 ans.

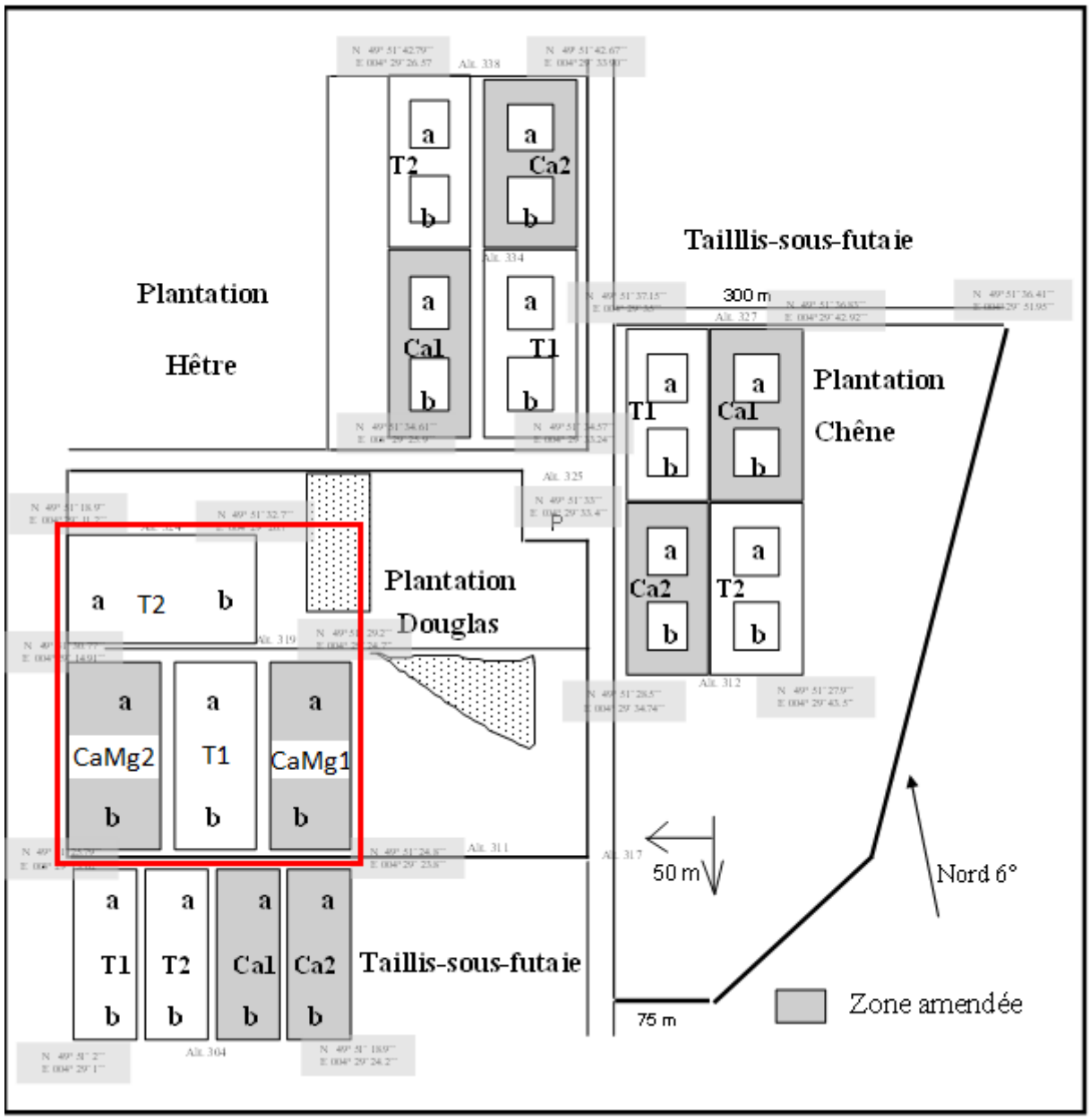


Figure 18 Plan du dispositif expérimental complet des Potées. La partie du dispositif uniquement consacrée au Douglas et utilisée dans le cadre de la thèse est représentée par le cadre rouge.

Profil de sol

Comme pour Bercé, le profil de sol a été décrit à partir d'une placette voisine. Cette description de sol provient de Genet 2009.

Tableau 5 Profil de sol du site des Potées. Tiré de Genet 2009.

Site	Type de sol	Horizons			Couleur	Texture	Structure	Taches	Compacité	Eléments grossiers (%)	Racines (%)	Couche
		Nomenclature	Profondeur	Limites								
Les Potées (Ardennes)	Brun-acide	A	0-6cm	/		LA	structure en miette bien développée (5cm)	/		0	90	1
		E1	6-33cm				structure de miette					
		E2	33-66cm			AL	structure en bloc subanguler (3-4cm)					
		BT	66-98cm									
		BT/C	98-132cm				structure polyédrique faiblement développée			55	10	2

Analyses chimiques du sol

Des prélèvements de sols ont été réalisés en 2004 puis analysés. Le détail de ces analyses est résumé dans la figure 19. Dix ans après l'amendement, des différences sont observables dans les disponibilités en minéraux. Le calcium et le magnésium sont en quantités très largement plus grandes dans les traitements amendés par rapport aux témoins pour l'horizon 0 – 5 cm. L'écart entre les traitements est beaucoup plus faible voire nul pour les horizons profonds. Le manganèse est légèrement plus abondant dans chacun des horizons amendés comparés aux témoins. L'azote n'est pas impacté par l'amendement. Enfin, l'aluminium et les protons H^+ sont en plus petite quantité dans les horizons supérieurs des amendés que dans ceux des témoins. De façon générale, les éléments mesurés sont toujours en plus petite quantité en profondeur quel que soit le traitement mis à part le sodium et l'aluminium du traitement amendé.

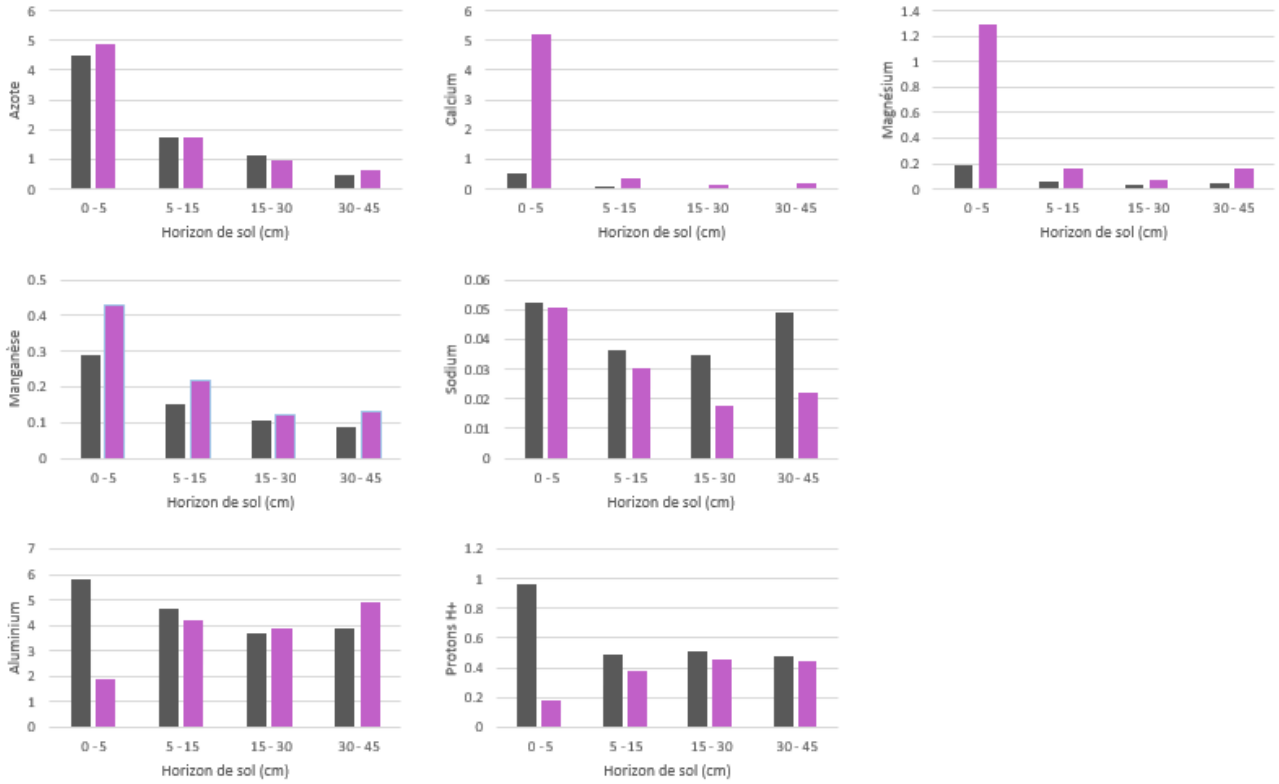


Figure 19 Teneurs en éléments chimiques (cmol⁺/kg et g/Kg pour N) des sols des Potées (prélèvement en 2004) en fonction de la profondeur et du traitement. Noir : témoins, violet : amendés.

Inventaire et effectif des parcelles étudiées

Le site des Potées est issu de plantation, la totalité des arbres présents dans les parcelles sont des sapins de Douglas. Initialement, les placettes sont composées de 500 à 700 arbres. Après 6 éclaircies en 1996, 1998, 2001, 2004, 2006 et 2011, l'effectif par placette est alors de 189, 241, 225 et 224 pour T1, T2, CaMg1 et CaMg2 respectivement. Les gammes de circonférences en 2012 s'étendent de 60 cm à 180 cm sur T2, CaMg1 et 2 et jusqu'à 160 cm sur T1. Sur chacune des placettes les arbres ont été sélectionnés parmi les ceux dont la circonférence était comprise entre 110 et 140 cm en 2012 soit environ 122 à 152 au moment du carottage (Figure 20).

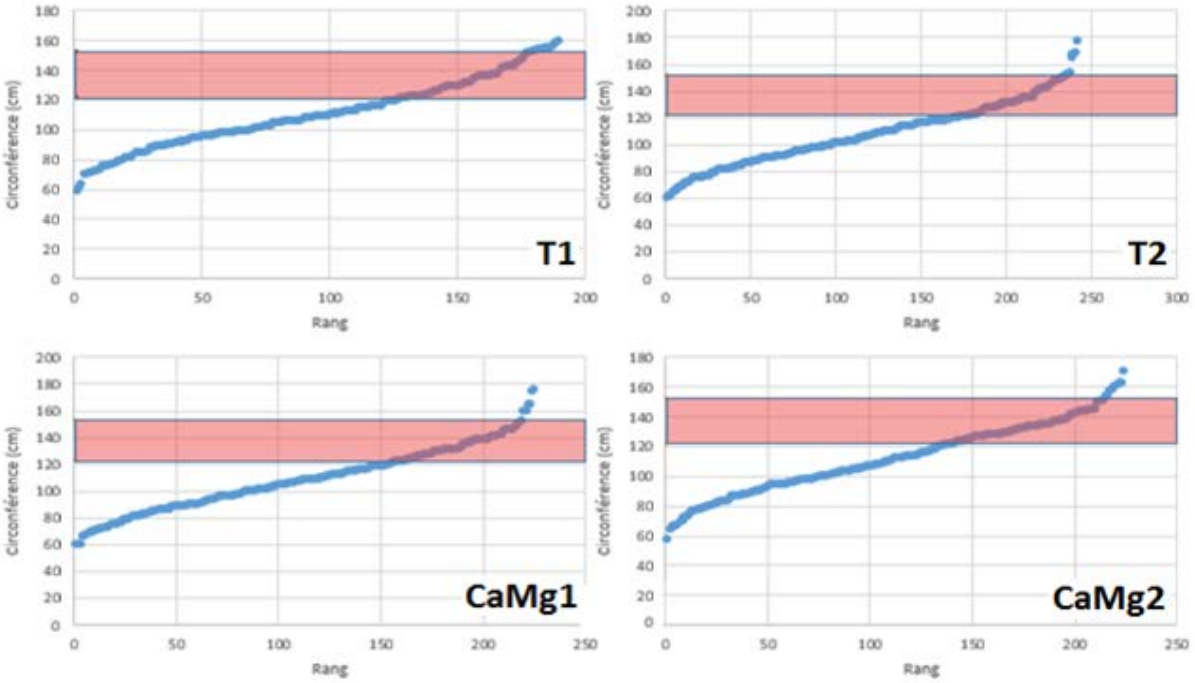


Figure 20 Circonférence de la totalité des sapins de Douglas des parcelles T1, T2, CaMg1 et CaMg2 des Potées selon leur rang en 2012. Les points bleus représentent l'ensemble des sapins inventoriés et le cadre rouge indique la gamme de circonférences dans laquelle ont été sélectionnés les sapins de l'étude.

Récapitulatif des traitements

Le tableau 6 récapitule les caractéristiques des apports d'éléments nutritifs et leur date dans les trois dispositifs.

Tableau 6 Date, dose et forme des apports de nutriments selon le site.

Site	Essence/âge à la fertilisation	Traitements	Dose (kg.ha^{-1})		Forme	Date
Bercé	Chêne sessile 40 – 60 ans	NCa, NPKCaMg	N	220	Ammonitrate	1970 & 1971
			P_2O_5	200	Scories	1970
			K_2O	120	Patentkali	1970
			CaO	1500	Chaux éteinte	1970
			MgO	34	Patentkali	1970
Tronçais	Chêne sessile 80 ans	NPKCaMg	CaMg	1500	Calcaire magnésien	1981
			P_2O_5	180	Superphosphate triple	1981
			K_2O	80	Chlorure de potassium	1982
			N	155	Ammonitrate	1982
Les Potées	Sapin de Douglas 10 ans	CaMg	CaO	760	Resilvert (MEAC)	1995
			MgO	200		1995

Caractérisation des épisodes de sécheresse par modélisation rétrospective de bilan hydrique

L'un des points fondamentaux de la thèse concerne la caractérisation des épisodes de déficit hydrique. Chacun de ces évènements a été caractérisé par le calcul d'une valeur de déficit hydrique estimée par le modèle de bilan hydrique Biljou© (Granier et al., 1999). Le bilan hydrique se définit comme étant la somme des flux d'eau entrants moins la somme des flux d'eau sortants du système étudié. Les calculs ont été réalisés via l'interface en ligne du site Biljou© (https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr). Le calcul de l'évolution rétrospective du déficit hydrique se base sur l'estimation des variations quotidiennes de l'eau du sol extractible par les plantes (REW) au cours du temps. Les valeurs de REW varient entre 1 (capacité au champ) et 0 (point de flétrissement permanent). En dessous de REW=0.4, l'eau disponible est considérée comme déficitaire car elle conduit à une régulation écophysiologique de la conductance stomatique (Granier et al., 2000) pour la plupart des espèces forestières. Le déficit hydrique utilisé ici est une grandeur sans unité et se calcule à partir de la somme des différences journalières entre REW et 0.4 (seuil de « stress ») divisées par 0.4. Cette somme est effectuée sur la totalité de la période de végétation (du jour de débourrement jusqu'à la chute des feuilles) soit du jour 100 au jour 299 pour les chênes sessiles de Bercé et Tronçais et des jours 1 à 365 pour le sapin de Douglas qui est une espèce conifère sempervirente. Cet indice annuel est aussi calculable sur des périodes plus restreintes, par exemple par mois. Il est à la fois dépendant de l'intensité de la sécheresse et de sa durée (Figure 21). La réalisation du calcul nécessite de renseigner divers paramètres (sol et phénologie du peuplement) et de disposer de données climatiques quotidiennes. Ces données sont : les précipitations (mm), le rayonnement global ($J.cm^{-2}$), les températures moyennes (°C), la vitesse du vent ($m.s^{-1}$) et le taux d'humidité relatif (%). Les paramètres du sol nécessaires au calcul de bilan hydrique comprennent la charge en éléments grossiers du sol ($g.cm^{-3}$), la proportion de racines fines et les réserves en eau extractible par les arbres (mm) par couche de sol. Enfin, les paramètres de canopée requis comprennent la date moyenne de débourrement et de chute des feuilles pour les décidus (en jours juliens), et l'indice de surface foliaire maximum (LAI) moyen atteint chaque année à la période où l'expansion foliaire est complète. Les données climatiques utilisées pour le calcul des indices de déficit hydrique proviennent de stations Météo-France proches des sites. Dans certains cas plusieurs stations proches sont disponibles mais ne donnent pas toujours l'intégralité des données nécessaires. Dans ces cas-là, nous avons utilisé les données des stations les plus proches que nous avons complétées avec des données de stations plus éloignées.

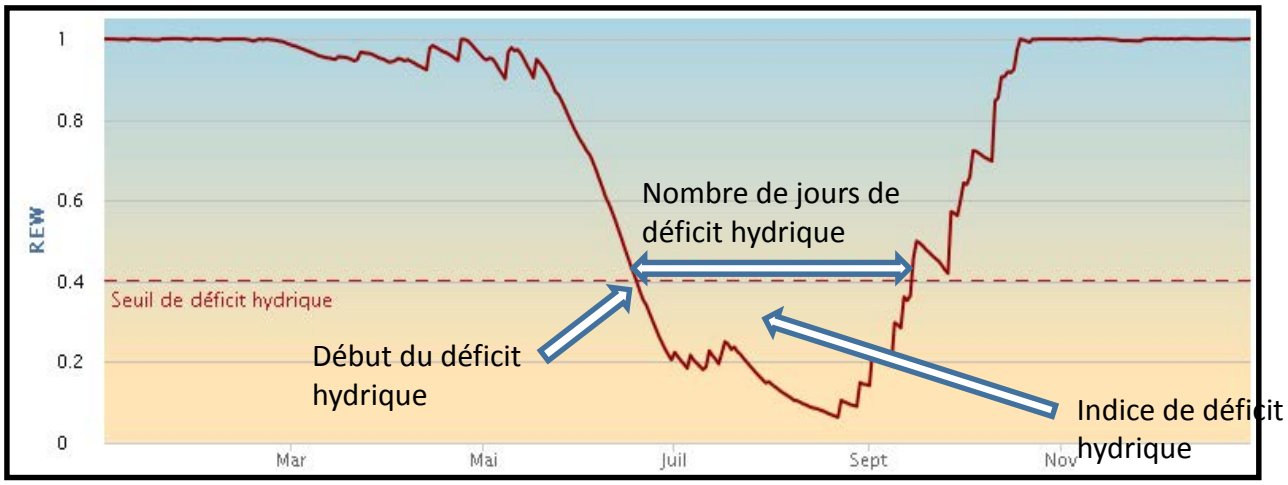


Figure 21 *Exemple d'une simulation du bilan hydrique par Biljou©. L'indice de déficit hydrique correspond aux différences entre REW et le seuil divisé par 0.4. Il est donc à la fois dépendant de la durée et de l'intensité du déficit. Simulation réalisée en ligne par le modèle Biljou© (https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/)*

Caractérisation du déficit hydrique à Bercé

Le déficit hydrique a été caractérisé à partir de données climatiques acquises à la station Météo-France du Mans (N 47° 56' 27'', E 0° 11' 23''; alt. 58 m; station climatique n°72181001), distante d'une vingtaine de km du site d'étude. Attention toutefois, dans les données les plus anciennes dont nous disposions, le rayonnement global n'étant pas disponible, la durée d'insolation a été utilisée (période 1956-1975). Les paramètres de sol ont été tirés des descriptions de fosses de Brêthes et Ulrich (1997) et les paramètres de canopée de Lebourgeois et al. 2002 (Tableau *1*).

L'indice de déficit hydrique de Bercé varie autour d'une moyenne d'environ 30 sur la période 1950-2008. Il est marqué par des années sans déficit hydrique mais aussi par des années à fortes sécheresses dont les quatre plus importantes (1976, 1989, 1995 et 2003) sont remarquables non seulement par leur intensité (déficit hydrique de 74.5 à 98.7) mais aussi par leur récurrence (i.e. trois années de suite avec un déficit de plus de 60 de 1989 à 1991) (Figure 22).

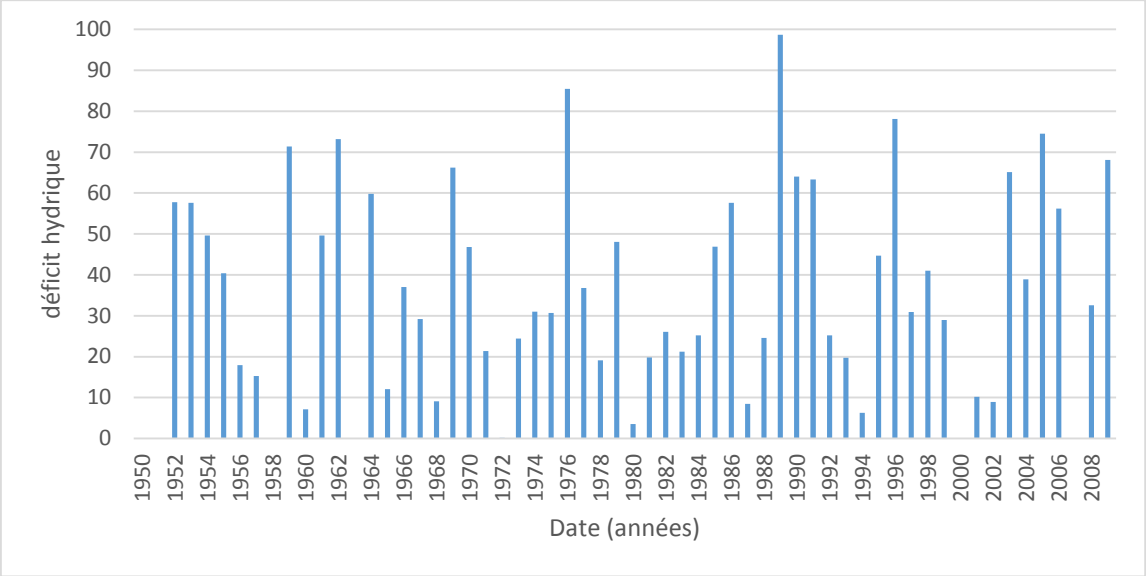


Figure 22 Variation du déficit hydrique du dispositif de Bercé calculé par Biljou© de 1950 à 2008.

Caractérisation du déficit hydrique à Tronçais

Pour le calcul du déficit hydrique de la forêt de Tronçais, les stations Météo-France d'Isle-et-Bardais (N 46°39'48", E 2°43'48"; alt. 260 m; station climatique n° 3130002, située au cœur du massif de Tronçais) pour la pluviométrie et de Nevers pour les variables nécessaires au calcul de l'évapotranspiration potentielle (N 46°59'54", E 3°06'42"; alt. 175 m; station climatique n° 58160001 ; située à environ 60 km du massif) ont été utilisées. Les paramètres du peuplement et du sol sont résumés dans le tableau 3. Comparé au site de Bercé, la forêt de Tronçais est sujette à un déficit hydrique annuel beaucoup plus faible (Figure 23). Trois évènements se démarquent tout de même de la tendance générale, 1962 dont le déficit hydrique dépasse 60, 1976 qui atteint 50 et est suivi 2 ans plus tard par une autre sécheresse de même intensité et enfin 2003 suivi par 2005 dont les déficits hydriques sont de 40 et 56.2 respectivement.

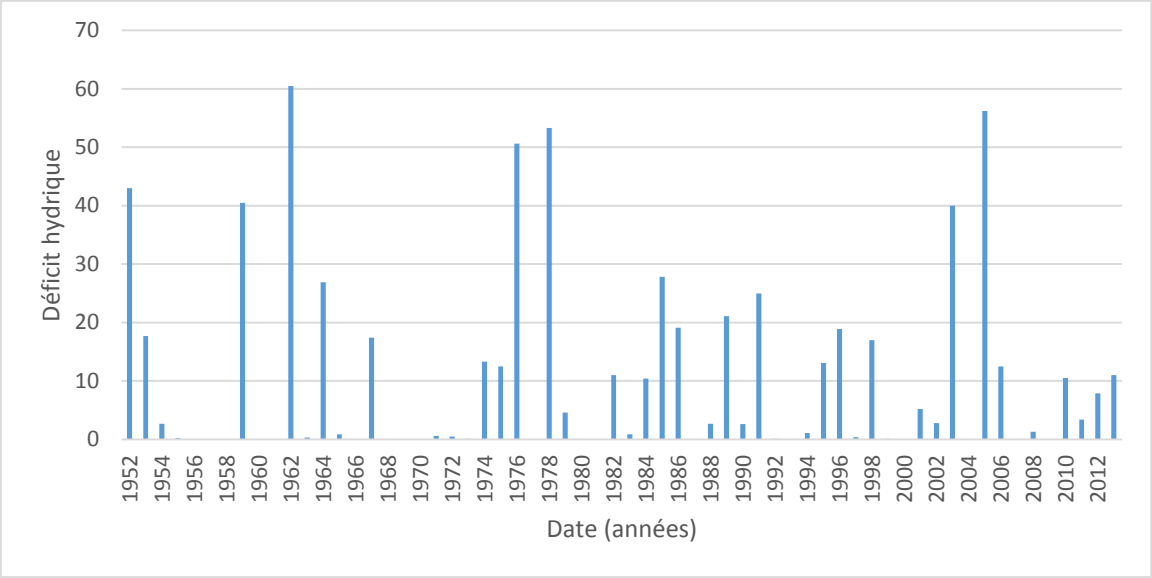


Figure 23 Variation du déficit hydrique du dispositif de Tronçais calculé par Biljou© de 1953 à 2013.

Caractérisation du déficit hydrique aux Potées

Les données climatiques utilisées pour le calcul du bilan hydrique du site des Potées sont la compilation des données provenant des stations Météo-France de Charleville-Mézières (N 49°46'58", E 4°38'35", station climatique n° 08105005) distante d'environ 15 km du dispositif, de Reims (N 49°21', E 4°16') distante d'environ 60km et de Rocroi (N 49°55'0.02", E 4°31'0.01") distante de moins de 10km (voir tableau 4 pour les paramètres sol et peuplement). Comme à Tronçais, les valeurs de pluviométrie proviennent de la station la plus proche (soit Rocroi pour les Potées), les autres données proviennent de la seconde station la plus proche (Charleville-Mézières). Les données manquantes ont été complétées en utilisant la 3ème station (Reims).Tout comme à Tronçais, le déficit hydrique aux Potées est plus faible qu'à Bercé. Cependant il présente tout de même deux évènements qui se détachent de la tendance globale, la sécheresse de 1994 qui s'étend sur 3 ans et atteint un déficit hydrique de 40 et 2003 dont le déficit hydrique est quasiment semblable mais ne dure qu'un an (Figure 24).

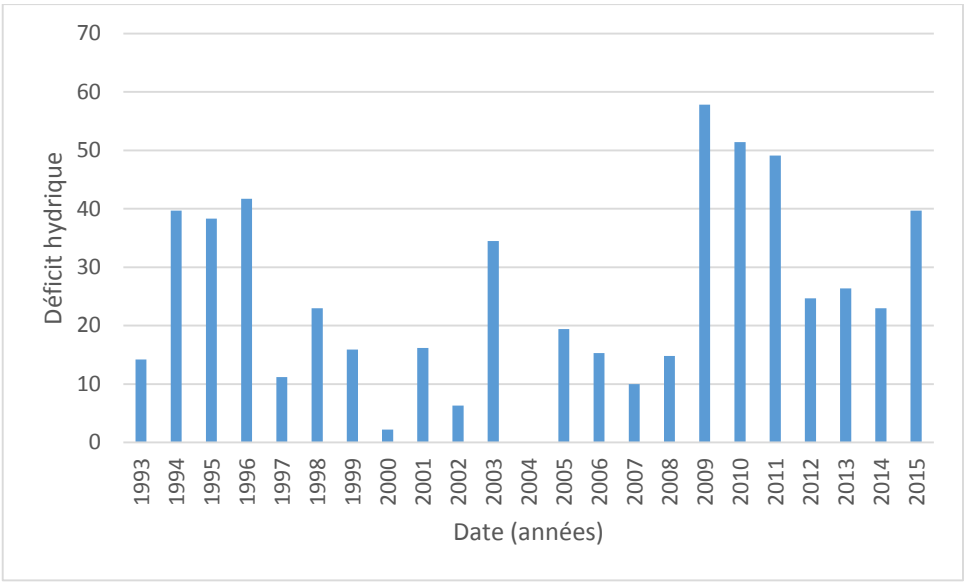


Figure 24 Variation du déficit hydrique du dispositif des Potées calculé par Biljou© de 1993 à 2015.

Indice de sécheresse relatif

Afin de comparer les sites entre eux et avec d'autres études, nous avons décidé de calculer un indice relatif basé sur le déficit hydrique moyen propre à chacun des sites (Tableau 7). Cet indice permet de prendre en considération les caractéristiques de sol et le climat local qui sont très variables d'un site à l'autre vu leur éloignement géographique.

Tableau 7 Déficit hydrique maximum et relatif à la moyenne calculée par site sur la période de temps 1993 - 2009.

Sites et espèces	Déficit hydrique max	Déficit hydrique relatif
Bercé chêne		
1952-1954	57.8	1.7
1959-1964	73.2	2.1
1976-1977	85.5	2.5
1989-1992	98.7	2.9
1995-1996	78.1	2.3
2003-2006	74.5	2.2
Potées douglas		
1994-1996	41.7	1.9
2009-2012	57.8	2.7
Tronçais chêne		
1962-1964	60.5	6.1
1976-1978	53.3	5.3
1989-1992	25.0	2.5
2005-2006	56.2	5.6

Données historiques santé des forêts

Peu d'informations supplémentaires concernant les aléas subis sont disponibles notamment à Tronçais et Bercé, parcelles dont la gestion courante est assurée par l'Office National des Forêts. Concernant les informations relatives aux impacts d'aléas climatiques locaux (gel par exemple) et d'attaques de bioagresseurs, des signalements à proximité de chaque site sont parfois disponibles depuis 1989 auprès du Département de la Santé des Forêts, grâce notamment aux observations réalisées sur le réseau systématique de suivi les dommages forestiers (partie française du réseau européen ICP Forest). Ces informations ont malgré tout leur importance puisqu'elles peuvent expliquer des crises de croissance observées indépendantes de la sécheresse.

Les différents indicateurs de la réponse des arbres

Les largeurs de cernes offrent l'opportunité d'avoir plusieurs signaux rétrospectifs exploitables dans le cas d'une étude sur l'interaction entre la fertilité et le déficit hydrique. Le premier et plus direct concerne les croissances appréhendées par l'analyse des largeurs de cerne. D'autres réponses sont aussi utilisables comme la mesure de la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) apportant une

information physiologique sur les échanges gazeux de l'arbre ou encore l'état de dépérissement des arbres.

Calcul des indices de résilience, résistance et récupération

Pour chacun des sites étudiés, des crises ont été définies sur la base de correspondances entre perte de croissance et fort déficit hydrique (voir résultats pour plus de détails sur les crises sélectionnées). Les résiliences, récupérations et résistances des arbres aux épisodes de déficit hydrique ont été appréhendées via des indices dérivés de ceux proposés par Lloret et al. (2011). Pour chacune des crises sélectionnées, les croissances radiales moyennes pendant la crise (*Dr*), après la crise (*PostDr*, calculée sur toute la période jusqu'à la prochaine crise) et avant la crise (*PreDr*, calculée sur toute la période depuis la précédente crise) ont été calculées et utilisées dans l'estimation des résiliences, récupérations et résistances (Figure 25) :

Résistance = Dr/PreDr
Récupération = PostDr/Dr
Résilience = PostDr/PreDr

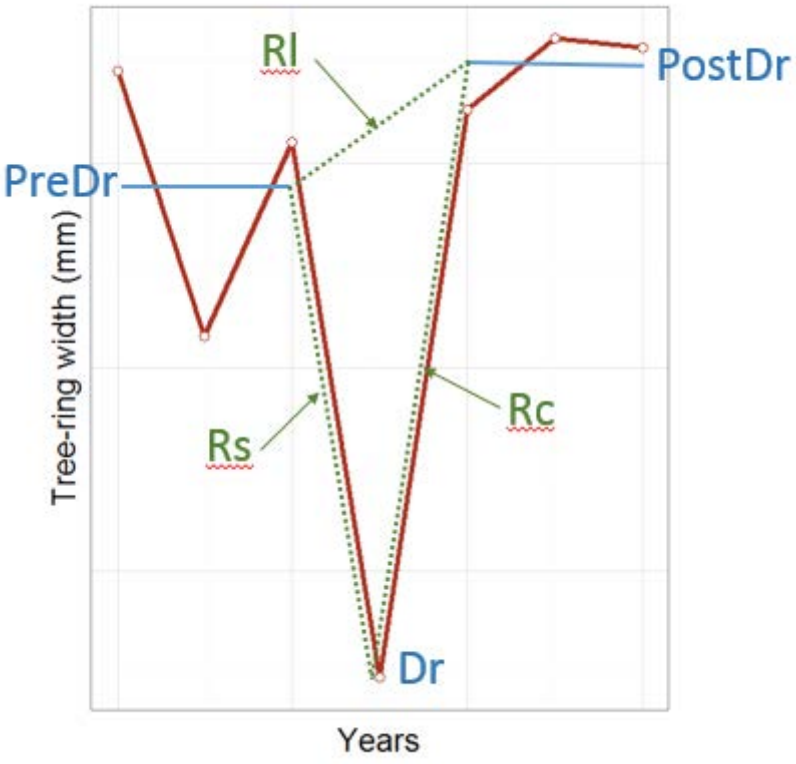


Figure 25 Résistance (Rs), récupération (Rc) et résilience (RI) pour une crise théorique d'une durée d'un an. Dr représente la croissance pendant la crise. Les croissances avant crise (PreDr) et après crise (PostDr) sont dans cet exemple des moyennes sur 3 années. Adapté de Lloret et al. (2011).

Mesures du $\delta^{13}C$ des cernes

Le $\delta^{13}C$ est un autre paramètre mesurable dans les cernes. Il renseigne sur le fonctionnement physiologique de l'arbre et notamment sur son fonctionnement photosynthétique. Dans l'atmosphère, le carbone est présent en deux isotopes stables, le ^{12}C et l'isotope lourd ^{13}C. Le ^{13}C est cependant extrêmement rare et ne représente qu'un faible pourcentage du carbone disponible. Le $\delta^{13}C$ est alors

calculé par rapport au rapport isotopique standard (Pee Dee Belemnite). A l'intérieur des cernes le carbone contenu dans la matière organique est appauvri en ^{13}C par rapport au carbone atmosphérique. Cet appauvrissement est en partie la conséquence de la photosynthèse qui comme la plupart des processus biochimiques utilisent principalement les isotopes légers au détriment des isotopes lourds. L'analyse de $\delta^{13}C$ a été réalisé sur les cernes des chênes de la forêt de Bercé sur un échantillon réduit d'individus pour les années comprises entre 1965 et 1980. Seuls les traitements témoins et NCa ont été conservés parmi les 3 traitements initiaux à hauteur de 4 individus par placette (3 pour une des placettes témoin) pour des raisons de matériel disponible. Les cernes utilisés pour l'analyse isotopique ont été découpés à l'aide d'un scalpel sous loupe binoculaire. Seul le bois final, plus représentatif des variations climatiques chez le chêne (Michelot, 2011), a été utilisé pour cette analyse. Il a été séché en étuve à 50°C pendant 48h puis broyé à l'aide d'un broyeur à billes (MM200, Retsch GmbH, Haan, Germany). Pour chaque échantillon, 1±0.1 mg a été prélevé et disposé dans des tubes Eppendorf. Les échantillons ont ensuite été analysés par un analyseur élémentaire (vario ISOTOPE cube, Elementar, Hanau, Germany) couplé à un spectromètre de masse isotopique (IsoPrime 100, Isoprime Ltd, Cheadle,UK). Ces mesures ont été réalisées par la plateforme technique d'écologie fonctionnelle de l'INRA de Nancy (PTEF OC 081). Le rapport isotopique $^{13}C/^{12}C$ mesuré est exprimé relativement au standard Pee Dee Belemnite ($\delta^{13}C$, ‰). La précision de ces mesures, évaluée par l'écart-type de 48 mesures répétées d'un standard du laboratoire, est de 0.04‰.
Le $\delta^{13}C$ n'a été mesuré qu'à Bercé où l'effet de la fertilisation semblait le plus marqué sur la croissance. L'analyse de ce paramètre n'apportant que peu d'informations supplémentaires pour tester nos hypothèses, nous avons décidé de ne pas réitérer la mesure sur les autres sites où l'effet des traitements sur la croissance était plus ténu.

Caractérisation de l'état sanitaire des chênes

Les chênes sessiles de Tronçais ont montré des signes de dépérissement à la suite de sécheresses récentes (Petroff, 2014), donc une baisse potentielle de résilience. Il était donc intéressant d'analyser leur état et de le mettre en relation avec les intensités des déficits hydriques et la fertilisation. Une notation de l'état sanitaire des chênes des 4 placettes du dispositif de Tronçais a été réalisée les 11 & 12 août 2014 puis les 2 & 3 décembre 2014 à l'aide de l'indice de dépérissement des feuillus (DEPEFEU). Cet indice, créé par le Département Santé des Forêts, utilise une notation en plusieurs critères basés sur les observations de l'état des cimes telles que la transparence du houppier, les mortalités des branches et rameaux et la répartition de la masse foliaire. Chacun des critères se voit attribuer une note d'intensité variant de 0 : absence ou traces à 4 : total. Puis un calcul permet d'attribuer une note de dépérissement global en fonction des notes attribuées aux critères (Nageleisen, 2012).

Sélection des arbres, carottage et mesure des largeurs de cernes

Afin de réaliser toutes les analyses de cette étude, les chênes sessiles et les sapins de Douglas ont été carottés à cœur. Le carottage a été réalisé à 1.30 m de hauteur, perpendiculairement au tronc et en direction du cœur à l'aide d'une carotteuse thermique (tarière de Pressler combinée à un moteur thermique, Geremia et Nassau, 2006). Les carottes ainsi obtenues ont un diamètre de 5 mm. Chacune des carottes présente l'ensemble des cernes produits par l'arbre, de l'écorce jusqu'au cœur. Les arbres carottés ont été sélectionnés de façon aléatoire parmi les dominants de chacune des placettes en omettant toutefois les arbres à la croissance anormalement élevée. La sélection des arbres a mené au carottage de 5 chênes x 9 placettes à Bercé (avril 2008), 10 chênes x 4 placettes à Tronçais (juin 2014) et 20 Douglas x 4 placettes aux Potées (janvier 2016).

Au laboratoire, les carottes récoltées ont dans un premier temps été conservées au congélateur à -4°C avant d'être plannées à l'aide de cutters. Le plannage s'effectue perpendiculairement aux fibres de bois et permet de rendre les cernes plus visibles. Après plannage, les carottes ont été séchées à l'étuve à 40°C pendant 3 jours. Les cernes ont ensuite été mesurés en utilisant une table à digitaliser associée à un microscope et un ordinateur. Les carottes sont placées sous le microscope et projetées à l'écran. La table à digitaliser sert à pointer les limites de cernes et l'ordinateur calcule ensuite automatiquement les distances entre les points. La précision de la mesure est de l'ordre du 100ème de mm. Les séries dendrochronologiques ainsi obtenues ont ensuite été corrigées par interdatation selon la méthode de Becker (1989). Le but de l'interdatation est de supprimer les erreurs de lecture dues à des faux cernes ou des cernes manquants en comparant les chronologies individuelles à une série de référence sur la base d'années caractéristiques. Les années sont dites caractéristiques lorsqu'au moins 70% des individus ont vu leur croissance varier dans le même sens (augmentation ou diminution) d'au moins 10% de la largeur du cerne précédent. Au-delà de 90%, on parle d'années très caractéristiques. L'interdatation a été réalisée en utilisant le logiciel interdat développé par J-L Dupouey (INRA Nancy EEF).

Prélèvements de sol (cf descriptions des sites pour les analyses et profils des sols)

A Tronçais, des prélèvements de sols ont été réalisés en Août 2014. Sur chacune des parcelles, 5 prélèvements de sol non remanié ont été réalisés (1 à chaque coin des placettes plus 1 au centre) à l'aide d'une tarière à racines, équipée d'un cylindre de 8 cm de diamètre et 15 cm de hauteur. Cet équipement permet en outre de déterminer les densités apparentes du sol nécessaire notamment pour paramétrer Biljou©. Les horizons 0-5, 5-15, 15-30, 30-45 et 45 cm et plus ont été séparés. Les sols ont ensuite été regroupés par horizon avant d'être tamisés à 2mm.
Aux Potées, des prélèvements de sols ont été réalisés en novembre 1995 et en février 2014. Les échantillons ont aussi été séparés selon les horizons 0-5, 5-15, 15-30, 30-45 et 45 cm et plus.

Analyses des données

Correction de l'effet âge

L'effet de l'âge est un paramètre à ne pas négliger lors de l'analyse de séries chronologiques de largeurs de cernes. En général, il se manifeste par une diminution des largeurs de cernes au cours du temps et peut mener à des erreurs d'interprétation s'il n'est pas pris en compte. Dans les sites âgés de Tronçais et Bercé, l'observation des séries de largeurs de cerne révèle que l'effet de l'âge des chênes sessiles est négligeable et n'a donc pas été extrait. En revanche, aux Potées où les sapins de Douglas sont beaucoup plus jeunes, l'effet de l'âge est très marqué. Leurs largeurs de cerne ont été standardisées en retirant l'effet âge. Pour extraire cet effet, nous avons ajusté une fonction spline cubique puis calculé les résidus pour chaque cerne de chaque arbre. L'ajustement de la spline et le calcul de résidus ont été réalisés à l'aide du package dplR du logiciel R.

Comparaison des croissances radiales

Les croissances moyennes des chênes et des sapins de Douglas ont été comparées entre traitements (sans prendre en compte l'effet bloc) année par année en utilisant une analyse de variances. Un test à *posteriori* (pairwise t-test) a été utilisé pour différencier les groupes à Bercé. Les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R.

Effet du climat

L'effet du climat sur la croissance radiale a été déterminé par l'ajustement de modèles de régression linéaire multiple. La variable à expliquer est la largeur de cerne de chaque arbre et les variables explicatives regroupent différentes données climatiques enregistrées par les stations météorologiques de Météo France (cf chapitre III) et des indicateurs de déficit hydrique mensuels calculés à partir des sorties quotidiennes de Biljou©. Dans le détail, ces variables sont les températures moyennes des mois d'avril à juin pour l'année en cours et l'année précédente, les déficits hydriques mensuels moyens de juin, juillet et août et ou cumulés (juin-juillet, juillet-août et juin-juillet-août) de l'année en cours et de l'année précédente ; les largeurs de cerne de l'année précédente sont également proposées comme variables explicatives, les autocorrélations de croissance n'ayant pas été extraites. Chacune des variables a été centrée-réduite dans le but de les rendre comparables entre elles et comparables avec d'autres études. Les modèles ont été calibrés sur les arbres témoins puis appliqués aux arbres fertilisés/amendés. La méthode utilisée pour la construction des modèles est une méthode en pas à pas ascendante avec critère de sélection AIC réalisée sous le logiciel R.

Choix des périodes prises en compte dans le calcul des résistances, récupérations et résiliences.

Initialement, la méthode proposée par Lloret et al. 2011 est basée sur l'utilisation d'indicateurs simples, les croissances moyennes avant, pendant et après la perturbation hydrique. Ces moyennes sont calculées sur des périodes de 3 à 5 ans et ce quelle que soit la perturbation considérée. Dans le cadre de la thèse, nous avons décidé dans un premier temps de tester l'impact de ce choix arbitraire sur les résultats et par conséquent sur les conclusions. Une partie du travail réalisé pendant la thèse a été de tester et d'ajuster la méthode Lloret afin d'obtenir la méthode la plus pertinente pour analyser les crises de croissance des chênes et des sapins de Douglas induites par des sécheresses fortes.

Pour chacune des sécheresses ayant induit une crise de croissance sélectionnées, les calculs des indices de Lloret ont été réalisés en faisant varier plusieurs paramètres (Figure 26, Figure 27). La durée des périodes prises en compte pour le calcul de la moyenne post et pré sécheresse d'une part et la présence ou non d'un arrière-effet (persistance d'un effet négatif après le retour aux conditions climatiques optimales) de la sécheresse sur la croissance radiale pour le calcul de la croissance pendant la sécheresse.

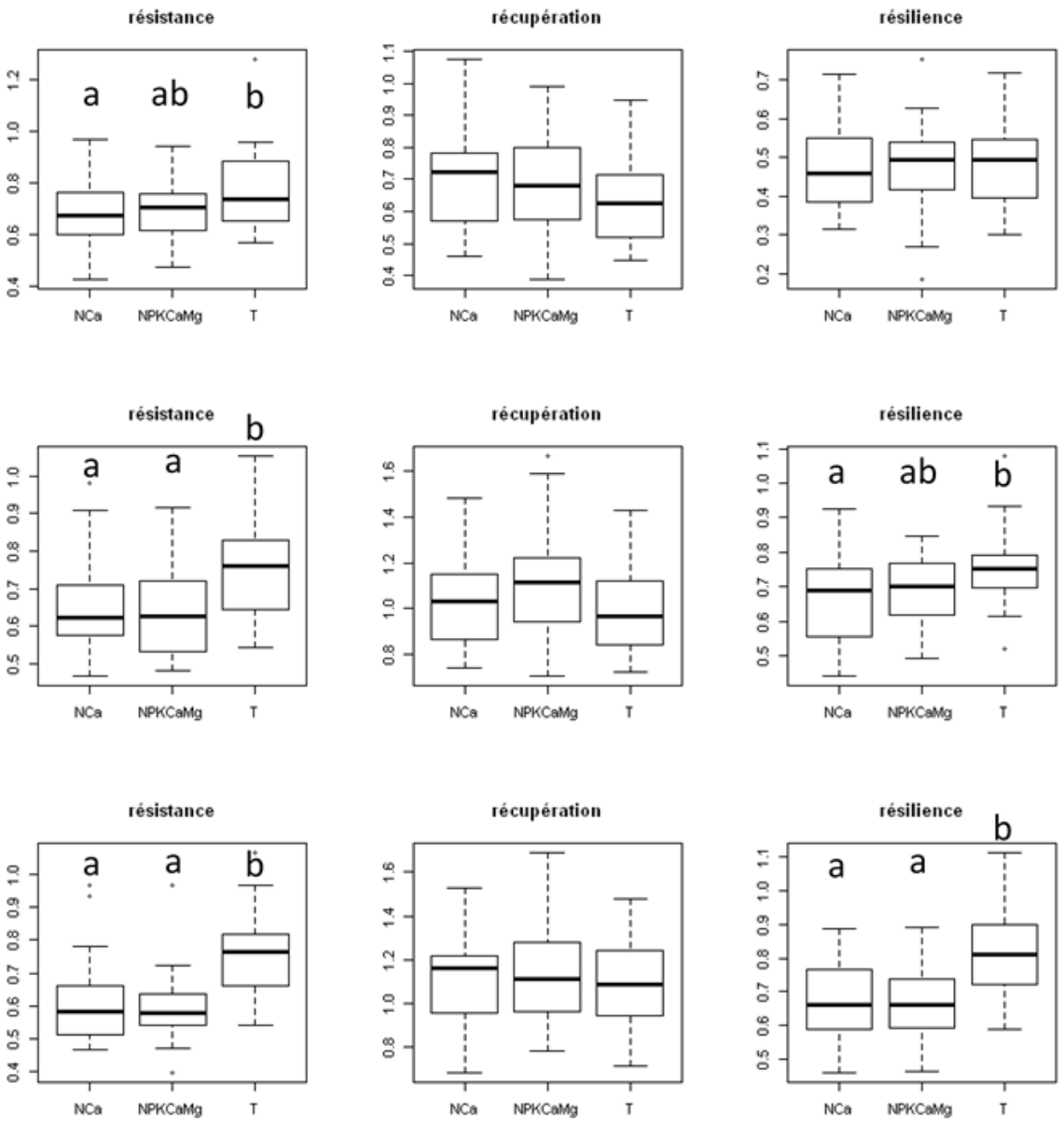


Figure 26 Résistances, récupérations et résiliences des chênes de Tronçais à la sécheresse de 1985. Les indices ont été calculés sans intégrer l'arrière-effet de l'épisode de déficit hydrique sur la croissance radiale pour le calcul de DR, et les périodes postDR et PreDR sont de 1 an sur les graphiques en haut, 3 ans au milieu et 5 ans en bas.

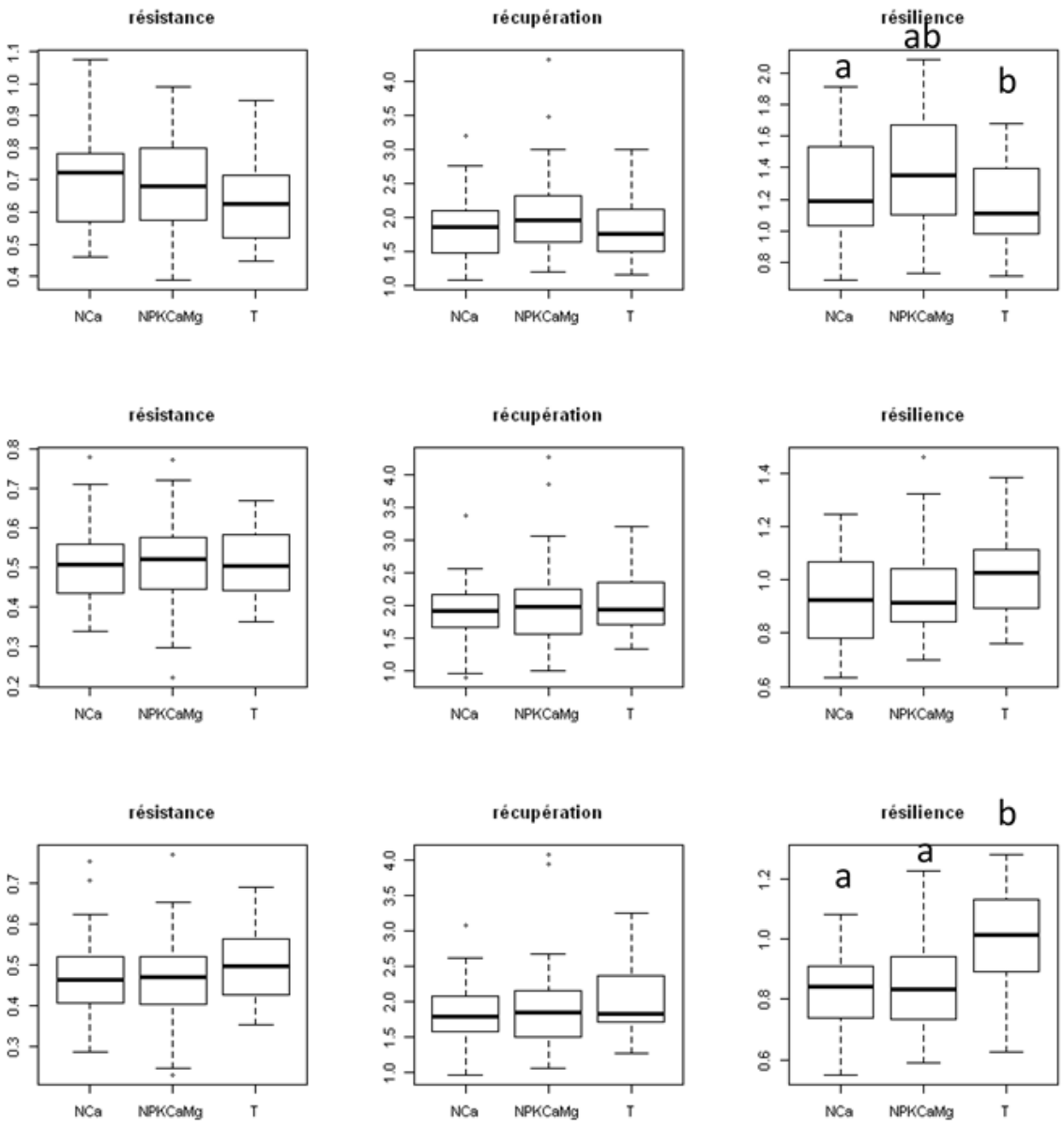


Figure 27 Résistances, récupérations et résiliences des chênes de Tronçais à la sécheresse de 1985. Les indices ont été calculés en intégrant l'arrière-effet sur la croissance radiale dans la période DR, et les périodes post et preDR sont de 1 an sur les graphiques en haut, 3 ans au milieu et 5 ans en bas.

Pour la crise de 1985 à Tronçais, la modification des paramètres (durée des périodes post et pré crises et présence d'arrière-effet) produit des différences sur les calculs des résistance, récupération et résilience. Ces changements de valeurs de résistance, récupération et résilience induisent des différences significatives entre traitements dans certains cas.

En l'absence de prise en compte de l'arrière effet pour le calcul de DR, les résistances sont significativement différentes entre traitements quelles que soient les durées considérées pour calculer les périodes post et preDR. En revanche, les résiliences apparaissent comme différentes seulement lorsque les périodes de référence et de récupération sont d'au moins 3 ans (Figure 26).

Dans le cas où les arrière effets sont intégrés dans le calcul de DR, des différences significatives entre traitements apparaissent pour des périodes post et preDR de 1 et 5 ans. Toutefois, ces différences disparaissent lorsque les périodes prises en considération sont de 3 ans (Figure 27). Par ailleurs, les différences entre traitements ne sont pas similaires pour les périodes de 1 an et de 5 ans dans la mesure où dans le premier cas, les résiliences les plus élevées sont associées au traitement NPKCaMg alors que dans le cas des périodes de 5 ans, le traitement témoin est celui qui révèle les meilleures résiliences.

Cet exemple montre que certaines sécheresses peuvent présenter des différences lorsque l'on fait varier les paramètres pris en compte dans le calcul. Ces modifications rendent le choix compliqué dans la mesure où toutes les sécheresses sont différentes (présence d'arrière-effet ou non, temps disponible pour le calcul des périodes post et preDR). Dans le but d'homogénéiser les calculs entre toutes les sécheresses, nous avons décidé d'utiliser des périodes post et preDR correspondant à toute la période inter-crise.

Chapitre III : Résultats

Résultats acquis sur le dispositif de fertilisation de chêne en forêt de Bercé

Présentation de l'étude

Dans un contexte de changements globaux, où les aléas climatiques extrêmes pourraient s'accentuer et, conjointement à l'intensification des exportations, où la fertilité des sols pourrait s'appauvrir, l'adaptation des forêts est cruciale pour leur survie. Des pistes de gestion des forêts pour répondre aux climats futurs sont déjà explorées par l'ONF. De plus, les besoins en bois de la filière et de la société conduisent à une intensification en quantité et en qualité des exportations de bois, contribuant à l'appauvrissement des sols. Pour contrer l'appauvrissement des sols et dans l'optique de permettre aux arbres de mieux faire face aux aléas climatiques, on se propose de tester si la fertilisation pourrait constituer un levier technique. Les nutriments en jouant sur la physiologie des arbres et notamment sur des fonctions impliquées dans les réponses aux déficits hydriques (contrôle stomatique, photosynthèse, croissance racinaire etc.) pourraient être déterminants dans la réponse des arbres à la sécheresse. Pour tester les effets de la nutrition sur les réponses des arbres à la sécheresse, un dispositif expérimental en forêt de Bercé mis en place en 1970 (chênes âgés alors de 40 à 60 ans) a été mobilisé. Le dispositif est composé de 9 parcelles de chênes sessiles âgés d'une centaine d'années aujourd'hui réparties en 3 traitements, témoin, fertilisé en NCa et fertilisé en NPKCaMg. Sur chacune des parcelles, 15 arbres sélectionnés parmi les dominants ont été carottés à cœur à 1m30 du sol. Ces carottes ont permis de tracer les chronologies de croissance des chênes afin de modéliser la réponse de la croissance des arbres en fonctions du climat et de calculer des indices de résistances, récupérations et résiliences à des aléas climatiques sélectionnés sur l'ensemble des chronologies pour des valeurs de déficit hydrique sévère, susceptible d'induire un dépérissement (Bréda et Badeau, 2008). Les données climatiques utilisées dans les modèles proviennent des stations météo de Météo France de proximité et les déficits hydriques ont été estimés à partir de ces données climatiques en utilisant le modèle de bilan hydrique Biljou©. Les cernes entre 1965 et 1980 ont été découpés et broyés afin de mesurer les rapports de l'isotope stable du carbone, apportant une information sur les échanges gazeux et l'efficience d'utilisation de l'eau pendant les années correspondantes aux cernes.

Effectif total et inventaire des placettes étudiées

Sur chacune des placettes étudiées 5 arbres ont été sélectionnés et carottés parmi les dominants. Ce qui amène à un total de 15 arbres par traitement soit 45 au total.

Résultats principaux et discussions

Les résultats de l'étude montrent que :

1) La fertilisation a un effet fort, rapide et immédiat qui diminue toutefois très vite au cours du temps et disparait complètement en moins de 10 ans. D'autres dispositifs ayant fait l'objet d'études comparables ont plutôt montré des effets lents et graduels de la fertilisation.

2) La croissance des chênes dépend principalement des déficits hydriques de l'année en cours et de l'année précédente, des largeurs de cernes de l'année précédente et des températures de l'année en cours. La fertilisation ne joue aucun rôle dans la réponse des arbres au climat.

3) Les résistances, récupérations et résiliences des arbres sont indépendantes de la fertilisation. L'intensité de la sécheresse est la seule grandeur corrélée aux résistances et aux récupérations. Les résistances sont plus faibles lorsque le déficit hydrique augmente et les récupérations plus fortes. Les résiliences quant à elles sont systématiquement égales à 1 indiquant que les arbres sont normalement résilients.

4) Les variations du $\delta^{13}C$ ne sont que légèrement dépendantes de l'intensité du déficit hydrique. Une tendance apparait vers un plus fort ratio lorsque le déficit hydrique augmente. En revanche, aucun effet significatif de la fertilisation sur la réponse du $\delta^{13}C$ des chênes.

Article en préparation pour Forest Ecology and Management

Fertilization increases radial growth of sessile oaks but does not improve their resilience to soil water deficit

Authors names and affiliations:

Bornot Yoran[(1,2)], Ponton Stéphane[(1,2)], Bréda Nathalie[(1,2)]

[(1)] INRA, UMR 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F54280 Champenoux, France.

[(2)] Université de Lorraine, UMR 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F54506 Vandoeuvre, France.

Corresponding author:

Stephane.ponton@inra.fr

Abstract:

The future climate is predicted to be increasingly rougher for the European forest ecosystems, likely leading to decline episodes for many tree species. Forest management has to be adapted to reduce the negative impact of these changes. Many studies already showed the beneficial effects of stand thinning or mixing species on drought mitigation. Despite the close interactions between nutrients and water in plant physiology, very few studies have investigated the link between soil fertility and the tree response to drought event. In this study, we propose to test whether fertilization might act or not as a way to improve the forest trees resilience to soil water deficit.

The potential impact of fertilization on trees and more specifically during water shortage was assessed on a fertilization experiment carried on sessile oaks. Three treatments (NCa, NPKCaMg and control) were applied on 40-year-old oaks that were cored almost 50 years later. Growth chronologies were used to calculate resistance, recovery and resilience (Lloret et al., 2011) to drought induced crises quantified by soil water deficit computing using the Biljou© model. In addition, the carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) of tree rings was measured to evaluate potential differential gas-exchange processes between fertilized and control trees.

Fertilization had an immediate and strong positive effect on oak growth that rapidly faded. NCa and NPKCaMg treatments had similar effects suggesting that adding P, K and Mg had no more impact on growth. The tree resistance to soil water deficit was negatively impacted by the severity of the crisis

but did not significantly differ between fertilization treatments. The tree resilience remained stable and optimal across crises and was not affected by fertilization. After removing time decline effect of fertilization on tree rings, the relations between tree rings and climate, including soil water deficit, were calculated. The fertilization induced a decrease of growth autocorrelation, then decreased slightly the tree dependencies to previous year growth conditions. The tree-ring $\delta^{13}C$ was clearly impacted by the severe 1976 water deficit but did not differ between treatments.

The way to disentangle the confusion between the positive effect of fertilization on growth and the growth limitation due to soil water deficit is discussed, as well as their potential artefact in the calculation of resilience. Finally, antagonism between the nutrients added is assessed to explain the lack of significant effect on resilience to drought events observed after fertilization.

Key-words: Fertilization, tree-ring width, dendrochronology, water balance, *Quercus petraea*, resilience, drought, $\delta^{13}C$.

1. Introduction

Most climate models predict that the increase in global mean surface temperature due to anthropogenic emissions will be accompanied by an increase in intensity and frequency of severe climate events like heat waves and droughts including in Europe (Schär et al., 2004). Intense or recurrent droughts have long been identified as a major contributing factor of trees dieback and mortality (Becker et Lévy, 1982, Landmann, 1993, Bréda et al., 2006, Sergent et al., 2014). To avoid widespread forest declines, and their catastrophic ecological and financial consequences, management practices have to adapt the modern forest for coping with the ongoing environmental changes. Many studies had already focused on forest management as a way to mitigate drought by thinning (Bréda et al., 1995, Sohn et al., 2013). Mixing species in forest stands also appeared to be beneficial for drought mitigation, depending on the species combination, though (Pretzsch *et al.* 2013, Thurm *et al.* 2016). A few observations lately mentioned a lower drought resistance for trees growing on poor soils (Royo & Knight 2012). As recently pointed out by Gessler *et al.* (2016), the role of soil fertility in drought survival of forest trees has been surprisingly unstudied.

Many implications of the major nutrients in plant functions that are clearly involved in drought response have been identified (*e.g.* K is known as an important actor of stomatal control, see Sardans *et al.* 2015 for a review), generally from studies on herbaceous species or on tree species at sapling stages. However, because of numerous interactions between functions, or organs, these specific knowledges cannot be assembled to forecast the overall impact of soil nutrients fertility on the drought response of mature trees.

In the past 40 years, many fertilization experiments were conducted in Europe to increase tree growth or to recover trees health on nutrient-poor soil (Huettl, 1988, Van der Perre et al., 2012). These experiments have shown that it is possible to increase trees' growth and improve trees' health by adding nutrients. However, these experiments were never used to determine whether fertilization could be of interest to help trees to recover after drought events. If numerous physiological studies were carried and support the hypothesis that adding nutrients could improve growth, reproduction and survivability of trees under dry conditions, only few papers focused on mature trees (Ewers et al., 2000, Goldstein et al., 2013, Maggard et al., 2016).

The positive effect of fertilization in the production of leaf biomass was reported many times on young trees, but on mature trees this effect was mainly addressed on very nutrient depleted soils (Smethurst et al., 2003, Battie-Laclau et al., 2014). The highest canopy leaf area leads to increased water loss due to increasing both tree transpiration and rainfall interception (Bréda et al., 1995). Stomatal control (Arquero et al., 2006; Benlloch-González et al., 2008; Cakmak, 2005) or photosynthetic rate (Green and Mitchell, 1992; Zhao and Liu, 2012) are the main processes that are impacted by nutrition. However, root prospect (Ericsson, 1995) and architecture (Bakker et al., 1999) that was shown to be improved by nutrient adding is another beneficial way for trees to cope with dry conditions. The rare experiments assessing the modulation of drought-induced xylem cavitation by nutrients addition led to equivocal results (Harvey & van den Driessche, 1999, Bucci et al., 2006).

The objectives of this study were to: (i) to determine if fertilization modify the climate / tree radial growth relationships, (ii) to test the effect of fertilization on the resistance (Rs), recovery (Rc) and resilience (Rl) of trees to drought events, (iii) to determine if fertilization improve the water-use efficiency (WUE) during soil water deficit events.
An old experimental forest design including a control and two fertilization treatments (NCa, NPKCaMg) applied on a 40-year-old oak stand was used. Trees were cored to the pith 38 years after fertilization to build up ring width chronologies from which indexes of resistance, recovery and resilience were calculated. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) of tree rings was measured to depict any drought induced changes in the tree gas exchanges.

2. Material and methods

2.1. Site and experimental design

The study was carried in an experimental site set up in 1969 in a sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stand located in the forest of Bercé, France (N 47° 48’ 23.19’’, E 0° 23’ 17.63’’; alt. 153 m asl). The trial was composed of nine 0.33-ha square plots, distributed in three blocks (see Garbaye et al., 1974 for a complete description). Each block included three modalities of fertilization: 1) NCa, 2) NPKCaMg and 3) control. In August 1969, 1500 $kg.ha^{-1}$ of CaO from slaked lime, 200 $kg.ha^{-1}$ of P_2O_5 from scories, and 34 $kg.ha^{-1}$ and 120 $kg.ha^{-1}$ of MgO and K_2O, respectively, from Patentkali® were spread by hand. Nitrogen was supplied as ammonitrate in May 1970 (120 kg $N.ha^{-1}$) and May 1971 (100 kg $N.ha^{-1}$). The stand was about 40 years old at the year of the fertilization.
The soil is a stagnic luvisol, with a relatively low pH ($3.7<pH_{0.5cm}<4.0$), a high C/N (23.2 at 0-5cm depth) and a low Ca content (<0.10 $mmol_c.l^{-1}$) (Bakker et al., 1999).

2.2. Sampling and measurements

In each of the nine plots, five dominant trees were cored to the pith at breast height. Two cores were sampled from each tree: one intended for ring width measurements, the other one for isotopes measurements. Tree-ring width was measured from the bark to the pith to the nearest 1/100 mm. Ring reading mistakes were checked and corrected by crossdating the cores according to the procedure described in Becker (1989). During the crossdating step, each individual chronology was compared to the average chronology (N=44) where 27 pointer years were identified from 1933 to 2007.

The $\delta^{13}C$ measurements were performed on four trees of each of the three blocks of the NCa and control treatments. However, because of a poor quality core, only 11 trees were considered in the control treatment instead of 12 in the NCa treatment. The assessment was limited to a period starting five years before the fertilization event and ending five years after the drought event of 1976. Thus,

on each of the available 23 cores, all the rings corresponding to the years 1965 to 1980 were separated with a scalpel under a microscope. From each ring, only the latewood was kept and placed for 48 hours in a 50°C oven. The dried samples were finely ground with a ball mill (MM200, Retsch GmbH, Haan, Germany) before a 1±0.1 mg aliquote was weighted in a 4x6 tin capsule (Elemental Microanalysis Limited, Devon, UK). The samples were analysed with a continuous-flow elemental analyzer (vario ISOTOPE cube, Elementar, Hanau, Germany) coupled with an isotope mass spectrometer (IsoPrime 100, Isoprime Ltd, Cheadle,UK). Measurements were performed at the INRA Technical Platform of Functional Ecology (PTEF OC 081). Stable carbon isotope ratio was expressed as the $^{13}C/^{12}C$ ratio relative to the Pee Dee Belemnite standard ($\delta^{13}C$; ‰) The precision of the $\delta^{13}C$ measurements, calculated as the standard deviation of 48 repetitions of a lab working standard, was 0.04‰.

2.3. Climate data and water balance model

Daily climate data were obtained from the Météo-France station of Le Mans (N 47° 56' 27'', E 0° 11' 23''; alt. 58 m asl; weather station n°72181001), 22 km from the study site. Mean annual temperature and precipitation calculated over the period 1949-2009 were 11.9°C and 687mm, respectively.
The soil water deficit was retrospectively calculated by using the Biljou© water balance model (Granier et al., 1999) supplied with daily climate data: rainfall (mm), global radiation ($J.cm^{-2}$), mean temperature (°C), wind speed ($m.s^{-1}$) and relative air humidity (%) from Le Mans weather station. Daily sum of insolation duration was used in the model for the oldest period where global radiation measurements were not yet available (*i.e.* 1956-1975). Required soil parameters of the studied stand included the soil bulk density ($g.cm^{-3}$), the fine root proportion and the extractable water by the trees (mm) for each identified soil layers (Tableau 8). The canopy parameters were the average dates of budburst and leaf fall (days of year), and the average maximum leaf area index (LAI) achieved each year at full leaf expansion.
Biljou© daily calculates the stand water balance from each elementary water flux that enters in the system (precipitation) and goes out from the system (tree canopy transpiration and interception, soil and understorey evapotranspiration and runoff). Output variables are stand real evapotranspiration (ETR), potential evapotranspiration (PET) and relative extractible water (REW) that fluctuates between 1 (field capacity) and 0 (permanent wilting point). Under a threshold of 0.4, the water availability is considered as stressful for most forest tree species and induces ecophysiological regulation of canopy conductance (Granier et al., 1999). The soil water deficit (*SWD,* dimensionless) was calculated as the sum of the daily differences between the REW and the 0.4 value divided by 0.4. SWD reflects then the intensity and duration of the soil water deficit period. *SWD* is usually integrated over the whole vegetative period (from budburst to leaf fall). However, since most of the sessile oak radial growth is achieved between June and August (Bréda and Granier, 1996), several combinations of monthly values (*i.e.* June-July, July-August, June-July-August) were assessed to identify the best explaining variables on studied tree growth (see 2.5). To analyse the resilience, resistance and recovery to an extreme drought event, we defined as severe a drought event with SWD greater or equal to 50 (Figure 28). This threshold was previously identified as likely to induce an oak dieback (Bréda and Badeau, 2008). When successive years exhibited SWD≥50, the SWD was cumulated over the whole crisis period (up to three years for the 1989-91 crisis, Tableau 9).

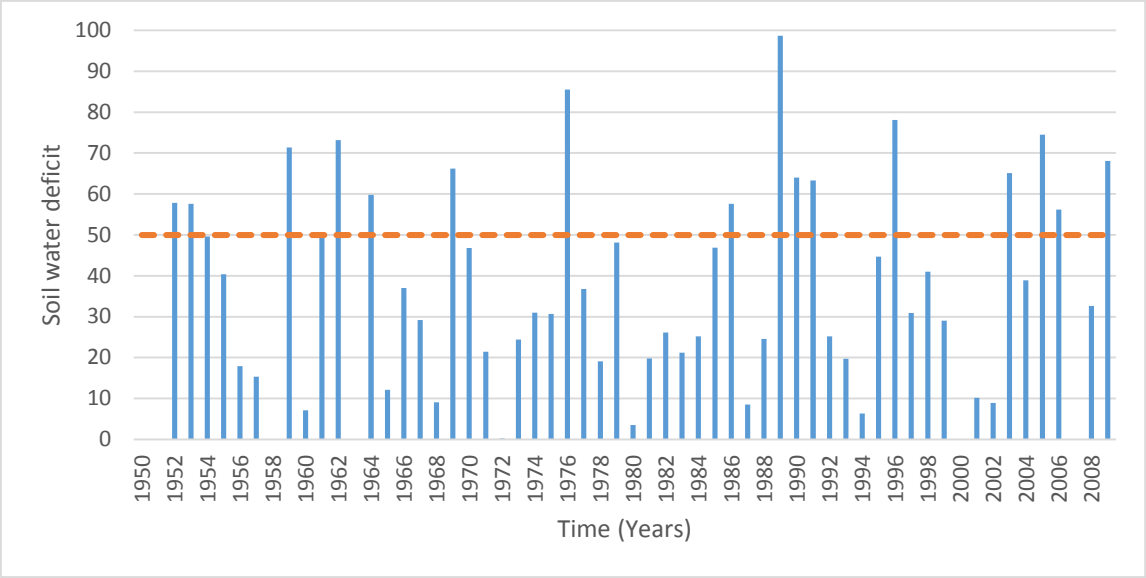


Figure 28 Yearly variation of soil water deficit integrated over the whole vegetative period in the forest of Bercé from 1950 to 2007 calculated by the Biljou© model. The dotted line represents the threshold used to determine extreme drought event (Bréda and Badeau, 2008).

Tableau 8 Stand parameters and soil properties used to run the Biljou© model (Granier et al. 1999). Soil extractable water was computed from both site soil sampling and soil properties observed in a nearby ICPforest – Level II plot (Brêthes and Ulrich, 1997). Budburst and leaf fall dates were derived from Lebourgeois et al. (2002).

Soil properties	Layer 1	Layer 2
depth (cm)	0-50	50-120
texture	loam	clay-loam
fine roots proportion (percent)	80	20
extractable water (mm)	52	120
water content at permanent wilting point (kg.kg-1)	0.08	0.18
soil bulk density at field capacity	1.15	1.47
Canopy parameters	budburst	leaf fall
date (day of year)	90	299
Leaf Area Index	6.0	

2.4. Resistance, Recovery and Resilience calculations

The resistance (Rs), recovery (Rc) and resilience (RI) indexes were calculated from ring widths according to Lloret et al. (2011). Briefly, the resistance is a quantification of the diminution of growth during a crisis due to soil water deficit above the extreme drought event threshold. It is calculated as the ratio of growth during drought event (one or several years of soil water deficit >50) to growth before drought event. Recovery represents the capacity of trees to growth after drought event. It is calculated as the ratio of growth after drought-induced crisis of growth during drought event. Resilience is the capacity of trees to resume their pre-crisis growth level. It is calculated as the ratio of post- to pre-drought growth. Ring widths during, before and after drought were averaged over one to ten years to calculate the per-, pre- and post-crisis of growth, depending on the duration of the drought event and of the periods between drought events (Tableau 9).

Tableau 9 Characteristics of the 7 drought-induced crisis of growth detected in radial growth chronologies : crisis years, periods used as pre- or post-crisis, cumulated soil water deficit (SWD) over the whole vegetative period (frombudburst to leaf-fall) for each year and cumulated on the years with swd above 50.

Crisis	Crisis Duration	Pre-Crisis	Post-Crisis	Cumulated soil water deficit	Maximum soil water deficit
1	1952-1954	1950-1951	1955-1958	197.4	57.8
2	1959-1964	1955-1958	1965-1975	261.1	73.2
3	1976-1977	1965-1975	1978-1988	122.3	85.5
4	1989-1992	1978-1988	1993-1994	251.2	98.7
5	1995-1996	1993-1994	1997-2002	122.8	78.1
6	2003-2006	1997-2002	2007	234.7	74.5

2.5. Data analysis

As no age trend was observed on ring width and in order to prevent any dampening of the fertilization effect, raw ring widths were displayed and used in further calculations.
The effect of fertilization on the radial growth and on the δ13C was tested year by year by using analysis of variance also including a block effect and its interaction with the fertilization effect. Post-hoc Tukey's tests were used to assess differences between the three fertilization modalities. The effect of fertilization on resistance, recovery and resilience was tested with a one-factor ANOVA. The effect of fertilization on the relationship between *Rt*, *Ro* and *Rs* and water deficit was tested using ANCOVA.
The relationships between climate and radial growth of the control trees were assessed through multiple linear regressions. A set of 16 variables, including several combinations of monthly mean temperatures from April to June and Biljou© SWD outputs (monthly SWD from June to August and SWD cumulated from June to August from year and previous year), were centered (*i.e.* subtracting the mean) and scaled (*i.e.* dividing by the standard deviation), and tested in order to determine the best dendrobioclimatic model.
Firstly the model was calculated on the control trees using stepwise regressions selecting the significant centred scaled regressors ($p<0.15$) according to the mallows criteria using the R software. Type II partial correlation are mentioned in the result section. The selected model was then applied to the ring width chronologies of the fertilized trees and parameters coefficients and goodness of fit were compared.

3. Results

3.1. Radial growth differences between fertilized and control trees

As compared to the control trees, the fertilized trees showed an increase in radial growth that started immediately after the fertilization, in 1970, maximised in the first three years (on average +42% ring width for NCa and +45% ring width for NPKCaMg) and lasted for nine years, until 1978 (Figure 29). After 1971, though, the differences in ring width between fertilized and control trees grew smaller and became not significant in 1976 and 1977, when the overall growth dramatically decreased. The two fertilization treatments had rather similar effects on radial growth although only the NCa trees appeared with a significantly increased growth in 1970 and 1975. However, one can notices a slightly (but not significant) lower average ring width for the NPKCaMg trees during the 20 years preceding fertilization that might have persisted afterwards. A slight block effect was observed in 1973 ($F=5.0$, $P=0.01$), 1975 ($F=3.4$, $P=0.04$) and 1977 ($F=4.3$, $P=0.02$).

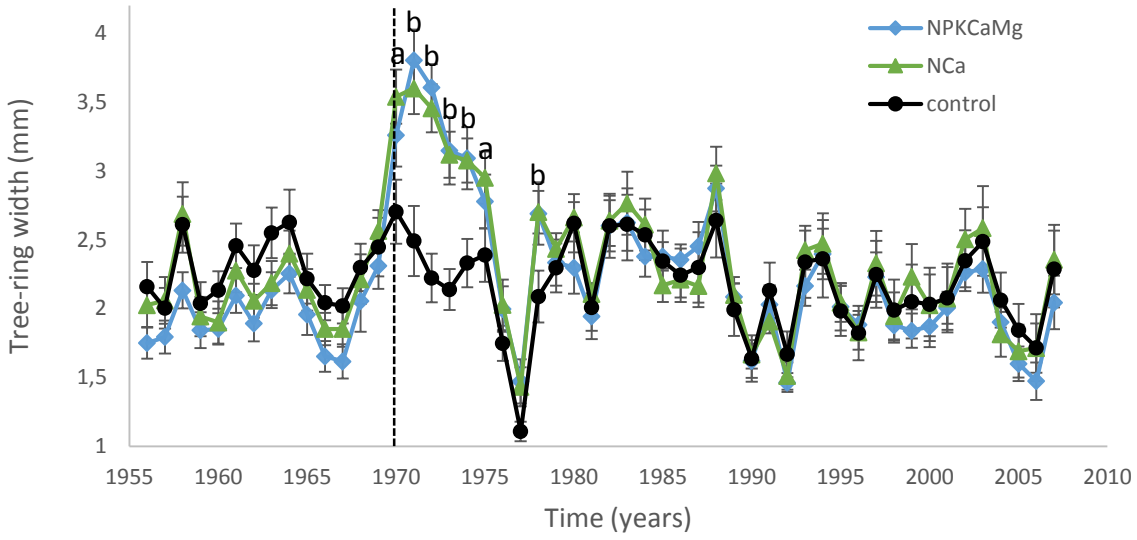


Figure 29 Growth chronologies of sessile oaks according to treatments. The vertical dotted line represents the first growing year after fertilization (1970). Different letters indicate the significant differences among the treatments (P < 0.5), a: NCa and NPKCaMg are different from control, b: only NCa is different from control. Vertical bars represent standard errors of the mean.

The study of the relationship between growth and climate, which is based on high-frequency (i.e. between-year) variations, would be hampered by the low-frequency signal caused by fertilization. To remove the time decreasing effect of fertilization on radial growth, negative exponential models were fitted to the average growth chronologies for the two fertilization modalities, independently (Figure 30). These models were applied on a period starting at the first year of fertilization (i.e. 1970) and ending at the last year of the chronologies (i.e. 2007). Slightly different models were obtained for NCa (equation 1; $F=20.23, P<0.0001$, pseudo-$R^2=0.54$) and NPKCaMg (equation 2; $F=24.67, P<0.0001$, pseudo-$R^2=0.59$):

$rw = 1.605.\exp(-0.186*t)+2.115$ equation 1 (NCa),

$rw = 1.657.\exp(-0.153*t)+1.986$ equation 2 (NPKCaMg),

where rw is the ring width (in mm) and t is the time (in year).

The residuals of these two models were used in the following calculations.

3.2. Relationships between radial growth and climate

The first order autocorrelation of growth was stronger for the two treated modalities (0.548 for the NCa and 0.672 for the NPKCaMg) compared to control trees (0.305). After the standardization using the equation 1 and 2, the first order autocorrelation of NCa fell to 0.168 and NPKCaMg to 0.274 confirming that our standardization removed a part of the autocorrelation due to time decreasing fertilization effect. Nevertheless, the post standardization autocorrelation of treated dropped below the control one.

The best dendrobioclimatic model retained by the stepwise multiple regression for control trees (equation 3; $F=11.98$, $P<0.0001$, adj-$r^2=0.54$) included four variables, sorted in decreasing order of significance as follows: (i) the previous year soil water deficit in June *pyswd6* (t=-4.60, $P<0.0001$, partial-$r^2=0.39$), (ii) the current year soil water deficit cumulated from June to August *swd678* (t=-3.76,

P=0.0007, partial-r^2=0.30), (iii) the May average temperature *tmean5* (t=-1.49, P=0.1459, partial-r^2=0.06) and (iv) the tree ring width of the previous year *pyrw* (t=1.56, P=0.1271, partial-r^2=0.07), corresponding to the first order autocorrelation of growth.

$$rw = 2.15971 - 0.14499 * swd678 - 0.18067 * pyswd6 - 0.05714\ tmean5 + 0.06883 * pyrw$$

equation 3 (control)

This model performed rather well when applied to the fertilized trees (NPKCaMg: adj-r^2=0.50; NCa: adj-r^2=0.48). However, nor *pyrw* (first order autocorrelation) in the NCa treatment, neither *tmean5* in both fertilization modalities appeared significant. The water deficit parameters swd678 and pyswd6 were significant for both treated modalities but the values of these parameters were smaller than for the control (Tableau 10).

Tableau 10 Contribution and significance of the parameters selected for the dendrobioclimatic model. Swd678 : Current year soil water deficit of June, July and August, Pyswd6 : Previous year soil water deficit of June, Tmean5: Current year mean temperature of April, Pyrw: Previous year tree ring width.

	Model parameters				
Treatments	Swd678	Pyswd6	Tmean5	Pyrw	Intercept
Control	est: -0.14451 r^2: 0.15 p<0.001	est: -0.18130 r^2: 0.43 p<0.001	est: -0.06296 r^2: 0.10 p: 0.11	est: 0.07050 r^2: 0.07 p: 0.12	est : 2.15586 p<0.0001
NCa	est: -0.19894 r^2: 0.23 p<0.001	est: -0.19266 r^2: 0.39 p<0.001	est: -0.02736 r^2: 0.02 p: 0.55	est: 0.03130 r^2: 0.01 p: 0.52	est : 2.11293 p<0.0001
NPKCaMg	est: -0.19340 r^2: 0.2 p<0.001	est: -0.17102 r^2: 0.38 p<0.001	est: -0.03001 r^2: 0.03 p: 0.5	est: 0.07797 r^2: 0.07 p: 0.12	est : 2.00799 p<0.0001

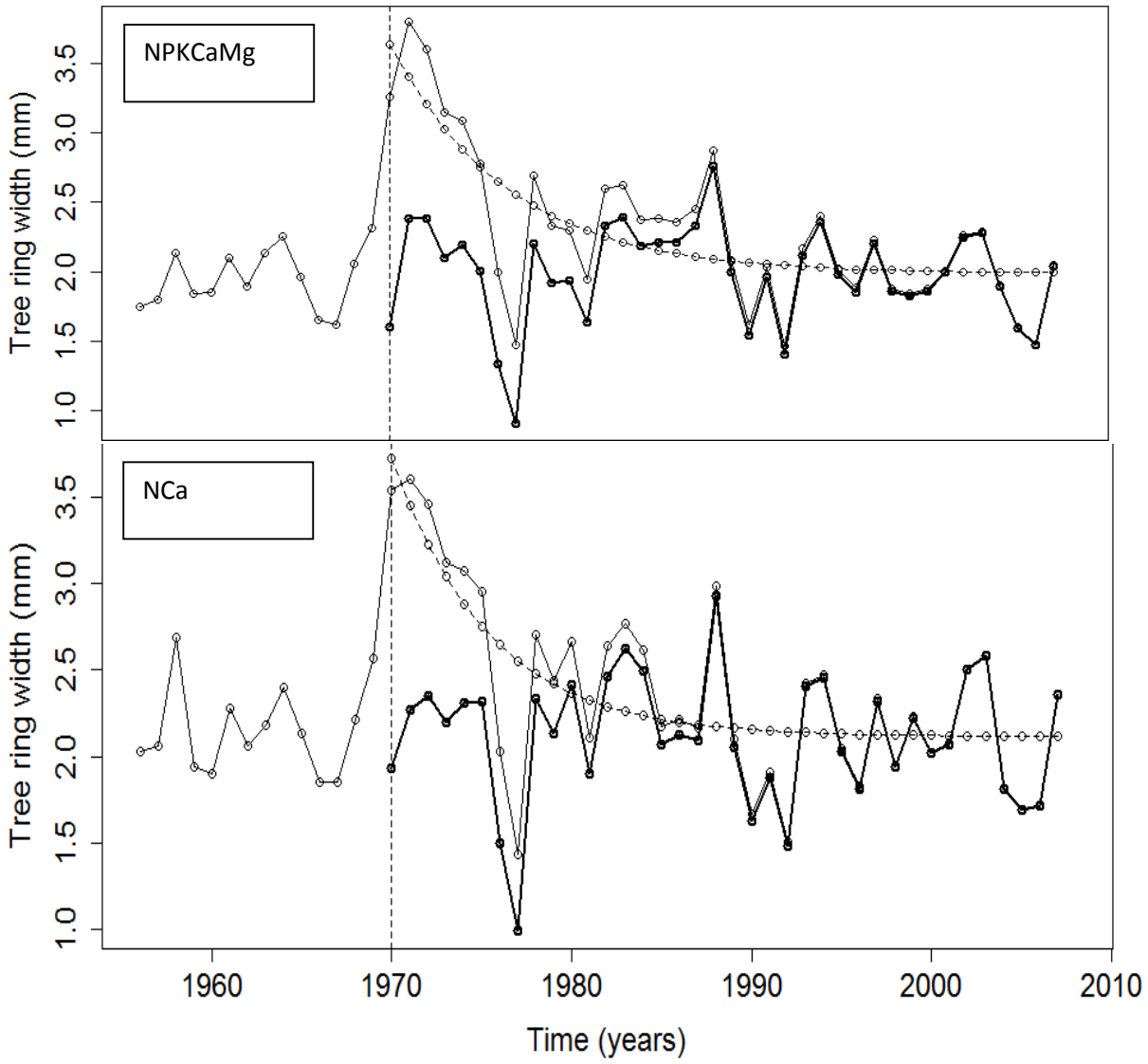


Figure 30 Model of the diminution of growth after fertilization. Thin solid lines: measured growth, dotted lines: growth model, thick solid lines: standardized growth, vertical dotted lines: the first growing year after the fertilization.

The relationships between modelled and standardized ring widths were not different between treatments (Figure 31). The three models overestimated ring widths at low values (observed during the 1976-1977 crisis) while the predicted values were closer to the measured ones when ring width exceeded the averaged ring width of 2mm.

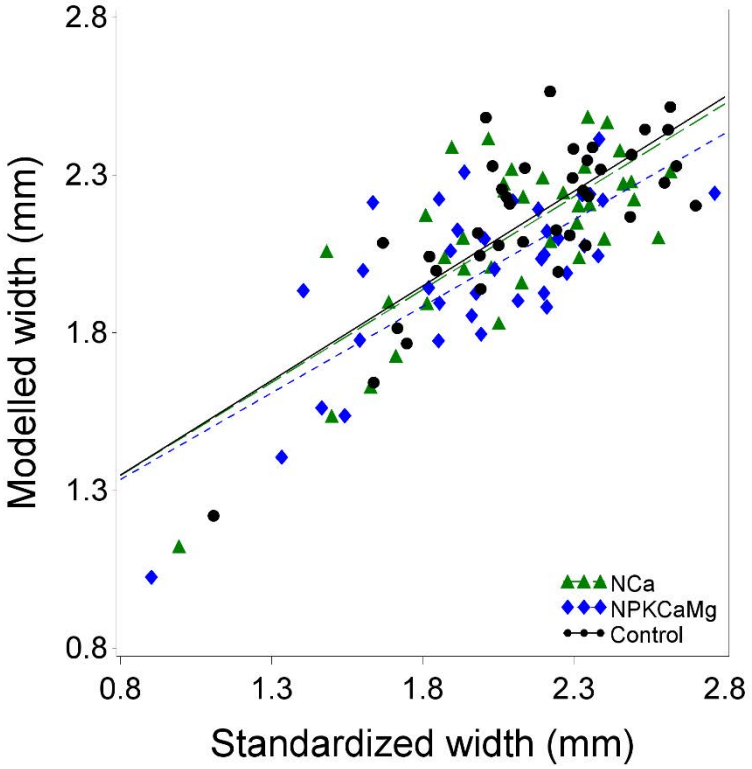


Figure 31 Relationship between the standardized and predicted tree ring widths from dendrobioclimatic model of oaks growth for the control trees (black squares), the NCa treatment (green dots) and the NPKCaMg treatment (blue stars). Lines are the regression lines.

3.3 Resistance (Rs), recovery (Rc) and resilience (Rl)

The fertilized trees did not show any significant differences of resistance (Rs), recovery (Rc) and resilience (Rl) compared to the control trees (and between them) neither when tested crisis by crisis post fertilization (Rs: 0.35<F<1.37, 0.26<P<0.71; Rc: 0.56<F<2.43, 0.10<P<0.58; Rl: 0.08<F<0.40, 0.67<P<0.93), nor when tested over the whole chronology (Rs: F= 1.13 , P=0.33; Rc: F=2.37 , P=0.11; Rl: F=0.18, P=0.83; Figure 5). For the control trees, significant differences occurred between the crises with resistance (Figure 32) and recovery (not shown) varying from 0.65 and 1.72 in crisis 3 to 1.04 and 0.95 in crisis 2, respectively (Rs: F= 20.42; P<0.0001, Rc: F= 27.52; P<0.0001). For the fertilized trees, the resistance significantly increased from crisis 3 to 6 (NCa: F=12.14, P=0.0003; NPKCaMg: F=35.71, P>0.0001) whereas the recovery significantly decreased (NCa: F=10.89, P=0.0006; NPKCaMg: F=14.42, P>0.0001). The resilience remained rather stable for the control trees, varying slightly but significantly from 0.90, observed for crises 1 & 5, to 1.09 for crisis 3 (Rl: F= 9.31; P=0.0008). Whereas not any significant differences in resilience were observed between crises for the NCa trees (Rl: F= 2.44; P=0.11), slight significant differences were observed across crises for the NPKCaMg trees (Rl: F= 3.79; P=0.035). The resistance was significantly and negatively correlated to the intensity of drought, expressed as the maximum reached during the crisis by the water deficit for the months of June to August ($SWD678_{max}$), for the fertilized trees (NCa: R^2=0.95, P=0.025, N=4; NPKCaMg: R^2=0.999, P=0.0005, N=4) but not for the control trees (R^2=0.61, P=0.068, N=6). The recovery was significantly and positively related to $SWD678_{max}$ for both fertilized trees (NCa: R^2=0.98, P=0.011, N=4; NPKCaMg: R^2=0.98, P=0.0084, N=4) and control trees (R^2=0.80, P=0.016, N=6). Not any significant relationship was observed between resilience and $SWD678_{max}$, whatever the treatment.

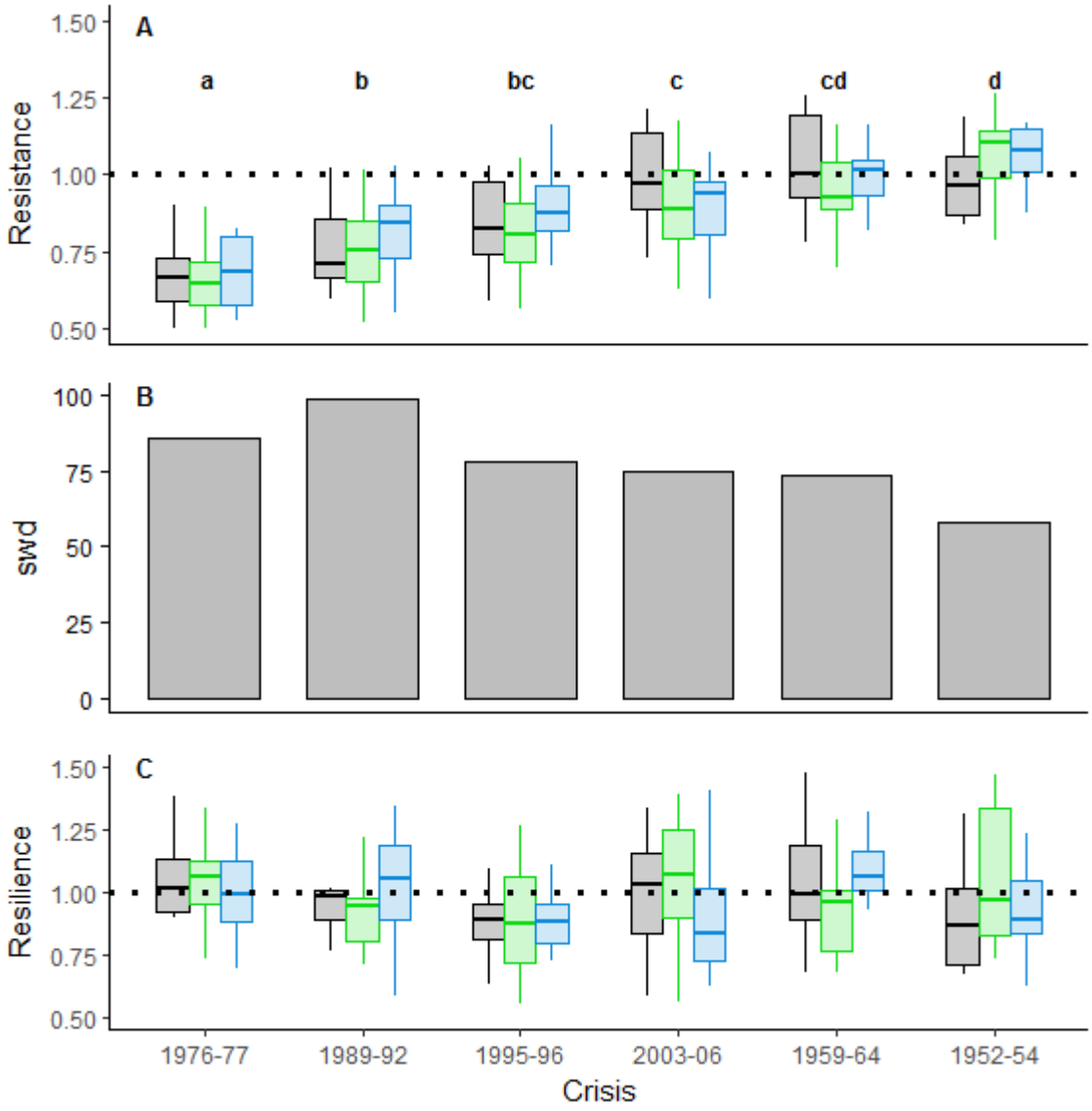


Figure 32 Resistance (A) and resilience (C) of oaks according to the treatment (grey= control, green= NCa, blue= NPKCaMg) and the crisis, and the variation of soil water deficit (expressed as the maximum annual water deficit reached during the crisis) according to the crisis (B). The boxplots displayed the median, first and third quartiles, minimum and maximum values after removing the outliers. The letters a, b, c and d represent the significant differences between crises whatever the treatment.

3.4. Mean δ13C chronologies

Fertilized trees did not show any statistically significant differences in their values of $\delta^{13}C$ compared to the control ones. However, a slight increase was noticeable between 1973 and 1975 (Figure 33). δ13C was significantly and positively related to *Swd678* (R=0.53, P=0.03, N=16) but the relationships were not different between treatments.

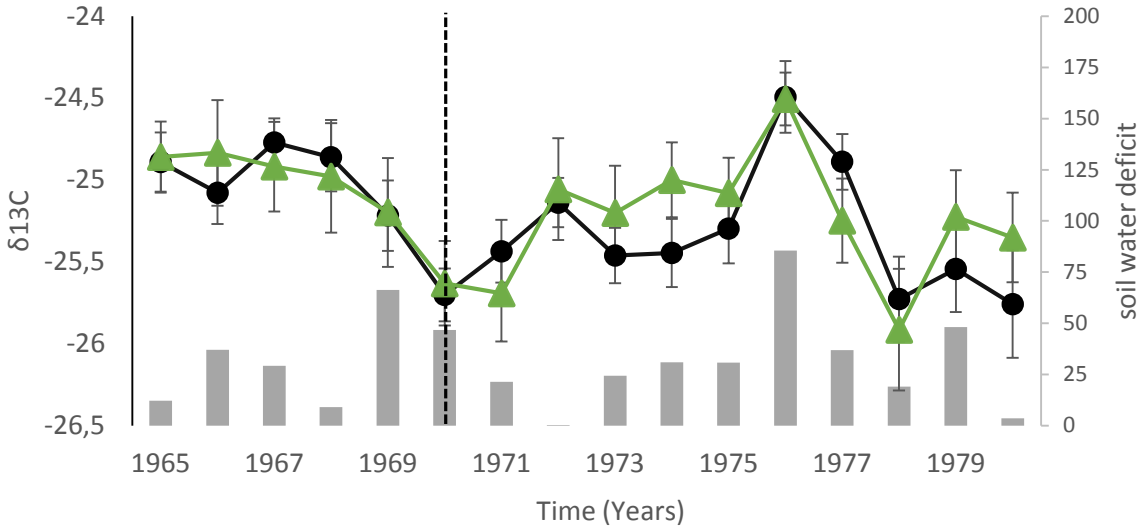


Figure 33 Variation of soil water deficit and carbon isotope composition between 1965 and 1980 according to treatments (black: control, green: NCa). The dotted line represents the first growing year after the fertilization. Vertical bars represent the standard errors of the mean.

4. Discussion

4.1 Fertilization had an immediate but short-term positive effect on radial growth

The supply of fertilizers dramatically increased the radial growth of the oak trees. Contrary to other forest trials that often displayed a slightly delayed and gradual growth enhancement (Lebourgeois *et al.* 1993, Fehlen and Picard, 1994), the growth increase started the growing season that immediately followed the fertilization. Nitrogen deposition (Solberg et al., 2009) and nitrogen fertilization generally has a positive and rapid effect in stimulating tree growth (Spiecker 1991, Becker 1992, Sikstrom 1997, Brooks & Coulombe 2009), even if depressive effect were also observed (Fehlen and Picard, 1994). This enhancing effect is usually short-termed (Sikstrom 1997) likely because new limiting factors (*e.g.* nutrients, light) rapidly appear (Elvir *et al.* 2006, Elser et al, 2007) Ecology Letters). On the contrary, the improving effect of liming (*e.g.* Ca addition) in deficient soils classically occurs after several years and lasts a longer time (Spiecker 1991, Long *et al.* 2011, Li *et al.* 2014). In this slightly Ca-deficient soil, it then appeared that the fertilization effect on radial growth was dominated by the relatively important quantity of supplied N (*i.e.* 220 Kg N.ha^{-1}). The Ca supply may have prevented the acidifying effect of N addition although the slake lime form was likely not the more efficient buffer. The addition of P+K+Mg to the Ca+N dose (similar in both fertilization treatments) had no additional effect on radial growth (Fehlen and Picard, 1994).

4.2 Fertilization likely stimulated both leaf and root areas

Nitrogen inputs were shown to increase leaf area index (LAI) or leaf biomass on many tree species including *Pinus* (Green & Mitchell 1992, Samuelson *et al.* 2014, Maggard *et al.* 2016), *Picea* (Krause *et al.* 2012), *Eucalyptus* (Clearwater & Meinzer 2001).

Depending on the species and development stage, the N fertilization does increase the photosynthetic rate, by increasing the total amount of Rubisco (Green and Mitchell, 1992; Hyvönen et al., 2007; Zhao and Liu, 2012, Clearwater & Meinzer 2001) or does not (Bauer et al., 2004 on 60 y.-old trees; Maggard

et al. 2016), likely because of the depressive effect of nitrogen on stomatal conductance (Faustino et al., 2013, Goldstein et al., 2013), which in turn limits photosynthesis. Most fertilization studies referred to conifer species and/or were carried on very young trees, sapling or seedlings grown in greenhouse or nursery. Gas exchanges are not easily measured on adult forest trees and very valuable information, yet incomplete, were provided on adult trees by stable isotopes measurements. Balster et al. (2009), who did not observed any significant effect of N fertilization on tree-rings $\delta^{13}C$ of *Pseudotsuga menziesii*, hypothesized that stomatal conductance and photosynthetic capacity may have changed in parallel. In the current study, the tendency for higher (although not significant) values on NCa-fertilized trees observed over the 3-5 years following fertilization matched observations made on fertilized *Pseudotsuga menziesii* (Brooks & Coulombe 2009, Brooks & Mitchell 2011) or *Tsuga heterophylla* (Walia et al. 2010). Based on combined wood $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ measurements, these authors speculated that the enhanced WUEi was the result of a short-time increase in photosynthesis due to an increase in leaf nitrogen content (Brooks & Mitchell 2011) or a reduction in stomatal conductance caused by an increased use of the soil available water (Brooks & Coulombe 2009). A similar conclusion was drawn on young trees of *Picea sitchensis* where combined wood $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ measurements indicated that the fertilization-induced increase in WUE was mostly due to an increase in carbon assimilation (Guerrieri *et al.* 2011). On *Picea abies*, unchanged tree-rings $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ values indicated that neither stomatal conductance nor leaf-level photosynthesis were modified by N addition (Krause *et al.* 2012). Other studies found that N-fertilization had a slight positive influence on leaf $\delta^{13}C$ in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (Hogberg *et al.* 1993) or on wood $\delta^{13}C$ in *Pinus radiata* (Korol *et al.* 1999) but for the dry periods only. In our study, it is worth notice that any differences in wood $\delta^{13}C$ on the oaks also vanish during the extreme dry year 1976.

Direct measurements of gas exchange led to the same plurality of situations where the fertilization-induced increase in WUE was either the consequence of an increase in carbon assimilation (Harvey & Van Den Driessche 1999, Ripullone *et al.* 2004 ; on well-watered poplar cuttings) or a decrease in stomatal conductance (Maggard *et al.* 2016; on *Pinus taeda* saplings). In the current study, it is not possible to infer from the $\delta^{13}C$ measurements alone which of these dual effects the fertilization had on the gas exchange of the oak trees. However, it is noticeable that the slight increase in $\delta^{13}C$ did occur in 1973 whereas the radial growth increased immediately after the fertilization, in 1970. This delay could correspond to the reaction time needed for the LAI to significantly increase. It seems reasonable to consider that a part of the growth increase was due to an increase in the tree-level carbon assimilation attributable to an increase in LAI rather than in leaf-level photosynthetic rate.

Alternatively, the increase in radial growth could also resulted from a change in C allocation. Increasing the quantity of available Ca generally leads to decrease the C allocation to the root system, thus favours the allocation to aboveground biomass (Fahey *et al.* 2016). But on the opposite, Ca increase soil water retention (Becker et al., 1992), and enhances the absorption surface of the uptake system thanks to an increase of fine root length and a differential stimulation of hairy type of ectomycorrhizae (Bakker et al, 2000). Similar observations were made with K and Mg whose soil availability is positively linked with the shoot:root ratio of Betula pendula seedlings (Ericsson, 1995). However, there was no evident clues in the current study for a marked increase in Ca availability. Regarding N availability, its effect on fine root dynamics is still controversial with some results showing an increase in root production and turn-over with N availability and others showing no systematic changes or even decrease (Nadelhoffer 2000).

Besides changing the allocation to root functions, fertilization might have decreased the C amount dedicated to storage, reproduction and defence functions. On *Fagus sylvatica*, Genet (2009) showed that liming could modify the allocation of carbon between storage and growth. However, the

fertilization experiment carried at Bercé had been shown to increase the acorn production (Garbaye and Leroy 1974). A similar study revealed that a fertilization in N and P strongly improved the fructification rate of *Fagus sylvatica* (Le Tacon and Oswald 1977).

Rather than an augmentation of carbon assimilation, the increase of growth could be explained by a diminution of carbon loss. However, as the fertilization is known to improve leaf production and wood growth, maintenance and growth respiration is also expected to increase. In fact, the rate of carboxylation could improve while stomatal conductance decrease leading to an overall diminution of carbon loss. Effect of nitrogen on carboxylation rate was previously shown on tree species and to stomatal aperture on herbaceous (Shimshi 1970). The diminution of root turnover is also one of the way that can decrease carbon loss and was shown to be limited by Ca and Mg input (Bakker 1998). Finally, water relations could be also changed by fertilization, especially the allometric equilibrium between leaf area and sapwood area (i.e. on Brix and Mitchell, 1983 on Douglas-fir) or increased cavitation and xylem vessel diameter (Harvey & Van Den Driessche 1999).

4.3 Fertilization did not change the growth response to drought

Hogberg et al (1993) hypothesized that the N additions, by increasing needle biomass, might increase the *Pinus sylvestris* susceptibility to drought conditions. The same hypothesis, that higher LAI in response to N fertilization would increase drought susceptibility, was not supported on *Pinus taeda* (Samuelson *et al.* 2014).

Unlike our expectations, the fertilization had no effect on the responses of trees to drought. Adding N and Ca completed or not with P, K and Mg does not impact the relation between growth and climate. In both treatments, growth is principally led by the soil water deficit of the previous and the current year. Resistance, recovery and resilience remains untouched by fertilization as well. But the resistance decreases and recovery increased when soil water deficit increased whatever the treatment, resulting in optimal resilience of sessile oak the whole time. The antagonism between K and N could explain the lack of positive effect of fertilization on the capacity of trees to deal with drought. Potassium is known to improve resistance to drought by increasing carbon allocation to roots while nitrogen tends to improve growth of above ground compartment of the plant. Moreover Trubat et al. (2008) have shown that a better nitrogen availability could decrease the survival rate of seedling on dry environment. Nevertheless, if this antagonism can explain why in the complete fertilization no effect on resistance, recovery and resilience to drought were observed, this can't be a good argument for the second treatment (NCa) which is lacking K. This is why a second antagonism between Ca and N nutrients is interesting. Some studies have shown that N can be depressive for trees under dry conditions (Fellen and Picard, 1994). To the opposite, Ca by its action on soil can decrease the negative effect of nitrogen excess. Furthermore, the soil of Bercé is not particularly poor in nutrients and the absence of link between drought response and fertilization could be due to the fact that trees are enough supplied. As well as the drought events occurring during the fertilization experiment are maybe not severe enough to induce deficiency in sessile oaks resilience which are known to be drought tolerant. Thus adding nutrients could not be useful to affect oaks response to drought. This argument is supported by the correlation between resistance, recovery and resilience and soil water deficit. As the resistance of oaks is negatively correlated to the soil water deficit and the recovery positively correlated, this results in an overall stable resilience whatever the treatment. In fact, the trees growth always reach their pre-crisis levels independently of the intensity of drought. The retrospective approach could also include a bias, because of the selection of trees occurred only on living trees, it is possible that only particularly resilient trees were selected because low resilience trees were already dead or harvested.

In this study the temporal aspect of the fertilization was highlighted. This was a particularly strong inconvenient because the drought event were situated few years after fertilization date where the

growth differences initiated by the nutrients had started to fade. Secondly, this diminution over time produced differences in terms of growth between pre- and post-crisis in the fertilized treatment. Logically, this growth differential was not observed in the control and could make a bias when comparing the three treatments. This is why the data were standardized using exponential equations. However, it is possible that a part of the interaction between growth and climate were slightly erase during this process. Because the severe drought of 1976 was situated at the end of the fertilization observable effect on growth eliciting questions about the potential role of this crisis in the complete vanishing of the fertilization effect. Furthermore, it appears that the fertilization effect on this study is strangely low. Fehlen and Picard (1994) found a duration of fertilization around 20 years, while here the duration didn't over exceeds 10 years supporting the idea that 1976 could have led to a premature stop of the fertilization effect.

Finally, the initial hypothesis could be false. The fact that fertilization cause an increase in size and foliar surface can increase the exposure of trees to soil water deficit. Some studies have shown that nutrients deprived trees have better survivability on arid environment.

The approach used in this study to quantify resilience has some limits. The definition of the periods considered as pre, post and during crisis is subjective. The crisis can be defined by at least 2 methods, considering a growth diminution basis or following only soil water deficit. In this study, both of these methods were used in order to consider the aftereffect that often occur when studying oaks relation to climate. The post and pre-crisis can also be defined with different methods. By calculating the mean of few years but because of the heterogeneity of the chronologies, full inter crisis period were used to calculate post and pre crisis values.

Finally, analysing the response of trees over the whole chronologies using models allow to avoid difficulties that provide the resilience calculating. However, in this study, whatever the methods employed, the conclusion remains the same providing a double verification.

Conclusion

The fertilization improve the growth of sessile oaks at Bercé since the first year after fertilization to 10 years later. The effect on growth is commonly observed in literature but the duration observed in this study is particularly low compare to other studies. The effect of fertilization decline drastically after application and produce difficulties when assessing the relation between growth and climate. Removing the time declining effect of fertilization on growth makes the different treatments comparable. Whatever the treatment, the relation with soil water deficit is not impacted. The resistance, recovery and resilience of oak trees to soil water deficits were also not changed. Soil water deficit in Bercé lead to an increased recovery and a decreased resistance, resulting in an overall stable resilience. In the studied pedo-climatic context, it was shown that fertilization cannot be of interest to improve radial growth recovery after severe drought events. However, the fertilization should be tested in initially poor soil with a species more drought sensitive than sessile oaks to definitely conclude about the potential interest of including fertilization in the future forest management.

References

Arquero, O., Barranco, D., Benlloch, M., 2006. Potassium Starvation Increases Stomatal Conductance in Olive Trees. HortScience 41, 433–436.

Bakker, M., 1998. Effet des amendements calciques sur les racines fines de chêne (Quercus petraea et robur) : conséquences des changements dans la rhizosphère'. Doctorat en Sciences du Sol,

Université Nancy I.
Bakker, M.R., Garbaye, J., Nys, C., 2000. Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. Forest Ecology and Management 126, 121-131. doi: 10.1016/S0378-1127(99)00097-3
Bakker, M.R., Nys, C., Picard, J.-F., 1999. The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (Quercus petraea (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. Plant and Soil 206, 99-108. doi: 10.1023/a:1004487129396
Balster, N.J., Marshall, J.D., Clayton, M., 2009. Coupling tree-ring delta 13C and delta 15N to test the effect of fertilization on mature Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii var. glauca) stands across the Interior northwest, USA. Tree Physiology 29, 1491-1501. doi: 10.1093/treephys/tpp090
Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Beri, C., Mietton, L., Muniz, M.R.A., Arenque, B.C., DE Cassia Piccolo, M., Jordan-Meille, L., Bouillet, J.-P., Nouvellon, Y., 2014. Photosynthetic and anatomical responses of Eucalyptus grandis leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. Plant. Cell Environ. 37, 70–81. doi:10.1111/pce.12131
Bauer, G.A., Bazzaz, F.A., Minocha, R., Long, S., Magill, A., Aber, J., Berntson, G.M., 2004. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (Pinus resinosa Ait.) stand in the NE United States. For. Ecol. Manage. 196, 173–186. doi:10.1016/j.foreco.2004.03.032
Becker, M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19, 1110-1117. doi: 10.1139/x89-168
Becker M. (1992) Radial growth of mature silver firs (Abies alba Mill.) fertilized in 1969. Interaction of climate and competition. In: International dendrochronological Symposium “Tree Rings and Environment”, Lund (Sweden), 3-9 September 1990. — Lundqua Report, 34, 1992, 5p.
Becker, M., Levy, G., 1982. Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais : les causes écologiques. Ann. Sci. For. 39, 439-444. doi
Becker, M., Bonneau, M., Le Tacon, F., 1992. Long-term vegetation changes in an Abies alba forest - Natural development compared with response to fertilization. J. Vegetation Sci 3, 467-474. doi: 10.2307/3235803
Benlloch-González, M., Arquero, O., Fournier, J.M., Barranco, D., Benlloch, M., 2008. K(+) starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. J. Plant Physiol. 165, 623–30. doi:10.1016/j.jplph.2007.05.010
Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? Comptes Rendus Geoscience 340, 651-662. doi: 10.1016/j.crte.2008.08.003
Bréda, N., Granier, A., 1996. Intra-and inter-annual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (Quercus petraea). Ann. Sci. For. 53, 521-536. doi: 10.1051/forest:19960232
Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (Quercus petraea (Matt.) Liebl.). Tree Physiology 15, 295-306. doi: 10.1093/treephys/15.5.295
Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. For. Sci. 63, 625–644. doi:10.1051/forest:2006042
Brêthes, A., Ulrich, E., 1997. RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. Off. Natl. des forêts, Département des Rech. Tech.
Brooks JR, Coulombe R (2009) Physiological responses to fertilization recorded in tree rings: isotopic lessons from a long-term fertilization trial. Ecological Applications, 19, 1044–1060. doi: 10.1890/08-0310.1
Brooks JR, Mitchell AK (2011) Interpreting tree responses to thinning and fertilization using tree-ring stable isotopes. New Pytologist, 190, 770–782. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03627.x
Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P.I., Villalobos-Vega, R.,

Bustamante, M., Miralles-Wilhelm, F., 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. Plant, cell & environment 29, 2153-2167. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01591.x

Cakmak, I., 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. J. Plant Nutr. Soil Sci. 168, 521–530. doi:10.1002/jpln.200420485

Clearwater MJ, Meinzer FC (2001) Relationships between hydraulic architecture and leaf photosynthetic capacity in nitrogen-fertilized Eucalyptus grandis trees. Tree Physiology, 21, 683–690. doi: 10.1093/treephys/21.10.683

Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters 10, 1135-1142. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x

Elvir JA, Wiersma GB, Day ME, Greenwood MS, Fernandez IJ (2006) Effects of enhanced nitrogen deposition on foliar chemistry and physiological processes of forest trees at the Bear Brook Watershed in Maine. Forest Ecology And Management 221, 207–214. doi: 10.1016/j.foreco.2005.09.022

Ericsson, T., 1995. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. Plant Soil 168–169, 205–214. doi:10.1007/BF00029330

Ewers, B.E., Oren, R., Sperry, J.S., 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in Pinus taeda. Plant, Cell Environ. 23, 1055–1066. doi:10.1046/j.1365-3040.2000.00625.x

Faustino, L.I., Bulfe, N.M.L., Pinazo, M. a, Monteoliva, S.E., Graciano, C., 2013. Dry weight partitioning and hydraulic traits in young Pinus taeda trees fertilized with nitrogen and phosphorus in a subtropical area. Tree Physiol. 33, 241–51. doi:10.1093/treephys/tps129

Fahey TJ, Heinz AK, Battles JJ, Fisk MC, Driscoll CT, Blum JD, Johnson CE (2016) Fine root biomass declined in response to restoration of soil calcium in a northern hardwood forest. Canadian Journal of Forest Research, 46, 738–744. doi: 10.1139/cjfr-2015-0434

Fehlen, N., Picard, J.-F., 1994. Influence de la fertilisation sur la végétation spontanée et la croissance radiale de l'épicéa commun (Picea abies (L) Karst) dans une plantation adulte des Ardennes françaises. Ann. des Sci. For. 51, 569–580. doi:10.1051/forest:19940603

Garbaye, J., Leroy, P., 1974. Influence de la fertilisation sur la production de glands en forêt de Bercé et forêt de Boulogne. Rev. For. Française 222. doi:10.4267/2042/20828

Garbaye, J., Leroy, P., Oswald, H., 1974. Premiers résultats de cinq années de fertilisation sur jeunes peuplements de chêne en forêt de Bercé. Rev. For. Française 26, 51–58. doi: 10.4267/2042/20803

Genet, H. (2009) Effets du vieillissement et de la fertilité minérale sur l'allocation du carbone entre la croissance, le stockage de réserves et la reproduction chez le chêne et le hêtre. PhD Forest Biology, Université de Lorraine, 236 p.

Gessler, A., Schaub, M., McDowell, N.G., 2017. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. New Phytologist 214, 513-520. doi: 10.1111/nph.14340

Goldstein, G., Bucci, S.J., Scholz, F.G., 2013. Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? Tree Physiol. 33, 238–40. doi:10.1093/treephys/tpt007

Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecol. Modell. 116, 269–283. doi:10.1016/S0304-3800(98)00205-1

Green, T.H., Mitchell, R.J., 1992. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to water stress I. Photosynthesis and stomatal conductance. New Phytol. 122, 627–633. doi:10.1111/j.1469-8137.1992.tb00090.x

Guerrieri R, Mencuccini M, Sheppard LJ, et al. (2011) The legacy of enhanced N and S deposition as revealed by the combined analysis of delta 13C, delta 18O and delta 15N in tree rings. Global Change Biology, 17, 1946–1962. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02362.x

Harvey HP, Van Den Driessche R (1999) Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water- use efficiency in poplars. Tree Physiology, 19, 943–950. doi: 10.1093/treephys/19.14.943

Hogberg P, Johannisson C, Hallgren J (1993) Studies of c-13 in the foliage reveal interactions between nutrients and water in forest fertilization experiments. Plant and Soil, 152, 207–214. doi: 10.1007/bf00029090

Huettl, R.F., 1988. Liming and fertilization as mitigation tools in declining forest ecosystems. Water Air and Soil Pollution 44, 93-118. doi: 10.1007/bf00228781

Hyvönen, R., Agren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömgren, M., van Oijen, M., Wallin, G., 2007. The likely impact of elevated [CO2], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. New Phytol. 173, 463–480. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.01967.x

Korol R. L., Kirschbaum M. U. F., Farquhar G. D., Jeffreys M. (1999) Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in Pinus radiata. Tree Physiology, 19, 551–562. doi: 10.1093/treephys/19.9.551

Krause K, Cherubini P, Bugmann H, Schleppi P (2012) Growth enhancement of Picea abies trees under long-term, low-dose N addition is due to morphological more than to physiological changes. Tree Physiology, 32, 1471–1481. doi: 10.1093/treephys/tps109

Landmann, G., 1993. Role of climate, stand dynamics and past management in forest declines: A review of ten years of field ecology in France. In: Huettl, R.F., Mueller-Dombois, D. (Eds.), Forest Decline in the Atlantic and Pacific Region. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 18-39.

Lebourgeois, F., Becker, M., Bonneau, M., 1993. Influence d'une fertilisation minérale sur la croissance radiale de sapinières dépérissant dans les Vosges. Rev. For. Fr. XLV 6, 639-650. doi: 10.4267/2042/26464

Lebourgeois, F., Differt, J., Granier, A., Breda, N., Ulrich, E., 2002. Initial phenological observations on the stands in the national long term monitoring network of forest ecosystems (RENECOFOR). Revue Forestière Française 54, 407-418. doi:10.4267/2042/4930

Li Z, Wang Y, Liu Y, Guo H, Li T, Li Z-H, Shi G (2014) Long-Term Effects of Liming on Health and Growth of a Masson Pine Stand Damaged by Soil Acidification in Chongqing, China. Plos One, 9, e9423 10.1371/journal.pone.00942300. doi:10.1371/journal.pone.0094230

Lloret, F., Keeling, E.G., Sala, A., 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. Oikos 120, 1909–1920. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x

Long RP, Horsley SB, Hall TJ (2011) Long-term impact of liming on growth and vigor of northern hardwoods. Canadian Journal Of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 41, 1295–1307. doi: 10.1139/x11-049

Maggard, A., Will, R., Wilson, D., Meek, C., 2016. Response of Mid-Rotation Loblolly Pine (Pinus taeda L.) Physiology and Productivity to Sustained, Moderate Drought on the Western Edge of the Range. Forests 7, 203. doi: 10.3390/f7090203

Nadelhoffer KJ (2000) The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. New Phytologist, 147, 131–139.

Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biology 15, 483-495. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Ripullone F., M. Lauteri, G. Grassi, M. Amato, M. Borghetti (2004) Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of Pseudotsuga menziesii and Populus × euroamericana; a comparison of three approaches to determine water-use efficiency. Tree Physiology, 24, 671–679. doi: 10.1093/treephys/24.6.671

Royo, A.A., Knight, K.S., 2012. White ash (Fraxinus americana) decline and mortality: The role of site nutrition and stress history. Forest Ecology and Management 286, 8-15. doi:

10.1016/j.foreco.2012.08.049
Safford, L.O., 1974. Effect of fertilization on biomass and nutrient content of fine roots in a beech-birch-maple stand. Plant and Soil 40, 349-363. doi: 10.1007/bf00011517
Samuelson LJ, Pell CJ, Stokes TA, et al. (2014) Two-year throughfall and fertilization effects on leaf physiology and growth of loblolly pine in the Georgia Piedmont. Forest Ecology and Management, 330, 29–37. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.030
Schär, C., Vidale, P.L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Liniger, M.A., Appenzeller, C., 2004. The role of increasing temperature variability in european summer heatwaves. Nature 417. doi: 1038/nature02300
Sergent, A.-S., Rozenberg, P., Bréda, N., 2014. Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. Ann. For. Sci., 71, 697-708. doi:10.1007/s13595-012-0220-5
Sikstrom U (1997) Effects of low-dose liming and nitrogen fertilization on stemwood growth and needle properties of Picea abies and Pinus sylvestris. Forest Ecology and Management, 95, 261–274. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00025-X
Smethurst, P., Baillie, C., Cherry, M., Holz, G., 2003. Fertilizer effects on LAI and growth of four Eucalyptus nitens plantations. Forest Ecology and Management 176, 531-542. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00226-8
Sohn, J.A., Gebhardt, T., Ammer, C., Bauhus, J., Häberle, K.-H., Matyssek, R., Grams, T.E.E., 2013. Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (Picea abies). Forest Ecology and Management 308, 188-197. doi: 10.1016/j.foreco.2013.07.048
Solberg, S., Dobbertin, M., Reinds, G.J., Lange, H., Andreassen, K., Fernandez, P.G., Hildingsson, A., de Vries, W., 2009. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plits: A stand growth approach. Forest Ecology and Management 258, 1735-1750. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.057
Spiecker H (1991) Liming, nitrogen and phosphorus fertilization and the annual volume increment of Norway spruce stands on long-term permanent plots in Southwestern Germany. Fertilizer Research, 27, 87–93. doi: 10.1007/bf01048611
Thurm, E.A., Uhl, E., Pretzsch, H., 2016. Mixture reduces climate sensitivity of Douglas-fir stem growth. Forest Ecology and Management 376, 205-220. doi: 10.1016/j.foreco.2016.06.020
Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., 2008. Short-term nitrogen deprivation increases field performance in nursery seedlings of Mediterranean woody species. J. Arid Environ. 72, 879–890. doi:10.1016/j.jaridenv.2007.11.005
Van der Perre, R., Jonard, M., André, F., Nys, C., Legout, A., Ponette, Q., 2012. Liming effect on radial growth depends on time since application and on climate in Norway spruce stands. For. Ecol. Manage. 281, 59–67. doi:10.1016/j.foreco.2012.06.039
Walia A, Guy RD, White B (2010) Carbon isotope discrimination in western hemlock and its relationship to mineral nutrition and growth. Tree Physiology, 30, 728–740. doi: 10.1093/treephys/tpq020
Wang, W., Peng, C.H., Kneeshaw, D., Larocque, G., Luo, Z.B., 2012. Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. Environ. Rev. 20, 109-121. doi: 10.1139/A2012-004
Zhao, C., Liu, Q., 2012. Effects of soil warming and nitrogen fertilization on leaf physiology of Pinus tabulaeformis seedlings. Acta Physiol. Plant. 34, 1837–1846. doi:10.1007/s11738-012-0982-2

Funding sources

This work was supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). Yoran Bornot was supported by a PhD grant co-founded by the Forest, Grassland and Freshwater Ecology

Division from INRA and by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE).

Résultats acquis sur le dispositif de fertilisation de chêne en forêt de Tronçais

Différences de croissance radiale entre arbres fertilisés et témoins

Les croissances radiales des arbres fertilisés sont significativement plus grandes que celles des arbres témoins, de 1982 à 1986, en 1988 et de 1990 à 1999 ($p<0.05$) et en 1987 et 1989 ($p<0.1$) (Figure 34). L'effet disparaît momentanément pendant les années 1994, 1995 et 1996, année à forte croissance puis réapparaît pour les 3 années suivantes. En 1983, les croissances enregistrent l'écart entre les arbres témoins et les fertilisés le plus important de la série, soit plus de 0.5 mm de différence. Avant fertilisation, quelques différences significatives apparaissent entre les traitements en 1971 et 1973 ($p<0.1$). Depuis 1981, l'effet de la fertilisation diminue linéairement avec le temps avant de disparaître complètement après 18 ans (voir partie modélisation). Les variations interannuelles témoignent de la présence de plusieurs grandes crises de croissance (forte diminution de largeur de cerne) notamment en 1955-1959, 1976, 1989, 2005 et en 2010 où les largeurs de cerne peuvent chuter à moins de 40% de leur valeur pré-crise. La fertilisation impacte donc fortement et rapidement la croissance sur ce dispositif à Tronçais, contrairement à ce qui apparait dans d'autres études sur la fertilisation où l'effet est plus lent (Lebourgeois et al., 1993 ; Fehlen et Picard, 1994 ; Picard et al., 1999).

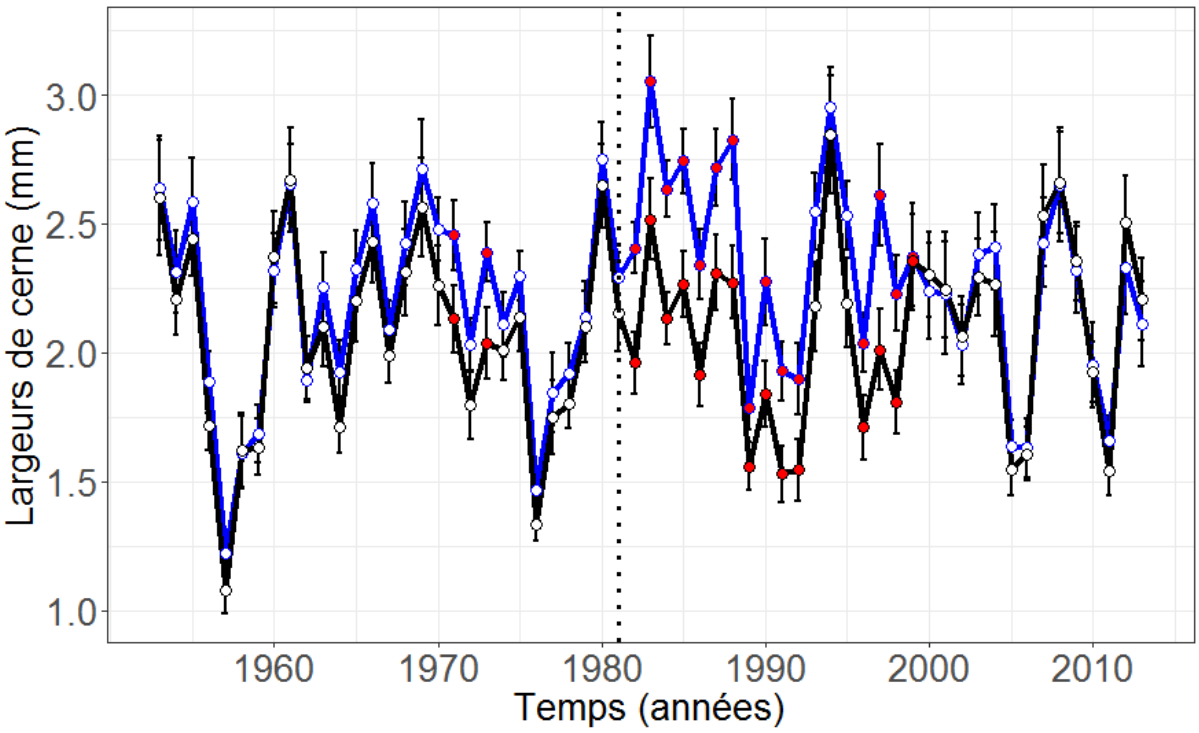


Figure 34 Croissance moyenne des chênes sessiles de Tronçais selon le traitement (fertilisés en bleu, témoins en noir). Les barres verticales représentent les écart-types sur les moyennes. Les points rouges représentent les années dont les différences entre témoins et fertilisés sont significatives ($p<0.1$). La droite pointillée représente l'année de fertilisation (1981).

Modélisation largeurs de cernes en fonction du climat

Suppression de l'effet temporel de la fertilisation

Les effets de la fertilisation diminuent avec le temps, et cette diminution biaise l'analyse des réponses en croissance à la sécheresse et au climat. Pour supprimer l'atténuation de l'effet de la fertilisation sur la croissance, une correction a été appliquée à l'aide d'un modèle linéaire entre les années 1982 (première année après fertilisation) et 2009 (10 ans après la dernière année où la fertilisation augmente encore significativement la croissance radiale). Le modèle linéaire d'atténuation utilisé est le suivant :

$\Delta Lc = 0.572698-0.022159x\ t$ (Figure 35)

Où ΔLc représente les différences de largeurs de cerne entre fertilisés et témoins et t représente le temps (en année) depuis la première saison de croissance après fertilisation (1982).

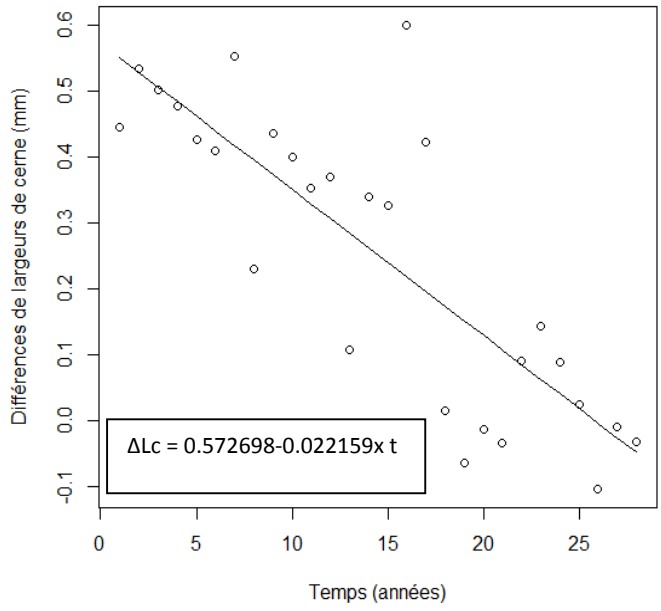


Figure 35 Variation des différences moyennes de largeurs de cerne entre fertilisés et témoins et représentation du modèle linéaire utilisé pour corriger les données.

La correction appliquée diminue les croissances des arbres fertilisés amenant à des largeurs de cernes corrigées proches entre les traitements dans les premières années après fertilisation (Figure 36). Toutefois, la correction est moins efficace vers la fin de la période d'effet de la fertilisation et les largeurs de cernes corrigées sont alors intermédiaires entre les traitements. L'autocorrélation d'ordre 1, initialement de 0.245 chez les fertilisés, est stable et ne varie qu'à 0.241 après correction. Celle des témoins est plus faible à 0.143.

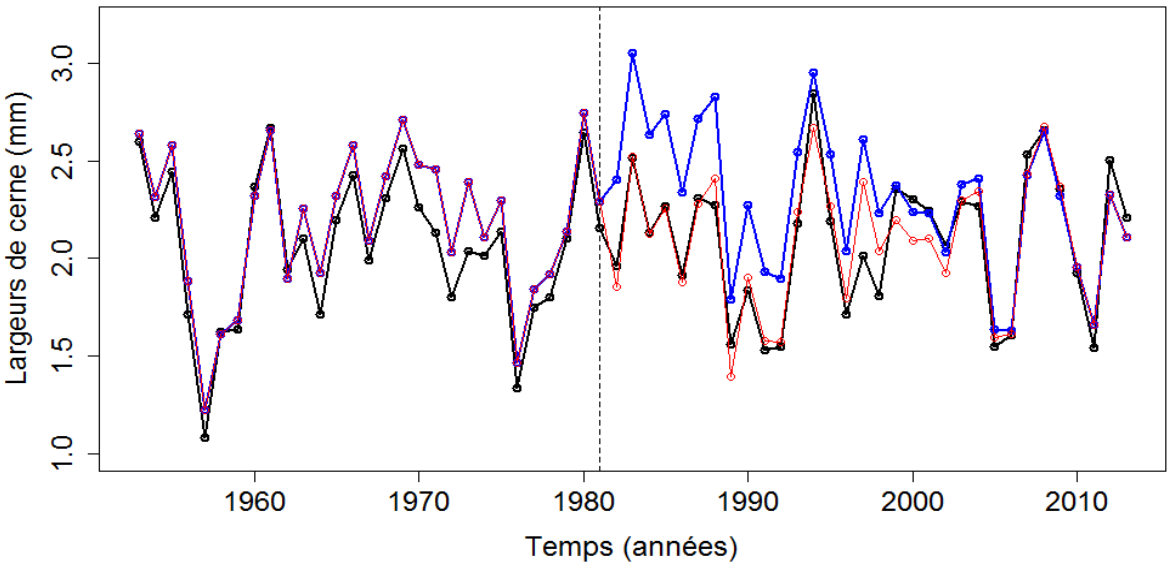


Figure 36 Largeurs de cernes mesurées des chênes du dispositif de Tronçais et corrigées pour les fertilisés en fonction du nombre d'années depuis le traitement. Noir : témoins, Bleu : fertilisés, Rouge : corrigées. La droite pointillée représente l'année de la fertilisation (1981).

Construction du modèle dendrobioclimatique.

Le modèle a été construit à partir des données des arbres témoins en utilisant différents paramètres susceptibles de jouer sur les variations interannuelles des largeurs de cerne. Les valeurs de ces paramètres ont été centrées réduites puis sélectionnées sous R à l'aide d'une procédure automatique descendante (backward) en utilisant le critère de sélection AIC. Parmi les différents paramètres testés, le déficit hydrique d'août de l'année en cours, les déficits hydriques de juillet et août de l'année précédente, la température moyenne d'août de l'année en cours et les largeurs de cernes de l'année précédente sont les paramètres significatifs du modèle le plus explicatif. Le r^2 du global du modèle est de 0.53 mais décroît à 0.41 lorsque le modèle est appliqué aux arbres fertilisés (Figure 37). Toutefois, les coefficients et le r^2 de chacun des paramètres varient peu d'un traitement à l'autre. Seules les largeurs de cerne de l'année précédente ont un poids plus faible dans la constitution du modèle avec un r^2 partiel deux fois plus faible chez les fertilisés (0.33 pour les fertilisés contre 0.77 pour les témoins) et significatifs à p=0.061 contre 0.02 chez les témoins (Tableau 11). Les croissances des arbres de Tronçais sont principalement contrôlées par le climat de l'année en cours mais aussi de l'année précédente. La part de conditions antérieures est aussi visible dans l'autocorrélation entre les largeurs de cernes de l'année précédente et de l'année courante. L'apport de la fertilisation n'a en revanche pas modifié les variables climatiques qui contrôlent la croissance des arbres. Entre les témoins et les fertilisés seul le poids des largeurs de cernes de l'année précédente varie légèrement. Le fait que le sol de Tronçais ne soit pas particulièrement pauvre peut expliquer pourquoi aucun effet n'est observable puisque les conditions initiales ne présentent pas de déficit nutritionnel. Toutefois, l'apport de fertilisant a bien créé une stimulation de croissance non négligeable et relativement durable par comparaison au site de Bercé.

Tableau 11 Significativité et coefficient des paramètres sélectionnés pour le modèle dendrobioclimatique. dhs8cr : déficit hydrique du sol d'août de l'année en cours. dhsap7cr et dhsap8cr: déficit hydrique du sol de l'année précédente du mois de juillet et du mois d'août respectivement. tm8 : température moyenne du mois d'août de l'année en cours. lcapcr : largeur de cerne de l'année précédente. La mention ''cr'' indique que les données ont été centrées-réduites.

	Paramètres du modèle					
Traitement	ord. origine	lcapcr	dhs8cr	tm8cr	dhs7apcr	Dhs8apcr
Témoin	coef: 2.29 p: <0.001	coef: 0.142 r^2: 0.077 p: 0.020	coef: -0.196 r^2: 0.194 p: 0.01	coef: 0.130 r^2: 0.042 p: 0.003	coef: 0.317 r^2: 0.054 p: 0.002	coef: -0.294 r^2: 0.161 p: 0.017
Fertilisé	coef: 2.041 p: <0.001	coef: 0.127 r^2: 0.033 p: 0.061	coef: -0.178 r^2: 0.171 p: 0.006	coef: 0.139 r^2: 0.072 p: 0.018	coef: 0.255 r^2: 0.033 p: 0.022	coef: -0.232 r^2: 0.102 p: 0.015

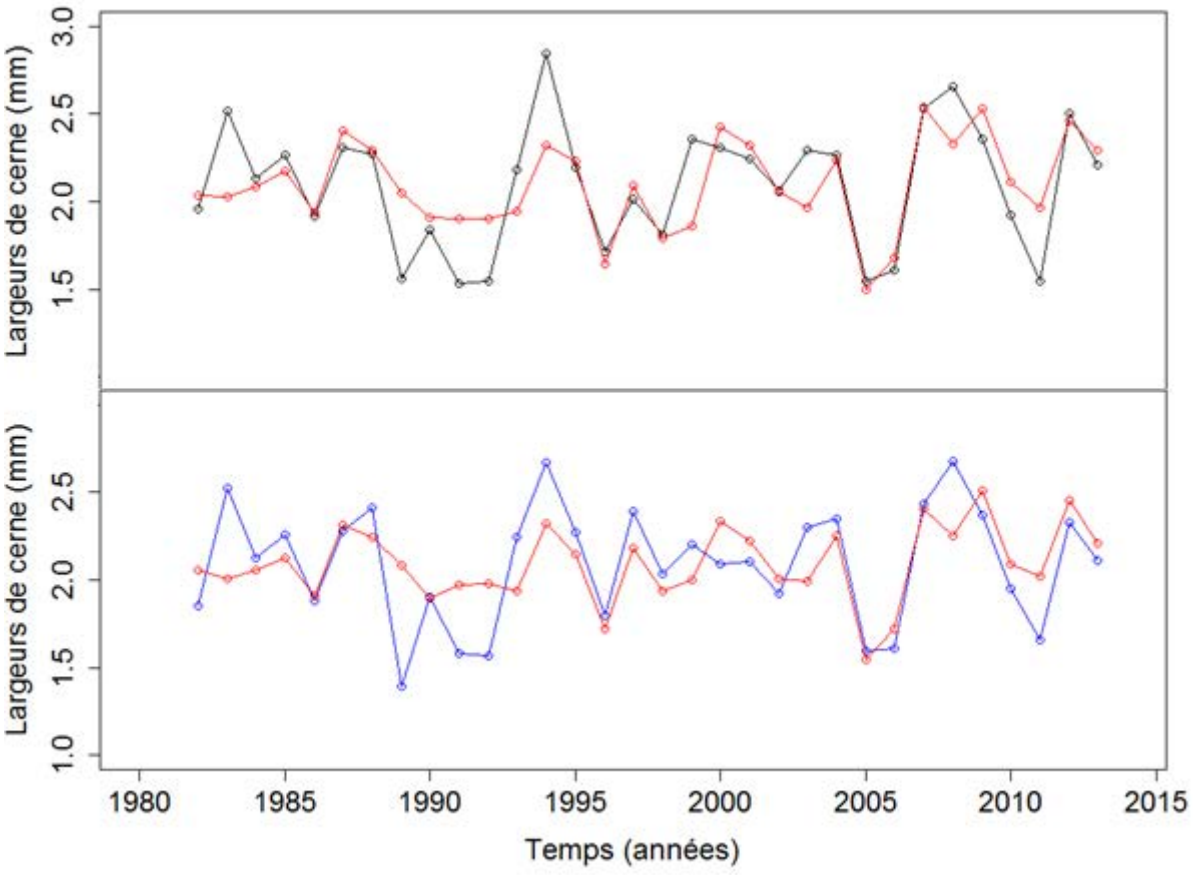


Figure 37 Largeurs de cerne des chênes sessiles du dispositif de Tronçais mesurées et modélisées entre 1980 et 2013. Noir : témoin, bleu : fertilisé, rouge : modèle.

Résistance, récupération et résilience aux crises

Quatre crises ont été sélectionnées dans l'analyse de Tronçais (Tableau 12) sur la base d'une concordance entre épisode de déficit hydrique et perte de croissance (Figure 38). Les 4 crises sélectionnées varient en termes de durées (2 ans pour la crise 4 jusqu'à 4 ans pour la crise 3) et en intensité du déficit hydrique maximum (22.5 pour la crise 3 et entre 40 et 60 pour les 3 autres). Pour toute la fenêtre d'étude, chacune des séquences post et pré-crises a été calculées sur l'ensemble des

périodes inter-crises correspondantes. Toutefois, 4 années ont été supprimées de la période pré-crise de la crise 1 (les années 1956-1959) dont les croissances exceptionnellement basses suggèrent une crise de croissance (indépendante de la sécheresse) et seraient susceptibles de biaiser les interprétations de résistance et résilience. L'une des crises retenue dans notre analyse ne dépasse pas le seuil de déficit hydrique de 40 proposé par Bréda et Badeau (2008). Toutefois, cet aléa induit une crise de croissance nette et permet donc d'ajouter une crise à faible déficit hydrique dans l'analyse, pour comparer les réponses des arbres par rapport aux crises à plus fort déficit. Cette observation interpelle sur d'autres causes possibles de cette crise de croissance ou sur la valeur du seuil utilisé. Ces points seront repris dans la discussion générale.

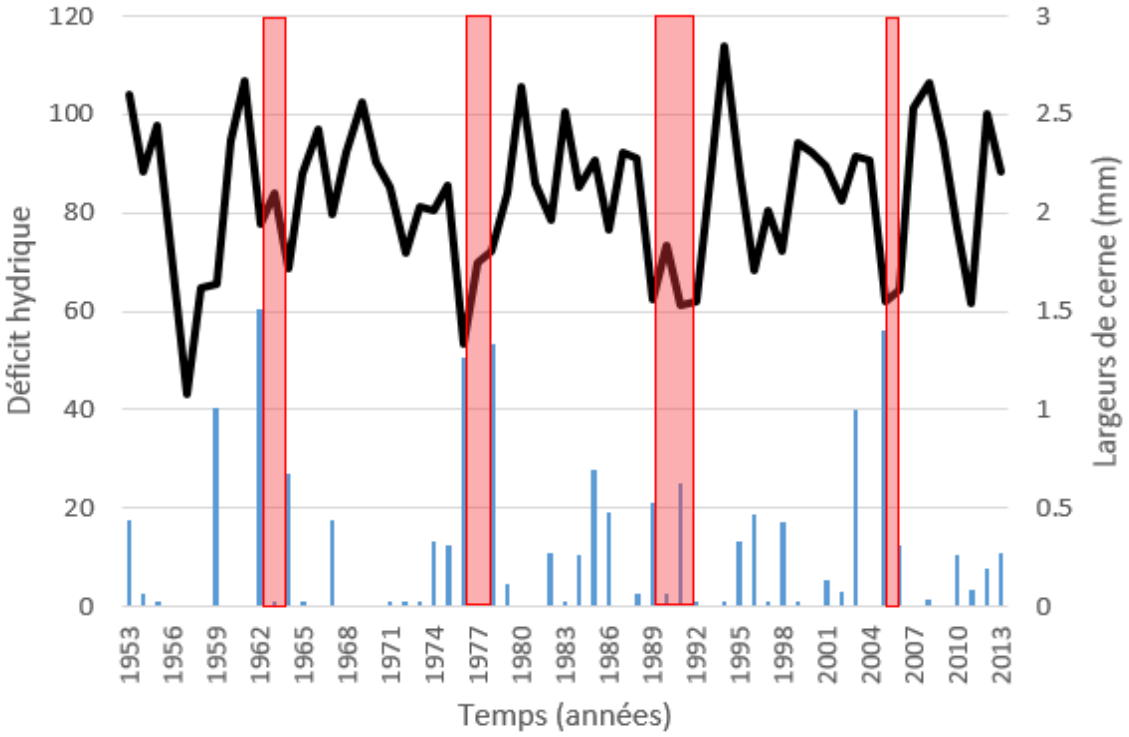


Figure 38 Sélection des crises en fonction des pertes de croissance et de l'intensité du déficit hydrique. En noir : largeurs de cerne des témoins de Tronçais, en bleu : variation du déficit hydrique à Tronçais entre 1953 et 2013. Simulation réalisée en ligne par le modèle Biljou© (https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/). Les cadres rouges indiquent les crises sélectionnées.

Tableau 12 Caractéristiques des 4 crises de croissance provoquées par une sécheresse : Durée de la crise, période de calcul de la croissance précrise, période de postcrise, et déficit hydrique annuel maximum calculé pendant les années de chaque crise.

Crise	Fertilisation	Précrise	Durée de la crise	Postcrise	Déficit hydrique annuel max
1	Avant	1953-1961	1962-1964	1965-1975	60.5
2	Avant	1965-1975	1976-1978	1979-1988	53.3
3	9 ans après	1979-1988	1989-1992	1993-2004	25
4	25 ans après	1993-2004	2005-2006	2007-2013	56.2

Quelle que soit la crise considérée, les résistances, récupérations et résiliences des chênes ne sont pas significativement différentes d'un traitement à l'autre (Figure 39). Tous traitements confondus, les résistances et récupérations des arbres varient significativement d'une crise à l'autre (Rs : F=18.9,

$p<0.001$, Rc : $F=11.2$, $p<0.001$). Plus précisément, pour ces deux types de réponses, la crise 1962-1964, la plus sévère en déficit hydrique, se différencie des trois autres crises en présentant des valeurs plus faibles en termes de récupération et se différencie des crises 1989-1992 et 2005-2006 en présentant des valeurs plus fortes de résistance. Concernant les résiliences, les arbres répondent de la même manière quelle que soit la crise.

Les résistances et les récupérations (tous traitements confondus) sont toutes significativement différentes de 1 ($p<0.01$). En revanche, les résiliences à chacune des crises ne sont pas significativement différentes de 1. Les résistances sont toujours inférieures à 1 et les récupérations supérieures à 1 suggérant que les croissances des arbres ont été diminuées pendant la crise puis ont à nouveau augmenté après crise. En revanche, les résiliences étant toujours égales à 1 montrent que les arbres ont retrouvé leur niveau de croissance avant crise, sans augmentation ni diminution, et ceci, quel que soit le traitement.

Ces résultats suggèrent que les arbres ont tous une résilience « normale ». Leur croissance radiale ne conserve aucune séquelle des aléas climatiques considérés contrairement à ceux que nous supposions initialement. Les sécheresses analysées ici étaientpeut être trop peu sévères, à savoir que le seuil utilisé pour déterminer nos sécheresses a été établi pour du chêne pédonculé (Bréda 2003) qui est connu pour être moins tolérant à la sécheresse que le sessile (Bréda et al., 1993).

Finalement, seules les résistances et résiliences à la sécheresse sont directement liées à l'aléa, mais tout de même indépendantes de l'intensité du déficit hydrique. Pour chacune des crises, les chênes voient leur croissance diminuer pendant la crise et augmenter à nouveau après la crise (ce qui induit des résistances inférieures à 1 et des récupérations supérieures à 1). Cette variation de croissance est un comportement classique dans les études dendrochronologiques et la fertilisation nel'a pas impacté.

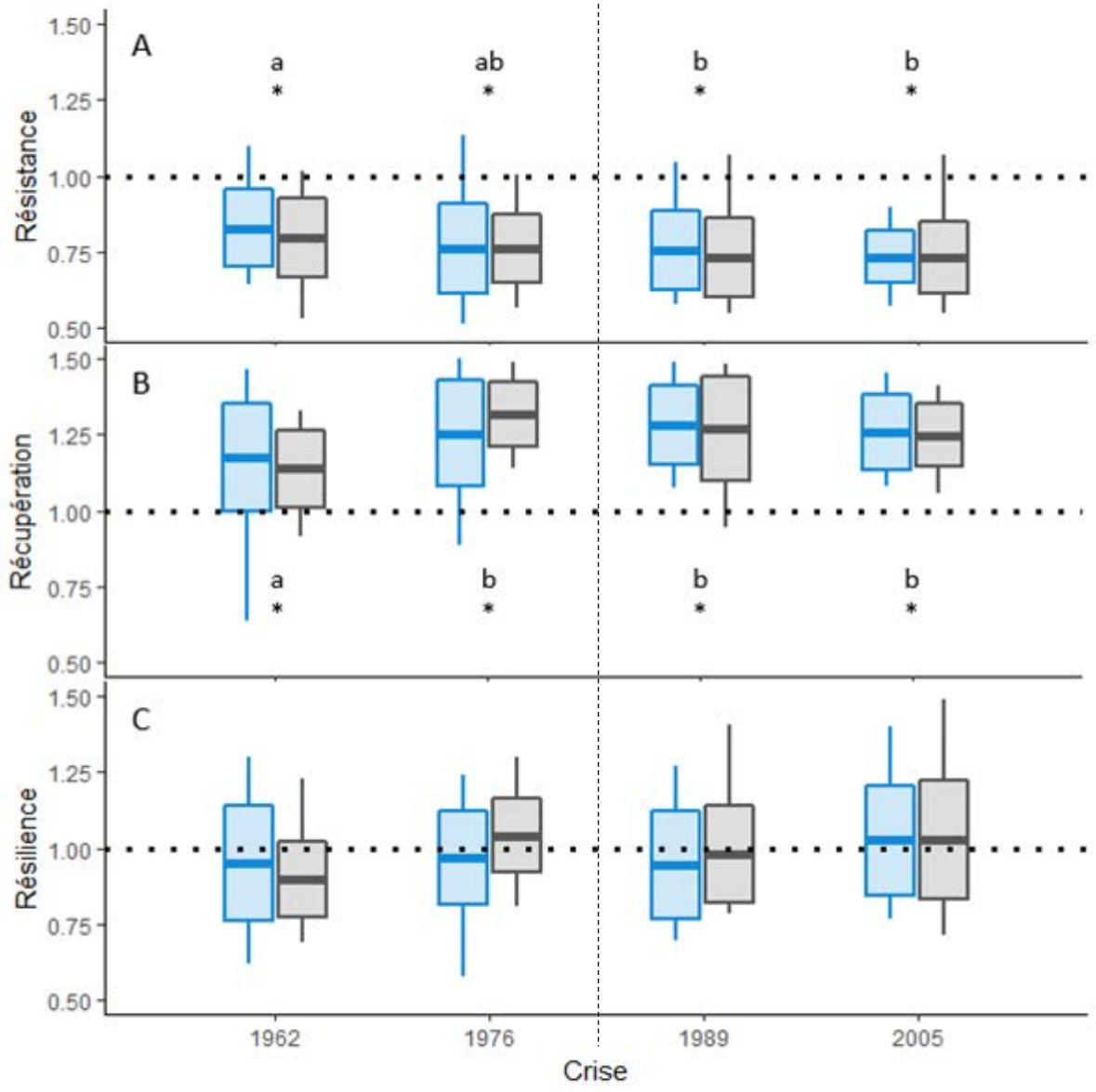


Figure 39 Moyennes, écarts-types et valeurs min et max des résistances (A), récupérations (B) et résiliences (C) des chênes sessiles de Tronçais aux sécheresses en fonction du traitement et de la crise. Noir : témoins, bleu : fertilisés, les lettres (a et b) représentent les différences entre crise et les étoiles indiquent la significativité des différences à la valeur 1. La ligne pointillée verticale sépare les crises pré-fertilisation à gauche et post-fertilisation à droite.

Etat des cimes

L'état des cimes a été caractérisé par le protocole DEPEFEU. En moyenne, les arbres témoins ont un DEPEFEU de 1.7 alors que le DEPEFEU des arbres fertilisés n'est que de 1.56. Cependant, cette légère différence n'est pas statistiquement significative (p=0.13). Par ailleurs, la gamme de valeurs de DEPEFEU est plus étendue pour les individus témoins (de 0.4 à 3.2) que pour les individus fertilisés (0.8 à 2.4) témoignant d'une plus grande variabilité de l'état des houppiers chez les individus témoins (Figure 40).

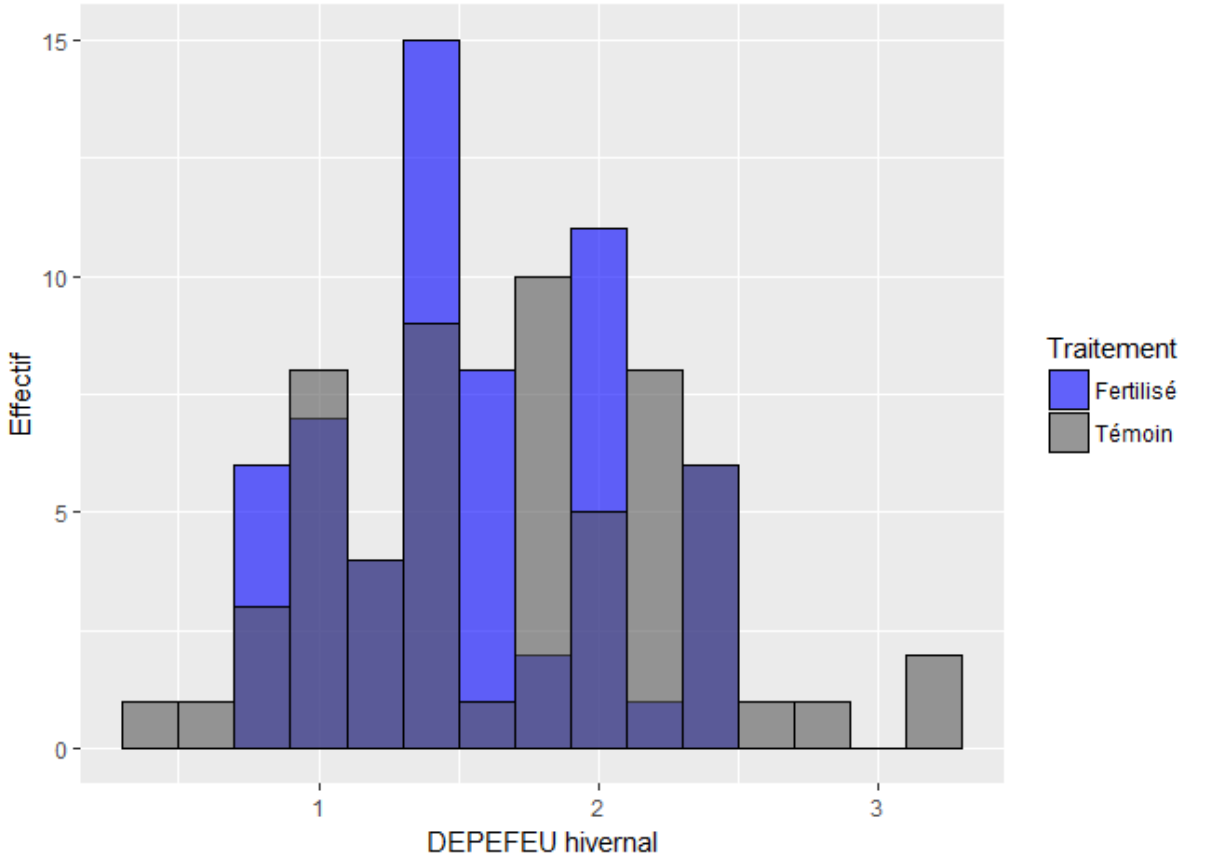


Figure 40 Effectif par classe de DEPEFEU hivernal (largeur de classe : 0.2) pour les 120 mesures DEPEFEU. Bleu : fertilisés, gris : témoins.

La stratification des chronologies de croissance en fonction de l'indice DEPEFEU (soit fort >1.7 ou faible <1.7) ne permet pas de faire apparaître de différences de croissance entre les traitements (Figure 41). Les croissances des arbres aux DEPEFEU forts ne diffèrent pas des arbres aux DEPEFEU faibles et ce, quel que soit le traitement. Par ailleurs, les indices relevés sur ces placettes montrent état sanitaire des cimes plutôt bon (absence d'arbres morts : indice 4 et très peu d'arbres dépérissant à très dépérissant : indice au-delà de 3) contrairement à ce que les récents signalements du département santé des forêts nous avaient laissé penser (Petroff, 2014) des observations du déficit foliaire grâce au réseau de suivi systématique des dommages forestiers : les dégradations de l'état des cimes pourraient aussi être réversibles en 2 à 4 ans, comme l'ont montré Bréda et Landmann (1995). Les récents signalements du DSF semblent témoigner des impacts de la sécheresse précoce de 2011, possiblement accompagné par des attaques de ravageurs, mais aujourd'hui, l'absence de dépérissement laisse supposer que les arbres ont été résilients et se sont complétement rétablis. Les observations DEPEFEU sont donc en accord avec les analyses des résiliences (cf partie précédente) et tendent à prouver l'état « résilient » des chênes sessiles étudiés dans cette étude. Par conséquent, la fertilisation n'a pas eu d'effet bénéfique sur les arbres dont les résiliences sont déjà bonnes sur les arbres témoins.

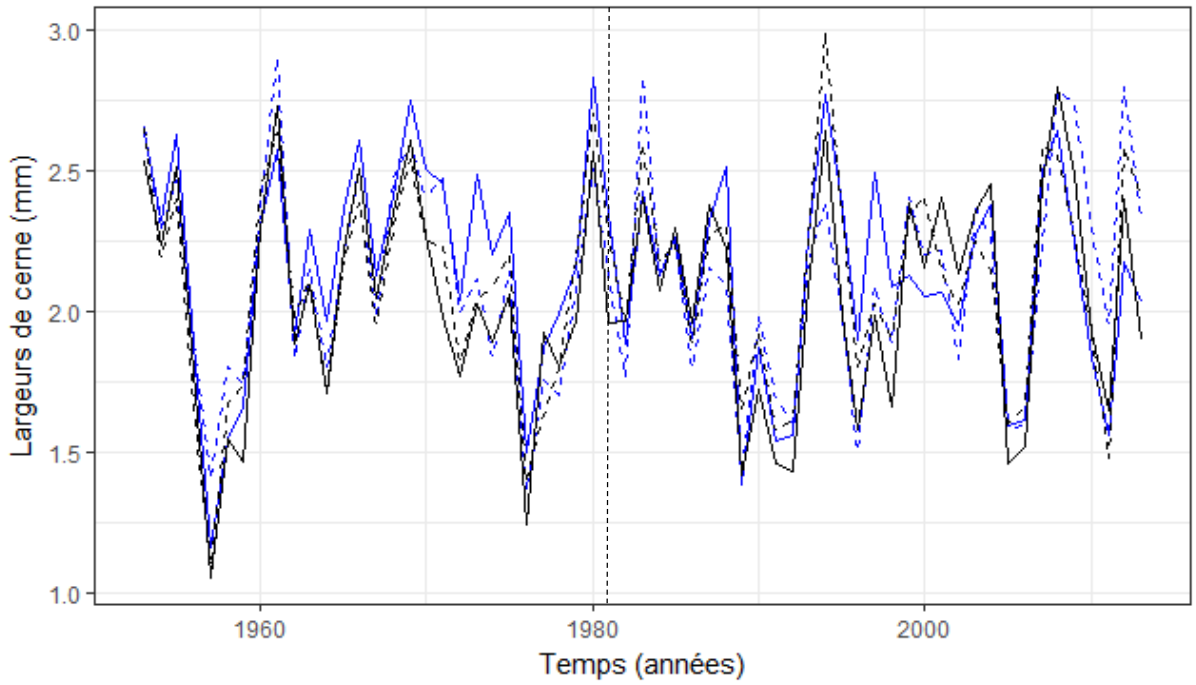


Figure 41 Largeurs de cernes des chênes de Tronçais stratifiés en fonction de leur DEPEFEU et du traitement (Bleu : fertilisés, Noir : témoins, trait fin : DEPEFEU <1.7, trait épais : DEPEFEU > 1.7). La ligne verticale pointillée représente la date de fertilisation (1981).

Résultats acquis sur le dispositif d'amendement du sapin de Douglas en forêt des Potées

Ajustement et croissance radiale entre arbres amendés et témoins

De légères différences de croissance radiale sont notables dans les années précédant l'amendement Les arbres amendés ayant des largeurs de cernes plus faibles sur les années 1989 à 1991 et 1994, il a donc semblé judicieux d'ajuster les croissances des arbres sur la base de cette période (Figure 42 A).

Après amendement, les croissances des arbres amendés ne sont pas immédiatement touchées, et les différences avec les témoins n'apparaissent qu'à partir de 2007 soit 12 ans après l'amendement (Figure 42 B). Les effets persistent jusqu'à la fin de la série chronologique (en 2014) mais les différences entre traitements sont globalement très faibles (de l'ordre de quelques dixièmes de millimètres)

Les effets des amendements aux Potées sont semblables aux autres études rapportées dans la littérature où les apports de nutriments produisent des effets lents et graduels (Lebourgeois et al., 1993 ; Fehlen et Picard, 1994 ; Picard et al., 1999) mais diffèrent de ce que nous avons pu voir à Tronçais et Bercé. Toutefois, l'azote qui produit en général un effet rapide et court (Sikström, 1997) est absent dans les nutriments apportés aux Potées. L'augmentation lente et dont la durée est longue est représentative des apports de calcium et de magnésium dont les effets principaux résident dans l'amélioration du fonctionnement du sol et de l'humus.

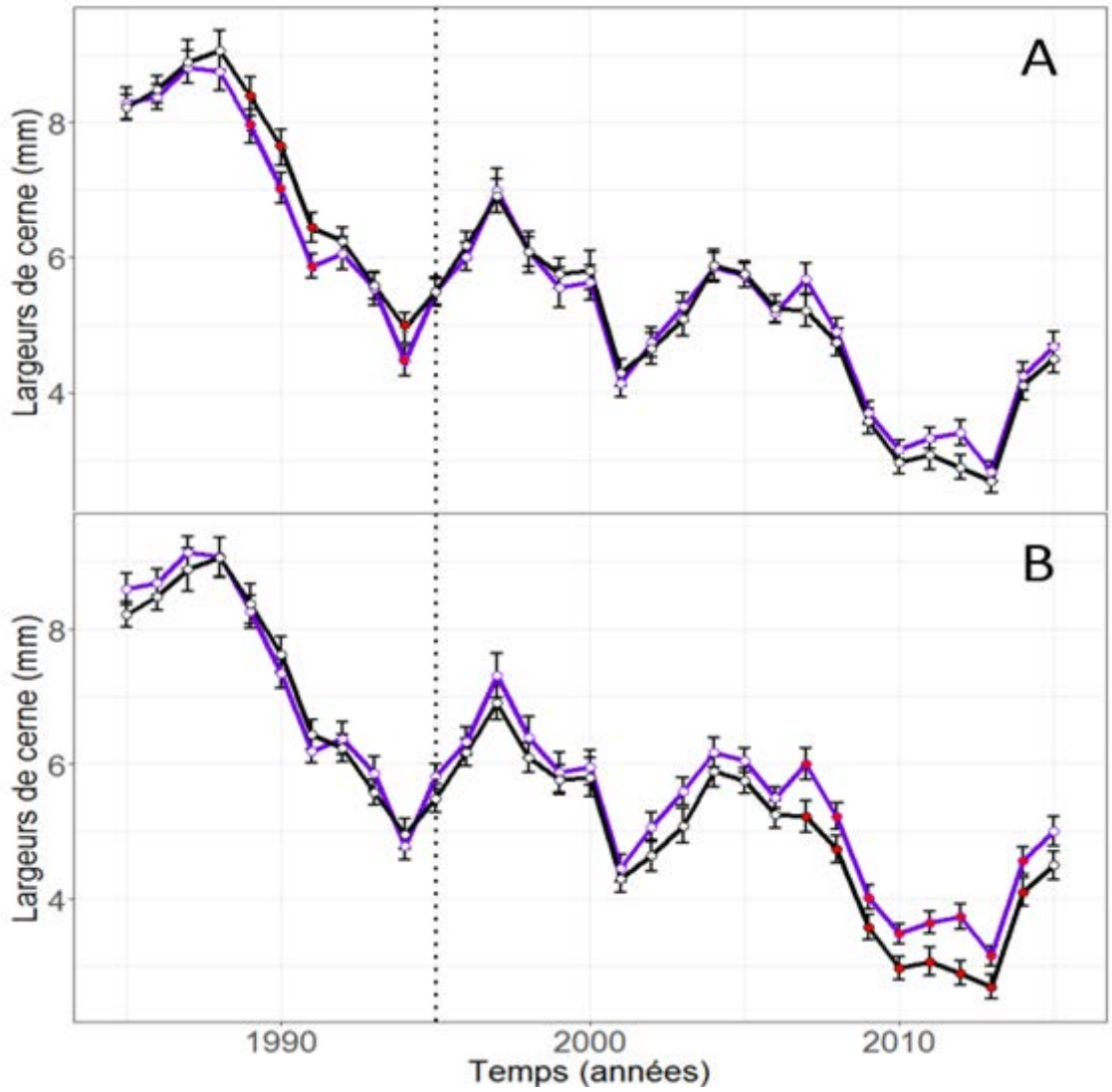


Figure 42 Croissances des sapins de Douglas des Potées selon le traitement (témoins en noir et amendés en violet). A) données brutes, B) données ajustées sur la période 1987-1994. Les points rouges indiquent les années où les différences entre traitements sont significatives à p=0.1). La ligne verticale pointillée indique l'année de l'amendement.

Correction et modélisation

Suppression de l'effet âge

Les croissances des sapins de Douglas des Potées sont fortement corrélées à leur âge. Ainsi les largeurs de cernes ont été corrigées afin d'éviter d'apporter des biais aux analyses suivantes. Les largeurs de cerne ont été détendancées à l'aide d'une fonction spline cubique en utilisant le package dplR du logiciel R (Figure 43).

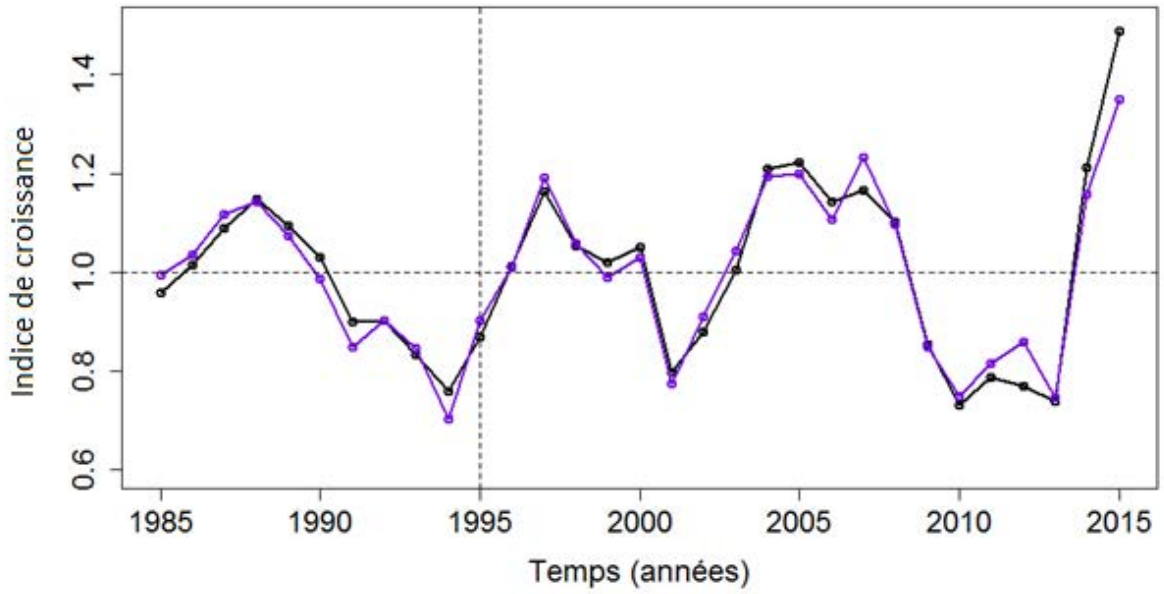


Figure 43 Croissances détendancées des sapins de Douglas des Potées selon le traitement (témoins en noir et amendés en violet). La ligne verticale pointillée indique l'année de l'amendement.

.

Modélisation

Comme pour la sélection du modèle de Tronçais, les paramètres ont été sélectionnés parmi une première sélection des paramètres climatiques susceptibles de jouer sur la croissance du sapin de Douglas. Chaque paramètre a été centré-réduit avant d'être utilisé dans la construction du modèle. La méthode de sélection utilisée sous R est une procédure automatisée descendante (backward) utilisant le critère de sélection AIC. Le meilleure modèle selon cette méthode est composé de 3 paramètres, les largeurs de cernes de l'année précédente (lcapcr), le déficit hydrique d'août de l'année en cours (dhs8cr) et la température moyenne de mai de l'année en cours (tm5cr). Le modèle a été sélectionné à partir des chronologies des témoins corrigées par la spline cubique puis appliqué aux amendés (Figure 44). Le modèle est moins explicatif lorsqu'il est appliqué aux amendés (r^2 de 0.55 sur les témoins contre 0.49 chez les amendés) mais l'ordre d'importance de chacun des paramètres reste le même dans les deux cas (Tableau 13). Les largeurs de cernes de l'année précédente sont, quel que soit le traitement, le paramètre le plus important qui entre en jeu puis intervient ensuite le déficit hydrique de l'année en cours et enfin la température de mai. Chez les amendés le r^2 partiel du déficit hydrique est toutefois plus grand que chez les témoins et celui des largeurs de cerne plus petit. Malgré cette différence de r^2 partiel, la significativité des paramètres restent la même entre les deux traitements. Seule la température de mai perd en significativité dans le modèle appliqué aux amendés (p=0.356 chez les témoins contre 0.164 chez les amendés).

Tableau 13 Significativité et coefficient des paramètres sélectionnés pour le modèle dendrobioclimatique. dhs8 : déficit hydrique du sol d'août de l'année en cours. Tm5 : température moyenne du mois de mai de l'année en cours. lcap : largeur de cerne de l'année précédente. La mention ''cr'' indique que les données ont été centrées-réduites.

	Paramètres du modèle			
Traitement	ord. origine	lcapcr	dhs8cr	Tm5cr
Témoin	coef: 1.003 p: <0.001	coef: 0.124 r^2: 0.380 p: 0.002	coef: -0.079 r^2: 0.191 p: 0.026	coef: -0.049 r^2: 0.017 p: 0.164
Amendés	coef: 1.000 p: <0.001	coef: 0.095 r^2: 0.288 p: 0.009	coef: -0.08 r^2: 0.227 p: 0.020	coef: -0.031 r^2: 0.020 p: 0.356

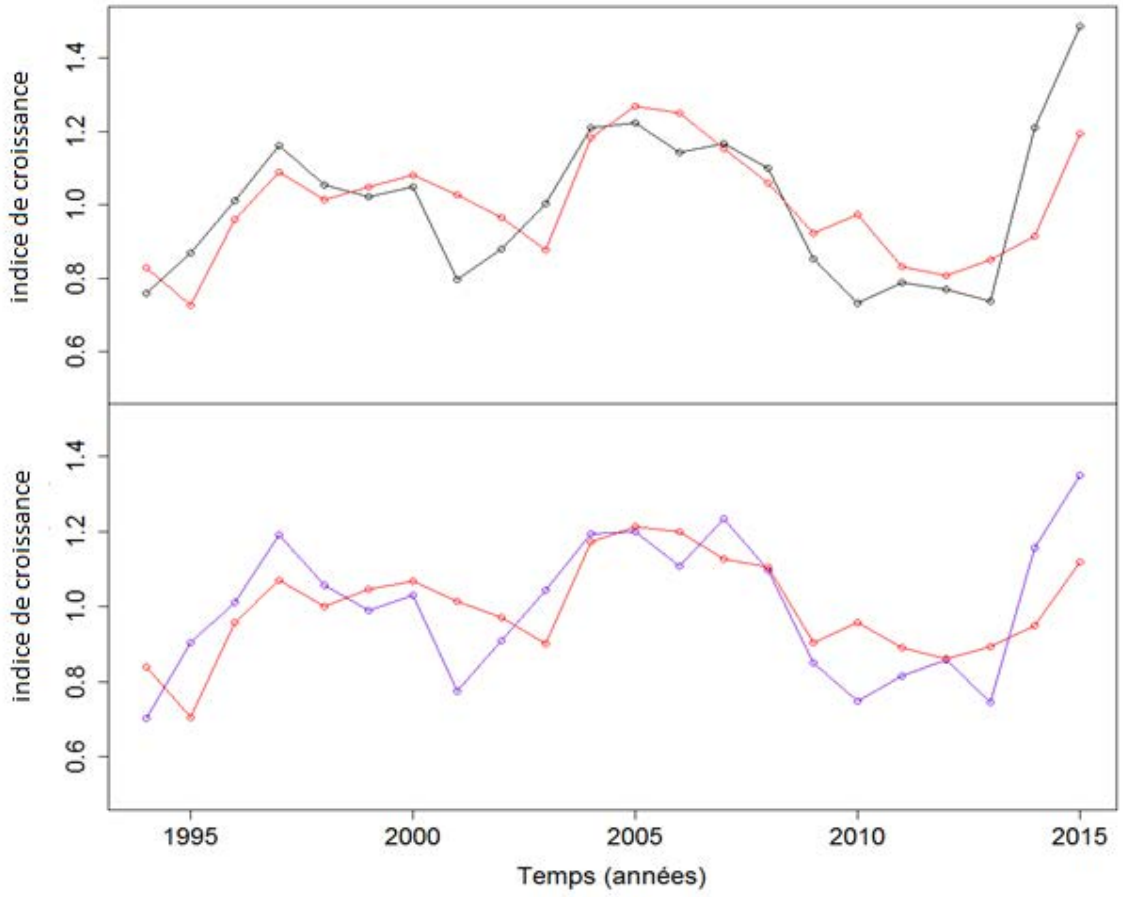


Figure 44 Largeurs de cerne des sapins de Douglas des Potées mesurées et modélisées entre 1994 et 2015. Noir : témoin, violet : amendé, rouge : modèle.

Résistance, récupération et résilience

Seulement deux crises de croissance sont exploitables dans le dispositif des Potées (Figure 45). La première démarre l'année de l'amendement et atteint un déficit hydrique maximum de 41.7. La seconde arrive 15 ans plus tard et son déficit maximum approche les 60 (Tableau 14).

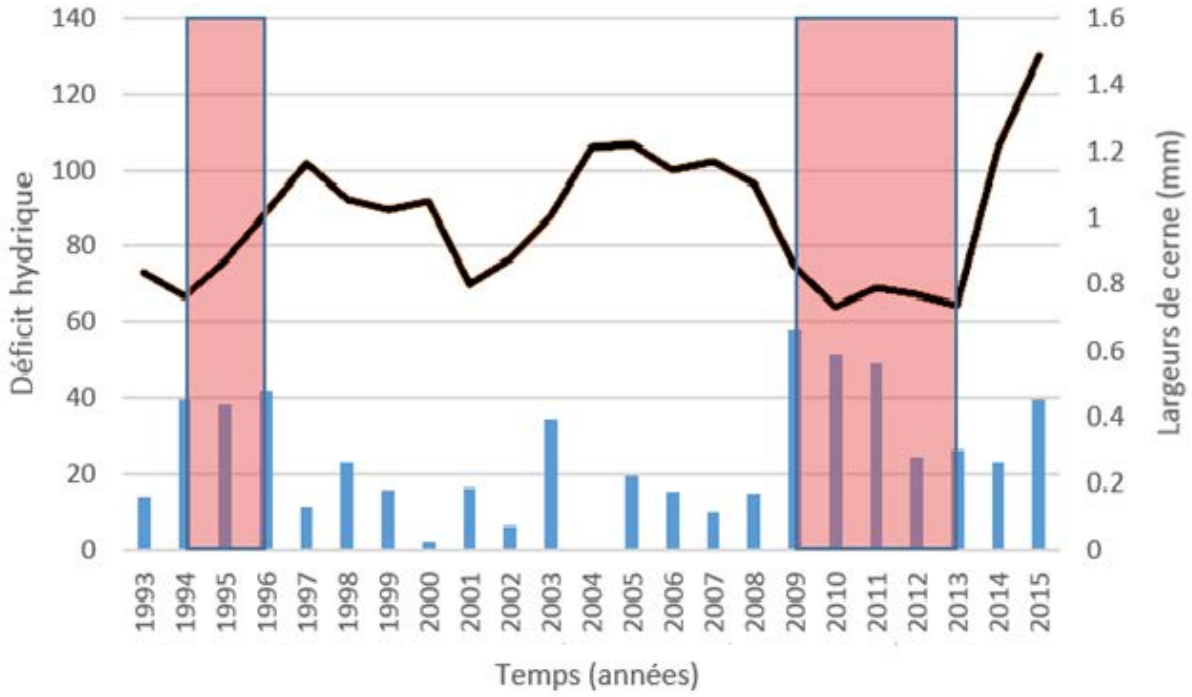


Figure 45 Sélection des crises en fonction des pertes de croissance et de l'intensité du déficit hydrique. En noir : largeurs de cerne des témoins des Potées, en bleu : variation du déficit hydrique aux Potées entre 1993 et 2015. Simulation réalisée en ligne par le modèle Biljou© (https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/). Les cadres rouges indiquent les crises sélectionnées.

Tableau 14 Caractéristiques des 2 crises de croissance provoquées par une sécheresse : durée de la crise, période de pré crise, période de post crise, et déficit hydrique maximum pendant la crise.

Crises	Precrise	Durée de la crise	Postcrise	Déficit hydrique max
1	1985-1993	1994-1996	1997-2008	41.7
2	1997-2008	2009-2014	2013-2014	57.8

Les résistances, récupérations et résiliences des sapins de Douglas ne varient pas significativement entre les traitements et ce, quelle que soit la crise considérée (Figure 46). En revanche, elles varient entre les deux crises, les résistances sont par exemple plus basses en 2009 avec une moyenne de 0.73 alors qu'elles sont à 0.9 en 1994 ($p<0.001$). De même, les récupérations et résiliences sont plus hautes en 2009 ($p<0.001$). En revanche, les résistances sont significativement inférieures à 1 quels que soient la crise ou le traitement ($p<0.001$) et les récupérations et résiliences supérieures à 1 ($p<0.001$).

Comme pour les deux autres sites, les résiliences sont toujours égales à 1 et laissent donc supposer que la croissance des douglas n'a pas gardé de séquelles des sécheresses. Il est possible dans ce cas

aussi que les sécheresses soient d'intensité trop faible pour compromettre la résilience (donc la survie) des douglas. En comparaison, les déficits hydriques ayant induit des déperissements du douglas après 2003 étudiés dans la thèse de Sergent (2012) sont de 80, contre 41.7 et 57.8 dans notre étude.

L'amendement n'a pas non plus eu d'effet significatif, que ce soit sur les résistances, les récupérations ou les résiliences. L'apport de nutriments n'a pas eu d'effet dans la réponse à ces sécheresses modérées. Par ailleurs, le douglas est une essence préférant les sols légèrement acides à acides (Bastien et al. 2016), ainsi, l'apport de calcium pourrait ne pas être favorable pour cette essence.

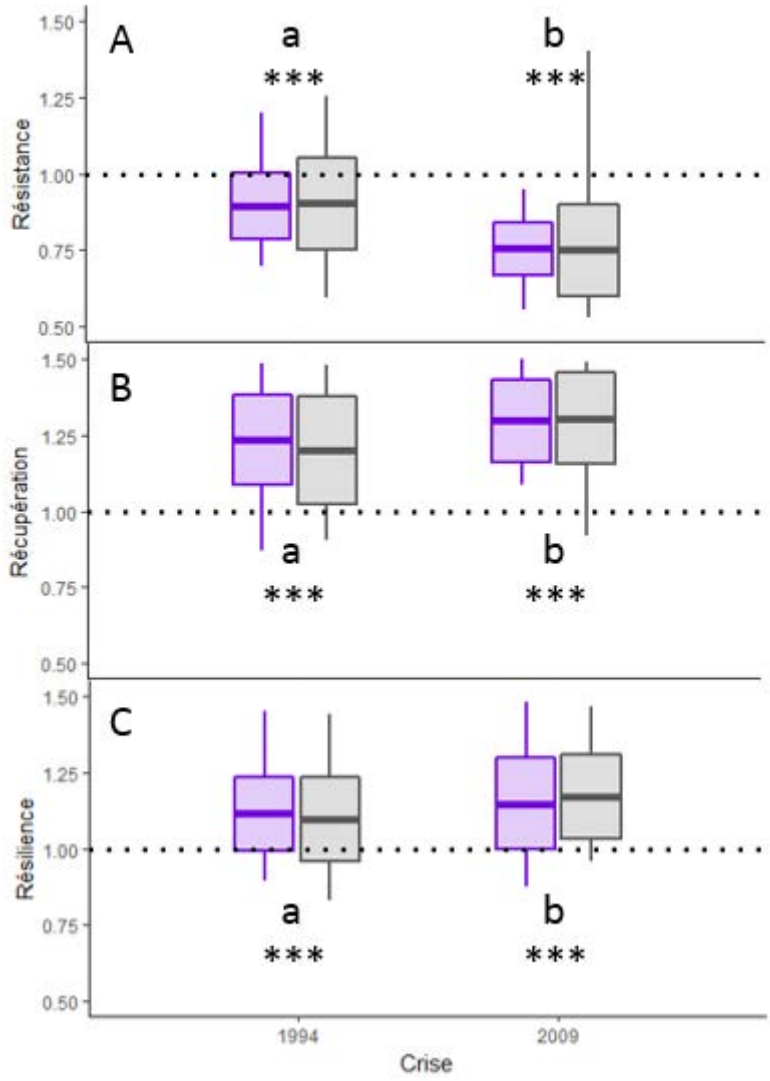


Figure 46 Moyenne, écarts-types et valeurs min et max des résistances (A), récupérations (B) et résiliences (C) des sapins de Douglas des Potées aux sécheresses en fonction du traitement et de la crise. Noir : témoins, violet : amendés, les lettres (a et b) représentent les différences entre crises et les étoiles indiquent les différences à la valeur 1.

Discussion

Au départ de ce travail, nous avions 4 hypothèses :

(I) La résistance des arbres à la sécheresse est inversement proportionnelle à l'intensité du déficit hydrique.
(II) L'apport de nutriments améliore la croissance des arbres de façon durable et différée.
(III) L'apport de nutriments améliore la résilience des arbres à la sécheresse.
(IV) L'apport de nutriments atténue la dépendance de la croissance des arbres au climat.

Dans les sections qui suivent, nous allons discuter successivement chacun d'eux.

Comment analyser l'interaction climat x fertilisation ?

Afin de répondre à nos hypothèses, nous devions réfléchir à la méthodologie à utiliser pour analyser les effets combinés de la fertilisation et du climat sur la croissance des arbres mesurée rétrospectivement par dendrochronologie. La difficulté de cette interaction est de faire intervenir à la fois une variation à moyen terme (fertilisation, signal moyenne fréquence) et une variation inter-annuelle sur l'ensemble de la chronologie (climat, signal haute fréquence). Quelques études ont déjà été réalisées sur les interactions entre nutrition et climat (Arquero et al., 2006 ; Trubat et al., 2008, 2011,) mais elles ne font pas intervenir plusieurs échelles de temps comme il est question ici. Par ailleurs, notre étude met aussi l'accent sur des épisodes de sécheresse pour tester si la fertilisation modifie la façon dont les arbres répondent aux déficits hydriques. Ces aléas sont ponctuels ou répétés plusieurs années successives (1 à 4 années successives) et distribués au cours des chronologies étudiées et sont indépendants les uns des autres. Ils sont responsables de variations de croissance de moyenne fréquence au même titre que les fertilisations. Par ailleurs, les variations interannuelles du climat surimposent des fluctuations de croissance à haute fréquence. Cette distinction entre les échelles de temps (haute fréquence climatique et moyenne fréquence de la fertilisation) rend les analyses difficiles et nécessite d'adapter les méthodes utilisées classiquement en dendrochronologie qui traitent souvent séparément l'un ou l'autre des signaux à moyenne ou haute fréquence. Pour tester les hypothèses de la thèse, il était donc nécessaire dans un premier temps d'explorer les différentes méthodes d'analyses de résultats combinant à la fois des variations hautes et moyennes fréquences. Pour discuter des relations entre les variations interannuelles du climat et celles de la croissance des arbres, nous avons opté pour l'utilisation de la modélisation, permettant ainsi de déterminer quels sont les facteurs climatiques impliqués dans la régulation de la croissance des arbres et si leur poids et leur significativité varient selon le traitement. Cependant d'autres difficultés ont émergé. Le fort effet positif de la fertilisation sur la croissance, indépendamment du climat, et diminuant avec le temps peut produire un effet de confusion avec le climat. Il a donc été nécessaire d'éliminer cet artefact dans l'analyse.

En ce qui concerne les réponses en termes de résilience à des aléas de sécheresse, il était nécessaire dans un premier temps de déterminer comment quantifier ce type de réponse. Plusieurs auteurs

(Lloret et al., 2011 ; Thurm et al., 2016) se sont déjà intéressés à la question et nous avons décidé d'utiliser les indices proposés (résistance, récupération et résilience) tout en les adaptant toutefois à nos trajectoires de croissance. Nous discuterons ici des forces et faiblesses de ces indices.

Variations interannuelles de croissance et climat

L'une des principales difficultés apparues lors de l'analyse des impacts de la fertilisation sur les relations interannuelles entre climat et croissance radiale est la très rapide atténuation de l'effet stimulant de la fertilisation sur la croissance après les premières années après traitement. Pour pallier au biais qu'aurait apporté cette diminution à la fois dans les calculs d'indice de Lloret et dans les variations interannuelles de croissance, nous avons décidé de corriger les largeurs de cernes en utilisant une fonction ajustée sur la décroissance observée. Ainsi, le but était de ne garder que les variations interannuelles de croissance en amenant le niveau de croissance moyen des fertilisés à une valeur identique à celle des témoins. La correction réalise en partie ce que nous voulions mais produit tout de même quelques anomalies. Dans le cas de Tronçais, le modèle utilisé est une fonction linéaire ajustée sur les différences de croissance. Ce modèle a été appliqué entre les années 1981 et 1999, période de différence significative de croissance entre les traitements. Cependant ce choix produit quelques anomalies à la fin de la correction où les valeurs corrigées sont intermédiaires entre les valeurs fertilisées brutes et les valeurs témoins alors qu'elles ne devraient pas. La même anomalie est observée au début de la correction par l'exponentielle négative de Bercé. Ces artefacts produits par la correction sont principalement dus au fait que les fonctions ajustées ne reflètent pas parfaitement l'effet de la fertilisation et produisent parfois une légère surestimation ou sous-estimation de l'effet de la fertilisation. Corriger les chronologies de croissance à l'aide d'une fonction spline cubique aurait pu être une autre solution mais nous voulions une correction simple sous la forme d'une diminution continue afin de ne conserver que les variations interannuelles.

Effet de la fertilisation sur les réponses à moyen terme des arbres à des évènements de sécheresse

Les réponses à moyen terme des arbres à des épisodes de sécheresse ont été appréhendées via l'utilisation d'indices publiés (Lloret et al., 2011), notamment un indice de résilience. Or, la résilience bien qu'au cœur de nombreux enjeux actuels (voir introduction), notamment dans le contexte du changement climatique (Döring et al., 2013), s'avère ne pas être toujours définie de la même manière par les différents auteurs. Ainsi plusieurs définitions sont parfois rapportées dans la littérature (Holling 1996), amenant à des confusions selon les études. Selon les différentes définitions, l'échelle temporelle peut varier de la réponse immédiate sur une année après perturbation à une réponse intégrée sur plusieurs années. Dans le cadre de la thèse, nous avons utilisé la notion de résilience telle que Holling la définie sous le terme d''ingineering resilience'. La résilience selon cette définition est estimable directement à partir des valeurs d'un caractère étudié avant et après une perturbation. Elle ne fait pas intervenir de notion de temps de récupération comme il est question dans la notion d''ecological resilience'. Toutefois, même avec une définition précise de ce qu'est la résilience, d'autres questions se posent. Notamment sur le type de caractère à étudier et le système. Dans notre étude, le caractère étudié est la croissance mesurée sur la base des largeurs de cerne et le système est l'arbre à l'échelle individuelle. La croissance est un caractère souvent étudié dans le contexte de résilience

(Becker et Lévy, 1983 ; Dobbertin, 2005 ; Lloret et al., 2011 ; Thurm et al., 2016 ; Diaconu et al., 2017). Elle est représentative du plus ou moins bon fonctionnement de l'arbre et répond de façon significative aux aléas climatiques. Cependant la détermination d'un « niveau stable » pré et post aléa est difficile et doit être réfléchie à chaque crise individuellement car elle dépend de la variabilité interannuelle de la croissance entre les crises et de la durée entre les crises. Par ailleurs, le calcul des résiliences peut être appliqué à des systèmes variés allant de l'arbre individuel à des peuplements entiers. Après avoir déterminé le système à étudier, il reste à quantifier la résilience. Dans le cas de la résilience dite d'ingénierie, elle peut être quantifiée sur la base de la mesure d'un caractère précis et dans le cas de cette étude, le caractère pris en compte est la croissance appréhendée par la mesure des largeurs de cernes. L'indice de résilience ainsi que ses composantes, la résistance et la récupération, sont calculés à partir des croissances moyennes sur plusieurs années avant et après crises mais aussi pendant la crise. Ces périodes nommées *postDr*, *preDr* dans la thèse (et dans l'article de Lloret et., 2011) nécessitent d'être sélectionnées pour qu'elles soient représentatives d'une croissance « normale et stable » sans perturbation. L'idéal aurait été d'avoir des phases en plateau entre chaque perturbation permettant d'être sûr de calculer les périodes *postDr* et *preDr* de la façon la plus optimale. Or en conditions naturelles, les variations de croissance interannuelles sont telles qu'entre chaque perturbation, les croissances peuvent subir une autre crise de nature différente de celle que l'on a choisi d'étudier ici (*e.g.* crise de 1956-1957 à Tronçais). En incorporant par exemple dans la période *postDr* des années où les arbres victimes de défoliateurs ou des successions de sécheresses modérées ont vu leur croissance drastiquement diminuer, nous biaisons les analyses en diminuant de façon artefactuelle les récupérations et résiliences des individus. Par ailleurs, le choix de la crise en elle-même est aussi sujet à questionnement, notamment dans le cas des chênes dont la présence d'arrière effet climatique sur la croissance peut créer un décalage entre l'aléa climatique et sa répercussion sur la croissance. Ainsi, dans le cadre de la thèse, nous avons opté pour étudier les réponses des arbres à des crises de croissance induites par déficit hydrique, plutôt qu'à des évènements de sécheresse stricts. Ainsi, en se basant à la fois sur la perte de croissance des arbres et le déficit hydrique ayant induit cette baisse, nous définissons les crises sur l'impact (réduction de croissance) et les aléas (déficits hydriques susceptibles d'induire un dépérissement selon Bréda et Badeau, 2008). Cette façon de faire permet de prendre en considération les arrière-effets du climat sur la croissance et les déficits hydriques récurrents, provoquant des crises de plusieurs années. Elle permet aussi d'éliminer les crises de croissance non induites par des sécheresses mais par d'autres facteurs (biotiques ou abiotiques).

La fertilisation modifie-t-elle les relations à haute fréquence entre le climat et la croissance des chênes et des Douglas ?

Réponses de la croissance des arbres au climat

Quel que soit le site étudié (Bercé ou Tronçais), les chênes sessiles réagissent de la même manière en fonction du climat et du bilan hydrique, leur croissance est principalement dépendante de la disponibilité hydrique estivale de l'année en cours et de l'année précédente ainsi que des températures printanière et/ou estivale et des largeurs de cerne précédentes. L'implication des disponibilités hydriques estivales dans la croissance radiale a déjà été observée auparavant sur le tulipier de Virginie (Keyser et Brown, 2014) sur le hêtre et le chêne (Genet, 2009 ; Michelot, 2011). Toutefois chez Michelot (2011), les conditions climatiques automnales de l'année précédente sont

aussi très importantes en forêt de Fontainebleau : elles permettraient d'assurer le stockage en réserves carbonées que le chêne mobilise pour produire ses premières rangées de gros vaisseaux du bois initial au printemps suivant (Barbaroux et al., 2003 ; Michelot, 2011). En cas de mauvaises conditions climatiques le chêne a davantage de difficultés à produire le cerne de l'année suivante. Concernant le Douglas aux Potées étudiés dans le cadre de notre étude, seuls le climat et le déficit hydrique de l'année en cours et la largeur du cerne de l'année précédente impactent les largeurs de cerne de l'année en cours. Il est pourtant souvent observé dans la littérature l'importance des températures de l'hiver avant la saison de croissance dans la mise en place des cernes notamment chez des conifères poussant en altitude (Braüning, 2001 ; Fan et al., 2008, 2009). Dans notre cas, les sapins de Douglas sont situés à une altitude basse et c'est ce qui pourrait expliquer la faible contribution des températures dans leur croissance (Fan et al., 2008).

Effet de la fertilisation sur les relations entre le climat et la croissance des arbres

Quel que soit le site considéré, la fertilisation ne s'est accompagnée que de légères modifications dans les relations entre le climat et la largeur de cerne des arbres. Les modèles construits à partir des largeurs de cernes des arbres témoins restent significatifs et ne perdent que peu de pouvoir explicatif quand ils sont appliqués aux arbres fertilisés. Nous nous attendions à ce que les arbres non fertilisés soient ceux qui soient le plus impactés par le climat (Michelot et al., 2011) et plus précisément que la fertilisation altère la façon dont le climat contrôle la croissance en diminuant son impact négatif les années où les conditions seraient limitantes. Nous pensions aussi que les autocorrélations diminueraient.

Valeurs du déficit hydrique et seuil

L'absence d'effet fort de la fertilisation sur les relations entre le climat et la croissance est peut être due au fait que les conditions climatiques incluses dans la période d'étude des arbres n'aient pas été particulièrement défavorables pour la croissance. En effet, nous avions défini nos crises sur la base d'un seuil de déficit hydrique de 40, proposé par Badeau et Bréda (2008) pour les chênes pédonculés en forêt de la Harth qui au-dessus de ce seuil subissent des pertes de croissance. Toutefois, c'est à partir d'un second seuil (80) que le taux de mortalité de ces chênes augmente. Dans notre étude, les déficits hydriques dépassent relativement souvent le seuil fixé de 40 mais rares sont les sécheresses extrêmes avec un déficit hydrique dépassant 80. Par ailleurs, ces seuils ont été déterminés à partir de chênes pédonculés, or dans notre étude nous nous intéressons aux chênes sessiles, et il est possible que pour cette espèce le seuil induisant des pertes de croissance soit plus élevé puisqu'on sait que le chêne sessile est plus tolérant à la sécheresse (Bréda et al., 1993). A savoir que ce seuil n'a, à ce jour, jamais été calibré pour ce chêne, car peu de cas de dépérissement avec mortalité sur du chêne sessile ont été recensés. Il est aussi possible que les niveaux de déficit hydrique induisant des pertes de croissance soient aussi dépendants des conditions pédoclimatiques locales. Un seuil de 80 pourrait être perçu plus extrême par des arbres dans un milieu habituellement humide que dans des milieux habituellement plus secs. Dans l'optique de comparer les crises entre les sites, nous avons aussi calculé un indice de sécheresse relatif à la moyenne du site. Ces nouveaux indices montrent que les sécheresses faibles de Tronçais sont finalement celles qui produisent le plus d'écart avec les conditions « normales » du site (Tableau 9). De plus, il s'avère que les chênes pédonculés de Tronçais ont présenté

des dépérissements notamment en 1976 (Becker et Levy, 1983), or les valeurs des déficits hydriques qu'on observe à Tronçais ne sont jamais au-dessus de 80 (Figure 47a). En calculant les déficits hydriques relatifs, il apparait que trois des sécheresses de Tronçais dépassent le seuil induisant de la mortalité (Figure 47b) ce qui devient alors cohérent avec les observations de dépérissement passé. Par ailleurs, les sécheresses de Tronçais qui sont initialement plus faibles que celles de Bercé deviennent plus fortes.

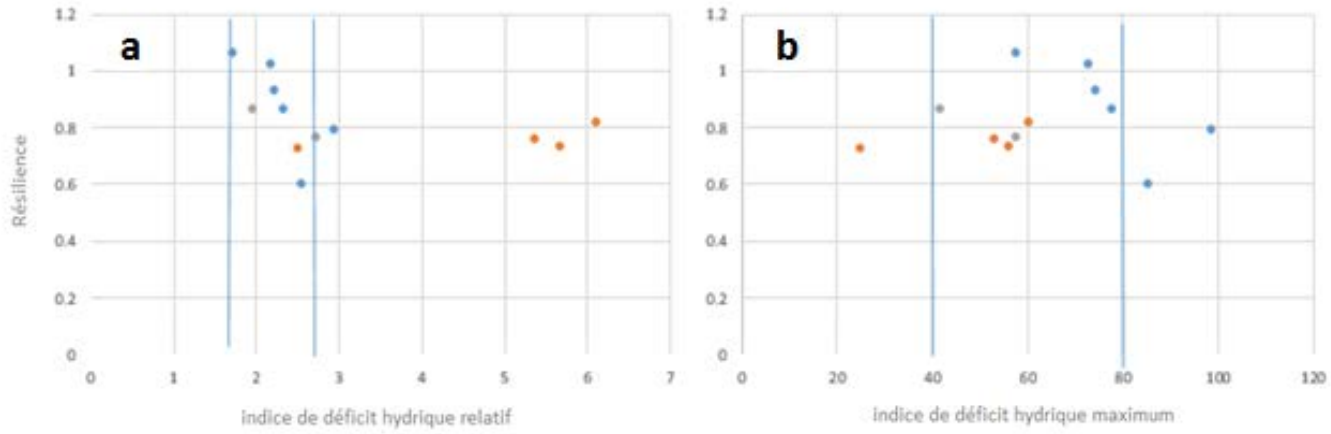


Figure 47 Résiliences moyennes des arbres par crise et par site en fonction de l'indice de déficit hydrique relatif de la crise par rapport à la moyenne du site (a) ou en fonction de l'indice de déficit hydrique maximum atteint pendant la crise (b). Les traits verticaux représentent les seuils de déficits hydriques susceptibles d'induire respectivement un dépérissement (40 en absolu soit 1.64 en relatif) ou une mortalité (80 en absolu soit 2.7 en relatif). Issus de Badeau et Bréda (2008). Bleu : Bercé, rouge : Tronçais, gris : Les Potées

L'utilisation de cet indice relatif permet aussi de mettre en évidence une relation entre la résistance des arbres et l'intensité du déficit hydrique. Les chênes de Bercé dont l'indice relatif se situe toujours en dessous de 2.5 voient leurs résistances diminuer de façon linéaire avec le déficit hydrique (Figure 48). Aucune relation en revanche, ne semble se dégager des valeurs de résistance des chênes de Tronçais dont l'indice de déficit hydrique relatif est plus fort.

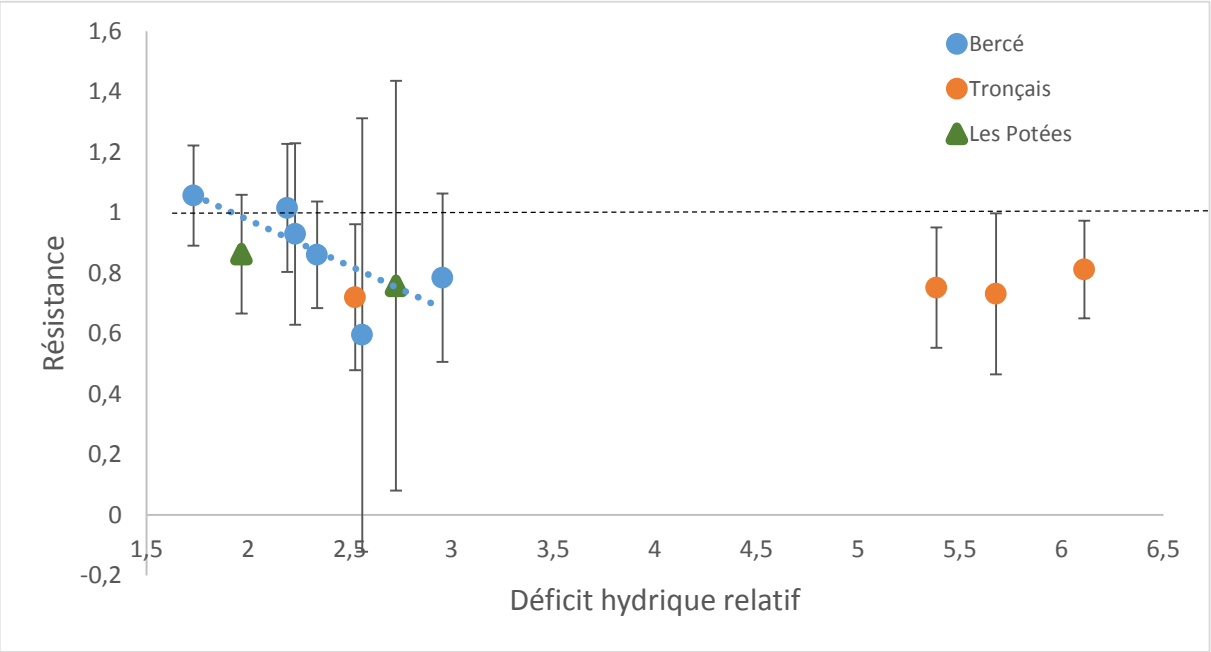


Figure 48 Résistances moyennes des arbres par crise et par site en fonction de l'indice de déficit hydrique relatif de la crise par rapport à la moyenne du site. La droite pointillée représente la corrélation entre les résistances des chênes de Bercé et l'indice de déficit hydrique relatif. Bleu : Bercé, orange : Tronçais, vert : Les Potées.

Par ailleurs, les évènements forts tel que de déficit hydrique de l'année 1976 à Bercé sont des évènements particulièrement rares et il est possible que le modèle statistique ne soit pas performant pour les représenter. Ceci implique donc que, si la fertilisation n'agit que pendant des conditions aussi extrêmes (i.e. rôle régulateur du potassium sur la fermeture stomatique ; Benloch-Gonzales et al., 2008), alors le modèle ne permet pas de différencier les traitements. L'idéal serait de réaliser les mêmes modèles sur des chronologies beaucoup plus longues avec une répétition plus importante d'évènements extrêmes tels que 1976.

La fertilisation modifie-t-elle les résistances, récupérations et résiliences des arbres à la sécheresse ?

Contrairement à notre hypothèse initiale, il s'avère que la fertilisation n'a pas eu d'effet sur la résilience de la croissance aux crises induites par les sécheresses les plus fortes dans les trois sites étudiés et ceci quelle que soit la crise considérée. En effet, notre hypothèse reposait en partie sur le travail de Sergent et al. (2014) qui ont montré sur le sapin de Douglas en situation de dépérissement induit par les sécheresses de 2003 à 2006 de meilleures récupérations de croissance sur des sites dont la fertilité estimée par bio-indication par l'indice d'azote d'Ellenberg était plus importante. Dans notre cas, les différences de fertilité entre placettes ont été artificiellement produites par une fertilisation ponctuelle et des analyses de sols ont été réalisées. Toutefois, nos placettes de Douglas n'ont pas été fertilisées avec un apport d'azote et seuls les chênes ont bénéficié d'un apport en ce nutriment. Par ailleurs, l'indice d'Ellenberg calculé dans l'étude de Sergent et al. (2014) est un caractère intrinsèque du milieu alors que la fertilisation apportée ici est ponctuelle et nous avons montré que son effet est fugace. De plus, l'apport de fertilisant peut être perçu comme une perturbation du niveau trophique alors qu'en

forêt ancienne ou sur substrat géologique contrasté comme dans Sergent et al. (2014) les arbres et la flore sont acclimatés au niveau trophique. Par ailleurs, cette étude a été réalisée sur un échantillon de peuplements beaucoup plus large que dans notre cas agrégeant30 placettes afin de classer leurs niveaux de fertilité. Une autre différence notable entre notre étude et celle de Sergent et al., 2014 est l'intensité des déficits hydriques. En effet, les déficits hydriques perçus dans notre étude par les Douglas dans les Ardennes et les chênes de Tronçais sont aussi beaucoup moins prononcés que la sécheresse exceptionnelle de 2003 dont le déficit hydrique dépassait par exemple 80 en Bourgogne. Seuls les chênes de Bercé ont connu une sécheresse au moins aussi forte en 1976 avec un déficit hydrique avoisinant les 100 contre 60 au maximum aux Potées et à Tronçais. D'autres études dans des peuplements matures à fort LAI sur le sapin en forêt des Hospices de Nancy (Becker, 1992) et sur l'épicéa dans les Ardennes françaises (Nys, 1989) ont aussi montré des effets positifs de la fertilisation sur les résiliences des arbres à la sécheresse même si le terme de résilience n'est pas explicitement utilisé par les auteurs.

Il peut être question d'un biais dans la méthode, ou tout simplement que notre hypothèse initiale est à rejeter, dans la mesure où les réponses au climat font intervenir de nombreux mécanismes qui peuvent être impactés par la fertilisation positivement ou négativement et à plus ou moins long terme. Il est par exemple possible que la fertilisation ait produit des modifications morphologiques non optimales en conditions de sécheresse (augmentation de la surface foliaire aggravant les déficits hydriques, transpiration et interception étant augmentées) et des modifications physiologiques idéales (augmentation du contrôle stomatique, de l'efficience d'utilisation de l'eau) résultant en un nouvel équilibre global et à l'absence d'effet positif ou négatif par conséquent. La résilience peut faire intervenir plusieurs autres mécanismes tels que la nutrition minérale, la régulation stomatique, la photosynthèse, l'allocation du carbone entre fonctions et en particulier le stockage ou la respiration, qui peuvent ne pas répondre de la même manière à la fertilisation. Dans cette étude nous avons étudié la réponse de la croissance qui est la première étape indispensable vers la compréhension des interactions entre la fertilité et le climat. Pour aller plus loin, regarder les mécanismes élémentaires pourrait permettre de déterminer la réponse des processus impliqués.

Les indices de résilience tels que les proposent Lloret et al. (2011) en étudiant les résiliences historiques de *Pinus ponderosa* ne sont peut-être pas adaptés à toutes les essences et notamment au chêne sessile. En effet, le chêne enregistre de forts arrière-effets climatiques et interroge sur la distinction entre la crise et l'aléa. La crise telle que nous l'avons définie comprend à la fois les années à fort déficit hydrique ET les années où les arbres subissent des arrière-effets. Les aléas climatiques à l'inverse ne s'étendent pas au-delà de la saison de végétation puisque la réserve en eau des sols est rechargée chaque année pendant la période automno-hivernale. La nuance entre ces deux termes est importante car les valeurs de résilience peuvent varier pour une même année si l'on s'intéresse à la perturbation de la croissance (=la crise) ou à la perturbation du bilan hydrique (=l'aléa). Le cas le plus flagrant d'asynchronie entre les deux dans notre étude est 1976 à Bercé où l'anomalie de bilan hydrique est observée en 1976 mais la perte de croissance des chênes est plus forte en 1977. La distinction entre l'aléa 1976 et la crise 1976-1977 impacte inévitablement le calcul des résiliences puisque cette distinction va toucher à la fois les valeurs de croissance pendant et après la perturbation. Dans notre étude toutefois, que l'on étudie la réponse post-crise ou bien la réponse post-aléa, les effets de la fertilisation sont nuls. Si cette nuance n'est pas responsable de l'absence d'effet de la fertilisation, elle est peut-être toutefois responsable de l'absence de différences de résilience entre crises. Il est aussi possible que les aléas climatiques présents dans les séries chronologiques étudiées n'aient pas été suffisamment extrêmes pour compromettre la résilience des arbres. D'autant que les essences

analysées sont assez tolérantes au déficit hydrique et il est d'ailleurs envisagé de les planter de plus en plus dans les années à venir. Par ailleurs, le fait d'avoir carotté des arbres vivants et sains, faute d'arbre mort ou dépérissant sur nos placettes, peut aussi avoir produit un biais générique inhérent à l'approche dendrochronologique mobilisée ici. Il est en effet possible que les arbres n'ayant pas été capables de récupérer de façon adéquate après des aléas climatiques aient disparu, soit récoltés par manque de vigueur, soit morts sur pied. Dans ce cas, cela signifierait qu'en omettant les arbres morts, on omet les individus peu résilients. Toutefois à notre connaissance, sur l'ensemble des sites étudiés le taux de mortalité est relativement faible et même les mesures de dépérissement sur le site de Tronçais témoignent d'un peuplement en bonne santé que ce soit sur les placettes fertilisées ou sur les placettes témoins. Il est toutefois important de mentionner que des cas de dépérissements récents (2012) sur chêne sessile à Tronçais (Petroff, 2014) ont motivés dans notre décision d'exploitation de ce site. Malgré cela, au moment de la visite du site (en 2014) les chênes sessiles de la parcelle étudiée sont sains. Ces bonnes conditions sanitaires observées et les analyses de sol suggèrent que les sites sont suffisamment fertiles et que les traitements visaient essentiellement à corriger l'acidité des sols ou à augmenter la productivité des peuplements. Dans un cas où le sol est initialement bien fourni en nutriments, il est possible que l'apport de nutriments ne produise qu'une stimulation de croissance forte et temporaire telle que l'on observe à Tronçais et Bercé à travers une consommation de luxe. En contrepartie, aux Potées où l'apport de nutriment est un amendement plutôt utilisé dans la restauration de sol pauvre et acide, l'effet persiste à plus long terme mais l'intensité de son effet s'installe de façon graduelle à travers l'activation de processus biologiques dans le sol. Mais là encore aucun effet n'est visible sur les résistances, récupérations et résiliences des sapins de Douglas. Toutefois, les sécheresses sont là aussi très faibles sur ce site et l'effet visible de l'amendement sur la croissance n'apparait que très tard. Il est alors possible que l'apport de nutriments au niveau du sol (en 1995) n'ait pas eu le temps d'améliorer les conditions environnementales au moment où survient la 1ère crise (1994-1996). Enfin, il est aussi envisageable que les déficits hydriques aient ralenti l'assimilation des nutriments apportés.

Conclusions et perspectives

Nous avons déterminé une approche pour analyser l'interaction entre la fertilisation (évènement ponctuel produisant des modifications à moyenne fréquence) et le climat (variation à haute fréquence) malgré les difficultés que présente cette déconvolution entre les échelles de temps. Nous avons aussi utilisé et adapté les indices de Lloret et al. (2011) afin d'analyser les effets de la fertilisation sur les résiliences des arbres aux sécheresses et ses composantes (résistance et récupération).

Il s'avère que dans les conditions pédoclimatiques et sylvicoles de nos sites, les chênes sessiles et les sapins de Douglas répondent au climat de la même manière indépendamment de la fertilisation. De même, les résiliences, résistances et récupérations aux sécheresses ne sont pas modifiées par l'apport de fertilisant que ce soit de façon positive ou négative. En effet, si l'idée initiale de la fertilisation était d'améliorer les réponses des arbres à la sécheresse, un effet négatif de la fertilisation aurait pu être induit en raison d'un changement morphologique défavorable à l'état hydrique des arbres tel qu'une augmentation de la taille et de la surface foliaire (Trubat et al., 2011). Dans le cadre de cette thèse, nous avons donc montré que malgré le gain de croissance que peuvent avoir les arbres suite à la fertilisation, le climat impose une contrainte hydrique et une réponse de croissance identiques dans les deux traitements. Plusieurs hypothèses peuvent aussi expliquer l'absence d'effets positifs de la fertilisation sur les réponses des arbres à la sécheresse : des conditions initiales de sol adéquates, des

espèces en bonne santé et plutôt tolérantes à la sécheresse, des épisodes de déficit hydrique de trop faibles intensités pour induire un risque pour les arbres. Il est aussi possible que les approches utilisées ne soient pas optimales pour les espèces étudiées malgré le fait d'avoir porté l'étude à la fois sur une espèce conifère et sur une espèce feuillue. Les indices de Lloret et al. (2011) ont notamment été discutés puis finalement adaptés dans le cadre de ce travail.

Pour revenir sur les hypothèses initiales, nous avons finalement montré que l'intensité du déficit hydrique pouvait avoir un impact sur les réponses des arbres à la sécheresse. Toutefois seul le site de Bercé témoigne d'une relation entre résistance et intensité du déficit hydrique. La fertilisation comme l'amendement produisent des effets sur la croissance radiale des arbres, en revanche, les effets diffèrent. La fertilisation produit un effet fort immédiat et de courte durée alors que l'amendement produit un effet différé de longue durée et d'une plus faible intensité. Enfin, la fertilisation et l'amendement ne modifient pas la résilience des arbres ni leurs réponses au climat.

A posteriori, on peut s'interroger sur le fait que les sites mobilisés pour notre étude aient été mis en place par d'autres chercheurs dont l'objectif était de stimuler la production en stimulant l'activité biologique du sol et en rééquilibrant les nutriments fait que les dispositifs ne sont pas forcément adaptés a pour répondre de façon optimale à toutes les questions. Initialement, le but principal de ces dispositifs était de tester si la fertilisation pouvait améliorer les croissances des arbres afin de raccourcir le temps nécessaire avant d'effectuer des coupes. Ainsi, les fertilisations sont souvent réalisées sur des dispositifs dont les conditions environnementales sont adéquates et par conséquent dans des milieux où la disponibilité hydrique est rarement déficitaire. L'idéal serait donc de pouvoir reproduire ces dispositifs sur des sites où les disponibilités hydriques sont plus contraignantes, cependant, un inventaire de tout ce qui existe en France, Allemagne et Belgique a été réalisé en amont de la thèse et a conclu sur l'inexistence de tels sites dans la mesure où les sols acides sont plutôt distribués en moyenne montagne où la pluie est généralement plus forte (Robbles-Leon, 2013). Pouvoir suivre le dispositif depuis la première année de la fertilisation pourrait être intéressant pour décomposer en temps réel les modifications physiologiques telles que les taux de photosynthèse, la conductivité hydrique, l'efficience d'utilisation de l'eau, l'allocation du carbone aux croissances racinaires et aériennes, les ratios entre surface d'aubier et surface foliaire ou croissance aérienne et croissance racinaire notamment dans le but d'aller plus loin dans la compréhension des mécanismes responsables des modifications de la résistance et de la récupération des arbres à la sécheresse. Toutefois, ce travail demanderait d'être suivi sur de nombreuses années et ne serait donc pas réalisable dans le cadre d'une thèse. Par ailleurs, en raison de l'atténuation rapide des effets (visibles) de la fertilisation sur la croissance, il pourrait être intéressant de fertiliser à nouveau à des pas de temps réguliers. Maintenir un niveau de fertilité élevé dans les placettes fertilisées afin de maintenir durablement l'effet sur la croissance et permettre de ne pas avoir à corriger les données qui peuvent produire quelques anomalies. L'inverse est aussi envisageable, c'est-à-dire diminuer artificiellement le niveau de fertilité du sol et comparer le comportement des arbres par rapport aux témoins. La diminution de fertilité peut être produite via l'exportation de l'ensemble des rémanents et de la litière. Une expérimentation de ce type est en cours au sein du laboratoire dans le cadre du projet multidisciplinaire Bridge en collaboration avec les laboratoires BEF et IAM et financé par le labex ARBRE. Une perspective envisageable est d'utiliser ces dispositifs afin d'aller plus loin dans l'analyse des réponses des arbres aux interactions sécheresse et nutrition afin de déterminer les modifications physiologiques qui opèrent et permettent aux arbres d'être adéquatement résilient aux aléas climatiques. D'autant que ces dispositifs offrent l'opportunité d'observer en direct les mécanismes physiologiques impliqués dans les éventuelles réponses des arbres.

Enfin, puisque lors de certaines crises, le déficit hydrique seul ne semble pas être seul responsable de la crise de croissance ; en regardant les signalements du DSF, on note que des chenilles, champignons et gels tardifs notamment ont pu être impliqués dans les pertes de croissance. L'étude des crises de croissance des arbres de placettes semi-permanentes ou permanentes (réseau 16x16) permettrait de séparer les composantes biotiques et abiotiques impliquées. Notamment grâce aux informations symptomatiques et aux renseignements sur les causes biotiques et abiotiques individuellement pour chaque arbre, qui pourraient, en interaction avec la sécheresse être responsables des crises de croissances observées sur les arbres.

Bibliographie

Ackerson, R.C., 1985. Osmoregulation in Cotton in response to water stress. Effect of phosphorus fertility. Plant Physiology 77, 309-312.

Adams, M.B., Campbell, R.G., Allen, H.L., Davey, C.B., 1987. Root and foliar nutrient concentrations in Loblolly pine: Effects of season, site and fertilization. Forest Science, 33, 984-996.

Adger, W.N., 1997. Sustainability and social resilience in coastal resource use. CSERGE Working Paper Series No. 97–23, Centre for Social and Economic Research on the Global Environment, University of East Anglia, Norwich and University College London, UK.

Aherne, J., Posch, M., Forsius, M., Vuorenmaa, J., Tamminen, P., Holmberg, M., Johanson, M., 2008. Modelling the hydro-geochemistry of acid-sensitive catchments in Finland under atmospheric deposition and biomass harvesting scenarios. Biogeochemistry 88, 233-256.

Akelsson, C., Westling, H., Sverdrup, H., Gundersen, P., 2007. Nutrient and carbon budgets in forest soils as decision support in sustainable forest management. Forest Ecology and Management 238, 167-174.

Albaugh, J.A., Allen, H.L., Dougherty, P.M., Kress, L.W., King, J.S., 1998. Leaf area and above- and belowground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions. Forest Science 44, 317-328.

Angelier, A., 2007. Douglasaies françaises. Guide des sylvicultures. Office National des Forêts. Lavoisier. Paris. 296p.

Arquero, O., Barranco, D., Benlloch, M., 2006. Potassium starvation increases stomatal conductance in olive trees. HortScience 41, 433-436.

Assuero, S.G., Mollier, A., Pellerin, S., 2004. The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production. Plant, Cell and Environment 27, 887-895.

Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. Annals of Forest Science 59, 233-253.

Aussenac, G., Granier, A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. Annales des Sciences Forestières 35, 19-32.

Aussenac, G., Granier, A., Ibrahim, M., 1984. Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Acta Oecologica 5, 241-253.

Badeau, V., Dambrine, E., Walter, C., 1999. Propriétés des sols forestiers français : résultats du premier inventaire systématique. Etude et Gestion des Sols 6, 165-180.

Badeau, V., Dupouey, J.L., Cluzeau, C., Drapier, J., Le Bas, C., 2010. Climate change and the biogeography of French tree species: first results and perspectives. In: Loustau, D. (Ed.), Forests, carbon cycle and climate change, Quae, Paris, p. 231-252.

Bakker, M., 1998. Effet des amendements calciques sur les racines fines de chêne (*Quercus petraea* et *robur*) : conséquence des changements dans la rhizosphère. Thèse de doctorat, Université Nancy-Lorraine. 287p.

Balakrishnan, K., Rajendran, C., Kulandaivelu, G., 2000. Differential responses of iron, magnesium and zinc deficiency on pigment composition, nutrient content and photosynthetic activity in tropical fruit crops. Photosynthetica 38, 477-479.

Barbaroux, C., Bréda, N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stemwood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22, 1201-1210.

Barbaroux, C., Bréda, N., Dufrêne, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). New Phytologist 157, 605-615.

Bastien, J-C., Philippe, G., Rousselle, Y., 2016. Conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières. *Pseudotsuga menziesii*. http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/160803_pme_fiche.pdf

Bauer, G.A., Bazzaz, F.A., Minocha, R., Long, S., Magill An Aber, J., Berntson, G.M., 2004. Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States. Forest Ecology and Management 196, 173-186.

Baule, H., Fricker, C., 1969. La fertilisation des arbres forestiers. BLV Verlagsgesellschaft. München. 255p.

Becker, M., Levy, G., 1982. Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais : Les causes écologiques. Annales des Sciences Forestières 39, 439-444.

Becker, M., Levy, G., 1983. Le dépérissement du chêne, les causes écologiques. Exemple de la forêt de Tronçais et premières conclusions. Revue Forestière Française XXXV, 341-356.

Becker, M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19, 1110–1117

Becker M., 1992. Radial growth of mature silver firs (*Abies alba* Mill.) fertilized in 1969. Interaction of climate and competition. Lundqua Report 34, 17-21.

Bednarz, C.W., Oosterhuis, D.M., Evans, R.D., 1998. Leaf photosynthesis and carbon isotope discrimination of cotton in response to potassium deficiency. Environmental and Experimental Botany 39, 131-139.

Benlloch-Gonzalez, M., Arquero, O., Fournier, J.M., Barranco, D., Benlloch, M., 2008. K^+ starvation inhibits water-stress induced stomatal closure. Journal of Plant Physiology 165, 623-630.

Boerner, R.E.J., 1984. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. Journal of Applied Ecology 21, 1029-1040.

Bonneau, M., Landmann, G., Adrian, M., 1992. La fertilisation comme remède au dépérissement des forêts en sol acide : essais dans les Vosges. Revue Forestière Française XLIV, 207-223.

Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés : Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. Nancy, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, 386 p.

Boyce, R.L., Larson, J.R., Sanford, R.L. Jr., 2006. Phosphorus and nitrogen limitations to photosynthesis in Rocky Mountain bristlecone pine (*Pinus aristata*) in Colorado. Tree Physiology 26, 1477-1486.

Braüning, A., 2001. Combined view of various tree ring parameters from different habitats in Tibet for the reconstruction of seasonal aspects of Asian Monsoon variability. The Palaeobotanist 50, 1–12.Bréda 2003

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A., 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. Annales des Sciences Forestières 50, 571-582.

Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Tree Physiology 15, 295-306.

Bréda, N., Landmann, G., 1995. Santé des forêts et contraintes environnementales : éléments d'interprétation. Les contraintes hydriques : leur rôle dans les variations interannuelles de l'état des cimes de chênes. Département Santé des Forêts (1995), La Santé des Forêts en France en 1994, Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation, (DERF), Paris, 57-59.

Bréda, N., Granier, A., 1996. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). Annales des Sciences Forestières 53, 521-536.

Bréda, N., 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. Journal of Experimental Botany 54, 2403-2417.

Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance? Geoscience 340, 651-662.

Brêthes, A., Ulrich, E., 1997. RENECOFOR – Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2 – 84207 – 112 – 3, 573p.

Brooks, J.R., Coulombe, R., 2009. Physiological responses to fertilization recorded in tree rings. Isotopic lessons from a long-term fertilization trial. Ecological Applications 19, 1044-1060.

Brown, K.R., Courtin, J.P., 2003. Effects of phosphorus fertilization and liming on growth, mineral nutrition and gas exchange of *Alnus rubra* seedlings grown in soils from mature allucial *Alnus* stands. Canadian Journal of Forest Research 33, 2089-2096

Brown, K.R., Courtin, P.J., Negrave, R.W., 2011. Growth, foliar nutrition and $\delta^{13}C$ responses of red alder (*Alnus rubra*) to phosphorus additions soon after planting on moist sites. Forest Ecology and Management 262, 791-802.

Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.G., Franco, A.C., Campanello, P.I., Villalobos-Vega, R. Bustamente, M., Miralles-Wilhelm, F., 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. Plant Cell and Environment 29, 2153-2167.

Cater, M., Simoncic, P., Batic, F., 1999. Pre-dawn water potential and nutritional status of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the north-east of Slovenia. Phyton Annales Rei Botanicae 39, 13-21.

Cakmak, I., Hengeler, C., Marschner, H., 1994. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. Journal of Experimental Botany 45, 1245-1250.

Charnet, F., Paillassa, E., Dumé, G., 1996. Etude des dommages causés par les sécheresses de 1989, 1990 et 1991 aux peuplements de douglas dans le centre-ouest. IDF, rapport d'étude INRA/MRT 91-6-9848, 41 p.

Cheng, L., Fuchigami, L.H., 2000. Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves. Journal of Experimental Botany 51, 1687-1694.

Clarkson, D.T., Hanson, J.B., 1980. Nutrition of higher plants. Annual Review of Plant Physiology. 31, 239-298.

Cochard, H., 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. Tree Physiology 11, 73-83.

Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L). Annales des Sciences Forestières 49, 225-233.

Côté, I.M., Darling, E.S., 2010, Rethinking Ecosystem resilience in the face of climate change. PLoS Biology 8, 1-5.

Cumming, G.S., Bernes, G., Perz, S., Schmink, M., Sieving, K.E., Southworth, J., Binford, M., Holt, R.D., Stickler, C., Van Holt, T., 2005. An exploratory framework for the empirical measurement of resilience. Ecosystem 8, 975-987.

Damesin, C., 2003. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of Fagus sylvatica: from the seasonal pattern to an annual balance. New Phytologist 158, 465-475.

Davis, M.R., Allen, R.B., Clinton, P.W., 2004. The influence of N addition on nutrient content, leaf carbon isotope radio, and productivity in a Nothofagus forest during sand development. Canadian Journal of Forest Research 34, 2037-2048.

Delmas, I., 1984. Nutrition minérale comparée des chênes sessiles et pédonculés de trois massifs forestiers : La Reine, Champenoux, Tronçais. DEA de Biologie Végétale, Université de Nancy I, 60p.

Diaconu, D., Kahle, H-P., Spiecker, H., 2017. Thinning increases drought tolerance of European beech: a case study on two forested slopes on opposite side of a valley. European Journal of Forest Research 136, 319-328.

Dobbertin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. European Journal of Forest Research 124, 319-333.

Donaldson, J.R., Kruger, E.L., Lindroth, R.L., 2006. Competition- and resource-mediated tradeoffs between growth and defensive chemistry in trembling aspen (*Populus tremuloides*). New Phytologist 169, 561-570.

Döring, T.F., Vieweger, A., Pautasso, M., Vaarst, M., Finckh, M.R., Wolfe, M.S., 2013. Resilience as a universal criterion of health. Journal of Science Food and Agriculture 95, 455-465.

Dovers, S.R., Handmer, J.W., 1992. Uncertainty, sustainability and change. Global Environmental Change, 2, 262–276.

Dreyer, E., Fichter, J., Bonneau, M., 1994. Nutrient content and photosynthesis of young yellowing Norway spruce trees (*Picea abies* L. Karst.) following calcium and magnesium fertilisation. Plant and Soil 160, 67-78.

Drobyshev, I., Linderson, H., Sonesson, K., 2007. Temporal mortality pattern of pedunculate oaks in southern Sweden. Dendrochronologia 24, 97-108.

Ducousso, A., Bordacs, S., 2011. Fiche technique d'EUFORGEN pour la conservation génétique et l'utilisation des chênes sessile et pédonculé. Biodiversity International, Rome et Ministère de l'Agriculture, Paris. 6p.

Ducousso, A., 2017. Conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières. *Quercus petraea*. http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/170220_pme_fiche.pdf

Dunisch, O., Bauch, J., 1994. Influence of soil substrate and drought on wood formation. Holzforschung 48, 447-457.

Dupouey, J-L., Dambrine, E., Laffite, J-D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology 83, 2978-2984.

Elvir, J.A., Wiersma, G.B., Day, M.E., Greenwood, M.S., Fernandez, I.J., 2006. Effects of enhanced nitrogen deposition on foliar chemistry and physiological processes of forest trees at the Bear Brook Watershed in Maine. Forest Ecology and Management 221, 207-214.

Elvir, J.A., Wiersma, G.B., Bethers, S., Kenlan, P., 2010. Effects of chronic ammonium sulfate treatment on the forest at the Bear Brook Watershed in Maine. Environmental Monitoring and Assessment 171, 129-147.

Epron, E., Laclau, J-P., Almeida, J.C.R., Gonçalves, J.L.M., Ponton, S., Sette, Jr. C.R., Delgado-Rojas, J.S., Bouillet, J-P., Nouvellon, Y., 2012. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical Eucalyptus plantations? Tree Physiology 32, 667-679.

Erel, R., Yermiyahu, U., Opstal, J.V., Ben-Gal, A., Schwartz, A., Dag, A., 2013. The importance of olive (*Olea europea* L.) tree nutritional status on its productivity. Scientia Horticulturae 159, 8-18.

Ericsson, T., Rytter, L., Linder, S., 1992. Nutritional dynamics and requirements of short rotation forests. In: Mitchell, Ford-Robertson, Hinckley, Sennerby-Forsse, eds, Ecophysiology of short rotation forest crops. London and New York: Elsevier Applied Science, 35-65.

Ericsson, T., 1995. Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. Plant and Soil 168-169, 205-214.

Fabiao, A., Madeira, M., Steen, E., Katterer, T., Ribeiro, C., Araujo, C., 1995. Development of root biomass in an *Eucalyptus globulus* plantation under different water and nutrient regimes. Plant and Soil 168-169, 215-223.

Fahey, T.J., Heinz, A.K., Battles, J.J., Fisk, M.C., Driscoll, C.T., Blum, J.D., Johnson, C.E. (2016) Fine root biomass declined in response to restoration of soil calcium in a northern hardwood forest. Canadian Journal of Forest Research 46, 738–744.

Fan, Z.X., Braüning, A., Cao, K.F., 2008. Tree-ring based drought reconstruction in the central Hengduan Mountains region (China) since AD 1655. International Journal of Climatology 28, 1879-1887.

Fan, Z.X., Bräuning, A., Cao, K.F., Zhu, S.D., 2009. Growth-climate responses of high-elevation conifers in the central Hengduan Mountains, southwestern China. Forest Ecology and Management 258, 306-313.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy Sustainable Development 29, 185-212.

Faustino, L.I., Bulfe, N.M.L, Pinazo, M.A., Monteoliva, S.E., Graciano, C., 2013. Dry weight partitioning and hydraulic traits in young *Pinus taeda* trees fertilized with nitrogen and phosphorus in a subtropical area. Tree Physiology 33, 241–251.

Fehlen, N., Picard, J.F., 1994. Influence de la fertilisation sur la végétation spontanée et la croissance radiale de l'épicéa commun (*Picea abies* (L) Karst) dans une plantation adulte des Ardennes françaises. Annales des Sciences Forestières 51, 569-580.

Fleischer, K., et al. 2013. The contribution of nitrogen deposition to the photosynthetic capacity of forests. Global Biogeochemical Cycles 27, 1-13.

Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L., Baker, T.G., 2013. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. Forest Ecology and Management 288, 21-30.

Fournier, J.M., Roldan, A.M., Sanchez, C., Alexandre, G., Benlloch, M., 2005. K^+ starvation increases water uptake in whole sunflower plants. Plant Science 168, 823-829.

Garbaye, J., Leroy, Ph., 1974. Influence de la fertilisation sur la production de glands en forêt de Bercé et forêt de Boulogne. Revue Forestière Française 26, 223-228.

Garbaye, J., Leroy, Ph., Oswald, H., 1974. Premiers résultats de cinq années de fertilisation sur jeunes peuplements de chêne en forêt de Bercé. Revue Forestière Française 26, 51–58

Garbaye, J., Churin, J.L., 1997. Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. Forest Ecology and Management 98, 221-228.

Genet, H., 2009. Effets du vieillissement et de la fertilité minérale sur l'allocation du carbone entre la croissance, le stockage de réserves et la reproduction chez le chêne et le hêtre. Thèse de doctorat, Université de Nancy-Lorraine. 237p.

Gérémia, F., Nassau, M.A., 2006. Le point sur le carottage mécanisé d'arbres vivants. Le cahier des techniques de l'INRA 83-86.

Goldstein, G., Bucci, S.J., Scholz, F.G., 2013. Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? Tree Physiology 33, 238-240.

Goudet, M., 2011. Le réseau systématique de suivi des dommages forestiers en 2010. Département de la Santé des Forêts. 9p.
http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/documents/pdf/Reseau_systematique_2010.pdf

Graciano, C., Goya, J.F., Frangi, J.L., Guiamet, J.J., 2006. Fertilization with phosphorus increases soil nitrogen absorption in young plants of *Eucalyptus grandis*. Forest Ecology and Management 236, 202-210.

Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling 116, 269–283.

Granier, A., Loustau, D., Bréda, N., 2000. A generic model of forest canopy conductance dependent on cliamte, soil water availability and leaf area index. Annals of Forest Science 57, 755-765.

Green, T.H., Mitchell, R.J., 1992. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to water stress. Photosynthesis and stomatal conductance. New Phytologist 122, 627-633

Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Bussotti, F., Bonal, D., 2014. Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. Forest Ecology and Management 318, 54-61.

Hallgren, S.W., 1978. Plant-water relations in Douglas-Fir seedlings and screening selected families for drought resistance. Ph D. Oregon State University, 70 p.

Handmer, J.W., Dovers, S.R., 1996. A typology of resilience: rethinking institutions for sustainable development. Industrial and Environmental Crisis Quarterly 9, 482–511.

Harrigan, J. Martin P., 2002. Terrorism and the resilience of cities. Federal Reserve Bank of New York Economic Policy Review 8, 97–116.

Holling, C.S., 1996. Engineering Resilience versus Ecological Resilience. In: Schulze, P.E., Ed., Engineering within Ecological Constraints. National Academy Press, Washington DC, 31-43.

Hsiao, T.C., Lauchli, A., 1986. Role of potassium in plant-water relations. Advanced Plant Nutrition 2, 281-312.

Hyvönen, R., et al., 2007. The likely impact of elevated CO_2, nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. New Phytologist 173, 463-480.

Ibrahim, L., Proe, M.F., Cameron, A.D., 1997. Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. Canadian Journal of Forest Research 27, 1413-1419.

Ibrahim, L., Proe, M.F., Cameron, A.D., 1998. Interactive effects of nitrogen and water availabilities on gas exchange and whole-plant carbon allocation in poplar. Tree Physiology 18, 481-487.

IPCC, 2013. Climate Change 2013 : the physical science basis: *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp,

Jarret, P., 2004. Chênaie atlantique. Guilde des sylvicultures. Office national des forêts. Lavoisier. Paris. 335p.

Jassal, R.S., Black, T.A., Cai, T., Ethier, G., Pepin, S., Brümmer, C., Nesic, Z., Spittlehouse, D.L., Trofymow, J.A., 2010. Impact of nitrogen fertilization on carbon and water balances in a chronosequence of three Douglas-fir stands in the Pacific Northwest. Agricultural and Forest Meteorology 150, 209-218.

Johnson, D.W., Ball, J.T., Walker, R.F., 1997. Effects of CO_2 and nitrogen fertilization on vegetation and soil nutrient content in juvenile ponderosa pine. Plant ans Soil 190, 29-40.

Jonard, M., André, F., Giot, P., Weissen, F., Van der Perre, R., Ponette, Q., 2010. Thirteen-year monitoring of liming and PK fertlization effects on tree vitality in Norway spruce and European beech stands. European Journal of Forest Research 129, 1203-1211.

Keyser, T.L. Brown, P.M., 2014. Climate-growth relationships for yellow-poplar across structural and site quality gradients in the southern Appalachian Mountains. Forest Ecology and Management 329, 158-165.

Klein, R.J.T., Nicholls, R.J., Thomalla, F., 2004. Resilience to natural hazards: how useful is this concept? Environmental vulnerability assessment. EVA working paper no 9, DINAS-COAST working paper no 14.

Koerner, W., Dupouey, J-L., Dambrine, E., Benoit, M., 1997. Influence of past land use on vegetation and soils of present day forest in the Vosges Mountains, France. Journal of Ecology 85, 351-358.

Krause, K., Cherubini, P., Bugmann, H., Schleppi, P., 2012. Growth enhancement of *Picea abies* trees under long-term, low-dose N addition is due to morphological more than physiological changes. Tree Physiology 32, 1471-1481.

Laing, W., Greer, D., Sun, O., Beets, P., Lowe, A., Payn, T., 2000. Physiological impacts of Mg deficiency in *Pinus radiata*: Growth and photosynthesis. New Phytologist 146, 47-57.

Lajtha, K., Jones, J., 2013. Trends in cation, nitrogen, sulfate and hydrogen ion concentrations in precipitation in the United States and Europe from 1978 to 2010: A new look at an old problem. Biogeochemistry 116, 303-334.

Landmann, G., Bonneau, M., 1995. Forest decline and atmospheric deposition effects in the French moutains. Springer verlag. Berlin, 461p.

Lebourgeois, F., Becker, M., Bonneau, M., 1993. Influence d'une fertilisation minérale sur la croissance radiale de sapinières dépérissantes dans les Vosges. Revue Forestière Française XLV, 639-650.

Lebourgeois, F., Differt, J., Granier, A., Bréda, N., Ulrich, E., 2002. Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (Renecofor). Revue Forestière Française LIV, 407-418.

Legay, M., Ginisty, C., Bréda, N., 2006. Que peut faire le gestionnaire forestier face au risque de sécheresse ? Rendez-vous Techniques de l'ONF 11, 35-40.

Lévy, G., Becker, M., 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. Annales des Sciences Forestières 44, 403-416.

Lilleskov, E.A., Fahey, T.J., Horton, T.R., Lovett, G.M., 2002. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. Ecology 83, 104-115.

Lloret, F., Casanovas, C., Peñuelas, J., 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. Functional Ecology 13, 210–216.

Lloret, F., Keeling, E.G., Sala, A., 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. Oikos, 120, 1909-1920.

Loustau, D., Bosc, A., Colin, A., Ogée, J., Davi, H., Francois, C., Dufrêne, E., Déqué, M., Cloppet, E., Arrouays, D., Le Bas, C., Saby, N., Pignard, G., Hamza, N., Granier, A., Bréda, N., Ciais, P., Viovy, N., Delage, F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. Tree Physiology 25, 813-823.

Lovelock, C.E., Feller, L.C., McKee, K.L., Engelbretch, B.M.J., Ball, M.C. 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. Functional Ecology 18, 25–33.

Ludovici, K.H., Allen, H.L., Albaugh, T.J., Dougherty, P.M., 2002. The influence of nutrient and water availability on carbohydrate storage in loblolly pine. Forest Ecology and Management 159, 261-270.

Lundström, U.S., Bain, D.C., Taylor, A.F.S., Van Hees, P.A.W., 2003. Effects of acidification and its mitigation with lime and wood ash on forest soil processes: a review. Water, Air and Soil Pollution Focus 3, 5-28.

Nys, C., Flot J. L., 2005. La restauration des sols forestiers acides (Amendement) : Base technique, expérience pratique et contexte socio-économique. Journée d'information et de débat "pluies acides, 20 ans après" GIP ECOFOR, 13 Décembre 2015, Paris.

Manter, D.K., Kavanagh, K.L., Rose, C.L., 2005. Growth response of Douglas-fir seedlings to nitrogen fertilization: importance of Rubisco activation state and respiration rates. Tree Physiology 25, 1015-1021.

Marsalle, S., 1996. Etude dendroécologique d'un peuplement de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) fertilisé dans l'Ouest de la France (Forêt de Fougères). Rapport de DEA. Nancy, Université Henri-Poincaré, Nancy I, 13p.

Marschner, H., Kirkby, E.A., Cakmak, I., 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. Journal of Experimental Botany 47 special issue, 1255-1263.

Menzel, A. et al., 2006. European phenological response to climate change matches the warning pattern. Global Change Biology 12, 1969-1976.

Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., Vallet, P., 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. Forest Ecology and Management 339, 22-33.

Michelot, A., 2011. Croissance et $\delta^{13}C$ des cernes de trois essences forestières tempérées (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* et *Pinus sylvestris*) face aux variations climatiques à l'échelle interannuelle et saisonnière. Thèse de doctorat, Université Paris-sud 11 – Orsay, 201p.

Mulligan, D.R., 1989. Leaf phosphorus and nitrogen concentrations and net photosynthesis in Eucalyptus seedlings. Tree Physiology 5, 149-157.

Nageleisen, L-M., 2012. Guide de notation de l'aspect du houppier des arbres feuillus, dans un contexte de dépérissement : protocole DEPEFEU. Département de la santé des forêts.

Nys, C., 1989. Fertilisation, dépérissement et production de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans les Ardennes. Revue Forestière Française XLI, 336-347.

Oswald, H., 1984. Production et sylviculture du douglas en plantations. Revue Forestière Française. 36, 268-278.

Office national des forêts, 2010. Sylviculture des chênaies dans les forêts publiques françaises. Rendez-vous Techniques de l'ONF, hors-série n° 5, 72p.

Office national des forêts, 2012-2013. Changement climatique et évolution des usages du bois, quelles incidences sur nos orientations sylvicoles ? Rendez-vous Techniques de l'ONF, 38. 118p.

Parke, J.L., Linderman, R.G., Black, C.H., 1983. The role of ectomycorrhizas in drought tolerance of Douglas-fir seedlings. New Phytologist 95, 83-95.

Pasho, E.J., Camamero, J., Vicente-Serrano, S.M., 2012. Climatic impacts and drought control of radial growth and seasonal wood formation in *Pinus halepensis*. Trees 26, 1875-1886

Peaslee, D.E., Moss, D.N., 1966. Photosynthesis in K- and Mg-Deficient Maize (*Zea mays* L.) Leaves. Soil Science Society of America Proceedings 30, 220-223.

Penning De Vries, F.W.T., 1975. The Cost of maintenance process in plant cell. Annals of Botany 39, 77-92.

Petroff, A., 2014. Dépérissement du chêne en forêt domaniale de Tronçais. Mémoire de stage de BTS. 29p.

Pettigrew, W.T., 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. Physiologia Plantarum 133, 670-681.

Philippe, G.,1990. Intensification de la production de glands sur chêne sessile deux ans après une fertilisation complète : Forêt Domaniale de Loches (37). Document interne, CEMAGREF.

Picard, J.F., Becker, M., Nys, N., Dupouey, J.L., 1999. Evolution à moyen terme de la croissance radiale de l'épicéa et du hêtre en relation avec la fertilisation/amendement : analyse dendroécologique. Revue Forestière Française, 51, 197-218.

Príncipe, A., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Struwe, T., Wilmking, M., Kreyling, J., 2017. Low resistance but high resilience in growth of a major deciduous forest tree (*Fagus sylvatica* L.) in response to late spring frost in southern Germany. Trees 31, 743-751.

Puech, J., 2009. Mise en valeur de la forêt française et développement de la filière bois. Paris, 75p.

Ranger, J., Badeau, V., Dambrine, E., Dupouey, J-L., Nys, C., Party, J-P., Turpault, M-P., Ulrich, E., 2000. Evolution constatée des sols forestiers au cours des dernières décennies. Revue forestière française LII, 49-70.

Ranger, J., Colin-Belgrand, M., Nys, C., 1995. Le cycle biogéochimique des éléments majeurs dans les écosystèmes forestiers. Etude et Gestion des Sols 2, 119-134.

Rineau, F., Maurice, J-P., Nys, C., Voiry, H., Garbaye, J., 2010. Forest liming durably impact the communities of ectomycorrhizas and fungal epigeous fruiting bodies. Annals of Forest Science 67, 110-122.

Riou-Nivert, Ph., 2015. Adaptation au changement climatique et gestion forestière. In : Observatoire National sur les Effets du Réchauffement Climatique. L'arbre et la forêt à l'épreuve d'un climat qui change. La documentation Française, Paris. 79-107.

Robles Leon, R.A., 2013. La fertilisation du sol modifie-t-elle la croissance radiale des arbres en conditions de sécheresse ? Mémoire de stage de Master 2. AgroParisTech Montpellier, 83p.

Running, S.W., 1976. Environmental control of leaf water conductance in conifers. Canadian Journal of Forest Research 6, 104-112.

Ryan, M.G., Gower, S.T., Hubbard, R.M., Waring, R.H., Gholz, H.L., Cropper, W.P., Running, S.W., 1995. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. Oecologia 101, 133-140.

Samuelson, L.J., Farris, M.G., Stokes, T.A., Coleman, M.D., 2008. Fertilization but not irrigation influences hydraulic traits in plantation-grown loblolly pine. Forest Ecology and Management 255, 3331 – 3339.

Sardin, T., 2008. Chênaies continentales. Guilde des sylvicultures. Office National des Forêts. Lavoisier. Paris. 455 p.

Sergent, A-S., 2012. Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas. Thèse de doctorat, Université d'Orléans. 203 p.

Sergent, A-S., Rozenberg, P., Bréda, N., 2014. Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. Annals of Forest Science 71, 697-708.

Shao, H-B., Chu, L-Y., Jaleel, C.A., Zhao, C-X., 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. C. R. Biologies 331, 215-225.

Sikström, U., 1997. Effects of low-dose liming and nitrogen fertilization on stemwook growth and needle properties of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. Forest Ecology and Management 95, 261-274.

Sun, O.J., Gielen, G.J.H.P., Sands, R., Smith, C.T., Thorn, A.J., 2001. Growth, Mg nutrition and photosynthetic activity in *Pinus radiata* evidence that NaCl addition counteracts the impact of low Mg supply. Trees 15, 335-340.

Talhelm, A.F., Pregitzer, K.S., Burton, A.J., 2011. No evidence that chronic nitrogen additions increase photosynthesis in mature sugar maple forests. Ecological applications 21, 2413-2424.

Thiffault, E., Hannam, K.D., Paré, D., Titus, B.D., Hazlett, P.W., Maynard, D.G., Brais, S., 2011. Effects of forest biomass harvesting on soil productivity in boreal and temperate forests – A review. Environmental review 19, 278-309.

Thomas, D.S., Montagu, K.D., Conroy, J.P., 2006. Leaf inorganic phophorus as a potential indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings. Forest Ecology and Management 223, 267-274.

Thurm, E.A., Uhl, E., Pretzsch, H., 2016. Mixture reduces climate sensitivity of Douglas-fir stem growth. Forest Ecology and Management 376, 205-220.

Tomlinson, G.H., 2003. Acidic deposition, nutrient leaching and forest growth. Biogeochemistry 65, 51-81.

Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., 2008. Short term nitrogen deprivation increases field performance in nursery seedlings of Mediterranean woody species. Journal of Arid Environment 72, 879-890.

Trubat, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., 2011. Nutrient deprivation improves field performance of woody seedlings in a degraded semi-arid shrubland. Ecological Engineering 37, 1164-1173.

Van der Heijden, G., Legout, A., Nicolas, M., Ulrich, E., Johnson, D.W., Dambrine, E., 2011. Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains (France) facing atmospheric deposition and sylvicultural change. Forest Ecology and Management 261, 730-740.

Van der Heijden, G., Legout, A., Pollier, B., Mareschal, L., Turpault, M-P., Ranger, J., Dambrine, E., 2013. Assessing Mg and Ca depletion from broadleaf forest soils and potential causes – A case study in the Morvan Mountains. Forest Ecology and Management 293, 65-78.

Van de Weg, M.J., Shaver, G.R., Salmon, V.G., 2013. Contrasting effects of long term versus short-term nitrogen addition on photosynthesis and respiration in the Arctic. Plant Ecology 214, 1273-1286.

Warren, C.R., Dreyer, E., Adams, M.A., 2003. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. Trees 17, 359-366.

Wright, S.J., Yavitt, J.B., Wurzburger, N., Turner, B.L., Tanner, E.V.J., Sayer, E.J., Santiago, L.S., Kaspari, M., Hedin, L.O., Harms, K.E., Garcia, M.N., Corre, M.D., 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. Ecology 92, 1616-1625.

Zhao, C., Liu, Q., 2012. Effects of soil warming and nitrogen fertilization on leaf physiology of *Pinus tabulaeformis* seedlings. Acta Physiologiae Plantarum 34, 1837-1846.

Résumé

Peut-on modifier les trajectoires de croissance du chêne sessile et du sapin de Douglas suite à une sécheresse en modulant la fertilité du sol ?

Mots-clés : Fertilisation et amendement, croissance radiale, modèle bioclimatique, résilience, bilan hydrique, δ13C, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Pseutotsuga menziesii* (Mirb.) Franco.

La fertilisation et les amendements sont des pratiques courantes en agronomie dont l'intérêt a été prospecté dans le domaine forestier. Des dispositifs expérimentaux de fertilisation ont été mis en place et étudiés par le passé. Le but de ces dispositifs était de déterminer si l'apport d'éléments nutritifs dans des milieux forestiers initialement pauvres ou acides pouvait augmenter la croissance voire restaurer l'état des cimes des arbres en situation de dépérissement. Par ailleurs, des études physiologiques ont montré l'implication de l'eau dans l'absorption des éléments nutritifs du sol et leur transport par la sève brute mais aussi via des effets combinés dans divers processus tels que la croissance cellulaire ou la régulation stomatique. Récemment, des épisodes de sécheresse extrême, responsables de vagues de dépérissement sur de nombreuses essences forestières, ont suscité l'inquiétude des gestionnaires. De plus, les modèles climatiques prédisent une augmentation de fréquence et d'intensité de l'aléa sécheresse dans un futur proche et la gestion forestière doit être adaptée pour y faire face. Dans ce contexte et grâce aux connaissances déjà acquises sur les interactions entre nutrition minérale et hydrique, nous cherchons à savoir si l'apport d'éléments nutritionnels pourrait atténuer les effets négatifs des déficits hydriques en agissant à la fois sur les capacités à supporter les sécheresses et à retrouver des niveaux de croissance optimale après l'aléa, c'est-à-dire améliorer la résilience des arbres. A l'inverse, la vulnérabilité des arbres aux déficits hydriques se trouverait-elle augmentée ? Pour répondre à cette problématique, nous avons exploité des dispositifs expérimentaux de fertilisation situés dans trois forêts en France sur deux essences forestières, le chêne sessile et le sapin de Douglas. Sur chacun de ces sites, des arbres sélectionnés ont été carottés à cœur afin de tracer les variations annuelles de croissance radiale à partir de mesures des largeurs de cernes. Ces courbes de croissance ont servi de base au calcul des indices de résistance, récupération et résilience de la croissance à des déficits hydriques du sol, calculés quant à eux à l'aide du modèle de bilan hydrique BILJOU©. Sur le site de Bercé, l'efficience d'utilisation de l'eau a de plus été appréhendée à partir du $\delta^{13}C$ contenu dans le bois final des cernes. La croissance radiale des chênes de Bercé et de Tronçais a significativement été augmentée par la fertilisation et les variations interannuelles de croissance ont été modélisées par le climat et le déficit hydrique du sol. La croissance du sapin de Douglas quant à elle n'a que très peu été augmentée par l'apport en nutriments en forêt des Potées. Par ailleurs, cette analyse montre que la stimulation de croissance par la fertilisation est transitoire : moins de 10 ans après l'apport d'éléments nutritifs à Bercé et 20 ans à Tronçais, plus aucun effet sur la croissance ne subsiste. Malgré cet effet positif transitoire sur les croissances radiales du chêne, aucune différence entre les traitements sur les capacités des arbres à résister et récupérer après des épisodes de sécheresse. Les résistance et récupération de la croissance sont dépendantes de l'intensité et de la durée du déficit hydrique, donc de la sévérité de l'aléa et non de l'apport de nutriments. Ces résultats corroborent les analyses du $\delta^{13}C$ dans les cernes des chênes qui, là encore, ne sont significativement corrélées qu'avec le climat et sont indépendantes du traitement. L'absence de modification de la résilience entre les traitements, quel que soit le site et l'essence étudiés, est discutée. Plus largement, ces travaux interrogent le concept de résilience et son utilisation en dendroécologie.

Can we modify growth trajectories of sessile oak and Douglas fir following drought by changing the soil fertility?

Key-words: Fertilization and liming, radial growth, bioclimatic model, resilience, water balance, δ13C, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Pseutotsuga menziesii* (Mirb.) Franco.

Fertilization and liming are usual practices in agronomy but uncommon in forestry. Experimental liming or fertilization in forest were tested in the 1970's. The initial aim of these experimentations was to determine if the addition of nutrients on poor or acidic forest soil could increase tree growth or even restore crown condition in case of decline. Physiological studies have established the implication of water availability in soil nutrients uptake and their transport in the sap and also via combined effects in various processes such as cell growth or stomatal control. Recently, extreme drought events responsible of many forest species diebacks have aroused the concern of forest managers. In addition, climate models predict an increase in the frequency and intensity of drought hazards in the future and forest management must be adapted to face them. In this context, and thanks to the current knowledge on the interactions between mineral and water alimentation, we investigate whether nutrient supply could mitigate the negative effects of water deficits by increasing the capacity 1/ to withstand droughts and 2/ to recover optimum growth after the drought induced crisis, *i.e.* to improve the resilience of trees. Conversely, would the vulnerability of trees to water deficits be increased? To answer this question, we investigated fertilization experiments located in three forests in France and applied on two species, sessile oak and Douglas fir. On each of these sites, selected trees were cored to the pith to determine the annual variations of radial growth from measurements of the tree-rings widths. These growth variations were used as a basis to the calculation of resistance, recovery and resilience indices to drought events, which were quantified using a soil water deficit index computed by the water balance model BILJOU©. On the site of Bercé, the water-use efficiency was estimated from the $\delta^{13}C$ of the latewood. Retrospective analyses shown that the radial growth of oak trees in Bercé and Tronçais was significantly increased after the fertilization. Radial growth was then modelled from climate and soil water deficit. Douglas fir radial growth was slightly impacted by the nutrient supply in the Potées site. This analysis highlights the time-limited effect of this nutrient supply on the growth stimulation: no effect subsists more than 10 years after nutrient supply in Bercé and more than 20 years in Tronçais. Despite this transient effect on oak growth, no differences between treatments on the capacity of trees to resist and to recover after drought events was observed. The main factors influencing resistance and recovery of growth were the soil water deficit intensity and duration. These results corroborate $\delta^{13}C$ analyzes in oak rings, which, again, were only significantly correlated with climate and were independent of treatment. The lack of modification of the resilience between the treatments, whatever the site and the species studied, is discussed. More broadly, the concept of resilience and its use in dendroecology are questioned.