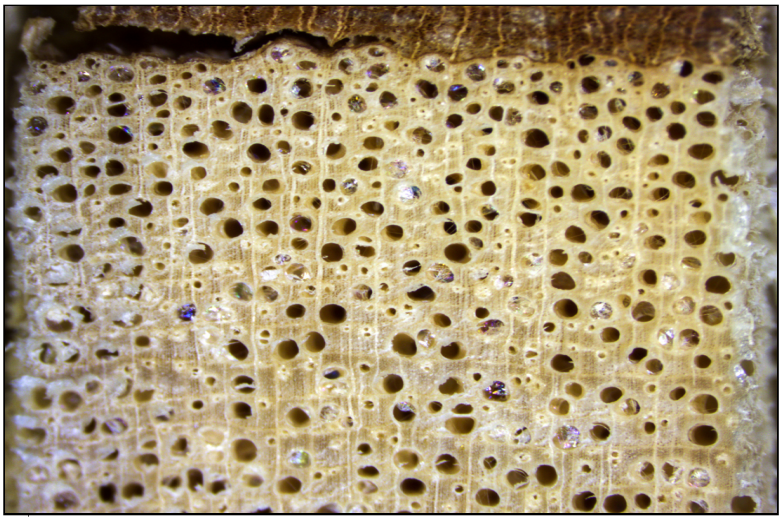
UNIL | Université de Lausanne
Faculté des géosciences
et de l'environnement

Travail de Bachelor

Impact de la chalarose sur la croissance radiale du frêne commun

Arnaud Steiner

Sous la direction du Dr Pascal Vittoz



Travail de Bachelor | juin - 2021

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Pascal Vittoz, maître d'enseignement et de recherche à l'institut des dynamiques de la surface terrestre (IDYST) à l'Université de Lausanne, d'avoir accepté de me suivre pour ce présent travail ainsi que pour sa disponibilité, ses remarques et conseils qui m'ont guidé durant l'élaboration de ce travail.

Je remercie également Lila Siegfried pour son aide et sa disponibilité lors des cinq jours de terrain et tout au long du semestre, ainsi que Manon Pasch pour son aide lors du terrain.

Je remercie également la Commission scientifique de la Grande Cariçaie de m'avoir octroyé l'autorisation de faire mes carottages dans ses réserves.

Mes remerciements vont également à Javier Del Hoyo (doctorant FNS à l'IDYST) et à Virginia Ruiz-Villanueva (professeure assistante Eccellenza) qui m'ont conseillé et guidé au début de ce travail.

Finalement, je remercie également Stefan Klesse du WSL d'avoir partagé ses données sur les frênes, ainsi que pour sa disponibilité.

Résumé

La chalarose (*Hymenoscyphus fraxineus*) est un champignon d'origine asiatique introduit au début des années 1990 dans l'est de l'Europe. Ce champignon s'est ensuite répandu au travers de l'Europe. Il a été détecté en Suisse pour la première fois en 2008. Ce pathogène est connu pour causer le dépérissement du frêne commun (*Fraxinus excelsior*). Seul un faible pourcentage de la population des frênes (entre 1 et 5%) est résistant face à ce pathogène. Cette surmortalité de la population des frênes vient s'inscrire dans un contexte de perte de biodiversité globale, causée entre autres par le changement climatique, la fragmentation du paysage, et à la disparition d'écosystèmes vulnérables.

Ce présent travail s'intéresse à l'impact de la chalarose sur la croissance radiale du frêne commun sur la rive sud du lac de Neuchâtel, dans les réserves de la Grande Cariçaie. De plus, le rôle du climat comme facteur limitant la croissance radiale est également abordé.

Pour ce faire, six frênaies ont été sélectionnées dans les réserves de la Grande Cariçaie. Des carottages ont été réalisés sur dix arbres dans chacune des frênaies. Les cernes des carottes ont ensuite été mesurés puis moyennés. De ce fait, une chronologie de croissance moyenne a été obtenue pour chacune des six frênaies.

Ce travail a pu mettre en avant que les facteurs climatiques favorisant la croissance du frêne sont des automnes et des printemps où les pluies sont abondantes, ainsi que des étés chauds.

La croissance radiale des dix dernières années, influencée par l'arrivée de la chalarose, a été réduite de près de moitié comparée à la décennie précédant l'apparition de ce pathogène.

Les résultats obtenus tendent à montrer qu'avec la méditerranéisation du climat suisse dû au changement climatique, les frênes pourraient bénéficier d'un climat qui leur est plus favorable. La diminution de croissance observée dans tous les arbres carottés tendrait à indiquer que la chalarose est présente dans les six frênaies sélectionnées, quand bien même les arbres ne montraient pas ou peu de symptômes.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION **1**

HYMENOSCYPHUS FRAXINEUS 1
Nomenclature *1*
Pathogénicité et cycle de reproduction *1*
Historique de la dissémination de la chalarose en Europe *3*
DENDROCHRONOLOGIE, DENDROCLIMATOLOGIE ET DENDROÉCOLOGIE 4
CHANGEMENT CLIMATIQUE 6
PROBLÉMATIQUE 7

MÉTHODE **8**

SITES D'ÉTUDE 8
TERRAIN 8
PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS ET NUMÉRISATION DES DONNÉES 10
CALIBRATION DES DONNÉES 11
Interdatation *11*
Première interdatation *11*
Standardisation *12*
Deuxième interdatation *12*
DENDROCLIMATOLOGIE 13
IMPACT DE LA CHALAROSE 14
Croissance radiale *14*
Croissance moyenne par segment *14*
Comparaison entre classes *14*
Reconstruction au travers du facteur climatique limitant *15*

RÉSULTAT **16**

CHRONOLOGIES 16
DENDROCLIMATOLOGIE 19
IMPACT DE LA CHALAROSE 22
Croissance radiale *22*
Croissance moyenne par périodes de 10 ans *24*
Test de Wilcoxon-Mann-Whitney *26*
Reconstruction à partir d'un facteur limitant *26*

DISCUSSION **28**

CROISSANCE 28
CLIMAT 28
CHALAROSE 30
DEVENIR DES FRÊNAIES 32
FIABILITÉ DES DONNÉES 33
Préparation et numérisation des données *33*
Dendroclimatologie *34*
Chalarose *35*

CONCLUSION **36**

BIBLIOGRAPHIE **38**

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURE 1 : CYCLE DE REPRODUCTION DE LA CHALAROSE. 2
FIGURE 2 : COLONISATION DE L'EUROPE PAR LA CHALAROSE. 3
FIGURE 3 : DISPERSION DE LA CHALAROSE AU TRAVERS DE LA SUISSE. 4
FIGURE 4 : PRINCIPE DE LA RECONSTRUCTION DENDROCLIMATOLOGIQUE. 5
FIGURE 5 : LOCALISATION DES DIFFÉRENTES STATIONS ET ARBRES CAROTTÉS. 8
FIGURE 6 : CROISSANCE MOYENNE DE CHACUNE DES SIX STATIONS. 16
FIGURE 7 : RWI MOYEN DES SIX STATIONS 17
FIGURE 8 : CHRONOLOGIES DE CROISSANCE MOYENNE (MCS) 18
FIGURE 9 : CROISSANCE RADIALE MOYENNÉE POUR LES 5 CLASSES DE SANTÉ. 22
FIGURE 10 : CROISSANCE RADIALE POUR LA STATION 283. 23
FIGURE 11 : CROISSANCE RADIALE MOYENNE POUR LES CATÉGORIES « SAIN » ET « MALADE » 24
FIGURE 12 : CROISSANCE RADIALE MOYENNE PAR PÉRIODES DE 10 ANS POUR LA CLASSE 5 DE LA MCS. 25
FIGURE 13 : COMPARAISON ENTRE LA CLASSE « SAIN » (EN HAUT) ET « MALADE » (EN BAS) PAR PERIODES DE 10 ANS (DONNEES BRUTES). 25
FIGURE 14 : TEST DE WILCOXON-MANN-WHITNEY ENTRE LES MOYENNES ANNUELLES DE CROISSANCES DES CLASSES « SAIN » ET « MALADE ». 26
FIGURE 15 : MODÉLISATION DE LA CROISSANCE ATTENDUE DES CERNES À PARTIR D'UN FACTEUR LIMITANT 27
FIGURE 16 : ÉCHANTILLONS NON-APLANI (GAUCHE) ET CHALAROSÉ (DROITE). 34

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 : DESCRIPTION DES CLASSES SELON L'ÉTAT DE SANTÉ GÉNÉRALE 9
TABLEAU 2 : CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES DES STATIONS 9
TABLEAU 3 : APERÇU DES ÂGES DES STATIONS. 19
TABLEAU 4.1 : CORRÉLATIONS ENTRE LES STATIONS ET DIFFÉRENTS FACTEURS CLIMATIQUES. 20
TABLEAU 4.2 : SUITE DES CORRÉLATIONS AVEC LES FACTEURS CLIMATIQUES. 21
TABLEAU 5 : NOMBRE DE CORRÉLATIONS TOTAL COMPARÉ AU NOMBRE DE CHRONOLOGIES DIFFÉRENTES POUR LES QUATRES FACTEURS CLIMATIQUES. 21

Sauf contre-indication, toutes les illustrations et tableaux sont personnels.

Introduction

Le changement climatique et la mondialisation, avec comme effet l'introduction de nouvelles espèces envahissantes ou pathogènes, ont un effet marqué sur les écosystèmes, en modifiant les conditions biotiques et abiotiques. Certaines plantes indigènes se voient fortement menacées par l'introduction de pathogènes. C'est le cas du frêne commun (*Fraxinus excelsior*) avec l'introduction de la chalarose (*Hymenoscyphus fraxineus*) au début des années 1990 dans l'est de l'Europe (McKinney et al., 2014). Ce champignon a un pouvoir pathogénique élevé et menace sérieusement les populations des frênes européens.

Hymenoscyphus fraxineus

Nomenclature

Le champignon causant le dépérissement des pousses de frênes a été décrit pour la première fois par Kowalski (2006) comme nouvelle espèce, nommée *Chalara fraxinea (sp. nov)*. Par la suite, il a été découvert qu'il s'agissait de la forme asexuée. La forme sexuée a été décrite sous le nom de *Hymenoscyphus pseudoalbidus* (Kowalski, 2006). La combinaison du genre ainsi que de la première épithète décrivant le champignon a été combinée. Le nom scientifique *Hymenoscyphus fraxineus* a été retenu pour parler du champignon causant le dépérissement des pousses de frênes (Baral et al., 2014). Dans le cadre de ce travail, le nom chalarose sera également utilisé afin de parler de *H. fraxineus*.

Pathogénicité et cycle de reproduction

La pathogénicité de *H. fraxineus* a été démontrée par Kowalski et Holdenrieder (2009). Les symptômes principaux causés par ce pathogène sont un déficit foliaire (plus ou moins important), des nécroses au collet, la présence de gourmands le long du tronc, généralement un houppier peu garni (Pautasso et al., 2013 ; Skovsgaard et al., 2017). En Europe, *Fraxinus excelsior* et *F. augustifolia* constituent la niche écologique principale de ce pathogène. La plupart des arbres infectés par ce champignon dépérissent, et finissent par mourir. Entre 1 et 5% de la population de frêne montrerait une tolérance envers ce pathogène. La résistance à ce champignon proviendrait d'une variation génétique au sein de la population de frênes (Goudet et Piou, 2012 ; Kjær et al., 2012 ; McKinney et al., 2014 ; Skovsgaard et al., 2017). De plus, une sénescence précoce des feuilles tendrait également à diminuer la contamination de *F. excelsior* par *H. fraxineus* (Landolt et al., 2016).

Les spores de *H. fraxineus* se disséminent par le vent et peuvent infecter les feuilles (figure 1). Le pathogène se développera alors en direction de la tige. Des nécroses peuvent apparaître et le transport d'eau vers les rameaux infectés devient difficile. Les feuilles sèches tombent dans la litière. *H. fraxineus* se loge dans les pétioles de ces feuilles mortes pour passer la saison hivernale et commencer son cycle de reproduction durant la saison de croissance suivante (Landolt et al., 2016).

Le cycle de reproduction de *H. fraxineus* est en partie dépendant de l'humidité de l'air et la température (Skovsgaard et al., 2017). En effet, ce pathogène a besoin d'une bonne humidité de l'air afin de sporuler de manière optimale (Grosdidier, 2017). *H. fraxineus* se développe dans des températures comprises entre 5 et 30°C. L'optimum de croissance se situe vers 20°C. Une température plus grande que 35°C arrête le métabolise du pathogène et peut provoquer sa mort si cette température se maintient pendant plus de 10 heures (Hauptman et al., 2013).

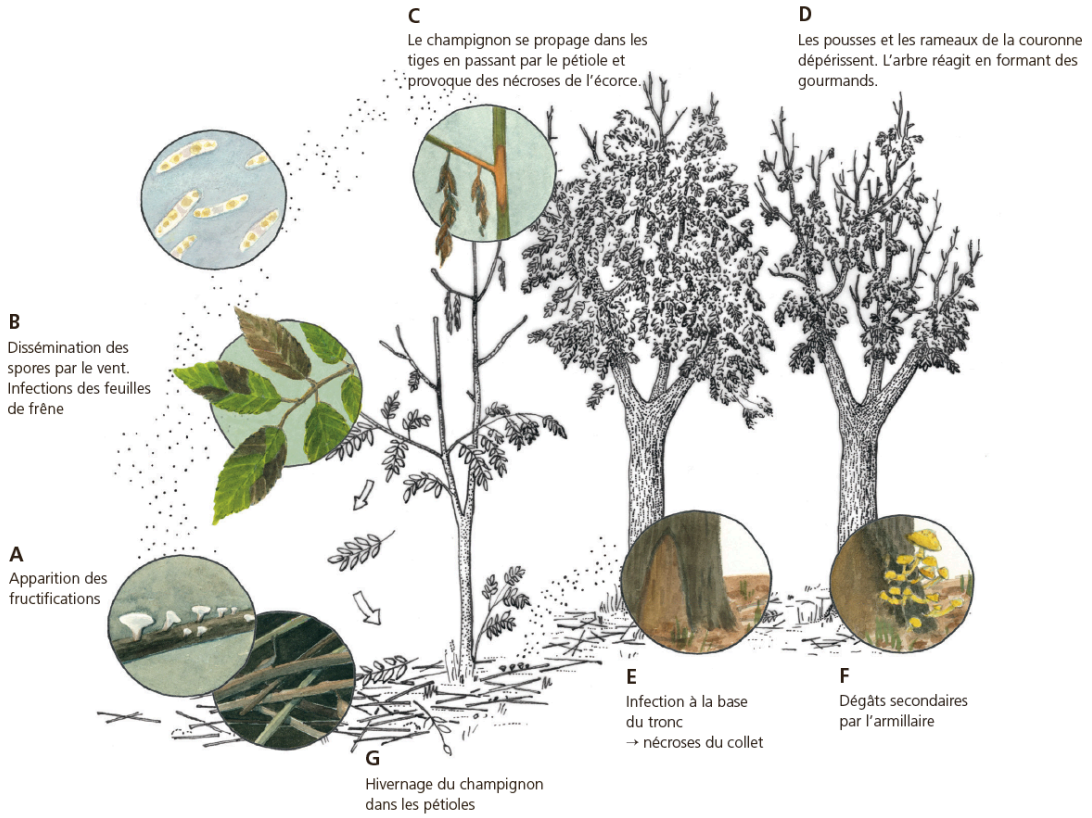


Figure 1 : Cycle de reproduction de la chalarose.
La chalarose se reproduit sur les pétioles des feuilles. Une fois la fructification réalisée, les spores sont disséminées par le vent et peuvent infecter les feuilles d'un autre frêne, causant leur dépérissement par obstruction des vaisseaux.
Source de la figure : https://www.waldwissen.net/fr/economie-forestiere/gestion-des-degats/champignons-et-nematodes/deperissement-des-pousses-du-frene, consulté le 24.04.2021

Historique de la dissémination de la chalarose en Europe

D'origine japonaise (Zhao et al., 2012), *H. fraxineus* a été observé pour la première fois en Europe de l'Est (Pologne et Lituanie) dans les années 1990 (McKinney et al., 2014). Depuis cette date, ce pathogène s'est répandu au travers de l'Europe (figure 2), entrainant une surmortalité dans les populations de frêne.

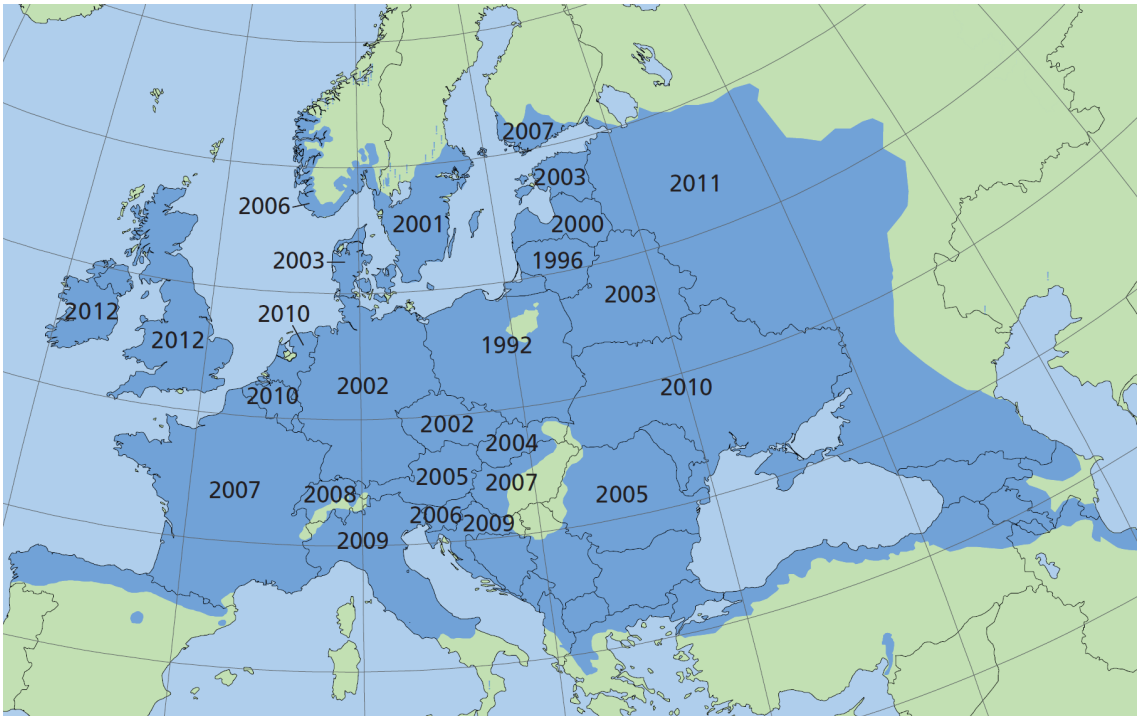


Figure 2 : Colonisation de l'Europe par la chalarose.
Les dates indiquent l'année où la chalarose a été signalée pour la première fois dans le pays et la zone bleu indique la répartition naturelle du frêne en Europe (© EUFORGEN).
Source de la figure : https://www.waldwissen.net/fr/economie-forestiere/gestion-des-degats/champignons-et-nematodes/deperissement-des-pousses-du-frene, consulté le 24.04.2021

Ce champignon a été observé pour la première fois dans le nord-ouest de la Suisse en 2008 (figure 3). En 2015, le pathogène a été observé au sud du Tessin, couvrant ainsi la quasi-totalité des habitats disponibles en Suisse (Queloz et al., 2017).

Le frêne est la troisième espèce d'arbre caducifolié la plus abondante en Suisse après l'érable et le hêtre (Brändli et al., 2020). Cette espèce possède en outre un rôle écologique important dans les écosystèmes avec certaines espèces dépendantes de la présence du frêne (Lobo et al., 2014). Le frêne a une répartition naturelle importante au travers de

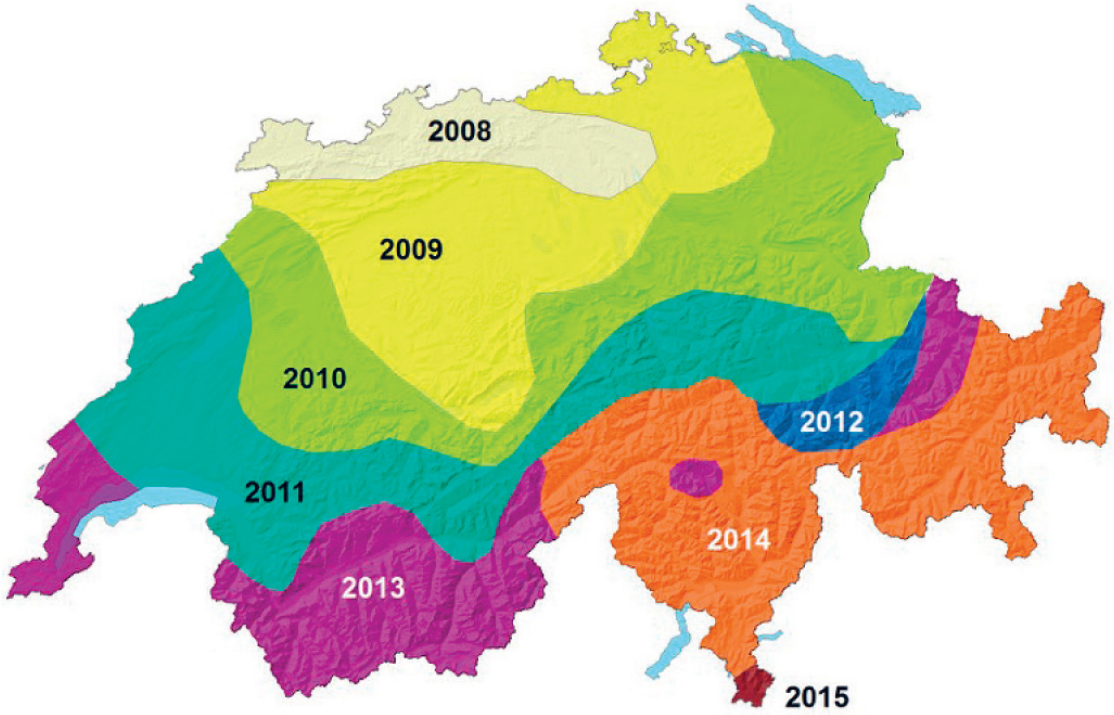


Figure 3 : Progression de la chalarose au travers de la Suisse.
Les couleurs, associées à une date, indiquent en quelle année les zones ont été touchées. En 2015, la chalarose était observée sur l'ensemble du territoire.
Source de la figure : https://www.waldwissen.net/fr/economie-forestiere/gestion-des-degats/champignons-et-nematodes/deperissement-des-pousses-du-frene, consulté le 24.04.21

l'Europe, et est capable de s'adapter dans différents milieux (zones alluviales, pentes de montagne, zones de plaine, etc.). Il est le plus présent dans les zones tempérées d'Europe, et est absent des zones les plus sèches telles que la péninsule ibérique (excepté au nord de cette région) et les zones les plus froides telles que les régions boréales (Beck et al., 2016). En plus de son importance écologique, le frêne est également une ressource économique (Pautasso et al., 2013). De ce fait, comprendre les dynamiques liées à la croissance et au dépérissement du frêne est important, tant d'un point de vue écologique qu'économique.

Dendrochronologie, dendroclimatologie et dendroécologie

La dendrochronologie et les disciplines liées (dendroclimatologie, dendroécologie) ont un champ d'applications relativement large allant de la datation d'œuvres historiques, à la reconstitution du climat passé, en passant par une meilleure compréhension des dynamiques des écosystèmes (Munaut, 1988). La croissance de l'arbre est influencée par des facteurs biotiques (parasites, concurrences avec d'autres plantes) et abiotiques (composition physico-chimique du sol, climat, perturbations locales). Le cerne formé chaque année reflète l'influence combinée de ces différents facteurs, mais plus

généralement du ou des facteurs limitants (Touchan et al., 2005). De manière générale, les facteurs limitants sont la température dans les climats froids et l'eau dans les climats chauds (Vittoz et al., 2008).

La dendroclimatologie est la discipline qui s'intéresse à la relation cerne-climat. Le postulat de base de ce champ d'études est le fait que la relation cerne-climat est linéaire (Fritts, 1976). De ce fait, si le facteur limitant à la croissance radiale de l'arbre est un facteur climatique, il est possible de pouvoir extrapoler les données climatiques en fonction de la croissance de l'arbre. Ainsi, il est possible de pouvoir reconstituer le climat passé au travers des cernes de croissance. Cette méthode est intéressante, car elle fournit des résultats avec une résolution annuelle. Bien que les reconstitutions climatiques soient dépendantes du nombre d'années que l'arbre a vécu, il est possible de remonter plus loin dans le temps en superposant les zones communes entre chronologies d'arbres (vivant ou ayant vécu dans le passé, figure 4). Une fois les périodes communes aux différentes

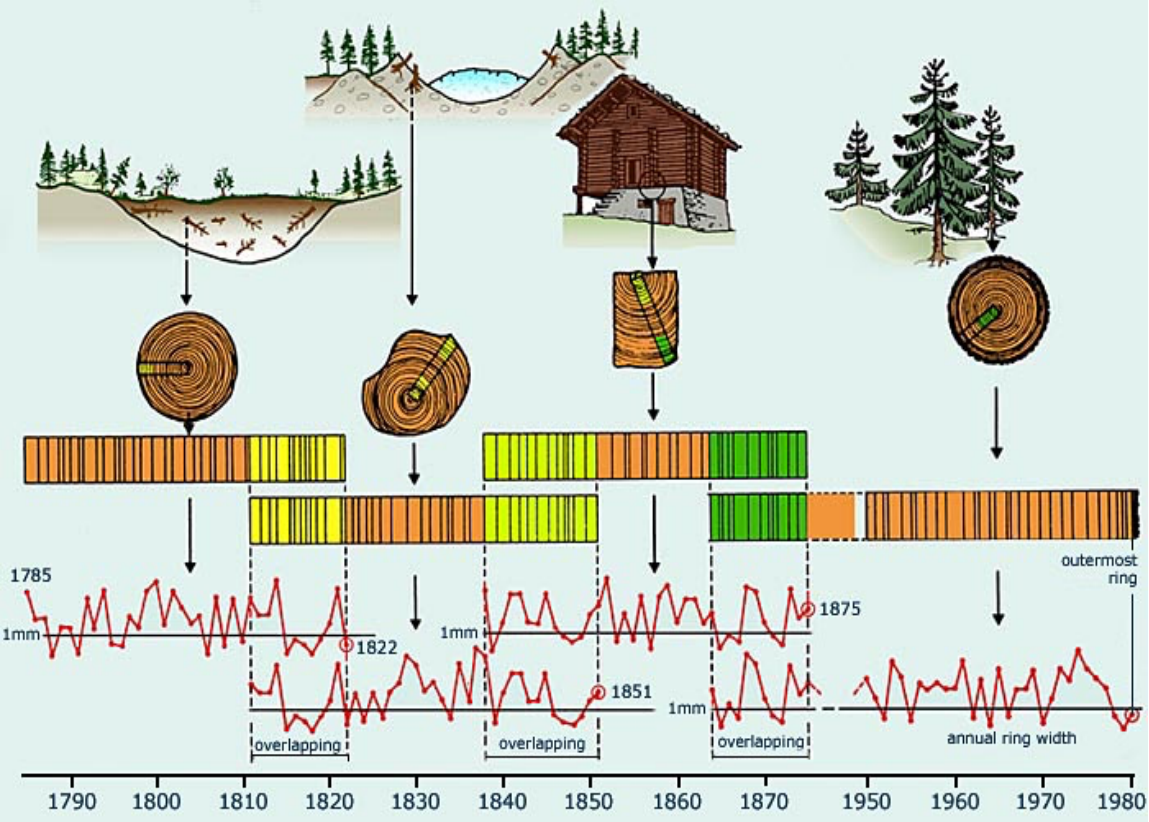


Figure 4 : Principe de la reconstruction dendroclimatologique.
Les périodes communes aux deux échantillons permettent la calibration des chronologies entre elles afin de créer une chronologie plus longue. Cela permet de reconstituer le climat passé lorsque la croissance des arbres était limitée par un facteur climatique.
Source de la figure : https://www.geo.uzh.ch/microsite/alpecole/static/course/lessons/28/28c.htm, consulté le 19.04.2021

chronologies identifiées, il est possible de créer une seule et unique chronologie résultant de l'assemblage de ces différentes chronologies. Cette technique permet de reconstituer le climat avec précision sur des périodes variant de la centaine d'années (Cufar et al., 2008 ; Mikac et al., 2018 ; Touchan et al., 2005) au millier d'années (Büntgen et al., 2005).

La dendroécologie s'intéresse aux dynamiques des écosystèmes au travers de l'analyse des cernes de croissances des arbres (Schweingruber, 1988). Bien qu'enregistrées dans les cernes, les interactions entre arbres et facteurs biotiques sont moins visibles si les facteurs biotiques ne sont pas plus limitants que les facteurs abiotiques dans la croissance radiale. Néanmoins, lorsque le facteur biotique a une influence importante sur la croissance radiale de l'arbre, son influence se retrouve dans les cernes. Ceci est notamment le cas lorsqu'un pathogène arrive dans un écosystème, ce qui a pour conséquence de diminuer la croissance radiale (Cailleret et al., 2016). De ce fait, il est possible de dater l'arrivée d'une maladie dans un écosystème au travers de l'analyse des cernes de croissance.

Changement climatique

Le climat influence la croissance des plantes, notamment au travers des précipitations et de la température. Or le relâchement massif de gaz à effet de serre est en train de modifier le climat mondial, avec une nette tendance au réchauffement (Pachauri et al., 2015). Bien que les températures augmentent à l'échelle mondiale, les changements climatiques sont plus variables à l'échelle locale. La Suisse a expérimenté une grande intensification des événements de chaleur extrême durant les dernières décennies. Le climat de la Suisse tend également à devenir méditerranéen, avec une propension à l'augmentation des pluies printanières et automnales et des étés plus chauds et secs (CH208, 2018).

Le changement climatique global influence la croissance des plantes en changeant par exemple le régime des précipitations ou les températures moyennes, compliquant ou facilitant la croissance des végétaux (CH2018, 2018). La croissance des arbres est généralement influencée par au moins un facteur climatique (Constable et Friend, 2000). De ce fait, le changement climatique global pourrait modifier ce facteur limitant et donc modifier la croissance (positivement ou négativement) des arbres. Compte tenu de l'importance des facteurs climatiques dans la croissance des végétaux, une meilleure compréhension de l'influence du climat sur le frêne commun permettra d'anticiper au

mieux les changements climatiques futurs et donc d'avoir une meilleure gestion de cette espèce.

Problématique

Le frêne commun est « *largement représenté dans les forêts alluviales de la rive sud du lac de Neuchâtel* » (Association de la Grande Cariçaie (AGC), 01.06.21). Cette espèce est donc commune dans les réserves de la Grande Cariçaie et possède une certaine importance dans ces écosystèmes. De ce fait, mieux comprendre les dynamiques concernant le frêne commun est important afin de pouvoir gérer au mieux ces réserves et anticiper les dynamiques futures de ces écosystèmes.

Ce présent travail s'intéresse au déterminisme climatique et à l'impact de la chalarose sur la croissance radiale du frêne. Le but de ce présent travail est de trouver les facteurs climatiques limitant ou favorisant la croissance des frênes dans les réserves de la Grande Cariçaie et d'estimer la diminution de la croissance radiale due à la chalarose. Il sera également intéressant de dater l'arrivée de la chalarose dans les réserves de la Grande Cariçaie. La confirmation visuelle de la présence de ce pathogène dans les réserves de la Cariçaie d'Ostende date de 2011. C'est en effet à cette date que le champignon a été observé pour la première fois sur des pétioles de l'année précédente. Il a ensuite été déterminé par analyse ADN ce qui a permis de le différencier de *Hymenoscyphus albidus*, un champignon indigène et inoffensif (F. Ayer, communication personnelle). Ce travail se basera également sur l'hypothèse que l'arrivée de la chalarose dans les réserves de la Grande Cariçaie est antérieure à l'année 2011. En effet, sur une surface autant grande que celle de la Grande Cariçaie, il faut qu'un certain nombre d'arbres soient infectés avant de pouvoir détecter ce pathogène.

Méthode

Sites d'étude

Six frênaies ont été sélectionnées de manière préférentielle par L. Siegfried dans la réserve de la Grande Cariçaie, sur la rive sud du lac de Neuchâtel afin de réaliser les carottages. Ces stations sont situées dans quatre réserves naturelles différentes à savoir, la réserve de Cudrefin (station 246 et station 273), la réserve des Grèves de la Motte (station 615), la réserve des Grèves d'Ostende et de Chevroux (station 283 et station 279) et la réserve des Grèves de Cheseaux (station 236). La figure 5 résume les positions des stations le long du lac de Neuchâtel ainsi que la disposition des arbres carottés à l'intérieur de chacune de ces stations. Les caractéristiques principales des stations sont résumées dans le tableau 2.

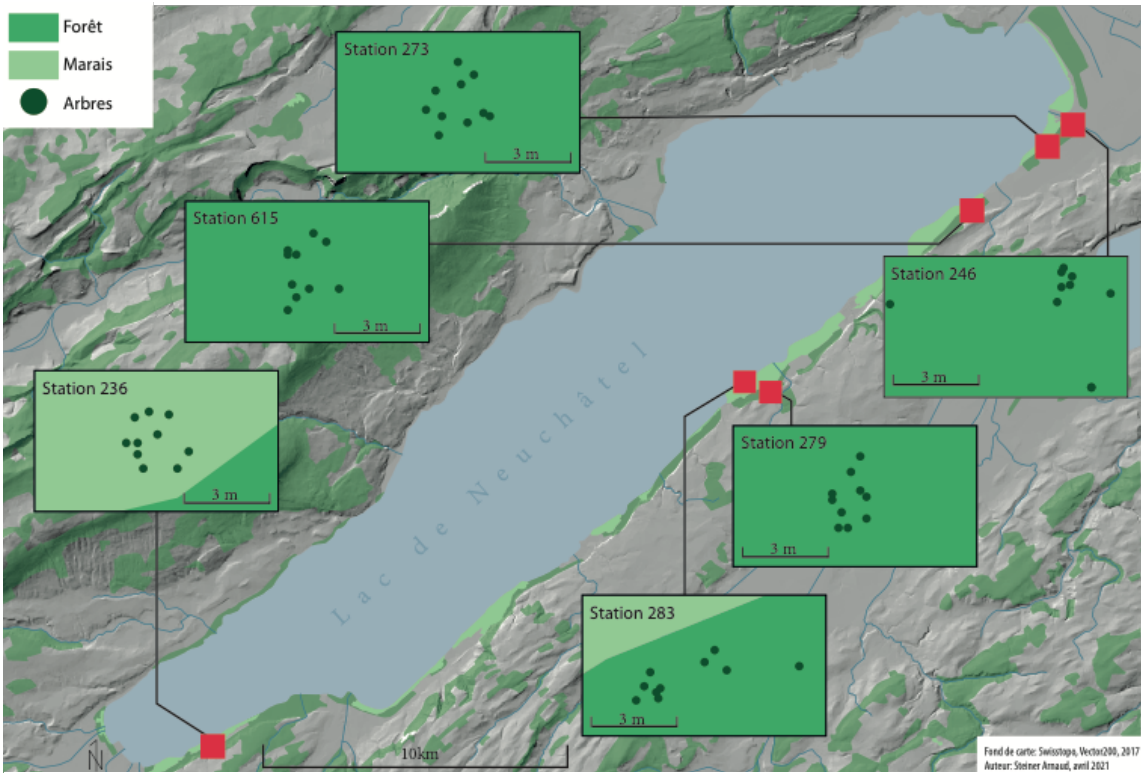


Figure 5 : Localisation des différentes stations et arbres carottés.

Le climat de la région étudiée est de type océanique. La température moyenne pour la période 1981-2010 est de 10.2°C (température moyenne de juin : 17.2°C, et de décembre : 2.3°C). Pour la même période, les précipitations moyennes mensuelles sont de 81.5 mm (MétéoSuisse, 2021).

Terrain

Pour chacune des six stations, dix frênes ont été sélectionnés. Le choix des frênes à carotter s'est porté sur ceux se rapprochant le plus du centre de chaque station et parmi

Tableau 1 : Description des classes selon l'état de santé général.
Les critères ont été élaborés avec l'aide de L. Siegfried.

Classes	Description
1	Houppier bien fourni, absence de gourmands, belle couronne, arbre en bonne santé générale
2	Houppier légèrement moins fourni, pas de gourmands, écorce intacte
3	Houppier clairsemé, quelques gourmands, écorce parfois abimée
4	Houppier dégarni, présence de gourmands, écorce abimée
5	Houppier très dégarni, ramure rachitique, écorce très abimée qui se détache par endroit, parfois arbre presque mort

ceux ayant la circonférence la plus importante. Si la santé générale des frênes variait au sein de la station, les arbres ont alors été sélectionnés pour représenter fidèlement la santé moyenne de la station. Pour chaque arbre, deux carottes ont été prélevées à hauteur de poitrine (environ 1.3 m), à l'aide d'une tarière de Pressler d'un diamètre de 5 mm. Les deux carottages ont été réalisés de manière perpendiculaire, avec une orientation nord-

Tableau 2 : Caractéristiques principales des stations

Stations	Date de prélèvement	Diamètre moyen [cm] / Écart-type	Santé moyenne	Épaisseur de l'horizon organo-minéral [cm]
236	24.11.20	24.05 / 9.44	1.2	35
246	25.11.20	31.05 / 6.17	1.2	26
273	25.11.20	27.07 / 7.80	3.4	18
279	23.11.20	22.50 / 7.12	4.2	22
283	20.11.20	30.39 / 16.00	2.4	20
615	30.11.20	18.41 / 6.11	5	16

sud pour le premier et est-ouest pour le second. Lorsque cela était possible, le carottage réalisé traversait l'arbre de part et d'autre, permettant ainsi de doubler le nombre d'échantillons disponibles par carotte. Il est à noter que sur les 120 carottages prévus, 119 ont pu être réalisés. Entre chaque arbre carotté, la tarière a été désinfectée à l'éthanol. Garder le matériel de prélèvement propre tendrait en effet à réduire les risques d'infection sur l'arbre carotté (Norton, 1998). Les trous effectués dans les arbres n'ont pas été rebouchés. Selon Helcoski et al. (2019), cette méthode est la plus efficace pour aider

l'arbre à cicatriser la blessure due au carottage. En effet, l'insertion d'un bouchon (en cire ou en bois) tendrait à augmenter les infections après un carottage (Tsen et al., 2016).

En plus des deux carottes prélevées, le diamètre de l'arbre a été mesuré à hauteur de poitrine et la position GPS relevée. Par ailleurs, une estimation de la santé générale de l'arbre a été réalisée selon une échelle allant de 1 à 5. Les critères principaux de cette échelle ont été la présence ou absence de gourmands, la taille du houppier, ainsi qu'une observation de l'écorce (bouts secs). Le tableau 1 résume les différents critères utilisés. Il est à noter que les carottages ont été réalisés entre le 20 et le 30 novembre 2020. De ce fait, aucun indice se basant sur les feuilles n'a pu être utilisé, bien que ce critère soit couramment employé afin de classifier la santé des frênes face à la chalarose (Lobo et al., 2014 ; Queloz et al., 2017 ; Vacek et al., 2015).

Préparation des échantillons et numérisation des données

Du fait de la nature poreuse des cernes, les carottes ont été aplanies avec un microtome (WSL Lab-Microtome) et non à l'aide d'une ponceuse qui aurait bouché les pores avec de la poussière. Afin de faire ressortir les cernes, entre un quart et un tiers du diamètre de chaque carotte a été enlevé. Le Lab-Microtome ne pouvant prendre que des segments de six centimètres au maximum, chaque carotte a été coupée en section de six centimètres avant d'être aplanie. Toutes les sections ont ensuite été collées sur un support en bois afin de pouvoir procéder à la suite des mesures. Malgré le soin apporté lors du collage, des espaces plus ou moins importants entre les segments se sont formés.

La mesure des cernes a été réalisée à l'aide d'une Linetab™, précise à 0.01 mm. Chaque fois qu'un espace entre deux segments s'est présenté, la carotte a été bougée manuellement sur la longueur de l'espace afin de comptabiliser uniquement la largeur des cernes. Lorsque la carotte n'a pas traversé l'arbre par le centre, un certain nombre d'années manquent pour calculer l'âge exact de l'arbre. Certaines méthodes permettent d'estimer le nombre de cernes manquants, mais elles partent de l'hypothèse que l'arbre à une croissance circulaire (Lebourgeois et Mérian, 2012). Ces méthodes n'ont pas été utilisées. De ce fait, la plupart les âges calculés sont sous-estimés de quelques années par rapport à l'âge réel de l'arbre. Compléter l'âge des arbres n'apportait pas d'informations supplémentaires pertinentes dans le cadre de ce travail. En effet, dans le cadre de ce travail, une estimation précise à quelques années près a été suffisante lorsque l'âge des arbres a été requis.

Afin de s'assurer de la précision des mesures des cernes, les échantillons de la station 283 ont été mesurés deux fois. Les corrélations entre les premières mesures et les secondes sont de l'ordre de 0.93 et 0.99. Pour s'assurer de la qualité des données, toutes les carottes ayant plus de quatre cernes de différences entre leurs deux échantillons (nord-sud ou est-ouest) ont été remesurées une nouvelle fois avec un soin particulier.

Durant le processus de préparation des données et de numérisation, trois échantillons ont été écartés. L'un comprenait une blessure, les deux autres n'ont pas pu être aplanis du fait de la grande fragilité de l'échantillon. En soustrayant les carottes qui n'ont pas traversé l'arbre, un total de 229 échantillons a été sélectionné pour la suite de l'analyse.

Calibration des données

Interdatation

Une fois les données numérisées, l'interdatation a été effectuée. L'interdatation est un processus qui consiste à repérer les années caractéristiques, et de les aligner entre elles. Une année caractéristique peut être définie comme une année où la croissance radiale de l'arbre est particulièrement forte ou faible. Le but de ce processus est de s'assurer que les années mesurées correspondent réellement à l'année où le cerne s'est formé (Lebourgeois et Mérian, 2012). L'interdatation permet donc de corriger les éventuelles erreurs survenues durant le processus de numérisation. Ces erreurs peuvent survenir par imprécision humaine, ou lorsque l'échantillon comprend un double cerne ou un cerne manquant (Fritts, 1976). L'interdatation se fait généralement à l'aide d'une chronologie de référence, autrement dit une chronologie qui est acceptée comme étant correcte et sur laquelle les échantillons peuvent être calibrés.

Toutes les analyses réalisées durant ce travail ont été effectuées sur R (R Core Team, 2020). Le processus d'interdatation et le contrôle de la qualité des données ont été effectués au travers d'une analyse visuelle de graphiques et du package *dplR* (Bunn, 2008).

Première interdatation

Une première interdatation a été effectuée par arbre. En effet, chaque arbre ayant été carotté deux fois, entre deux et quatre échantillons étaient disponibles pour chaque arbre. Si des différences de mesures existaient entre les différents échantillons de chaque carottage (nord-sud ou est-ouest), alors une première calibration a été effectuée. Pour cette première interdatation, le but était de faire concorder les années caractéristiques

entre elles et non de chercher à faire coïncider les mesures avec les années réelles de croissance. Une fois les échantillons interdatés, une moyenne de croissance radiale a été calculée pour chaque arbre. À la fin de cette première interdatation, chaque station possédait dix séries de croissance, chacune composée de deux à quatre échantillons d'un même arbre interdatés entre eux.

Standardisation

La croissance radiale d'un arbre est influencée par l'âge de l'arbre (Schweingruber, 1988). La standardisation est le processus par lequel l'influence de l'âge et du bruit (effet de clairière, croissance spécifique à l'arbre, etc.) sont retirés des données (Cook, 1990). De ce fait, afin de comparer la croissance radiale entre deux ou plusieurs arbres, une standardisation est nécessaire. Plusieurs méthodes existent, mais elles se basent toutes sur le même principe. Premièrement, une courbe censée représenter au mieux la croissance moyenne de l'arbre est ajustée aux données brutes (exponentiel inverse, moyenne mobile, moyenne ou autre). Deuxièmement, les données brutes sont divisées par les valeurs de la courbe afin de former un index de croissance radial (abrégé RWI pour *Ring Width Index*). Les chronologies standardisées peuvent ensuite être comparées (Fritts, 1976).

Deuxième interdatation

Une deuxième interdatation a été réalisée afin de calibrer les différentes séries entre elles de manière absolue en faisant coïncider les mesures des différents arbres d'une station avec les années réelles de croissance.

Dans un premier temps, les données ont été standardisées afin de pouvoir comparer des séries d'arbres de différents âges. Pour ce faire, le *Friedman's super smoother* (Fritts, 1976) du package *dplR* (Bunn, 2008) a été employé. Cette méthode a été utilisée chaque fois qu'une standardisation a été nécessaire pour interdater les données.

Dans un second temps, une chronologie de référence a été créée à partir des mesures dendrochronologiques de frênes de Klesse et al. (2020). La région d'étude que ces auteurs ont choisie se situe près de Zürich. Cette chronologie a ensuite été utilisée comme référence pour interdater les séries des stations. Ceci a permis de dater correctement toutes les carottes, y compris celles d'arbres atteints de chalarose, dont les derniers cernes sont tellement réduits qu'il n'est pas possible de les compter avec certitude. Pour chaque station, les données ont ensuite été moyennées afin de créer une chronologie stationnelle de croissance radiale moyenne. De plus, une chronologie représentant la croissance

radiale moyenne de toutes les stations a également été créée en moyennant les données de toutes les stations.

De ce fait, à la fin de cette étape, six chronologies représentant la croissance radiale moyenne de chaque station ainsi qu'une chronologie pour la croissance radiale moyenne de toutes les stations ont été créées. Ces sept chronologies sont issues de données interdatées avec la chronologie de référence créée à l'aide des données de Klesse et al. (2020). Il est à noter que ces données proviennent de la région de Zürich.

Dendroclimatologie

Afin de trouver les facteurs limitant la croissance radiale des arbres, quatre paramètres climatiques ont été testés : la température, les précipitations, l'humidité de l'air ainsi que le bilan hydrique. Toutes les données climatiques proviennent de MétéoSuisse (2020) et, plus précisément de la station météorologique de Neuchâtel pour les trois premiers facteurs. Le bilan hydrique provient quant à lui de la station météorologique de Payerne. L'analyse dendroclimatologique a été menée sous R, avec l'aide du package *treeclim* (Zang et Biondi, 2015).

Les quatre facteurs climatiques ont été testés pour chaque station ainsi que pour la chronologie regroupant la croissance moyenne de toutes les stations. Pour éviter les effets de la chalarose sur les données, toutes les chronologies ont été testées jusqu'en 2005. Afin d'évaluer la qualité des corrélations entre les sept chronologies et les données climatiques, des coefficients de corrélation de type *bootstrape* ont été utilisés. Cette méthode échantillonne de manière aléatoire le jeu de donnée initial des chronologies afin de créer un nouveau jeu de donnée. Lors de l'échantillonnage, il y a remise des valeurs tirées. C'est-à-dire qu'une valeur peut être sélectionnée plusieurs fois, ou aucune fois. Le nouveau jeu de donnée est ensuite corrélé au facteur climatique. Dans le cas de la dendrochronologie, une corrélation de Pearson avec un alpha à 5% est utilisée. Répété un grand nombre de fois (classiquement 1000), ce processus permet de calculer une corrélation médiane et un intervalle de confiance entre chronologie et climat (Lebourgeois et al., 2019). En d'autres termes, l'utilité du *bootstrape* est de pouvoir calculer une corrélation médiane et un intervalle de confiance, issus d'un grand nombre d'échantillons. Ces échantillons étant créés à partir du jeu de donnée initial, leurs caractéristiques statistiques sont liées au jeu de donnée initial. Comme les valeurs sont dépendantes des échantillons tirés aléatoirement, en cas de réplication, les coefficients obtenus sont susceptibles de varier légèrement.

Les facteurs climatiques ont été testés sur six périodes différentes : de mars à mai, de juin à août et de septembre à novembre, ainsi que sur les mêmes mois, mais de l'année précédente. Les mois d'hivers (décembre à février) ont également été testés. La moyenne ainsi que la somme (lorsqu'elle faisait sens) des différents facteurs climatiques ont été testées sur ces différentes périodes.

Impact de la chalarose

Afin d'essayer de quantifier l'effet de la chalarose sur la croissance radiale du frêne, une chronologie a été créée pour chaque station et chaque état de santé. De ce fait, chaque station possédait à la fin de cette étape entre une et cinq chronologies selon l'état de santé de la station. L'impact de la chalarose a été testé pour les classes 3 à 5 pour chacune des stations.

Deux chronologies ont également été créées. La première regroupe les arbres « sains » (agrégation des classes 1 et 2) et la deuxième les arbres « malades » (agrégation des classes 3, 4 et 5). Ces deux chronologies, « sain » et « malade », comprennent tous les échantillons disponibles, indépendamment de leur station d'origine. Elles représentent donc la croissance moyenne des arbres sains et malades de la zone d'étude.

Croissance radiale

Un premier aperçu de la croissance des frênes selon leur état de santé a été réalisé au travers d'un simple graphique. L'effet de l'âge ainsi que celui de la chalarose sur la croissance radiale du frêne a pu être mis une première fois en évidence.

Croissance moyenne par segment

La croissance radiale moyenne a également été calculée pour les classes 3 à 5 pour des périodes de 10 ans. Cette méthode a l'avantage de diminuer les effets de croissance locaux. Ainsi, les tendances de croissances sur une période de 10 ans peuvent être mises en avant. De ce fait, une première estimation a pu être réalisée quant à l'arrivée de la chalarose dans les réserves naturelles de la Grande Cariçaie en observant les tendances générales de croissance.

Comparaison entre classes

Un test de Wilcoxon-Mann-Whitney a été réalisé entre les chronologies « sain » et « malade ». Le but a été de déterminer à partir de quel moment les deux séries commençaient à diverger et donc potentiellement l'arrivée de la chalarose. Il est à noter que ce test a été fait sur les données brutes. L'effet de la chalarose est en effet plus marqué

sur les données brutes que sur les données standardisées. En outre, l'effet de l'âge est le plus prononcé sur la première quinzaine d'années de croissance de l'arbre. De ce fait, le test ayant été réalisé sur la période 1980-2020, sur des arbres dépassant généralement 50 ans, l'effet de l'âge est moins important.

Reconstruction au travers du facteur climatique limitant

Le facteur climatique limitant pour les trois classes (classe de santé 1 à 3) a été testé selon la même méthode que précédemment décrite dans la partie *Dendroclimatologie* à la différence que la méthode de standardisation a changée en une exponentielle négative. Cette méthode a l'avantage de laisser encore les effets de la chalarose visibles sur les séries standardisées. Un inconvénient de cette méthode est que l'effet de l'âge est encore partiellement présent.

Une fois les facteurs limitants trouvés pour chacune de ces séries, celui corrélant le mieux à la série a été sélectionné. En dendrochronologie, la relation cernes-climat étant considérée comme linéaire (Fritts, 1976), la relation liant les cernes au facteur climatique limitant a été inversée afin de prédire la croissance attendue sur la base du climat. La calibration de ce modèle a été faite avec les arbres malades jusqu'en 2005 afin d'exclure les années chalarosées. La croissance radiale attendue après 2005 a été reconstruite au travers de cette relation. L'idée étant de pouvoir prédire la croissance radiale des arbres pour les classes 3, 4 et 5 sans l'effet de la chalarose.

Résultat

Chronologies

Les chronologies des stations ont montré un effet de l'âge (figure 6) important. La tendance générale des stations est d'avoir une période de croissance importante durant la première quinzaine d'années avant de diminuer. La variabilité est toujours plus

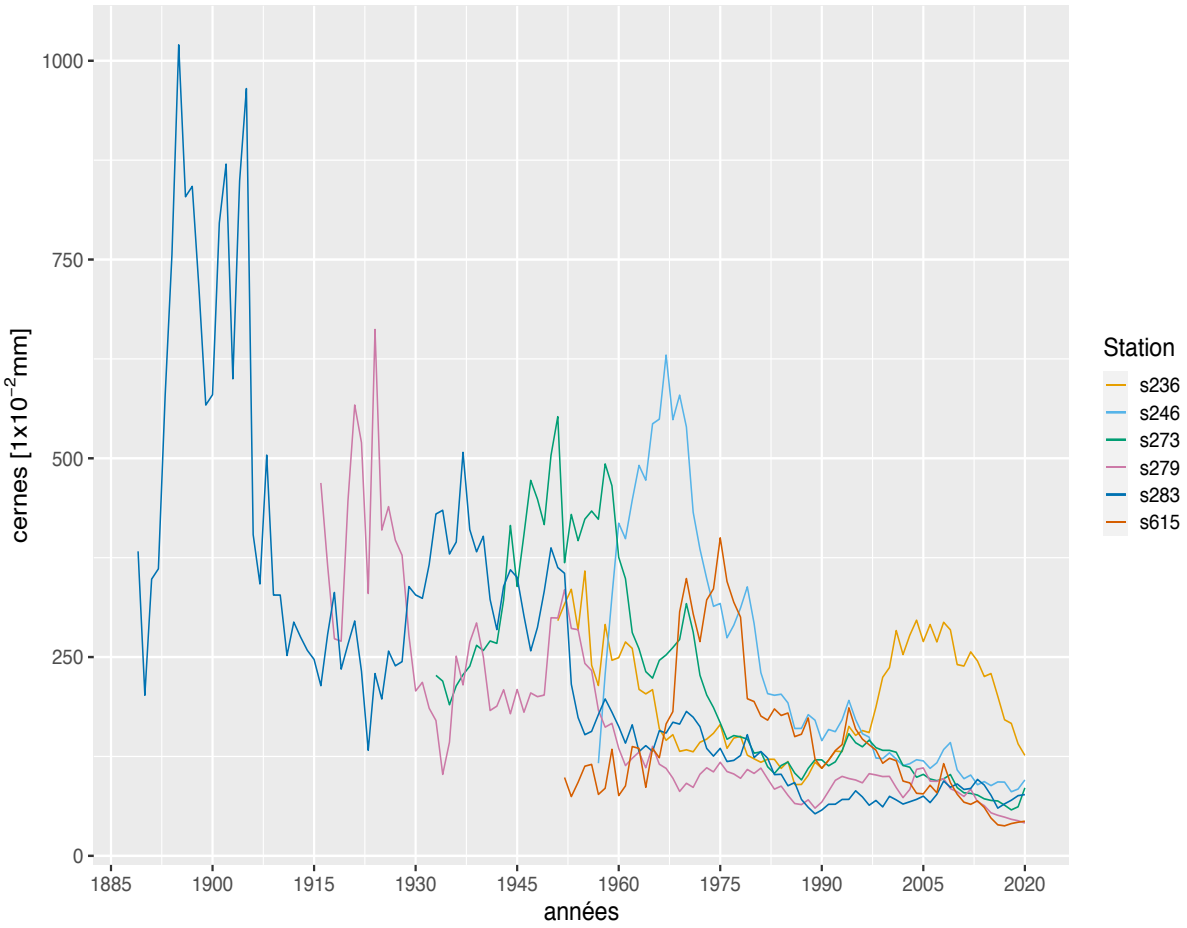


Figure 6 : Croissance moyenne de chacune des six stations.
Les chronologies sont issues de la moyenne des dix échantillons de la station. Les premières années sont composées de moins d'échantillons que les dernières.

importante au début des chronologies. Cela s'explique par un nombre d'échantillons moins important. La station 283 compte par exemple qu'un seul échantillon jusqu'en en 1906. Le pic observé à cette date peut s'expliquer par l'ajout d'un nouvel échantillon dans la chronologie est donc un nouvel effet de l'âge. Pour les six stations (s236, s246, s273, s279, s283 et s615) il faut attendre respectivement 1974, 1964, 1966, 1961, 1975 et 1978 avant que l'arbre le plus jeune de la station soit intégré dans la chronologie de la station. Les chronologies sont donc les plus robustes une quinzaine d'années après cette date, où l'effet de l'âge du dernier arbre rajouté dans la chronologie diminue. Cependant, il est à

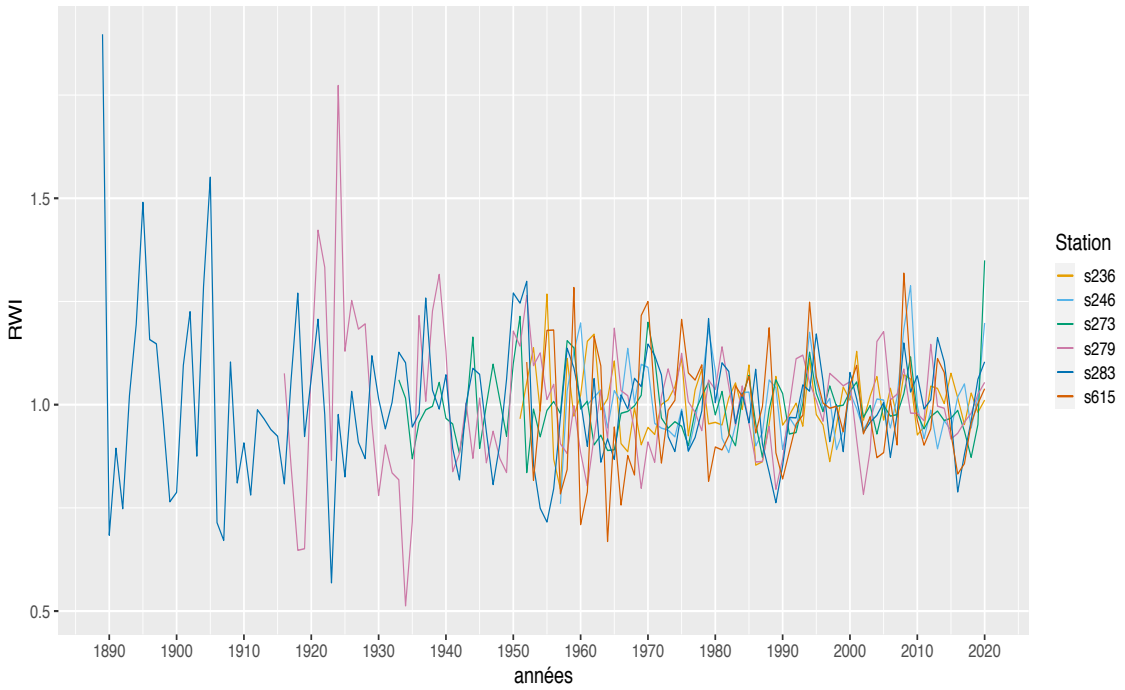


Figure 7 : RWI moyen des six stations
Les chronologies sont standardisées, l'effet de l'âge a donc été enlevé. La méthode utilisée pour standardiser les données est le *Friedman's super smoother.*

noter que les dernières chronologies ajoutées sont moyennées avec toutes celles qui les précèdent. De ce fait, l'effet de l'âge est moins marqué. La station 236 diverge de la tendance générale dès 1996 puisque sa croissance augmente alors que toutes les autres stations voient leur croissance radiale diminuer. À partir de 2008, la croissance de cette station diminue également, mais reste néanmoins supérieure aux autres chronologies.

Les données standardisées permettent de pouvoir comparer les stations entre elles (figure 7). De manière générale, les chronologies tendent à diverger entre elles jusque dans les années 1980. À partir de cette date, le signal commun est plus fort.

Il est à noter que dans les figures 6 et 7, les chronologies présentées sont une moyenne des arbres de la station, quel que soit l'état de santé. De ce fait, l'effet de la chalarose influence la croissance des stations sur les dernières années. Cet effet est atténué dans les stations où la santé varie entre arbres (par exemple s283). Les stations qui sont saines (s246) ou malades (s615) ne présentent pas cet effet d'atténuation.

Une particularité de la chronologie de croissance moyenne de toutes les stations (abrégée MCS pour *Mean Chronology for the six Stations*) est le fait que sur les dernières années, le nombre d'échantillons qui la composent diminue (figure 8). Ceci s'explique par le processus d'interdatation. En effet, un certain nombre d'échantillons chalarosés ont été

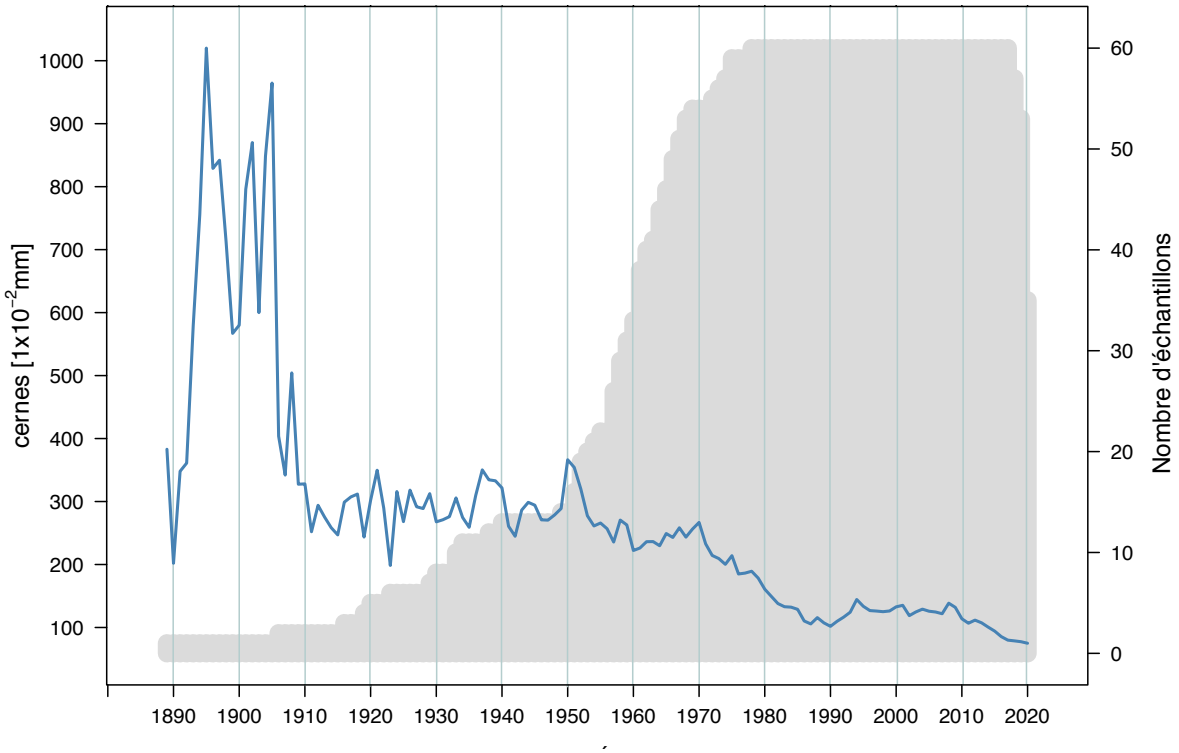


Figure 8 : Chronologies de croissance moyenne (MCS)
Le trait bleu représente la croissance moyenne (toutes stations confondue), le gris indique le nombre d'échantillons composant la MCS.

décalés d'une à trois années en arrière afin de les interdater de manière correcte avec la chronologie de référence. De ce fait, il est normal que le nombre d'échantillons ne soit pas égal au nombre maximum d'échantillons possible. En 2019, 53 échantillons ont été moyennés pour former la MCS, alors qu'en 2020 ce chiffre descend à 35.

Il faut attendre 1960 pour que la MCS incorpore la moitié des échantillons disponibles et 1978 pour que tous les arbres soient inclus dans la MCS. La différence entre l'arbre le plus vieux (1889) et le plus jeune (1978) est de 89 ans.

Tableau 3 : Aperçu des âges des stations.
Les âges sont donnés en années.

Stations	Âge moyen	Écart-type	Arbre le plus jeune	Arbre le plus vieux
236	57.5	7.71	46	69
246	58.9	2.47	56	63
273	67.4	11.04	54	67
279	77.5	17.11	59	104
283	82.2	29.57	45	131
615	55	9.46	42	68

L'âge moyen des arbres carottés est de 66 ans (tableau 3). La station la plus vieille est la station 283 (âge moyen de 82.2 ans) et la plus jeune la 615 (âge moyen de 55 ans). L'arbre le plus vieux est un arbre de 131 ans, dans la station 283. La carotte passait par le centre de l'arbre, l'âge est donc exact pour une hauteur de 1.3 mètres. L'arbre le plus jeune a 42 ans (station 615).

Il est à rappeler que les âges présentés sont une approximation de l'âge réel des arbres. En effet, les cernes des échantillons qui ne passaient pas par le centre de l'arbre n'ont pas été complétés. De ce fait, il les années présentées sont légèrement inférieures à l'âge réel des arbres.

Dendroclimatologie

Au total, 29 corrélations significatives ont été trouvées entre les différentes chronologies et facteurs climatiques. Aucun facteur climatique n'a été commun aux sept chronologies (six chronologies stationnelles et la MCS) sur les différentes périodes testées (tableau 4.1 et 4.2). Le facteur climatique influençant le plus de chronologies (5 sur les 7) est le bilan hydrique. Bien que les périodes sur lesquelles les stations sont sensibles à ce facteur varient, les mois automnaux de l'année courante et précédente se démarquent des autres. Le bilan hydrique est le facteur qui possède la corrélation la plus importante (0.65 pour le mois d'octobre de l'année précédente pour la station 236). Aucune corrélation significative n'a été trouvée pour la somme ou la moyenne annuelle des différents facteurs climatiques. Les mois hivernaux (décembre à février) ne sont pas présentés. Les quelques corrélations présentes pour ces mois sont faibles, quel que soit le facteur climatique testé.

De manière générale, les mois automnaux (septembre à novembre) tendent à corréler de manière positive avec un facteur climatique lié à l'eau (précipitation, humidité et/ou bilan hydrique). Les résultats obtenus montrent que l'humidité corrèle toujours de manière positive avec les chronologies testées, tout comme la température de l'année précédente. La température semble également avoir un rôle dans la croissance du frêne dans les mois estivaux de l'année précédente, bien que cette dernière soit moins marquée. Bien que sept corrélations aient été obtenues pour ce facteur, seules trois chronologies différentes sont sensibles à ce facteur. Il est à noter que pour les trois périodes d'analyse (printemps, été et automne), les corrélations restent cohérentes entre elles. C'est-à-dire que ces dernières sont soit positives soit négatives dans les différentes périodes d'analyse. Une exception peut être trouvée, à savoir le bilan hydrique de l'automne de l'année actuelle où une corrélation positive et une corrélation négative peuvent être observées pour cette période. Le tableau 5 résume le nombre de corrélations par périodes d'analyse ainsi que le nombre de chronologies montrant une corrélation.

Tableau 4.1 : Corrélations entre les stations et différents facteurs climatiques.

Les mois en minuscules représentent l'année précédente tandis que les mois en majuscules représentent les mois de l'année courante. Le vert représente une corrélation positive avec le facteur climatique tandis que le rouge une corrélation négative. Les stations sont abrégées par un "s" suivi du numéro de la station. MCS fait référence à la chronologie issue de la moyenne des six stations.

	Température				Précipitations			
	Station	Coefficient	Station	Coefficient	Station	Coefficient	Station	Coefficient
Mar								
Apr							s236	-0,463
May								
Jun	s236	0,530					s283	-0,181
Jul	s283	0,126						
Aug							s283	-0,109
Sep	s283	0,134			s273	0,453		
Oct					s236	0,642		
Nov	s283	0,107						
MAR					s283	0,161		
APR								
MAY					s615	0,523		
JUN	s283	0,181					s246	-0,475
JUL	s283	0,186						
AUG								
SEP			MCS	-0,375	s615	0,525		
OCT								
NOV								

Tableau 4.2 : Suite des corrélations avec les facteurs climatiques.

	Humidité				Bilan hydrique			
	Station	Coefficient	Station	Coefficient	Station	Coefficient	Station	Coefficient
Mar								
Apr							MCS	-0,408
May								
Jun								
Jul					s279	0,369		
Aug								
Sep	s273	0,402			s273 / s615	0,474 / 0,514		
Oct	s246	0,51			s236	0,657		
Nov								
MAR								
APR								
MAY	s615	0,508						
JUN							s246	-0,43
JUL					s279	0,335		
AUG								
SEP	MCS	0,523			MCS / s615	0,440 / 0,571		
OCT								
NOV								

Il est intéressant de noter que la chronologie de croissance moyenne (MCS) possède quatre corrélations significatives. Deux de ces corrélations sont négatives (mois de septembre de l'année courante pour la température et mois d'avril de l'année précédente pour le bilan hydrique) et deux de ces corrélations sont positives (humidité et bilan hydrique du mois de septembre de l'année courante). D'un point de vue statistique, la

Tableau 5 : Nombre de corrélations total comparé au nombre de chronologies différentes pour les quatre facteurs climatiques.

Les chiffres en vert représentent une corrélation positive tandis que les chiffres en rouge une corrélation négative. Les chiffres de couleurs sont toujours le nombre total de corrélations observées. Les chiffres en noirs représentent le nombre de chronologies différentes pour les corrélations observées. Le tableau se lit donc de la manière suivante : nombre de corrélations totales / nombre de stations différentes. Le y-1 représente les périodes de l'année précédente et le y celles de l'année courante. Les mois ont été agrégés de la manière suivante : printemps (mars à mai), été (juin à août) et automne (septembre à novembre).

		Température	Précipitations	Humidité	Bilan hydrique
y-1	Printemps	0	1 / 1	0	1 / 1
	Été	2 / 2	2 / 1	0	1 / 1
	Automne	2 / 1	2 / 2	2 / 2	3 / 3
y	Printemps	0	2 / 2	1 / 1	0
	Été	2 / 1	1 / 1	0	1, 1 / 2
	Automne	1 / 1	1 / 1	1 / 1	2 / 2

MCS est la chronologie la plus robuste puisqu'elle a été créée en moyennant la croissance radiale de tous les échantillons disponibles, diminuant le bruit créé par des facteurs de croissance locaux. Le mois de septembre de l'année courante est un mois qui influence cette chronologie pour trois facteurs climatiques sur les quatre testés, à savoir la température, l'humidité et le bilan hydrique.

Impact de la chalarose

Croissance radiale

Les frênes ont montré une croissance radiale affectée par l'âge, quelle que soit la classe de santé (figure 9). Les années 1950-1970 montrent beaucoup de divergence entre classes. Le signal commun pour ces années est relativement faible. Les années avant 1950 divergent encore plus, dû à l'effet de l'âge et ne sont donc pas présentées. À partir des années 1990, l'effet de l'âge diminue pour toutes les classes. Vers les années 2008, la croissance radiale diminue pour toutes les classes de santé. La classe 2 subit une grande diminution de croissance à partir des années 2012.

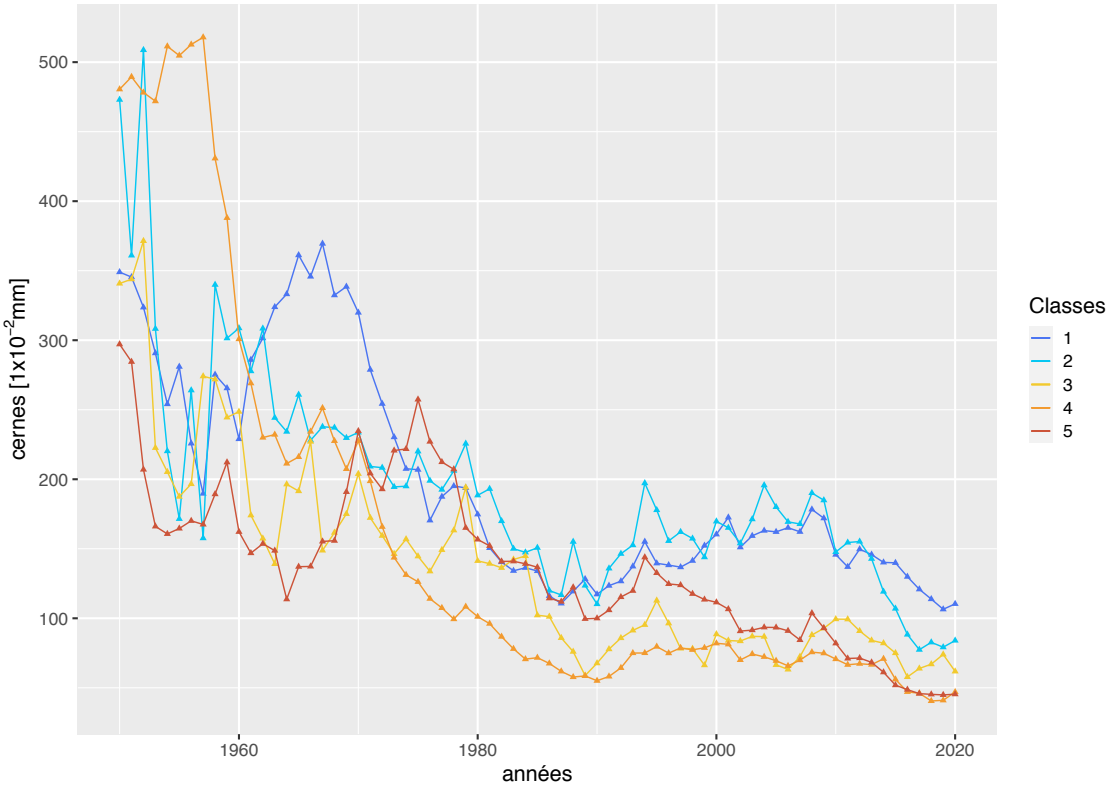


Figure 9 : Croissance radiale moyennée pour les 5 classes de santé.
Les classes de santé (1 à 5) sont respectivement constituées de 24, 6, 3, 6 et 21 échantillons.

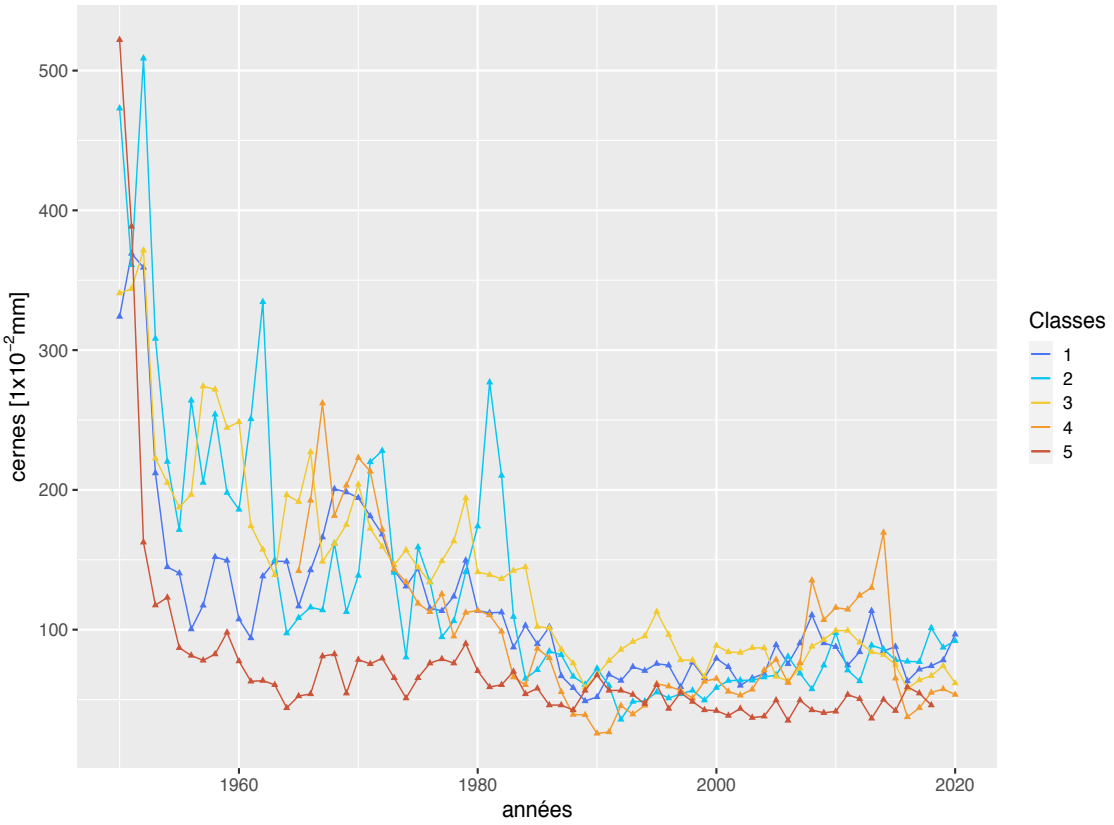


Figure 10 : Croissance radiale pour la station 283.
Les classes de santé (1 à 5) sont respectivement constituées de 4, 1, 3, 1 et 1 échantillons.

La croissance radiale des cinq classes entre 2010 et 2020 suit ce qui peut être attendu. La classe 1 a la plus grande croissance radiale pour cette période, suivie de la classe 2, puis de la 3 et finalement de la classe 4 et 5. Ces deux dernières classes ont une croissance radiale très proche pour cette période.

Cet effet de hiérarchisation par la classe de santé est le plus marqué lorsque tous les échantillons sont regroupés. Les stations prises indépendamment les unes des autres ne montrent pas autant cet effet. La station 283, la seule à posséder des arbres appartenant aux cinq classes de santé, tend également à montrer ce classement, mais de manière moins prononcée. Le faible nombre d'échantillons composant chacune de ces classes a un rôle important dans ce résultat (figure 10).

Les deux classes créées, « sain » et « malade », sont également affectées par l'âge (figure 11). Ces deux classes, composées de 30 échantillons chacune, montrent une tendance

Figure 11 : Croissance radiale moyenne pour les catégories « sain » et « malade »
Les deux chronologies sont composées de 30 échantillons.

générale similaire. Dès 2009, ces deux chronologies voient leur croissance radiale diminuer. Depuis 2013, la catégorie « sain » voit sa croissance radiale fortement diminuer. Il est à noter que la croissance de la catégorie « sain » est presque toujours supérieure à celle de la catégorie « malade ».

Croissance moyenne par périodes de 10 ans

En moyennant la croissance radiale par périodes de dix ans, les effets liés aux facteurs locaux ont été atténués. La figure 12 présente la classe 5 de la MCS. Cette classe est composée de 21 échantillons. La croissance diminue à partir des années 2000 et est la plus basse pour les années 2011-2020. L'effet de l'âge est très visible sur les données non standardisées pour cette classe, avec une croissance plus importante dans les premières années et qui diminue par la suite.

Les différences de croissance entre classes « sain » et classe « malade » sont encore relativement marquées, surtout à partir des années 2000 (figure 13). Les données standardisées sont similaires et ne présentent pas cet effet. Elles ne sont donc pas présentées.

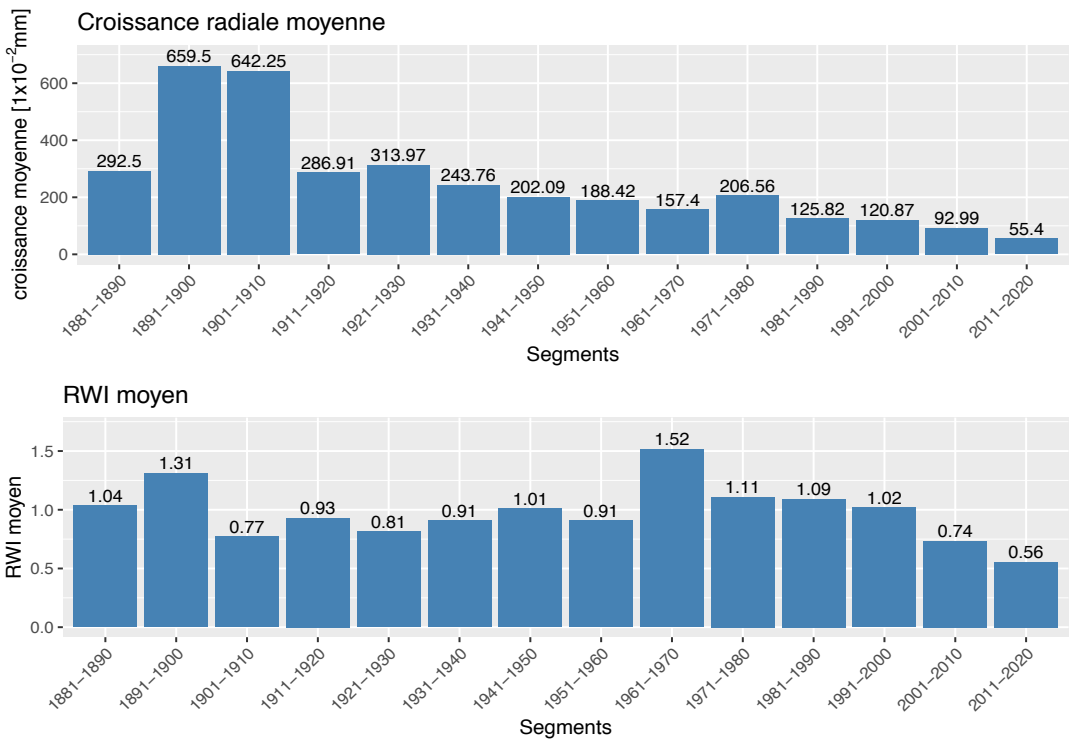


Figure 12 : Croissance radiale moyenne par périodes de 10 ans pour les arbres des différentes stations appartenant à la classe 5.
Le graphe supérieur montre les valeurs brutes moyennées et le graphe inférieur montre l'indice de croissance moyenne (RWI), c'est-à-dire la série standardisée. La méthode de standardisation utilisée est de type exponentiel négative.

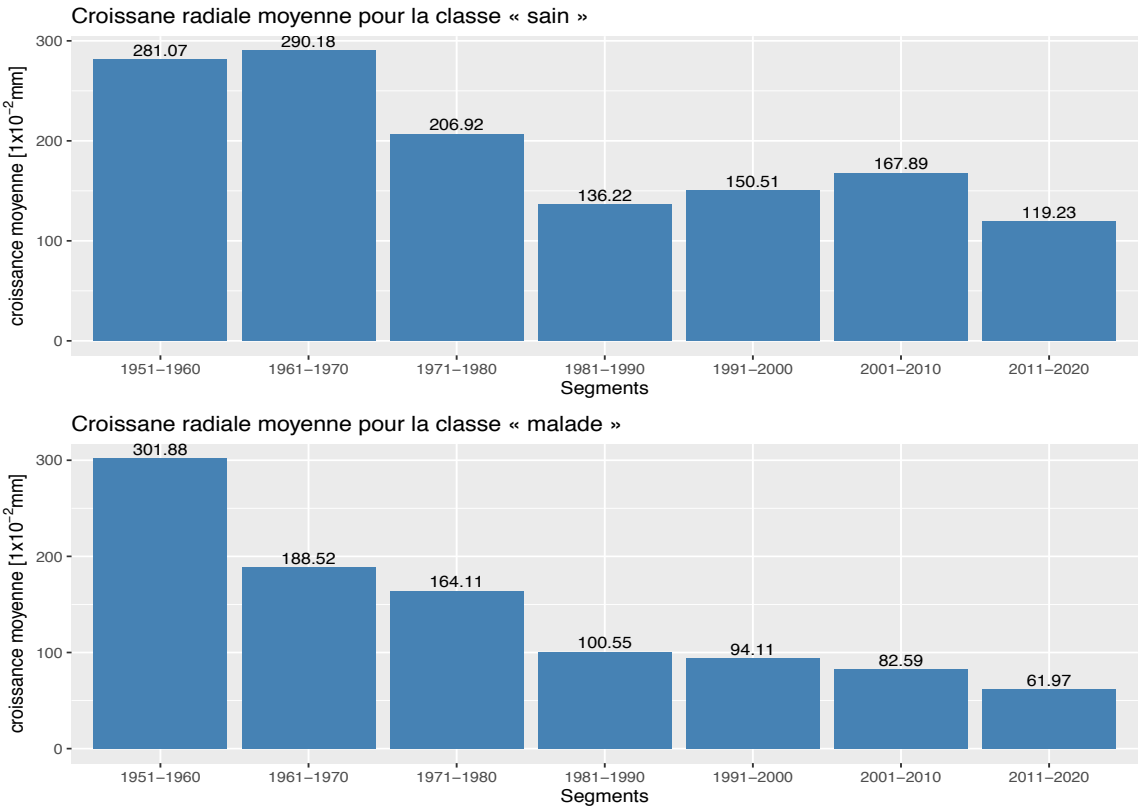


Figure 13 : Comparaison entre la classe « sain » (en haut) et « malade » (en bas) par périodes de 10 ans (données brutes).

Test de Wilcoxon-Mann-Whitney

Le test de Wilcoxon-Mann-Whitney réalisé entre les classes « sain » et « malade » sur les cernes bruts indique que les deux séries ne montrent pas de différence significative jusqu'en 1999 (figure 14).

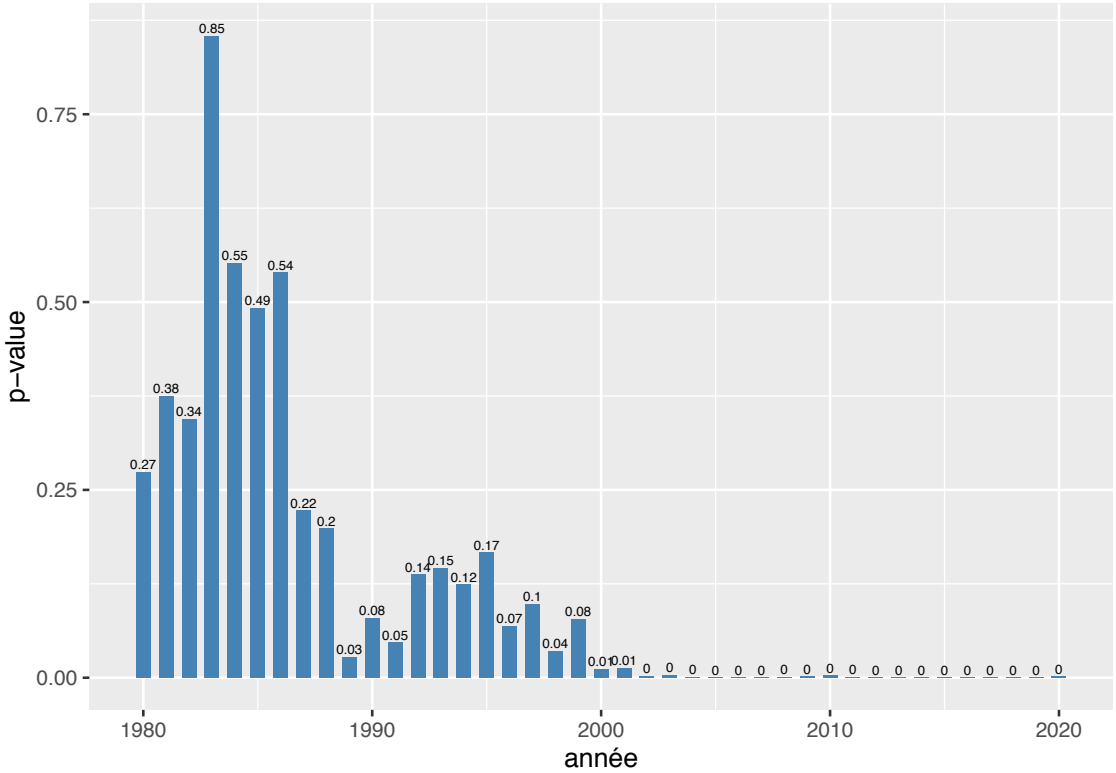


Figure 14 : Test de Wilcoxon-Mann-Whitney entre les moyennes annuelles de croissances des classes « sain » et « malade ».

À partir de 2000, les deux séries montrent une différence significative pour un alpha à 0.05. La période 1980-1990 correspond à celle où l'effet de l'âge est le moins marqué pour toutes les séries.

Reconstruction à partir d'un facteur limitant

La reconstruction des cernes à partir d'un facteur limitant n'a pas fonctionné aussi bien qu'espéré. Bien que certains coefficients de corrélations soient de l'ordre de 0.5, ces indices n'ont pas été suffisamment élevés pour modéliser de manière satisfaisante la croissance attendue en l'absence de chalarose. La figure 15 illustre un exemple de reconstruction pour la classe « malade », ainsi que le contrôle au travers de la reconstruction du facteur limitant principal. Il est à noter que pour la prédiction du facteur limitant (à savoir le bilan hydrique du mois de septembre de l'année précédente), les deux courbes sont censées se superposer ou, a minima, suivre les mêmes tendances. Le

coefficient de corrélation entre la chronologie « malade » et son facteur limitant est de l'ordre de 0.5.

Comme le postulat de base de dendroclimatologie est le fait que la relation entre cernes et climat est linéaire, il est normal que la prédiction du RWI soit une extrapolation des mesures du bilan hydrique. L'effet de l'âge a été remis dans le graphique présentant la croissance des cernes.

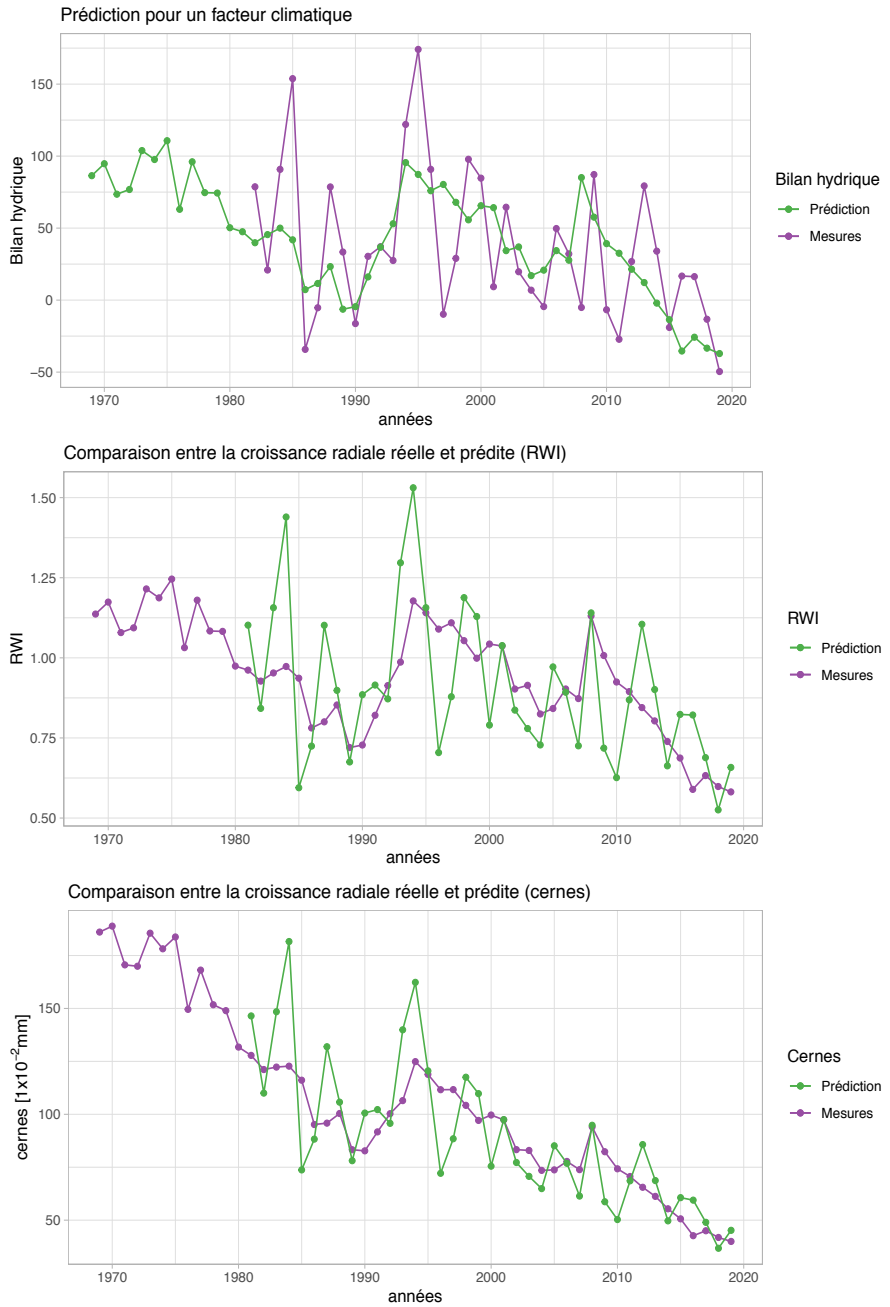


Figure 15 : Modélisation de la croissance attendue des cernes à partir d'un facteur limitant. Les graphiques sont issus de la relation cerne-climat du facteur climatique limitant corrélant le mieux avec la chronologie de la classe « malade ». Le graphe du haut prédit le facteur climatique (bilan hydrique du mois de septembre de l'année précédente) en comparaison des mesures de ce facteur. Le graphe du milieu illustre la prédiction du RWI. Le graphe du bas prédit la croissance radiale réelle (cernes) de la série testée.

Discussion

Croissance

Toutes les stations ont montré une influence de l'âge dans leur croissance radiale. La tendance générale des stations est d'avoir une croissance plus importante pendant les quinze à vingt premières années avant de diminuer. Ceci correspond relativement bien au « *caractère héliophile pionner de l'espèce* » (Lebourgeois et al., 2019 : 234). En effet, les premières années sont celles où la concurrence avec d'autres espèces est la moins forte. La tendance à la diminution de croissance après ce premier pic peut s'expliquer d'une part par l'effet de l'âge et d'autre part du fait de la concurrence avec d'autres espèces (Mikac et al., 2018). La croissance radiale des stations a été influencée partiellement par le climat. La période entre 1990 et 2010 a un signal climatique commun relativement bon entre stations, lorsque les données sont standardisées. Cela peut s'expliquer par le fait que cette période est celle qui est la moins influencée par l'âge (toutes les populations étudiées sont alors installées depuis plusieurs décennies) et qu'elle n'est pas encore marquée par l'arrivée de la chalarose. En 1990, l'âge moyen des stations (236, 246, 273, 279, 283, 615) était respectivement de 27, 29, 37, 47, 52, et 25 ans. Comme mentionné, l'effet de l'âge est particulièrement visible sur les quinze à vingt premières années. Il n'est donc pas étonnant qu'en 1990 le signal climatique commun aux six stations soit relativement marqué, les stations ayant entre 25 et 52 ans.

Climat

Les conditions optimales pour la croissance des frênes peuvent être résumées par des automnes et des printemps pluvieux et des étés chauds. Ces résultats sont en cohérence avec ceux de Lebourgeois et al. (2019 : 238) qui ont trouvé que des frênes au nord-est de la France poussent au mieux quand il y a des « *automnes pluvieux, hivers cléments et printemps chauds et arrosés : conditions climatiques optimales pour la croissance des frênes* ». Les sites sélectionnés par ces auteurs sont favorables à la croissance du frêne (sol neutre ou peu acide). La disponibilité en eau des différents sites varie entre bien drainé et occasionnellement engorgé d'eau. D'autres auteurs (Rozas & Olano, 2017) ont également mis en avant le rôle de l'eau comme facteur limitant à la croissance du frêne commun. La zone d'étude de ces auteurs se situe dans le nord de la péninsule ibérique. Il est à noter que le milieu des deux zones d'études diffère passablement puisque la population de frênes communs étudiée par ces auteurs se situe dans un paysage vallonné

contrairement à la zone d'étude de ce travail qui se situe en bordure de lac, avec un sol marécageux.

La zone d'étude de ce travail se situe à proximité du lac de Neuchâtel. Les stations carottées présentaient un sol relativement marécageux. Il peut donc être surprenant que des facteurs climatiques liés à l'eau (précipitations, humidité ou bilan hydrique, généralement en automne ou au printemps) favorisent la croissance des frênes. Par manque de données sur la nature du sol, il n'est possible que de faire des hypothèses explicatives. Si le sol possède une couche argileuse qui retiendrait l'eau, alors le stock d'eau pourrait se refaire au printemps. Les frênes bénéficieraient donc d'un stock d'eau refait qui ne s'infiltrerait pas profondément. Une autre hypothèse pourrait être le fait que les frênes, dans un système suffisamment alimenté en eau, ne développent pas de système racinaire profond. De ce fait, les variations du niveau d'eau pourraient affecter les frênes. Les précipitations deviendraient alors importantes dans la croissance du frêne. Mikac et al. (2018) émettent également l'hypothèse que dans les marais le frêne à feuille étroite (*Fraxinus angustifolia*) pourrait développer un système racinaire moins important. Leurs résultats indiquent également une sensibilité de cette espèce de frêne aux précipitations (avril, mai et juillet) dans un contexte de plaine inondable, dans le sud-est de la Croatie.

Selon les scénarios les plus probables, le changement climatique global en Suisse entrainera des étés plus chauds, une diminution des précipitations estivales, tendance à la sécheresse accentuée par l'augmentation de l'évapotranspiration, des hivers plus chauds, et, de manière générale, un climat plus méditerranéen (CH2018, 2018). Les frênes étant corrélés de manière positive aux températures estivales, il est possible que le changement climatique soit favorable à leur croissance. D'autant plus que les pluies printanières et automnales, deux facteurs climatiques positivement corrélés à la croissance radiale des frênes, tendraient à augmenter avec la méditerranéisation du climat suisse. En outre, Lebourgeois et al. (2019) ont également trouvé que la croissance radiale des frênes du nord-est de la France était positivement corrélée aux températures hivernales. De ce fait, le changement climatique pourrait également influencer de manière positive les frênes pour autant que les étés ne deviennent pas trop secs pour cette espèce.

Le métabolisme et cycle de reproduction de *H. fraxineus* étant également influencé par la température et de l'humidité de l'air, le changement climatique pourrait avoir un effet sur le pathogène. Les étés plus chauds et plus secs sont en effet des conditions défavorables pour ce champignon (Grosdidier, 2017). Bien qu'il soit très peu probable que les

températures excèdent la tolérance de ce champignon (plus de 10 h à plus de 35°C), l'humidité de l'air pourrait influencer la dispersion des spores. En effet, une bonne humidité de l'air aide *H. fraxineus* à sporuler (Hauptman et al., 2013). Selon les scénarios les plus probables, les étés tendront à être plus secs (CH2018, 2018) ce qui pourrait ralentir la dispersion des spores. À l'inverse, les hivers plus doux tendront à faciliter le développement de *H. fraxineus*.

Chalarose

L'arrivée de la chalarose dans les réserves de la Grande Cariçaie pourrait être datée entre 2008 et 2010. C'est en effet à partir de ces années que la croissance radiale commence à diminuer de manière importante. Les stations étant réparties entre le nord et le sud du lac (35 kilomètres de distance entre la station la plus septentrionale et la plus australe), il est probable qu'elles n'aient pas été touchées en même temps.

Cette hypothèse est soutenue par le fait qu'en 2011, *H. fraxineus* a été identifié dans la réserve d'Ostende, par analyse ADN (F. Ayer, communication personnelle). L'arrivée de la chalarose dans les réserves de la Grande Cariçaie avant la confirmation officielle est cohérente. En effet, sur une surface aussi importante que la Grande Cariçaie, un certain nombre d'arbres doivent présenter des symptômes avant que ceux-ci puissent être détectés.

De plus, selon Vacek et al., (2015), il existe un décalage de quatre ans entre le moment où la chalarose infecte un frêne et le moment où les symptômes de cette infection sont visibles, notamment au niveau de la défoliation. Selon ces mêmes auteurs, la croissance radiale des frênes diminue deux ans après l'infection. Ce décalage entre infection, diminution de croissance et visibilité des symptômes permet d'expliquer en partie pourquoi des arbres visuellement sains ont malgré tout montré une diminution de croissance dans leurs cernes. En se basant sur ce postulat, alors la chalarose serait présente dans les réserves de la grande Cariçaie depuis 2006 ou 2008, mais aurait un effet sur la croissance radiale des frênes que depuis 2008 – 2010. Bien que ces dates soient antérieures à celles communément admises pour l'arrivée de la chalarose dans le nord-ouest de la Suisse (2008), elles sont néanmoins cohérentes. En effet, la date de 2008 considérée par exemple par Queloz et al. (2017) comme la date d'arrivée de la chalarose en Suisse est basée sur une observation visuelle des symptômes de la chalarose. Or, comme vu, il se peut qu'un décalage de quatre ans soit présent entre infection et visibilité des symptômes. De plus, Queloz et al. (2017) font également mention que depuis 2004,

un dépérissement de la couronne de frênes matures a été reporté, quatre ans avant la confirmation formelle de la présence de la chalarose en Suisse.

La chalarose influence toutes les classes de santé et toutes les stations sur les dernières années de croissance, la croissance radiale diminuant fortement durant cette période. En comparant une station malade telle que la station 615 (tous les arbres ont été attribués à la classe de santé 5) et une station saine telle que la station 246 (la santé des arbres varie entre la classe 1 et 2), l'effet de la chalarose peut être mis en avant.

La station 615 avait une croissance radiale moyenne de 0.61 mm entre 2008, date à laquelle la croissance radiale moyenne de cette station commence à diminuer, et 2020. Entre 1995 et 2007, pour cette même station la croissance moyenne était de 1.41 mm, soit un peu plus du double. La croissance moyenne de la station 246 était de 1.01 mm pour la période 2008 – 2020 et 1.29 mm pour la période 1995 – 2007. Il est vrai que l'effet de l'âge peut légèrement influencer ces chiffres, mais la diminution de croissance étant importante pour la station 615, l'effet de la chalarose est bien présent. Bien que théoriquement la période 2008 – 2020 puisse être comparée entre la station 615 et la station 246 afin de quantifier la diminution de croissance due à la chalarose, il est probable que la station 246 soit également touchée par ce pathogène (la croissance moyenne de cette station commence à diminuer depuis 2010). La comparaison entre les douze dernières années de la station 615 et la station 246 sous-estime donc légèrement l'impact de la chalarose sur la croissance radiale.

Toutes les classes de santé (1 à 5) montrent une diminution de croissance à partir de 2010, même celles qui paraissaient extérieurement saines. Cette diminution pourrait s'expliquer par le fait que la chalarose soit présente dans toutes les stations et touche tous les arbres. Entre 1 et 5% de la population *F. excelsior* est tolérant face à *H. fraxineus* (Kjær et al., 2012 ; McKinney et al., 2014). De ce fait, il est possible qu'aucun des échantillons prélevés n'ait été tolérant à la chalarose. Même si certains arbres tolérants ont été carottés, ces derniers restent minoritaires. Leur croissance ayant été moyennée avec celle des autres arbres, le signal de croissance des arbres tolérant est donc mélangé à celui des arbres atteints de la chalarose. Il n'est donc pas étonnant de constater une diminution de croissance à partir des années 2010 sur toutes les chronologies testées. Néanmoins, certains échantillons de la station 246 (e04_s246, e05_s246 ou e08_s246, non présenté) ne montrent pas de diminution de croissance, excepté celle due à l'âge. Ces arbres pourraient donc être tolérants face à la chalarose.

Les deux chronologies « sain » et « malade » diffèrent plus tôt que ce qui pourrait être attendu lorsque comparées avec un test de Wilcoxon-Mann-Whitney. En effet, à partir des années 2000 les deux chronologies sont différentes, alors que l'arrivée de la chalarose a été datée entre 2008 et 2010 et confirmée en 2011. Les années avant 2000 ne montrent globalement pas de différences significatives pour un alpha à 5%. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que cette période est la moins influencée par l'effet de l'âge. Une comparaison entre chronologies « sain » et « malade » montre que la chronologie « malade » tend à avoir une croissance inférieure à celle de la chronologie « sain » depuis 1960. Les arbres composant la chronologie « malade » sont en moyenne plus vieux (70 ans) que celle de la chronologie « sain » (63 ans). Cette différence d'âge pourrait expliquer en partie la divergence précoce de ces deux chronologies. Cette hypothèse explique en partie la variation précoce des deux chronologies, mais elle n'est pas suffisante afin d'expliquer cette divergence. D'autres facteurs (croissance propre aux stations, affaiblissement de ces arbres par d'autres agents biotiques) pourraient expliquer cette différence.

Devenir des frênaies

Avec une population tolérante à *H. fraxineus* comprise entre 1 et 5% (Kjær et al., 2012 ; McKinney et al., 2014) et aucun moyen connu à ce jour d'endiguer la propagation du pathogène, le devenir de *F. excelsior* est fortement compromis. Les conseils pour la gestion de *F. excelsior* sont de ne pas créer de nouvelles plantations de frênes et de laisser les arbres qui présentent peu ou pas de symptômes dans le paysage afin que ces arbres puissent laisser une descendance potentiellement résistante à la chalarose (Skovsgaard et al., 2017). Il important de noter que *H. fraxineus* n'est pas la seule menace à la survie de la population de *F. excelsior*. En effet, d'autres agents biotiques virulents, tel que l'agrile du frêne (*Agrilus planipennis)*, un coléoptère d'origine asiatique s'attaque également à *F. excelsior* et peut conduire à la mort de l'arbre (McKinney et al., 2014).

Pour le moment, l'agrile du frêne est présent uniquement dans l'est de l'Europe et ne dépasse pas l'Ukraine (Orlova-Bienkowskaja et al., 2020). L'expansion de ce coléoptère variant entre 13 et 41 km par année (Straw et al., 2013), il est probable que d'ici 15 à 20 ans cet insecte arrive en Europe centrale si aucune intervention n'est réalisée (Valenta et al., 2017). Le taux d'expansion est relativement dépendant du transport humain involontaire de ce coléoptère. En effet, seule une proportion relativement faible de

coléoptères (1%) parcourt plus de 20 kilomètres de leur lieu d'éclosion (Valenta et al., 2017).

De ce fait, la population de frênes de la Grande Cariçaie n'est pas encore inquiétée par l'agrile du frêne. Cependant, il est important de relever que l'agrile du frêne entraine une grande mortalité chez les arbres infectés (Orlova-Bienkowskaja, 2013). Ainsi, le pourcentage de la population de *F. excelsior* susceptible d'être tolérant à la chalarose ne sera pas nécessairement résistant à l'agrile du frêne.

L'affaiblissement du frêne par ces agents biotiques tendra à diminuer sa compétitivité face à d'autres espèces. Une compétitivité moins importante tendra à diminuer l'accès aux ressources (lumières, nutriments) ce qui précarisera encore plus la survie de *F. excelsior*.

Bien que la biodiversité totale dépendante de *F. excelsior* ne soit pas parfaitement claire, cette espèce a néanmoins un rôle majeur dans les écosystèmes, avec certaines espèces associées à la présence de *F. excelsior* (Pautasso et al., 2013). Certains auteurs considèrent le frêne comme une « *keystone species* » (Lobo et al., 2014 : 520). De ce fait, la disparition de *F. excelsior* du paysage pourrait donc entrainer une diminution considérable de la biodiversité générale, voire la disparition totale des organismes dépendants du frêne. Cette perte de biodiversité vient s'inscrire dans un contexte de perte de biodiversité globale due, entre autres, au changement climatique, à l'introduction d'une faune et flore allogène envahissante, à la fragmentation du paysage et à la destruction d'écosystèmes vulnérables et des espèces liées.

Un gain de biodiversité dû au dépérissement du frêne pourrait aussi être observé. En effet, le bois mort a un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes (Landolt et al., 2016). De ce fait, il est possible qu'une légère augmentation des organismes liés au bois mort puisse être observée. Compte tenu de l'importance du frêne dans les écosystèmes, cette petite augmentation de la biodiversité liée au bois mort est presque négligeable par rapport à la perte d'une espèce entière.

Fiabilité des données

Préparation et numérisation des données

Lors de la préparation des données, des bouts d'échantillons n'ont pas pu être aplanis à l'aide du microtome. Ce genre de situation s'est présentée lorsque la carotte s'est cassée en morceaux relativement petits (figure 16). De ce fait, la lecture des cernes a été plus

complexe à ces endroits. Lors de la mesure des cernes, il a également été difficile de discerner les doubles cernes ou les cernes manquants. Ces imprécisions ont pu être corrigées en interdatant les données.

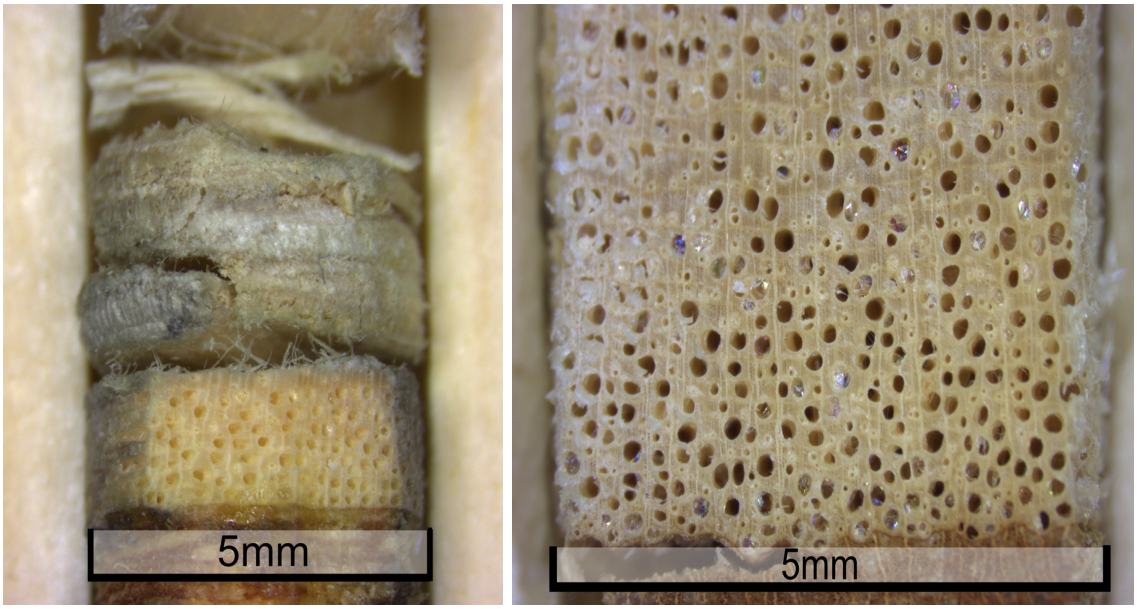


Figure 16 : Échantillons non-aplani (gauche) et chalarosé (droite).
À gauche l'échantillon e05_s279 avec des cernes relativement serrés et une partie qui n'a pas pu être aplanie au microtome. À droite, l'échantillon e05_N_s273 avec des cernes très serrés sur les derniers cernes de croissance à cause de la chalarose. Les cernes très étroits sont difficiles à distinguer et sont en partie réduits à une cellule de largeur.

Lors de mesures sur les échantillons d'arbres atteints de la chalarose, les dernières années étaient très serrées, parfois de la largeur d'une seule cellule (figure 16). Ainsi, les mesures sur les carottes issues d'arbres malades sont susceptibles d'être imprécises, avec quelques cernes mesurés en trop ou de pas assez sur leurs dernières années. Cette imprécision a également été rectifiée lors du processus d'interdatation.

La deuxième interdatation a été réalisée avec les données de Klesse et al. (2020). Or ces données ne proviennent pas de la même région que les frênes étudiés. Les conditions de croissance entre la rive sud du lac de Neuchâtel et la région de Zürich étant différentes, la croissance radiale des frênes sera influencée par d'autres facteurs. Néanmoins, pour ce travail, les conditions entre ces deux sites ont été considérées comme suffisamment similaires pour que les chronologies zürichoises puissent être utilisées.

Dendroclimatologie

Ce présent travail est basé sur l'hypothèse que les facteurs limitant la croissance des frênes de la région d'étude sont restés constants tout au long de la vie des arbres. C'est-à-dire que les frênes étaient sensibles aux mêmes facteurs limitants, quel que soit leur

âge. Or, selon Lebourgeois et al. (2019), les facteurs limitants peuvent évoluer dans le temps. Les calculs effectués donnent donc une idée générale des facteurs limitants pour la croissance. Il serait intéressant dans le cadre d'un travail plus approfondi de calculer les facteurs limitants par période de 20 ans afin de pouvoir déterminer si les facteurs climatiques limitant la croissance changent en fonction du stade de développement des frênes.

En outre, ce travail s'est également basé sur l'hypothèse que le climat est resté constant durant toute la période de croissance. Or, avec le changement climatique global, il est possible que certains facteurs climatiques aient évolué de manière significative depuis le début de la croissance des frênes. En ce qui concerne la température, une augmentation de cette dernière a été observée (CH2018, 2018). Selon l'IPCC, les changements climatiques globaux sont les plus importants observés depuis des dizaines d'années et pour certains phénomènes des milliers (Pachauri et al., 2015). Il aurait donc été intéressant de tester la stabilité temporelle des différents facteurs climatiques avant de les corréler avec les chronologies.

La colinéarité des facteurs climatiques n'a pas été testée. Avec trois facteurs ayant un rapport avec l'eau (précipitation, humidité et bilan hydrique), il est probable que les corrélations présentées soient en partie colinéaires. Une analyse du climat de type ACP, avec utilisation de l'axe 1 de l'ACP comme variable explicative pour la croissance des cernes, aurait pu être intéressante, bien que les résultats auraient été moins instinctifs à comprendre.

Chalarose

La plus grande incertitude pour le travail effectué sur l'impact de la chalarose est l'attribution d'une classe de santé pour chaque arbre. En effet, le terrain ayant été effectué en novembre, aucun indice foliaire n'a pu être utilisé pour déterminer l'état de santé des arbres. Cet indice est couramment utilisé dans la littérature, car il permet de déterminer plus précisément l'état de santé des frênes face à la chalarose (Bakys et al., 2009 ; Stener, 2013). Les calculs résultant de l'assignation d'une classe de santé sont entièrement dépendants de la qualité de l'estimation de l'état de santé et pourraient donc être sujets à amélioration. Néanmoins, comme vu avec la figure 9, les classes de santé suivent ce qui est attendu. De ce fait, l'hypothèse que l'assignation est bonne à défaut d'excellente est défendable.

Conclusion

Ainsi, ce travail a permis de mettre en avant les facteurs climatiques favorisant la croissance radiale des frênes des réserves de la Grande Cariçaie, à savoir des automnes et des printemps où les pluies sont abondantes, ainsi que des étés chauds. Le changement climatique global pourrait tendre à créer des conditions climatiques favorables à la croissance radiale des frênes. En effet, avec la tendance à la méditerranéisation du climat suisse, les automnes et printemps devraient être plus pluvieux et les étés plus chauds. Il est néanmoins important de noter que le frêne commun est rare ou absent du domaine méditerranéen (Caudullo et al., 2017).

L'arrivée de la chalarose dans les réserves de la Grande Cariçaie a été datée entre 2008 et 2010. La confirmation officielle de la présence de ce pathogène dans les réserves date de 2011. L'influence de la chalarose sur la croissance radiale a également été mise en avant. Sur la dernière décennie, la croissance moyenne est d'environ la moitié (0.55 mm) de ce qu'elle était durant la décennie précédant l'arrivée de la chalarose.

L'avenir des frênaies en Suisse reste incertain. En effet, les frênes font face à la chalarose qui entraine une grande mortalité dans la population. La population de *F. excelsior* tolérante à ce pathogène est estimée entre 1 et 5%. De ce fait, un certain nombre d'individus pourraient survire dans un paysage fragmenté. L'agrile du frêne constitue également une menace sérieuse à la survie du frêne des réserves de la Grande Cariçaie si ce coléoptère venait à se propager vers l'Europe centrale. De plus, il n'existe aucune certitude que les arbres tolérants à la chalarose le soient face à l'agrile du frêne. La perte de la biodiversité ainsi que les impacts économiques associés à la disparition de *F. excelsior* du paysage ne sont pas encore parfaitement connus, mais certaines espèces sont dépendantes de la présence du frêne pour se développer (Pautasso et al., 2013). De ce fait, la disparition du frêne commun du paysage aura des impacts importants sur la biodiversité.

Un certain nombre de pistes pourrait être exploré dans un travail futur souhaitant approfondir la thématique.

Une investigation plus approfondie au niveau des frênes malades pourrait être réalisée. En effet, les arbres atteints de chalarose ont montré en moyenne une croissance inférieure à ceux considérés comme sains, et ce bien avant l'arrivée de la chalarose dans les réserves

de la Grande Cariçaie. De ce fait, il est possible que des facteurs de croissance locaux ou propres à cette population d'arbres influencent sur ce résultat.

Une étude plus approfondie du sol des différentes stations, ainsi que de la nappe phréatique pourrait aider à comprendre le rôle de facteurs climatiques liés à l'eau comme facteurs limitant la croissance du frêne commun. En effet, les stations étant principalement dans un sol marécageux, il est surprenant que l'eau soit un facteur limitant la croissance radiale.

La stabilité des facteurs limitant la croissance de *F. excelsior* pourrait être testée. En effet, selon Lebourgeois et al. (2019), les facteurs limitant la croissance radiale des frênes peuvent évoluer dans le temps. De ce fait, il serait intéressant de tester les facteurs climatiques limitant la croissance sur des périodes de croissances de 20 ans. De ce fait, une meilleure compréhension des facteurs limitants en fonction du stade de développement du frêne commun et des changements climatiques pourra être obtenue.

Un suivi des arbres carotté pourrait également être réalisé dans les prochaines années. Ce suivi aurait l'avantage de confirmer le décalage entre infection par la chalarose et visibilité des symptômes que Vacek et al. (2015) ont mis en avant. Il est probable que, mis à part quelques arbres de la station 246, tous les arbres carottés soient déjà infectés par la chalarose. Ce suivi permettrait de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. Un suivi aurait également l'avantage de confirmer le taux de la population tolérante à la chalarose dans les réserves de la Grande Cariçaie. En identifiant les arbres tolérants, il serait également possible de construire une banque de graines avec les frênes montrant une tolérance face à la chalarose.

Bibliographie

Association de la Grande Cariçaie - Accueil (s. d.). *Association de la Grande Cariçaie*, consulté le 01.06.21. https://grande-caricaie.ch/fr/accueil/

Bakys, R., Vasaitis, R., Barklund, P., Thomsen, I. M., & Stenlid, J. (2009). Occurrence and pathogenicity of fungi in necrotic and non-symptomatic shoots of declining common ash (Fraxinus excelsior) in Sweden. *European Journal of Forest Research*, *128*(1), 51-60. https://doi.org/10.1007/s10342-008-0238-2

Baral, H.-O., Queloz, V., & Hosoya, T. (2014). Hymenoscyphus fraxineus, the correct scientific name for the fungus causing ash dieback in Europe. *IMA Fungus*, *5*. https://doi.org/10.5598/imafungus.2014.05.01.09

Beck, P. Caudullo, G., Tinner, W., de Rigo, D. (2016). *Fraxinus excelsior in Europe: distribution, habitat, usage and threats*. In: San-Miguel-Ayanz, J.; de Rigo, D.; Daudullo, G.; Houston Durrant, T.; Mauri, A. (éds.) European Atlas of Forest Tree Species (p. 98-99). Luxembourg: Publication Office of the European Union

Brändli, U.-B., Abegg, M., Allgaier Leuch, B. (2020). Inventaire forestier national suisse. Résultats du quatrième inventaire 2009-2017. Birmensdorf, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. Berne, Office fédéral de l'environnement. 341 p.

Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, *26*(2), 115-124. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002

Büntgen, U., Esper, J., Frank, D. C., Nicolussi, K., & Schmidhalter, M. (2005). A 1052-year tree-ring proxy for Alpine summer temperatures. *Climate Dynamics*, *25*(2), 141-153. https://doi.org/10.1007/s00382-005-0028-1

Caudullo, G., Welk, E., & San-Miguel-Ayanz, J. (2017). Chorological maps for the main European woody species. *Data in Brief*, *12*, 662-666. https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007

Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E., DeSoto, L., Aakala, T., Antos, J., Beikircher, B., Bigler, C., Bugmann, H., Caccianiga, M., Čada, V., Camarero, J., Cherubini, P., Cochard, H., Coyea, M., Cufar, K., Das, A., Davi, H., Delzon, S., & Martinez Vilalta, J. (2016). A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, *23*. https://doi.org/10.1111/gcb.13535.

CH2018 (2018), CH2018 – Climate Scenarios for Switzerland, Zurich, Technical Report. National Centre for Climate Services, 271 pp. ISBN: 978-3-9525031-4-0

Constable, J. V. H., & Friend, A. L. (2000). Suitability of process-based tree growth models for addressing tree response to climate change. *Environmental Pollution*, *110*(1), 47-59. https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00289-4

Cook, E. R., & Kairiukstis, L. A. (Éds.). (1990). *Methods of Dendrochronology : Applications in the Environmental Sciences*. Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0

Cufar, K., De Luis, M., Zupančič, M., & Eckstein, D. (2008). A 548Year Tree-Ring Chronology of Oak (Quercus spp.) for Southeast Slovenia and its Significance as a Dating Tool and Climate Archive. *Tree-ring Research*, *64*, 3-15. https://doi.org/10.3959/2007-12.1

Fritts. H.C. (1976). Tree rings and climate. Blackburn Press : Caldwell 2001. 567pp 62.95. ISBN 1 930665 39 3. *Journal of Quaternary Science*, *19*(1) https://doi.org/10.1002/jqs.796

Goudet, M., & Piou, D. (2012). La Chalarose du Frêne : Que sait-on ? *Revue Forestière Française*, *1*. https://doi.org/10.4267/2042/47436

Grosdidier, M. (2017). Épidémiologie de la chalarose du frêne, une maladie causée par l'agent pathogène Hymenoscyphus fraxineus [Phdthesis, Université de Lorraine]. https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01760779

Gross, A., Holdenrieder, O., Pautasso, M., Queloz, V., & Sieber, T. N. (2014). Hymenoscyphus pseudoalbidus, the causal agent of European ash dieback. *Molecular Plant Pathology*, *15*(1), 5-21. https://doi.org/10.1111/mpp.12073

Hauptman, T., Piškur, B., Groot, M. de, Ogris, N., Ferlan, M., & Jurc, D. (2013). Temperature effect on Chalara fraxinea : Heat treatment of saplings as a possible disease control method. *Forest Pathology*, *43*(5), 360-370. https://doi.org/10.1111/efp.12038

Helcoski, R., Tepley, A., McGarvey, J., Gonzalez-Akre, E., Meakem, V., Thompson, J., & Anderson-Teixeira, K. (2019). No significant increase in tree mortality following coring in a temperate hardwood forest. *Tree-Ring Research*, *75*, 67-72. https://doi.org/10.3959/1536-1098-75.1.67

Kjær, E. D., McKinney, L. V., Nielsen, L. R., Hansen, L. N., & Hansen, J. K. (2012). Adaptive potential of ash (Fraxinus excelsior) populations against the novel emerging pathogen Hymenoscyphus pseudoalbidus. *Evolutionary Applications*, *5*(3), 219-228. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00222.x

Klesse, S., von Arx, G., Gossner, M., Hug, C., Rigling, A., & Queloz, V. (2020). Amplifying feedback loop between growth and wood anatomical characteristics of Fraxinus excelsior explains size-related susceptibility to ash dieback. *Tree Physiology*, *41*(5), 683-696. https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa091

Kowalski, T. (2006). Chalara fraxinea sp. Nov. Associated with dieback of ash (Fraxinus excelsior) in Poland. *Forest Pathology*, *36*(4), 264-270. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2006.00453.x

Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). Pathogenicity of Chalara fraxinea. *Forest Pathology*, *39*(1), 1-7. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00565.x

Landolt, J., Gross, A., Holdenrieder, O., & Pautasso, M. (2016). Ash dieback due to Hymenoscyphus fraxineus : What can be learnt from evolutionary ecology? *Plant Pathology*, *65*(7), 1056-1070. https://doi.org/10.1111/ppa.12539

Lebourgeois, F., & Mérian, P. (2012). *Principes et méthodes de la dendrochronologie* [Master]. AgroParisTech. https://hal.archives-ouvertes.fr/cel-01627048

Lebourgeois, F., Lorentz, S., Cousseau, G., & Fenaux, L. (2019). Effet de la chalarose (Hymenoscyphus fraxineus) sur la croissance radiale du frêne et sur son déterminisme climatique dans le nord de la France. *Revue Forestière Française*, 3, 225-248 https://doi.org/10.4267/2042/70703

Lobo, A., Hansen, J., Mckinney, L., Nielsen, L., & Kjaer, E. (2014). Genetic variation in dieback resistance : Growth and survival of Fraxinus excelsior under the influence of Hymenoscyphus pseudoalbidus. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *29*. https://doi.org/10.1080/02827581.2014.950603

McKinney, L. V., Nielsen, L. R., Collinge, D. B., Thomsen, I. M., Hansen, J. K., & Kjær, E. D. (2014). The ash dieback crisis : Genetic variation in resistance can prove a long-term solution. *Plant Pathology*, *63*(3), 485-499. https://doi.org/10.1111/ppa.12196

MétéoSuisse. (s. d.). Consulté 22 avril 2021, à l'adresse https://www.meteosuisse.admin.ch/home/climat/climat-de-la-suisse/normes-climatologiques.html

Mikac, S., Žmegač, A., Trlin, D., Paulić, V., Oršanić, M., & Anić, I. (2018). Drought-induced shift in tree response to climate in floodplain forests of Southeastern Europe. *Scientific Reports*, *8*(1), 16495. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34875-w

Munaut, A. V. (1988). *Les Cernes de croissance des arbres*. Turnhout. Brepols.

Norton D.A. (1998). Impacts of tree coring on indigenous trees. *Conservation Advisory Science* Notes No. 186. Department of Conservation, Wellington.

Orlova-Bienkowskaja, M. J. (2014). Ashes in Europe are in danger : The invasive range of Agrilus planipennis in European Russia is expanding. *Biological Invasions*, *16*(7), 1345-1349. https://doi.org/10.1007/s10530-013-0579-8

Orlova-Bienkowskaja, M. J., Drogvalenko, A. N., Zabaluev, I. A., Sazhnev, A. S., Peregudova, E. Y., Mazurov, S. G., Komarov, E. V., Struchaev, V. V., Martynov, V. V., Nikulina, T. V., & Bieńkowski, A. O. (2020). Current range of Agrilus planipennis Fairmaire, an alien pest of ash trees, in European Russia and Ukraine. *Annals of Forest Science*, *77*(2), 29. https://doi.org/10.1007/s13595-020-0930-z

Pachauri, R. K., Mayer, L., & Intergovernmental Panel on Climate Change (Éds.). (2015). *Climate change 2014 : Synthesis report*. Intergovernmental Panel on Climate Change.

Pautasso, M., Aas, G., Queloz, V., & Holdenrieder, O. (2013). European ash (Fraxinus excelsior) dieback – A conservation biology challenge. *Biological Conservation*, *158*, 37-49. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.026

Queloz, V., Hopf, S., Schoebel, C. N., Rigling, D., & Gross, A. (2017). Ash dieback in Switzerland: history and scientific achievements. In R. Vasaitis & R. Enderle (Eds.), *Dieback of european ash (Fraxinus spp.) - consequences and guidelines for sustainable management* (pp. 68-78). SLU.

Rozas, V., & Olano, J. (2017). Dendroclimatic responses of four European broadleaved tree species near their southwestern range edges. *Dendrobiology*, 77, 65-75. https://doi.org/10.12657/denbio.077.006

Schweingruber, F. H. (1988). *Tree Rings : Basics and Applications of Dendrochronology*. Springer Science & Business Media.

Skovsgaard, J. P., Wilhelm, G. J., Thomsen, I. M., Metzler, B., Kirisits, T., Havrdová, L., Enderle, R., Dobrowolska, D., Cleary, M., & Clark, J. (2017). Silvicultural strategies for Fraxinus excelsior in response to dieback caused by Hymenoscyphus fraxineus. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *90*(4), 455-472. https://doi.org/10.1093/forestry/cpx012

Stener, L.-G. (2013). Clonal differences in susceptibility to the dieback of Fraxinus excelsior in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *28*(3), 205-216. https://doi.org/10.1080/02827581.2012.735699

Straw, N. A., Williams, D. T., Kulinich, O., & Gninenko, Y. I. (2013). Distribution, impact and rate of spread of emerald ash borer Agrilus planipennis (Coleoptera : Buprestidae) in the Moscow region of Russia. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *86*(5), 515-522. https://doi.org/10.1093/forestry/cpt031

Touchan, R., Xoplaki, E., Funkhouser, G., Luterbacher, J., Hughes, M. K., Erkan, N., Akkemik, Ü., & Stephan, J. (2005). Reconstructions of spring/summer precipitation for the Eastern Mediterranean from tree-ring widths and its connection to large-scale atmospheric circulation. *Climate Dynamics*, *25*(1), 75-98. https://doi.org/10.1007/s00382-005-0016-5

Tsen, E. W. J., Sitzia, T., & Webber, B. L. (2016). To core, or not to core : The impact of coring on tree health and a best-practice framework for collecting dendrochronological information from living trees. *Biological Reviews*, *91*(4), 899-924. https://doi.org/10.1111/brv.12200

Vacek, S., Vacek, Z., Bulušek, D., Putalova, T., Sarginci, M., Schwarz, O., Šrůtka, P., Podrázský, V., & Moser, W. (2015). European ash (Fraxinus excelsior L.) Dieback : Disintegrating forest in the mountain protected areas, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science, 132*, 203-223.

Valenta, V., Moser, D., Kapeller, S., & Essl, F. (2017). A new forest pest in Europe : A review of Emerald ash borer (Agrilus planipennis) invasion. *Journal of Applied Entomology*, *141*(7), 507-526. https://doi.org/10.1111/jen.12369

Vittoz, P., Rulence, B., Largey, T., & Freléchoux, F. (2008). Effects of Climate and Land-Use Change on the Establishment and Growth of Cembran Pine (Pinus cembra L.) over the Altitudinal Treeline Ecotone in the Central Swiss Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *40*(1), 225-232. https://doi.org/10.1657/1523-0430

Zang, C., & Biondi, F. (2015). treeclim : An R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, *38*(4), 431-436. https://doi.org/10.1111/ecog.01335

Zhao, Y.-J., Hosoya, T., Baral, H.-O., Hosaka, K., & Kakishima, M. (2012). Hymenoscyphus pseudoalbidus, the correct name for Lambertella albida reported from Japan. *Mycotaxon -Ithaca Ny-*, *122*, 25-41. https://doi.org/10.5248/122.25