

Reconstruction multi-centenaire des variations  
d'indicateurs hydro-climatiques en Patagonie à  
partir de la composition isotopique des cernes  
d'*Araucaria araucana*

*Multi-century reconstruction of hydroclimate indicators in  
Patagonia using the isotopic composition of Araucaria araucana  
tree-rings*

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°129, Sciences de l'Environnement d'Ile-de-France (SEIF)  
Spécialité de doctorat : Sciences du climat, de l'atmosphère et des océans,  
terrestres et planétaire

Graduate School : Géosciences, climat, environnement et planètes. Référent :  
Université de Versailles-Saint-Quentin-en-Yvelines

Thèse préparée dans l'unité de recherche **LSCE (Université Paris-Saclay, CNRS, CEA, UVSQ)**, sous la direction de **Valérie DAUX**, Professeure des Universités, et le co-encadrement de **Ignacio MUNDO**, Professeur adjoint, Université de Cuyo, Argentine.

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 13 juillet 2022, par

**Tiphaine PENCHENAT**

**Composition du jury**

Membres du jury avec voix délibérative

<b>Edwige PONS-BRANCHU</b> Professeure, Université de Versailles Saint-Quentin en Yvelines	Présidente
<b>Soumaya BELMECHERI</b> Chercheuse, Université d'Arizona	Rapporteur et Examinatrice
<b>Markus STOFFEL</b> Professeur, Université de Genève	Rapporteur et Examineur
<b>Etienne BOUCHER</b> Directeur de recherche, Université du Québec à Montréal	Examineur
<b>Fabienne MAIGNAN</b> Ingénieure-Chercheuse, CEA	Examinatrice

**Titre :** Reconstruction multi-centenaire des variations d'indicateurs hydro-climatiques en Patagonie à partir de la composition isotopique des cernes d'*Araucaria araucana*

**Mots clés :** Paléoclimat, isotopes, dendrochronologie, *Araucaria araucana*, Amérique du Sud

**Résumé :** Depuis une centaine d'années, la partie Ouest de l'Amérique du Sud, de l'Altiplano à la Patagonie du Nord, connaît des périodes de sécheresse de plus en plus longues et fréquentes. Cette tendance doit se poursuivre d'après les modélisations climatiques. Or, on la soupçonne être en partie liée à l'expansion de la cellule atmosphérique de Hadley associée à une phase positive dominante de l'Oscillation Antarctique ces dernières décennies. L'objectif de ma thèse est de contribuer à améliorer la compréhension des processus responsables de cette évolution en reconstituant les variations hydro-climatiques passées en Patagonie du Nord. J'utilise pour cela la composition isotopique en carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et en oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) de la cellulose des cernes d'*Araucaria araucana*, une espèce endémique de cette région. Plusieurs résultats se dégagent de cette étude. Tout d'abord, j'ai montré que la composition isotopique de la cellulose des *A. araucana* reflète les conditions climatiques de la saison de croissance en cours, la remobilisation des réserves n'intervient donc pas ou peu dans la fabrication des sucres utilisés pour produire les cernes. Puis j'ai montré que les variations du  $\delta^{13}\text{C}$  et le comportement

physiologique des arbres sont liés à l'humidité du milieu dans lequel ils évoluent. J'ai également mis en évidence le lien entre les variations de  $\delta^{13}\text{C}$  des cernes d'*A. araucana* évoluant dans un milieu sec et celles de la température/aridité, elles-mêmes contrôlées par l'Oscillation Antarctique et la position de la branche descendante de la cellule de Hadley. Les reconstructions climatiques révèlent une uniformisation des tendances (température et humidité) sur les dernières décennies, probablement en lien avec le changement climatique global qui devient le principal facteur de contrôle de la variabilité climatique. Le  $\delta^{18}\text{O}$  de la cellulose, contrôlé par les  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations et du sol, aurait lui enregistré les déplacements de la branche descendante de la cellule de Hadley jusqu'au milieu des années 1990, date à laquelle la cellule se serait probablement trop étendue pour affecter les *A. araucana* à ces latitudes. Ces outils isotopiques s'avèrent donc prometteurs pour mieux comprendre la variabilité spatio-temporelle des phénomènes qui touchent la Patagonie, notamment la contribution de la cellule de Hadley dans le changement global actuel du climat.

**Title :** Multi-century reconstruction of hydroclimate indicators in Patagonia using the isotopic composition of *Araucaria araucana* tree-rings.

**Keywords :** Palaeoclimate, isotopes, dendrochronology, *Araucaria araucana*, South America

**Abstract :** For the past 100 years, the western part of South America, from the Altiplano to Northern Patagonia, has been experiencing increasingly long and frequent periods of drought. This trend is expected to continue according to climate modelling. It is suspected to be partly related to the expansion of the Hadley atmospheric cell associated with a dominant positive phase of the Southern Annular Mode in recent decades. The objective of my thesis is to contribute to a better understanding of the processes responsible for this evolution by reconstructing past hydro-climatic variations in Northern Patagonia. To do so, I use the carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and oxygen ( $\delta^{18}\text{O}$ ) isotopic composition of the cellulose of the tree-rings of *Araucaria araucana*, a species endemic to this region. Several results emerged from this study. First, I showed that the isotopic composition of the cellulose of *A. araucana* reflects the climatic conditions of the current growing season, so that remobilization of reserves plays little or no role in the production of the sugars used to produce the rings. I

then showed that the variations in  $\delta^{13}\text{C}$  and the physiological behaviour of the trees are linked to the humidity of the environment in which they grow. I also demonstrated the link between  $\delta^{13}\text{C}$  variations in tree-rings of *A. araucana* evolving in a dry environment and those of temperature/aridity, which are themselves controlled by the Southern Annular Mode and the position of the descending branch of the Hadley cell. The climate reconstructions show a uniformity of trends (temperature and humidity) over the last few decades, probably related to global climate change becoming the main controlling factor of climate variability. The cellulose  $\delta^{18}\text{O}$ , controlled by the precipitation and soil  $\delta^{18}\text{O}$ , would have recorded the shifts of the descending branch of the Hadley cell until the mid-1990s, when the cell would probably have expanded too much to affect the *A. araucana* at these latitudes. These isotopic tools therefore show promise for better understanding the spatio-temporal variability of phenomena affecting Patagonia, including the contribution of the Hadley cell to current global climate change.



*A la rencontre des Araucaria araucana, volcan Lanin 2019*



# Remerciements

*Tout commença avec le mauvais château...*

Mes premiers remerciements vont à ma directrice de thèse Valérie Daux sans qui cette aventure n'aurait jamais pu avoir lieu. Dès le début du projet international THEMES, alors que j'étais encore en Master 2, elle m'a invitée à participer à la toute première réunion se déroulant au château du CNRS... à laquelle je suis arrivée en retard car je me suis trompée de château. J'ai eu l'opportunité de suivre ce projet du début à la fin et j'en suis très heureuse. Je remercie donc Valérie de m'avoir laissé ma chance, d'avoir cru en ma motivation et mon envie de m'investir dans ce beau projet, mais aussi d'être restée disponible et à l'écoute tout du long malgré toutes les responsabilités qu'elle a par ailleurs, et avec le sourire. Je pense avoir énormément appris.

Je remercie également mon co-encadrant de thèse Ignacio Mundo qui m'a fait découvrir la beauté des *Araucaria araucana* sur le terrain et qui m'a appris les bases de la Blue Intensity, ce qui, je suis sûre, me sera des plus utiles à l'avenir.

Cette thèse expérimentale n'aurait jamais pu exister sans l'aide de Monique Pierre et Michel Stievenard. Leurs compétences, leurs conseils et leur bonne humeur ont été d'un grand soutien tout au long de ma thèse. Et je dois reconnaître que les discussions autour du café du matin ont toujours été un des meilleurs moments de la journée. J'en profite pour remercier les étudiantes qui sont passées par le groupe dendro, notamment Juliette (et nos resto japonais), Leticia (à qui je rendrai visite à Mendoza), Diane (et nos futurs châteaux). Quand j'ai commencé ma thèse, j'étais la seule doctorante du groupe et à la fin nous étions quatre. J'ai vraiment apprécié côtoyer d'autres étudiantes dans les mêmes galères (dédicace au TC/EA), discuter de tout et de rien et rire de bon coeur.

En dehors de ceux qui aiment faire des trous dans les arbres, je tiens tout particulièrement à remercier Françoise Vimeux pour tous les précieux échanges que nous avons eus, aussi bien sur le plan professionnel que personnel, et sa disponibilité (ainsi que ses goûts en matière de bijoux). Le dernier chapitre de ce manuscrit lui doit beaucoup. Sa présence dans mon jury de soutenance de thèse en tant qu'invitée m'a fait très plaisir.

---

Je remercie les membres du jury qui ont tous pris le temps de lire mon manuscrit. Merci à Soumaya Belmecheri, Markus Stoffel, Fabienne Maignan, Etienne Boucher et Edwige Pons-Branchu pour leur lecture attentive de cette thèse et leurs pertinents commentaires que je garde précieusement pour la suite.

Ces années au LSCE m'ont permis de faire de très belles rencontres : Baptiste (qui confond carottage et film d'horreur), Brian (zythologue de rang S), Edouard (vidéaste du LSCE), mais aussi Marie, Fanny, Gaëlle (les filles du bureau arc-en-ciel), Audrey, Sophie, Anthony, Alizée C., Alizée D., Stella, Bastien, Antoine, Sandy, Tristan et bien sûr Martin. En 2020, l'arrivée d'un certain virus a grandement réduit mes échanges avec ceux du bâtiment 714 et c'est bien dommage.

Je remercie les membres des équipes GLACCIOS et GEOTRAC, mais aussi tous ceux du LSCE avec qui j'ai pu échanger et dont la liste de noms est trop longue (j'ai peur d'en oublier).

Enfin je remercie mes amis, Julie avec qui j'ai cassé du caillou en Licence, Julia, Léa, Adrien et Louis, le club des cinq du Master, Océanne, Célia et Audrey, les amies d'enfance qui ont toujours montré de l'intérêt pour ce que je faisais. Et bien sûr, je remercie ma famille qui m'a toujours soutenue dans cette aventure.

Mention spéciale au bâtiment 701, une terre hostile dont le plafond peut se transformer en cascade, dont le sol peut se dérober sous nos pieds, dont les murs résonnent, soufflés par un cyclone permanent... Une terre aux contrastes saisonniers extrêmes de température et aux monstres velus.

# Résumé

Depuis une centaine d'années, la partie Ouest de l'Amérique du Sud, de l'Altiplano à la Patagonie du Nord, connaît des périodes de sécheresse de plus en plus longues et de plus en plus fréquentes. Cette tendance, qui est probablement en partie liée à l'expansion de la cellule atmosphérique de Hadley associée à une phase positive dominante de l'Oscillation Antarctique ces dernières décennies, se poursuivra d'après les modélisations climatiques. L'objectif de ma thèse est de contribuer à améliorer la compréhension des processus responsables de cette évolution en reconstituant les variations hydro-climatiques passées en Patagonie du Nord. J'utilise pour cela la composition isotopique en carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et en oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) de la cellulose des cernes d'*Araucaria araucana*, une espèce endémique de Patagonie dont l'aire de répartition est comprise entre 37°20'S et 40°20'S. Plusieurs résultats se dégagent de cette étude. Tout d'abord, j'ai montré que la composition isotopique de la cellulose des *A. araucana* reflète les conditions climatiques de la saison de croissance en cours tandis que les largeurs de cernes dépendent davantage des conditions climatiques de la saison de croissance précédente. La remobilisation des réserves n'intervient donc pas dans la fabrication des sucres utilisés pour produire les cernes. Puis j'ai montré que les variations du  $\delta^{13}\text{C}$  et le comportement physiologique des arbres sont liés à l'humidité du milieu dans lequel ils évoluent. Il existe donc une différence entre les arbres poussant à l'Ouest des Andes, où les précipitations sont abondantes, plutôt sensibles aux variations de luminosité, et ceux poussant à l'Est dans un environnement plus sec, plutôt sensibles aux variations d'humidité. Au cours de cette thèse, j'ai également mis en évidence le lien entre les variations de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{18}\text{O}$  des cernes d'*A. araucana* évoluant dans un milieu sec et celles de la température et de l'humidité, elles-mêmes contrôlées par l'Oscillation Antarctique et la position de la branche descendante de la cellule de Hadley. Le fort potentiel du  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose des cernes d'*A. araucana* à enregistrer les variations de température et d'aridité d'été à l'échelle régionale permet de reconstituer les variations climatiques de Patagonie sur plusieurs siècles (315 ans) et met en avant une forte augmentation des températures maximales (+1°C) à la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle. A l'échelle régionale, les reconstructions climatiques révèlent une uniformisation des tendances (température et humidité) sur les dernières décennies, probablement en lien avec le changement climatique global qui devient le principal facteur de contrôle de la variabilité climatique. Le  $\delta^{18}\text{O}$  de la cellulose, contrôlé par les  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations et du sol, a lui aussi enregistré un changement climatique à la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle qui serait imputable, du moins en partie, à l'Oscillation Antarctique. Les déplacements de la branche descendante de la cellule de Hadley seraient également enregistrés par le  $\delta^{18}\text{O}$  jusqu'au milieu des années 1990, date à laquelle la cellule se serait probablement trop étendue pour affecter les *A. araucana* à ces latitudes. Ces outils isotopiques s'avèrent donc prometteurs pour mieux comprendre la variabilité spatio-temporelle des phénomènes qui touchent la Patagonie, notamment la contribution de la cellule de Hadley dans le changement global actuel du climat.





# Abstract

Over the past 100 years, the western part of South America, from the Altiplano to Northern Patagonia, has experienced increasingly frequent and long periods of drought. This trend, which is probably partly related to the expansion of the Hadley atmospheric cell associated with a dominant positive phase of the Southern Annular Mode in recent decades, will continue according to climate modelling. The objective of my thesis is to contribute to a better understanding of the processes responsible for this evolution by reconstructing past hydro-climatic variations in Northern Patagonia. To do so, I use the carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and oxygen ( $\delta^{18}\text{O}$ ) isotopic composition of the cellulose in the tree-rings of *Araucaria araucana*, an endemic species of Patagonia whose range is between 37°20'S and 40°20'S. Several results emerge from this study. First, I showed that the isotopic composition of cellulose in *A. araucana* reflects the climatic conditions of the current growing season, whereas tree-ring widths are more dependent on the climatic conditions of the previous growing season. Remobilisation of reserves is therefore not involved in the production of the sugars used to produce the rings. I then showed that the variations in  $\delta^{13}\text{C}$  and the physiological behaviour of trees are linked to the humidity of the environment in which they grow. Thus, there is a difference between trees growing in the western Andes, where rainfall is abundant, which are more sensitive to variations in luminosity, and those growing in the east in a drier environment, which are more sensitive to variations in humidity. During this thesis, I also demonstrated the link between the variations of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  of the rings of *A. araucana* growing in a dry environment and those of temperature and humidity, themselves controlled by the Southern Annular Mode and the position of the descending branch of the Hadley cell. The high potential of the  $\delta^{13}\text{C}$  of the cellulose in the tree-rings of *A. araucana* to record variations in temperature and summer aridity on a regional scale makes it possible to reconstruct climatic variations in Patagonia over several centuries (315 years) and highlights a strong increase in maximum temperatures (+1°C) at the end of the 18th century. At the regional scale, the climate reconstructions reveal a uniformity of trends (temperature and humidity) over the last few decades, probably linked to global climate change, which is becoming the main factor controlling climate variability. The cellulose  $\delta^{18}\text{O}$ , controlled by the precipitation and soil  $\delta^{18}\text{O}$ , has also shown a change in climate in the 18th century that is attributable, at least in part, to the Southern Annular Mode. Displacements of the descending branch of the Hadley cell would also be recorded by the  $\delta^{18}\text{O}$  until the mid-1990s, when the cell would probably have expanded too much to affect the *A. araucana* at these latitudes. These isotopic tools therefore show promise for better understanding the spatio-temporal variability of the phenomena affecting Patagonia, including the contribution of the Hadley cell to current global climate change.



# Table des matières

<b>Remerciements</b>	<b>5</b>
<b>Résumé</b>	<b>7</b>
<b>Abstract</b>	<b>9</b>
<b>1 Introduction</b>	<b>15</b>
1.1 La cellule de Hadley . . . . .	16
1.2 L'expansion des tropiques . . . . .	18
1.3 THE Mystery of the Expanding tropicS . . . . .	21
1.4 But de cette recherche . . . . .	22
1.5 Structure du manuscrit . . . . .	23
<b>2 La physiologie de l'arbre</b>	<b>25</b>
2.1 La photosynthèse . . . . .	27
2.1.1 La phase claire . . . . .	29
2.1.2 La phase sombre . . . . .	30
2.1.3 Facteurs limitant la photosynthèse . . . . .	31
2.2 Structure et croissance . . . . .	35
2.2.1 Description du cambium . . . . .	35
2.2.2 Description du xylème . . . . .	37
2.2.3 Les constituants du bois . . . . .	37
2.2.4 Les cinq étapes de la formation du xylème . . . . .	39
2.2.5 Description du phloème . . . . .	40
2.2.6 Le rôle des phytohormones . . . . .	41
2.2.7 Facteurs limitant la croissance radiale . . . . .	43
2.2.8 La petite histoire d'un cerne de croissance, de l'hiver à l'automne . . . . .	44
<b>3 Les isotopes dans l'environnement</b>	<b>47</b>
3.1 Les isotopes du carbone . . . . .	49
3.1.1 Gamme de variation . . . . .	50
3.1.2 Fractionnement isotopique dans les arbres . . . . .	51
3.1.3 Fractionnements post-photosynthétiques . . . . .	52
3.1.4 L'utilisation des isotopes du carbone dans la reconstruction du climat . . . . .	54
3.2 Les isotopes de l'oxygène . . . . .	55
3.2.1 Le $\delta^{18}\text{O}$ dans le cycle de l'eau . . . . .	55
3.2.2 Fractionnement isotopique dans les arbres . . . . .	56
3.2.3 L'utilisation des isotopes de l'oxygène dans la reconstruction du climat . . . . .	59
<b>4 Zone d'étude et espèce</b>	<b>61</b>

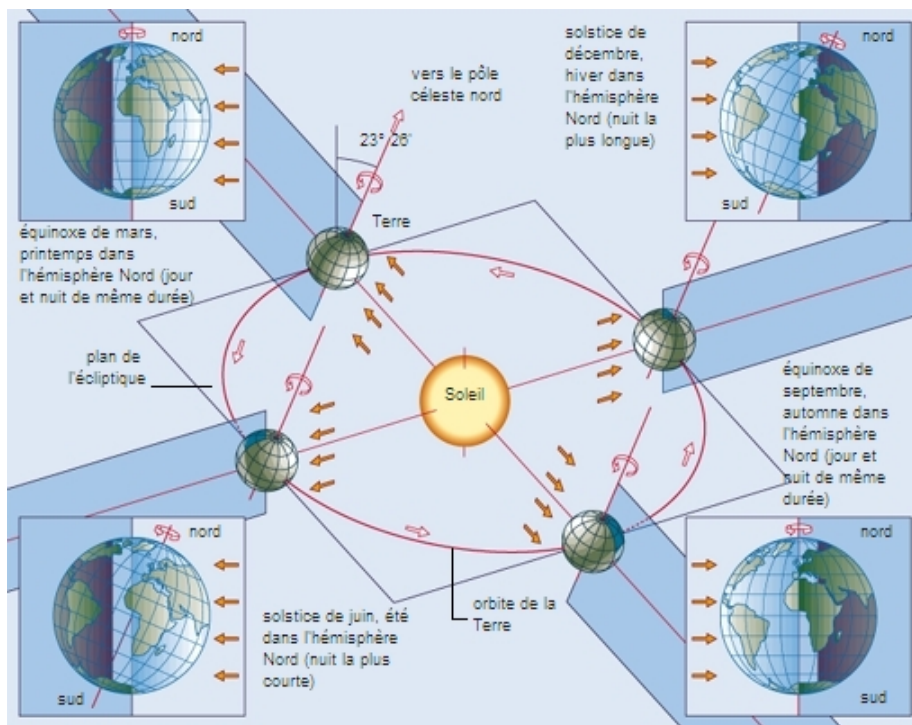
4.1	Les différents climats d'Amérique du Sud . . . . .	63
4.2	Les climats argentins . . . . .	65
4.2.1	Répartition des différents climats . . . . .	65
4.2.2	ENSO . . . . .	68
4.2.3	SAM . . . . .	70
4.3	Les <i>Araucaria araucana</i> : archives climatiques . . . . .	72
4.3.1	Répartition géographique et habitats . . . . .	72
4.3.2	Les études menées à partir des cernes d' <i>A. araucana</i> . . . . .	77
4.4	Sites d'étude . . . . .	78
4.4.1	Remeco . . . . .	78
4.4.2	Sainuco . . . . .	80
4.4.3	Origine des masses d'air humide précipitant à REM et SAI et composition isotopique des pluies . . . . .	82
<b>5</b>	<b>De l'échantillonnage à l'acquisition des données isotopiques</b>	<b>85</b>
5.1	L'échantillonnage sur le terrain et la datation . . . . .	87
5.1.1	Mesure de la largeur des cernes et datation croisée . . . . .	87
5.1.2	Normalisation de la série . . . . .	90
5.2	Traitement et mesure isotopique . . . . .	91
5.2.1	La découpe cerne à cerne . . . . .	91
5.2.2	Le broyage . . . . .	93
5.2.3	L'extraction de la cellulose . . . . .	93
5.2.4	Les analyses isotopiques . . . . .	95
5.3	Corrections appliquées aux échantillons . . . . .	103
5.4	Statistiques chronologiques, modèle de reconstruction et analyse spectrale . . . . .	103
5.5	Données sur le climat de la région utilisées dans cette thèse . . . . .	106
5.5.1	Paramètres climatiques . . . . .	106
5.5.2	Modes climatiques et circulation atmosphérique . . . . .	106
5.5.3	Simulations isotopiques . . . . .	107
<b>6</b>	<b>Synthèse sur les largeurs de cernes</b>	<b>109</b>
6.1	Corrélations entre la température et les largeurs de cernes des <i>A. araucana</i> . . . . .	111
6.2	Corrélations entre la température et les largeurs de cernes d'autres espèces . . . . .	111
6.3	Pourquoi la croissance est-elle conditionnée par les conditions de l'année précédente ? . . . . .	114
6.4	Conclusion . . . . .	115
<b>7</b>	<b>Physiologie</b>	<b>117</b>
7.1	Résultats analytiques . . . . .	119
7.1.1	Inter-arbre . . . . .	119
7.1.2	Intra-cerne . . . . .	123
7.2	Interprétations . . . . .	125
7.2.1	Avec quels sucres la cellulose des cernes d' <i>A. Araucana</i> est-elle produite ? . . . . .	125
7.2.2	Remeco et Sainuco par rapport aux autres sites de la région . . . . .	129

7.3	Conclusion . . . . .	138
<b>8</b>	<b>Relation isotopes-climat au cours des dernières décennies</b>	<b>139</b>
8.1	Résultats analytiques . . . . .	141
8.1.1	Remeco . . . . .	141
8.1.2	Sainuco . . . . .	142
8.2	Interprétations . . . . .	145
8.2.1	L'influence des paramètres climatiques sur le $\delta^{13}\text{C}$ . . . . .	145
8.2.2	L'influence des paramètres climatiques sur le $\delta^{18}\text{O}$ . . . . .	148
8.3	Conclusion . . . . .	151
<b>9</b>	<b>Reconstitution du climat sur 315 ans avec <math>\delta^{13}\text{C}</math> à SAI</b>	<b>153</b>
9.1	Résultats analytiques . . . . .	155
9.1.1	Obtention de la longue séries $\delta^{13}\text{C}_{315}$ à SAI . . . . .	155
9.1.2	Tendances et analyses spectrales du signal isotopique . . . . .	156
9.1.3	Tendances des paramètres physiologiques . . . . .	161
9.1.4	Reconstructions de la température et du SPEI en décembre-janvier . . .	162
9.2	Interprétations . . . . .	164
9.2.1	Quelle est l'évolution du iWUE à Sainuco à l'échelle pluricentenaire ? . .	164
9.2.2	Comparaison des variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}_{315}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ de <i>Lavergne et al. (2018)</i> . . . . .	164
9.2.3	Comparaison de l'évolution du SPEI2 au cours des trois derniers siècles à SAI avec d'autres reconstructions climatiques . . . . .	165
9.2.4	Enregistrement du Petit Âge Glaciaire par les <i>A. araucana</i> . . . . .	168
9.2.5	Influence des modes climatiques sur la température et le SPEI2 lors de la saison estivale . . . . .	173
9.3	Conclusion . . . . .	175
<b>10</b>	<b>Le <math>\delta^{18}\text{O}</math>, traceur des masses d'air ?</b>	<b>177</b>
10.1	Résultats analytiques . . . . .	180
10.1.1	Obtention de la longue séries $\delta^{18}\text{O}_{315}$ à SAI . . . . .	180
10.1.2	Tendances et analyses spectrales du signal isotopique . . . . .	181
10.1.3	Modélisation de $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ et $\delta^{18}\text{O}_{sol}$ en utilisant le modèle ECHAM6-wiso ( <i>Cauquoin and Werner, 2021</i> ) . . . . .	184
10.1.4	Comparaison entre $\delta^{18}\text{O}$ et les indices de la cellule de Hadley . . . . .	188
10.2	Interprétations . . . . .	189
10.2.1	Qu'est ce qui influence le $\delta^{18}\text{O}$ de la cellulose ? . . . . .	189
10.2.2	Variations temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{315}$ . . . . .	191
10.2.3	Comparaison des variations temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{315}$ et du $\delta^{18}\text{O}$ de <i>Grießinger et al. (2018)</i> . . . . .	193
10.3	Conclusion . . . . .	195
<b>11</b>	<b>Conclusion générale</b>	<b>197</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>201</b>
	<b>Annexes</b>	<b>247</b>



# 1 | Introduction

La Terre est une sphère entourée d'une couche d'air en mouvement qui permet la redistribution de la chaleur du Soleil conjointement avec la circulation océanique (Malardel, 2009). De par sa forme et l'inclinaison de son axe de rotation, l'angle d'incidence du rayonnement solaire varie d'une région à une autre en fonction des saisons (Fig. 1.1). Les régions proches de l'équateur et faisant directement face au Soleil reçoivent un maximum de radiation à cause d'un petit angle d'incidence, tandis que les régions plus éloignées de l'équateur ou fortement inclinées par rapport au Soleil en reçoivent beaucoup moins.

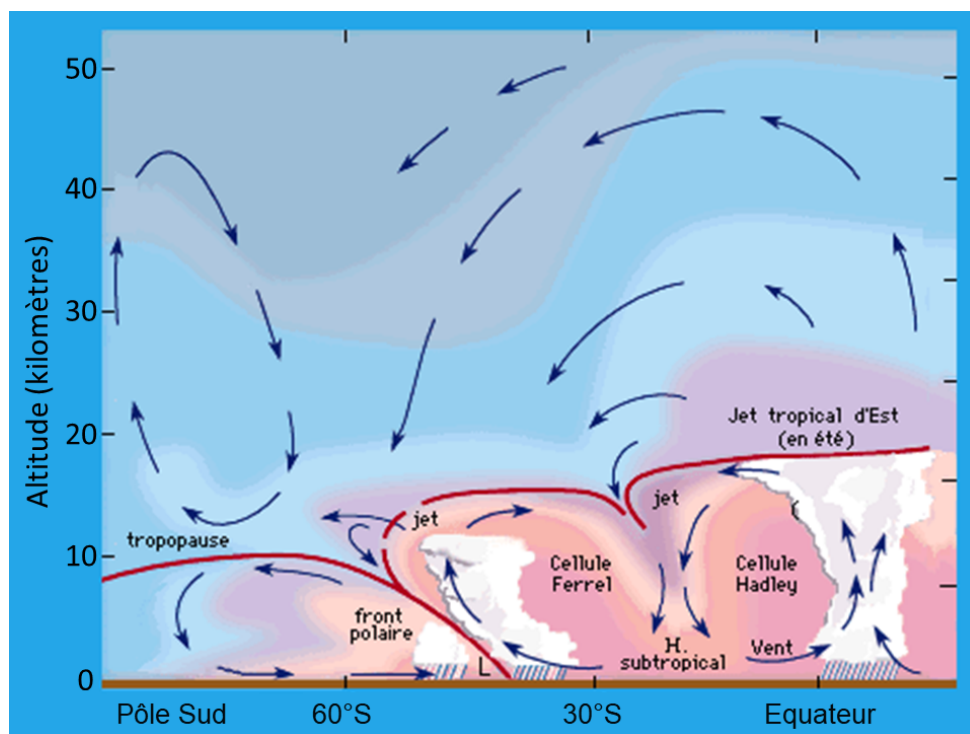


**Figure 1.1** – L'existence des saisons résulte de l'inclinaison ( $23^{\circ}26'$ ) de l'axe de rotation de la Terre par rapport à la perpendiculaire au plan de l'écliptique. « Le mécanisme des saisons », Larousse. [22 janvier 2022] Site : [https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/M%C3%A9canisme\\_des\\_saisons/1010112](https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/M%C3%A9canisme_des_saisons/1010112)

Entre l'équateur et les pôles, la quantité d'énergie reçue est différente, ainsi que la quantité d'énergie réémise par le sol (Malardel, 2009). Le réchauffement entre ces régions est différentiel, ce qui provoque un déséquilibre thermique. L'excès d'énergie des régions équatoriales est distribué

aux régions en déficit par le biais de cellules de convection atmosphériques dont le déséquilibre thermique est le moteur. Les trajectoires horizontales des masses d'air dues aux différences de pression sont influencées par la rotation de la Terre. Ces mouvements verticaux et horizontaux forment la circulation atmosphérique. Entre l'équateur et les pôles, Nord et Sud, trois zones de circulation des masses d'air, délimitées par des courants-jets, se distinguent (Fig. 1.2) :

- Entre  $90^\circ$  et  $60^\circ$  : la cellule Polaire est une cellule thermique avec une circulation de basse altitude ( $\sim 7$  à  $8$  km d'altitude) fortement influencée par la rotation de la Terre.
- Entre  $60^\circ$  et  $30^\circ$  : la cellule de Ferrel est une cellule thermique indirecte qui assure la circulation des masses d'air entre les régions de haute pression subtropicales et les régions de basse pression subpolaires avec une circulation généralement d'Ouest.
- Entre  $30^\circ$  et  $0^\circ$  : la cellule de Hadley est une cellule thermique avec une circulation de haute altitude ( $\sim 15$  km) et des vents réguliers orientés Nord-Est dans l'hémisphère Nord et Sud-Est dans l'hémisphère Sud appelés alizés.



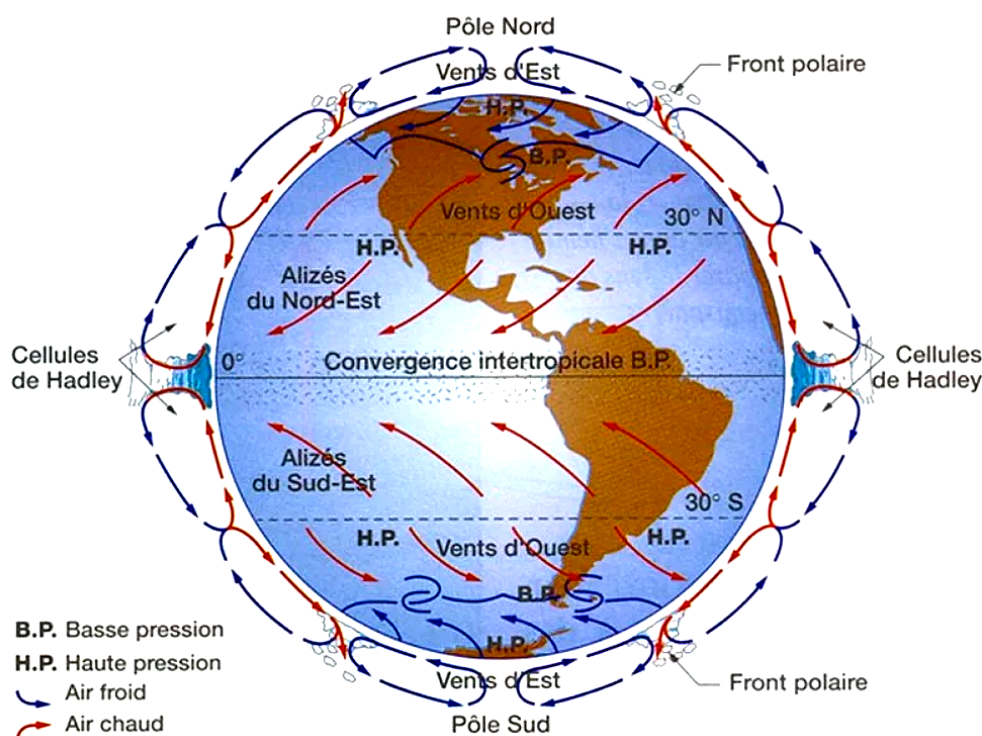
**Figure 1.2** – Circulation atmosphérique de l'hémisphère Sud. [22 janvier 2022] Site : <http://www.astrosurf.com/luxorion/meteo-massesdair.htm>

## 1.1 La cellule de Hadley

La zone de basse pression au niveau de la convergence des cellules de Hadley, appelée zone de convergence intertropicale (ZCIT), se situe près de l'équateur (Malardel, 2009). Cette région est celle qui reçoit le plus d'énergie solaire, le réchauffement y est donc maximum. La chaleur est transportée dans l'atmosphère. Les masses d'air chaud s'élèvent et la chaleur est relâchée sous forme de chaleur latente dans des orages tropicaux dits convectifs (Fig. 1.3). Ce mouvement



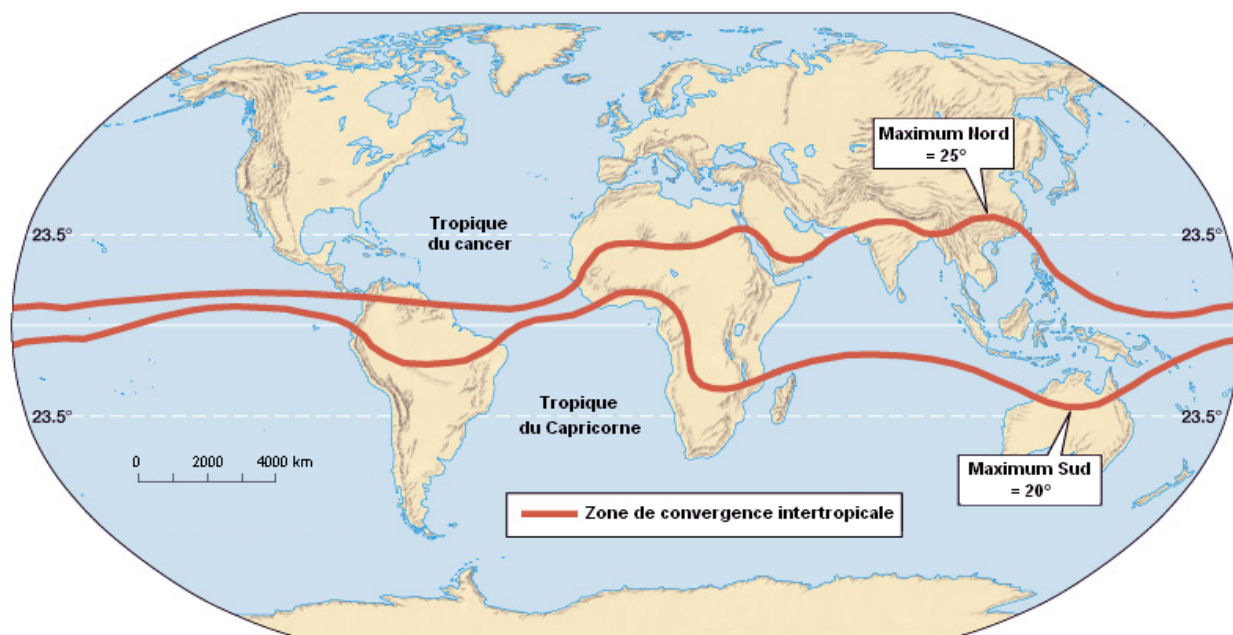
ascendant de masses d'air correspond à la branche ascendante des cellules de Hadley. Au niveau de la tropopause, limite supérieure de la troposphère située autour de 15 km dans la région équatoriale, les masses d'air commencent à s'écouler vers les moyennes latitudes, poussées par le flux constant venant des basses couches de la troposphère. En s'éloignant de l'équateur, la force de Coriolis due à la rotation de la Terre, dévie les masses d'air en altitude vers l'Est. Plus les masses d'air s'éloignent de l'équateur, plus les vents d'Ouest sont intenses. Les vents sont trop puissants pour que la circulation soit stable, c'est ce qui limite sur la planète l'extension des cellules de Hadley. Les masses d'air atteignent la surface autour de 30°N et 30°S et forment ainsi les branches descendantes des cellules. L'air comprimé forme une zone de haute pression atmosphérique. Au cours de leur descente, les masses d'air suivent la courbe du gradient adiabatique sec et se réchauffent. Cet air comprimé chaud et sec empêche la formation de nuage. Il en résulte une zone anticyclonique caractérisée par un ciel dégagé, un temps sec et une forte chaleur en surface, ce qui provoque la formation de grands déserts tropicaux (ex : déserts du Sahara dans le Nord de l'Afrique, d'Arabie au Moyen Orient, du Thar en Inde dans l'hémisphère Nord et déserts du Kalahari dans le Sud-Ouest de l'Afrique, de Simpson en Australie, de l'Atacama au Chili dans l'hémisphère Sud). Les masses d'air de surface se redirigent vers la zone de basse pression autour de l'équateur en étant déviées vers l'Ouest : il s'agit des alizés.



**Figure 1.3** – Redistribution de l'énergie perçue à l'équateur via la circulation atmosphérique. « La diversité des biotopes mondiaux ». [22 janvier 2022] Site : <http://www.innoverensvt.com/archives/2020/03/27/38138497.html>

Dans chaque hémisphère, la cellule de Hadley n'est en réalité pas une cellule unique, mais plusieurs cellules plus ou moins alignées. La ZCIT se déplace vers le Nord ou vers le Sud en fonction de la position de la Terre par rapport au Soleil (position du zénith) et donc, par extension, par rapport aux saisons (Fig. 1.4). Aux variations saisonnières s'ajoutent la différence

de réchauffement local dépendant de la distribution inégale des surfaces marines et continentales qui accentue le phénomène. La capacité calorifique des océans étant plus élevée que celle des continents, les fluctuations de température sont moins importantes et les cellules de Hadley se déplacent moins au-dessus de l'eau. A l'inverse, les variations saisonnières de température sont plus grandes sur les continents, entraînant un déplacement plus prononcé des cellules. La ZCIT se propage vers le pôle d'abord sur la terre puis sur l'eau. Durant l'été boréal (juin-août), l'hémisphère Nord reçoit plus de rayonnement solaire. La cellule Polaire de l'hémisphère Sud s'étend et pousse la cellule de Ferrel qui décale également la cellule de Hadley vers l'hémisphère Nord. La ZCIT est donc déplacée au Nord de l'équateur géographique, entre  $5^{\circ}\text{N}$  et  $15^{\circ}\text{N}$ , et plus au Nord sur les terres émergées d'Afrique et d'Asie. En Asie de l'Est, la ZCIT peut se propager jusqu'à  $25^{\circ}\text{N}$ . Pour compenser le déficit d'énergie, la cellule de Hadley de l'hémisphère Sud s'intensifie. La ZCIT apporte des pluies dans les régions sahéliennes et l'Asie connaît une période de mousson. Durant l'été austral (décembre-février), la ZCIT se déplace vers l'hémisphère Sud qui reçoit plus d'énergie et la cellule de Hadley de l'hémisphère Nord s'intensifie. La ZCIT se trouve généralement près de l'équateur au niveau de l'Atlantique, mais s'étend beaucoup plus au Sud sur l'Amérique du Sud, l'Afrique australe et l'Australie. La saison sèche débute au Sahel et des événements pluvieux ont lieu au Nord du désert du Kalahari.



**Figure 1.4** – Amplitudes maximales des mouvements de la zone de convergence intertropicale. Document de l'université du Texas, adapté par Gorgues (2006).

## 1.2 L'expansion des tropiques

Les tropiques sont les régions les plus chaudes du globe. Une augmentation de la fréquence des épisodes de sécheresse dans les régions subtropicales a été observée ces 30 à 40 dernières années. Or, sur cette même période de temps, de nombreuses observations indiquent que les limites des tropiques, formées par les branches descendantes des cellules de Hadley, et la zone climatique subtropicale associée se déplacent vers des latitudes plus élevées sous l'effet du changement

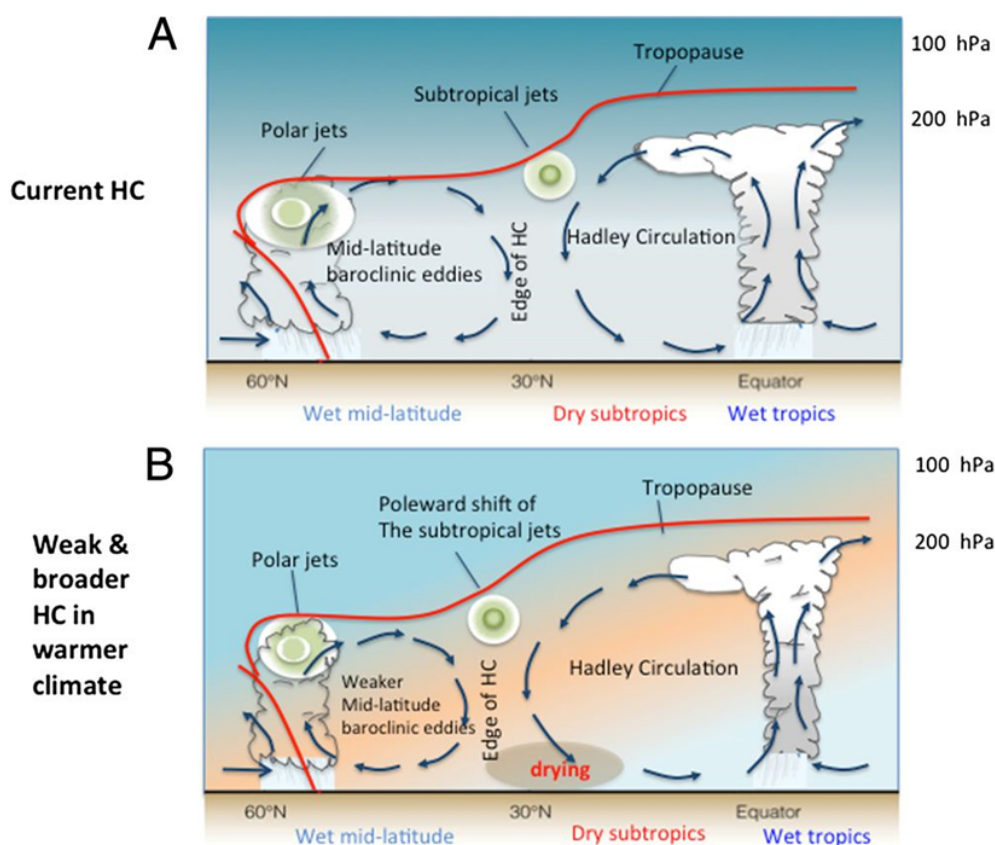
climatique, un déplacement communément appelé expansion tropicale (Archer and Caldeira, 2008; Bender et al., 2012; Cai and Cowan, 2013; Fu et al., 2006; Hu and Fu, 2007; Hu et al., 2018, 2013; Johanson and Fu, 2009; Norris et al., 2016; Seidel et al., 2008). Cette expansion des cellules de Hadley s'est manifestée par le déplacement vers le pôle des trajectoires des tempêtes (Yin, 2005), des vents d'Ouest (Chen et al., 2008), des courants-jets (Archer and Caldeira, 2008), des régimes de précipitations (Scheff and Frierson, 2012) et des nuages (Norris et al., 2016). Or, les variations de la largeur des tropiques façonnent les régimes de précipitations, les vagues de chaleur, les trajectoires des tempêtes et la circulation océanique, et ont donc de vastes implications sociales et environnementales (Heffernan, 2016).

Malgré de nombreuses tentatives pour en déchiffrer la cause, le mécanisme dynamique derrière l'expansion tropicale n'est pas encore tout à fait clair. Certaines études ont identifié un rôle important du forçage anthropique, notamment l'augmentation des gaz à effet de serre (Hu et al., 2013; Nguyen et al., 2015; Tao et al., 2016), l'appauvrissement de l'ozone stratosphérique (Kang et al., 2011; McLandress et al., 2011; Min and Son, 2013; Polvani et al., 2011; Son et al., 2010) et les modifications des aérosols anthropiques (Allen et al., 2012; Allen and Ajoku, 2016; Kovilakam and Mahajan, 2015). Une augmentation de l'altitude de la tropopause a été constatée en réponse au réchauffement de la troposphère lié à l'augmentation de la concentration atmosphérique des gaz à effet de serre (Santer et al., 2003; Vallis et al., 2015). Or, il a été démontré que l'altitude de la tropopause est importante pour limiter l'extension de la cellule de Hadley vers le pôle (Held and Hou, 1980; Salmon et al., 2001). Une altitude plus élevée de la tropopause permet aux masses d'air circulant dans la cellule de Hadley de se déplacer plus loin, poussant les vents d'Ouest des moyennes latitudes vers les hautes latitudes (Fig. 1.5) (Deser and Phillips, 2009). Le réchauffement subtropical conduit également à la réduction du gradient de température, déplaçant le gradient de température méridional aux moyennes latitudes et la perturbation du champ de pression vers les pôles (Yang et al., 2020). Le réchauffement de la région subtropicale déplace donc le bord de la cellule de Hadley vers des latitudes plus élevées. Par ailleurs, au cours des deux dernières décennies du XX<sup>ème</sup> siècle, les concentrations d'ozone stratosphérique au-dessus de l'Antarctique ont diminué de façon spectaculaire pendant les mois de printemps, refroidissant la stratosphère polaire de l'hémisphère Sud et renforçant le vortex polaire stratosphérique (Randel and Wu, 1999; Waugh et al., 1999). Des études basées sur des observations et de modélisation ont montré que ces changements de circulation stratosphérique descendent au niveau troposphérique pendant les mois d'été austral, ce qui entraîne un déplacement vers le pôle du courant-jet de moyenne latitude (Gillett and Thompson, 2003; Thompson et al., 2011; Thompson and Solomon, 2002) et du bord de la cellule de Hadley (Lu et al., 2009; McLandress et al., 2011; Min and Son, 2013; Polvani et al., 2011; Staten et al., 2012; Son et al., 2010). Néanmoins, les simulations de sensibilité atmosphérique illustrent que l'effet radiatif direct des gaz à effet de serre a une contribution très limitée à l'expansion des tropiques (Grise and Polvani, 2014; Staten et al., 2012).

D'autres études ont conclu que les tendances observées reflétaient fortement la variabilité naturelle du climat (Allen and Kovilakam, 2017; Amaya et al., 2018; Mantsis et al., 2017). Les proxies paléoclimatiques révèlent que la zone climatique subtropicale a migré au cours des cycles glaciaires-interglaciaires passés (Bard and Rickaby, 2009; Benz et al., 2016; Gersonde et al., 2005; Toggweiler and Russell, 2008). Des études récentes indiquent que la circulation océanique à grande échelle se déplace également vers des latitudes plus élevées, ce qui soulève la question de savoir si l'océan est à l'origine des changements de la circulation atmosphérique (Yang et al., 2020, 2016). En effet, des études ont montré que les variations spatiales de la température de surface de la mer, en particulier la phase froide de l'Oscillation Décennale du

Pacifique (PDO, Mantua et al., 1997), sont liées à l'expansion tropicale observée. Par conséquent, un nombre croissant de publications soutient l'idée que l'expansion tropicale observée est due à des oscillations climatiques naturelles (Allen and Kovilakam, 2017; Allen et al., 2014; Grassi et al., 2012; Grise et al., 2019, 2018; Lucas and Nguyen, 2015; Mantsis et al., 2017; Nguyen et al., 2013; Tandon and Cane, 2017).

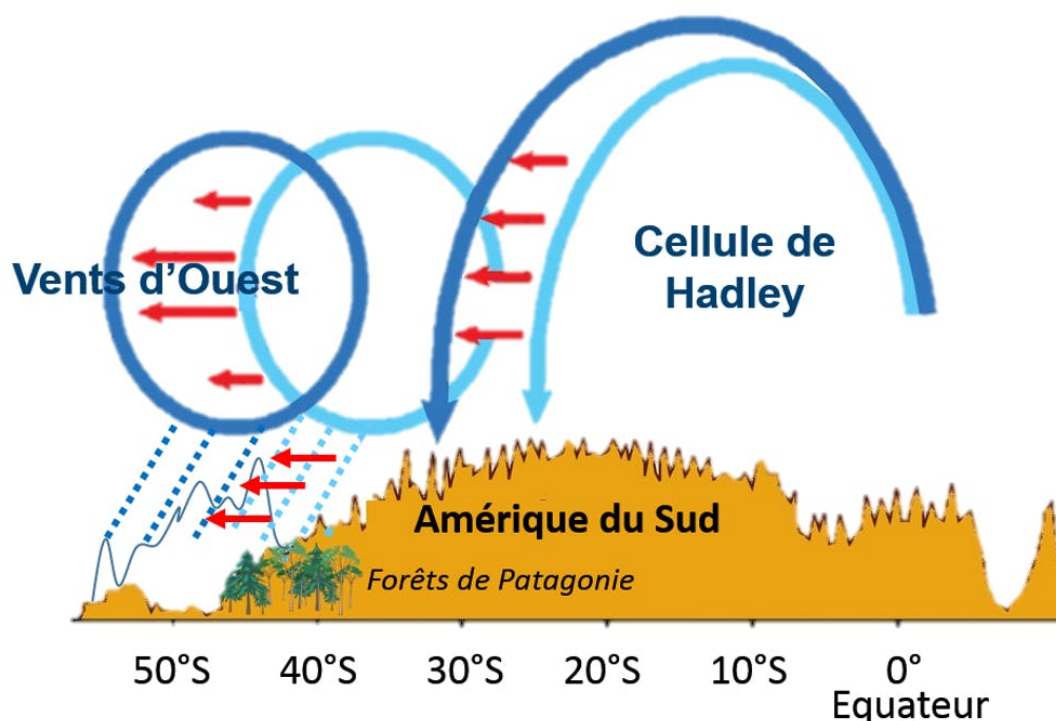
Il y a dix ans, un certain nombre d'études ont commencé à estimer les taux d'expansion des cellules de Hadley à l'aide de divers ensembles de données d'observation (Fu et al., 2006; Hu and Fu, 2007; Seidel and Randel, 2007; Seidel et al., 2008). Ces taux variaient considérablement selon les études, allant de  $0,2^\circ$  à  $3^\circ$  de latitude par décennie sur la période allant de 1979 au milieu des années 2000 (Birner et al., 2014; Davis and Rosenlof, 2012; Lucas et al., 2014). Les estimations de l'expansion récente de la circulation de Hadley ont été réduites à  $0,5^\circ$  de latitude par décennie (Staten et al., 2018). Alors que les taux d'expansion observés sont approximativement comparables dans les deux hémisphères, les modèles indiquent que le forçage anthropique seul devrait entraîner une expansion tropicale trois à quatre fois plus importante dans l'hémisphère Sud (Grise et al., 2019).



**Figure 1.5** – Illustration proposée par Fu (2015) de la dynamique de la cellule de Hadley et de sa relation avec les tourbillons dus à aux perturbations du champ de pression aux moyennes latitudes : A) en conditions climatiques actuelles et dans le cas d'un réchauffement climatique avec B) un affaiblissement et une expansion de la cellule de Hadley selon de nombreux modèles CMIP3 et CMIP5. La couleur orange illustre le réchauffement dû à l'effet de serre qui augmente la stabilité statique de l'atmosphère et affaiblit le gradient de température de surface entre l'équateur et le pôle.

### 1.3 THE Mystery of the Expanding tropicS

La plus grande masse continentale de l'hémisphère Sud est l'Amérique du Sud. Le déplacement de la branche descendante de la cellule de Hadley pourrait expliquer en partie la progression des sécheresses constatée dans les Andes centrales et un peu partout sous les tropiques. Les conséquences sont déjà importantes en termes de baisse de pluviométrie dans les Andes sud-américaines, depuis l'Altiplano (à partir de 16°N) jusqu'à la Patagonie du Nord (43°S) (Magrin et al., 2014). Un déplacement de la branche descendante de la cellule de Hadley vers les hautes latitudes entraîne également un déplacement des vents d'Ouest de la cellule de Ferrel porteurs des masses d'air humide dont sont issues les précipitations de la région (Fig. 1.6). Comprendre précisément ces ressorts permettrait de mieux anticiper les sécheresses et de mobiliser la société civile et les responsables des pays concernés afin de sécuriser l'approvisionnement en eau.



**Figure 1.6** – Déplacement de la branche descendante de la cellule de Hadley vers les pôles, ce qui provoque un déplacement des vents d'Ouest et, par conséquent, des précipitations vers de plus hautes latitudes (Figure par Ricardo Villalba).

Le but du projet de recherche THEMES (THE Mystery of the Expanding tropicS) est de reconstituer une chronique pluri-centenaire (au moins 300 ans) de la dynamique de la cellule de Hadley en utilisant les informations hydro-climatiques enregistrées dans les cernes des arbres de la cordillère des Andes. En plus des mesures dendrochronologiques classiques reposant sur les largeurs de cernes, d'autres méthodes d'analyse sont utilisées, notamment les mesures cerne-à-cerne de la composition isotopique de la cellulose. Ces données seront utilisées pour I) réaliser des reconstructions des variations pluri-centennaires de la température et des variables hydro-climatiques (précipitation, humidité, etc), II) ainsi que de la position latitudinale de la circulation de Hadley en Amérique du Sud, III) décrire et interpréter les successions de sécheresses du XX<sup>ème</sup>

siècle dans les Andes subtropicales en regard de l'expansion des tropiques, et IV) combiner les données instrumentales et les réanalyses météorologiques aux reconstitutions réalisées et aux sorties de modèles pour caractériser les mécanismes liant les changements climatiques locaux aux variations de la cellule (plus d'informations sur ce projet soutenu par la Fondation BNP Paribas sur : <https://group.bnpparibas/actualite/themes-percer-mystere-expansion-tropiques>).

## 1.4 But de cette recherche

Cette thèse s'inscrit dans le projet de recherche international THEMES. Nous proposons de contribuer à améliorer la compréhension des processus responsables de l'expansion tropicale en reconstituant les variations hydro-climatiques passées en Patagonie du Nord. Nous utilisons pour cela les paramètres des cernes d'arbres, qui sont les archives les plus adaptées pour atteindre une résolution annuelle dans cette période de temps. Parce qu'il existe un lien fort entre le taux de croissance de la plupart des arbres et l'humidité dans les Andes, la majorité des études reposant sur les largeurs de cernes d'arbres dans cette région ont réalisé des reconstitutions de précipitations. Toutefois, dans le cas des *Araucaria araucana*, les largeurs de cernes sont contrôlées plutôt par la température/aridité (Mundo et al., 2012a, Villalba et al., 1989). Aussi, pour obtenir une image plus complète de l'hydro-climat, nous proposons dans le cadre de cette thèse, de mettre à profit cette dépendance et de reconstituer les variations hydro-climatiques au cours des derniers siècles à partir de l'analyse des paramètres de cernes de cette espèce endémique du Nord-Ouest de la Patagonie. Nous explorerons et exploiterons également le potentiel des isotopes comme traceurs de la variabilité climatique démontré dans de nombreuses études (Daux et al., 2018; Gessler et al., 2014; Haupt et al., 2011; Helle et al., 2002; Hemming et al., 1998; Hlasvuori and Berninger, 2010; Labuhn et al., 2014; Li et al., 2011; McCarroll and Pawellek, 2001; Rinne et al., 2013; Shi et al., 2011). La situation géographique de la région où se développent les *A. araucana* (voir 4.3.1) à la limite des tropiques est idéale pour évaluer si des perturbations climatiques, telles qu'une augmentation de la température et une diminution des précipitations, pourraient être mises en lien avec la variation de la taille de la cellule de Hadley. Autrement dit, les déplacements de la branche descendante de la cellule de Hadley contraignent en partie les régimes de précipitations, mais également l'aridité et la température, aux moyennes latitudes d'Amérique du Sud. La physiologie et la chimie des cernes d'arbres sont capables d'enregistrer les variations de ces paramètres climatiques avec une résolution annuelle. Nous proposons donc d'utiliser les enregistrements climatiques des cernes d'*A. araucana*, des arbres qui poussent dans une région sensible aux modifications de la circulation atmosphérique, pour reconstituer les variations passées de ces paramètres climatiques. En analysant la composition isotopique de la cellulose, un proxy peu exploité dans la région mais dont le potentiel a déjà été démontré en paléoclimatologie, nous souhaitons reconstituer les variations passées des indicateurs hydro-climatiques et, par extension, les positions passées de la branche descendante de la cellule de Hadley.

Les principaux axes de recherche abordés dans ce manuscrit sont les suivants :

- Produire la première série isotopique interannuelle de la composition isotopique de la cellulose des *A. araucana* (carbone et oxygène) et la comparer aux séries de largeurs de cernes.
- Déterminer les facteurs climatiques qui influencent cette composition isotopique.

- Déterminer si les relations entre les enregistrements isotopiques des cernes et les forçages climatiques locaux et à grande échelle sont stables dans le temps.
- Faire le lien, s'il existe, avec l'expansion de la cellule de Hadley.

## 1.5 Structure du manuscrit

La thèse est organisée en 11 chapitres dont le premier est la présente introduction. Le but du chapitre 2 est de faire un rappel sur la physiologie des arbres, et plus particulièrement des conifères (notamment la synthèse de la cellulose), et sur la manière dont les facteurs écologiques (température, eau et lumière) peuvent influencer leur croissance. Le chapitre 3 décrit les mécanismes qui influencent la composition en isotopes stables du carbone et de l'oxygène de la cellulose des cernes d'arbres. Le chapitre 4 décrit les différents climats d'Argentine, l'espèce utilisée pour cette thèse et les différents sites d'étude. Le chapitre 5 détaille la méthode analytique depuis l'échantillonnage sur le terrain jusqu'à l'analyse par spectrométrie de masse de la composition isotopique de la cellulose. Il décrit les conditions nécessaires à un bon échantillonnage, rappelle les précisions des mesures qui ont été réalisées et expose les problèmes techniques rencontrés au cours de cette thèse. Le chapitre 6 est une synthèse sur les études utilisant comme proxy la largeur des cernes d'arbres. Le chapitre 7 est dédié aux interprétations sur le comportement physiologique des *A. Araucana*. Le chapitre 8 est dédié aux interprétations sur l'influence du climat et de la circulation atmosphérique sur la composition isotopique des cernes d'arbres ces dernières décennies. Le chapitre 9 est centré sur les reconstructions de température et d'aridité des trois derniers siècles à partir de la composition isotopique en carbone de la cellulose. Le chapitre 10 s'intéresse à l'influence de l'origine des masses d'air humide qui précipitent à nos sites d'étude sur la composition isotopique en oxygène de la cellulose. Enfin le chapitre 11 constitue la conclusion générale de la thèse.





## 2 | La physiologie de l'arbre

### Objectifs :

- Décrire les deux étapes de la photosynthèse pour comprendre comment les composés organiques utilisés pour la fabrication de cellulose sont produits.
- Présenter les facteurs environnementaux, notamment climatiques, qui peuvent impacter la photosynthèse.
- Lister l'ensemble des étapes aboutissant à la formation du bois et des cernes de croissance.
- Présenter les facteurs environnementaux, notamment climatiques, qui peuvent impacter la croissance.

### A retenir :

- La photosynthèse permet, à partir de matière minérale, la production de composés glucidiques utilisés pour la formation de fibres de cellulose dans la paroi cellulaire.
- La concentration de  $\text{CO}_2$ , la température, la luminosité et la disponibilité en eau contrôlent la photosynthèse et, par extension, la production de cellulose.
- Outre la cellulose, le bois est composé d'hémicellulose et de lignine qui forment des liens entre les composants de la paroi cellulaire.
- Les cellules du xylème subissent une succession d'étapes avant d'obtenir leur taille et leur fonction définitives.
- L'élargissement cellulaire est considéré comme le réel début de la croissance tandis que la lignification est considérée comme la fin.
- La production d'hormones par certains organes déjà présents avant le début de la saison de croissance tels que les embryons de feuilles, ainsi que la température, la disponibilité en eau et la luminosité, ont une influence sur le taux et la durée de la croissance.

**English :****Objectives :**

- To describe the two stages of photosynthesis to understand how the organic compounds used to make cellulose are produced.
- To present the environmental factors, particularly climatic, which can impact photosynthesis.
- To list all the stages leading to the formation of wood and growth rings.
- To identify the environmental and climatic factors that can impact on growth.

**Take Home messages :**

- Photosynthesis allows the production of carbohydrate components from mineral matter, which are used to form cellulose fibres in the cell wall.
- CO<sub>2</sub> concentration, temperature, light and water availability constrain photosynthesis and, by extension, cellulose production.
- In addition to cellulose, wood is also composed of hemicellulose and lignin which form links between the components of the cell wall.
- Xylem cells undergo a succession of steps before they reach their final size and function.
- Cell enlargement is considered to be the actual start of growth, whereas lignification is considered to be the end.
- The production of hormones by certain organs already present before the start of the growing season, such as leaf embryos, as well as temperature, water availability and light conditions, influence the rate and duration of growth.

**Español :****Objetivos :**

- Describir las dos etapas de la fotosíntesis para comprender cómo se producen los compuestos orgánicos que sirven para fabricar la celulosa.
- Presentar los factores ambientales, especialmente los climáticos, que pueden influir en la fotosíntesis.
- Listar todas las etapas que conducen a la formación de la madera y de los anillos de crecimiento.
- Indicar los factores ambientales, especialmente los climáticos, que pueden afectar al crecimiento.

**Para recordar :**

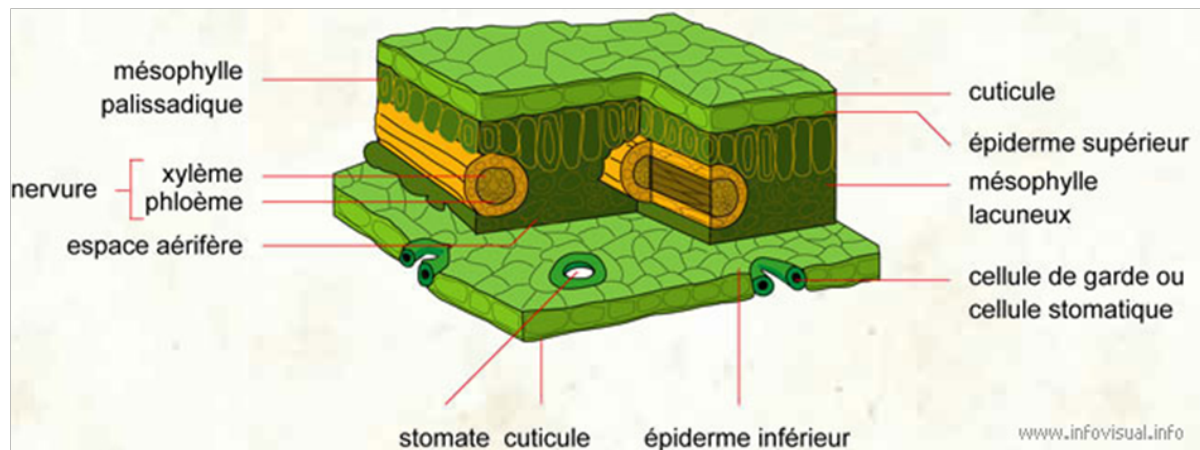
- La fotosíntesis permite la producción de componentes de carbohidratos a partir de materia mineral, que se utilizan para formar fibras de celulosa en la pared celular.
- La concentración de CO<sub>2</sub>, la temperatura, la luminosidad y la disponibilidad de agua controlan la fotosíntesis y, por extensión, la producción de celulosa.
- Además de la celulosa, la madera también está compuesta por hemicelulosa y lignina, que forman enlaces entre los componentes de la pared celular.
- Células del xilema pasan por una sucesión de etapas antes de alcanzar su tamaño y función definitivos.
- La ampliación de las células se considera el verdadero comienzo del crecimiento, mientras que la lignificación se considera el final.
- La producción de hormonas por parte de algunos órganos ya presentes antes del inicio del periodo de crecimiento, como los embriones de las hojas, así como la temperatura, la disponibilidad de agua y la luz, influyen en el ritmo y la duración del crecimiento.

Les arbres sont des plantes ligneuses vivaces terrestres, capables de vivre plusieurs années, décennies, siècles, voire millénaires. Certains poussent à proximité les uns des autres et forment des forêts plus ou moins étendues et homogènes, d'autres se développent de façon plus isolée. Dans la classification classique, les arbres font partie de la division des spermatophytes (Spermatophyta). Il s'agit des plantes qui produisent des graines. Les arbres sont ensuite séparés en deux sous-embranchements : les gymnospermes plus communément appelées « conifères » ou « résineux » (plantes produisant des graines dites nues) et les angiospermes plus communément appelées « feuillus » ou « arbres au feuillage caduc » (plantes produisant des graines protégées). Il existe cependant des exceptions comme les mélèzes, des résineux au feuillage caduc. Le Botanic Gardens Conservation International (BGCI) basé à Richmond au Royaume-Uni a publié en 2017, dans *Journal of sustainable forestry*, une compilation de toutes les espèces d'arbres recensées dans le monde : il y en a 60 065, ce qui correspond à 20 % de toutes les gymnospermes et angiospermes.

D'un point de vue morphologique, les arbres sont tous composés d'un tronc sur lequel poussent des branches ramifiées portant des feuilles. Chaque branche peut être considérée comme un tronc plus petit pourvu lui aussi de branches et ainsi de suite jusqu'aux plus petits rameaux. Il en est de même pour les racines et radicelles. Le tronc, les branches et les racines possèdent donc une structure fractale d'origine génétique. Néanmoins, chaque espèce possède ses propres caractéristiques et des facteurs extérieurs, comme la compétitivité avec d'autres arbres d'une même forêt, la richesse du sol sur lequel ils poussent, la présence de nuisibles ou le climat peuvent également impacter la morphologie générale des arbres. Les arbres possèdent sur leurs branches des feuilles ou aiguilles chargées d'assurer la photosynthèse chlorophyllienne et l'essentiel des échanges gazeux comme chez toutes les plantes vasculaires.

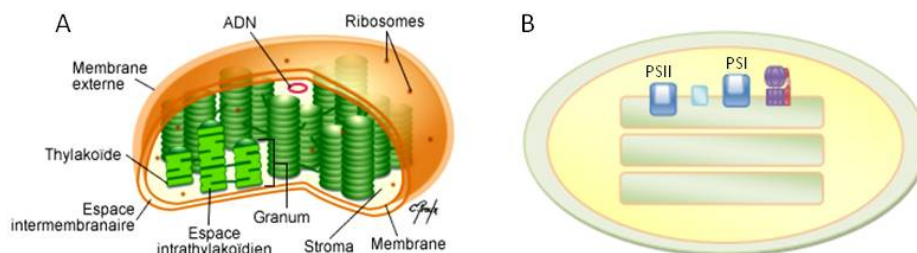
## 2.1 La photosynthèse

La photosynthèse est un processus de biosynthèse, ayant principalement lieu au niveau des feuilles, qui utilise de la matière minérale pour la production de composés organiques. Les feuilles sont constituées d'épidermes supérieur et inférieur (parties extérieures), d'un mésophylle (partie intérieure), de vaisseaux vasculaires (veines ou nervures) et de stomates (deux cellules de garde formant une ouverture dont la plante peut contrôler l'amplitude en fonction de ses besoins) (Fig. 2.1).



**Figure 2.1** – Section de feuille. « Coupe d'une feuille », Le dictionnaire visuel. [22 août 2021] Site : <https://infovisual.info/fr/biologie-vegetale/coupe-dune-feuille>

La photosynthèse a lieu dans les chloroplastes, des organites situés dans le cytoplasme des cellules eucaryotes photosynthétiques, principalement dans les cellules du mésophylle. À l'intérieur des chloroplastes se trouve un réseau de membranes extrêmement recourbées formant des empilements appelés thylakoïdes et renfermant un milieu aqueux (Fig. 2.2A). Ce genre de structure repliée a pour but de maximiser les surfaces d'échange entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane. Ces membranes contiennent les photosystèmes I et II (PSI et PSII, Fig. 2.2B) comprenant une antenne collectrice et un centre réactionnel au centre de l'antenne (Fig. 2.3). Ils sont constitués de protéines et de pigments photosynthétiques. Le plus répandus est la chlorophylle a qui absorbe tout le spectre visible sauf le vert (de 400 à 450 nm et de 650 à 700 nm), d'où la couleur verte des feuilles. La photosynthèse se divise en deux phases : la phase claire et la phase sombre.



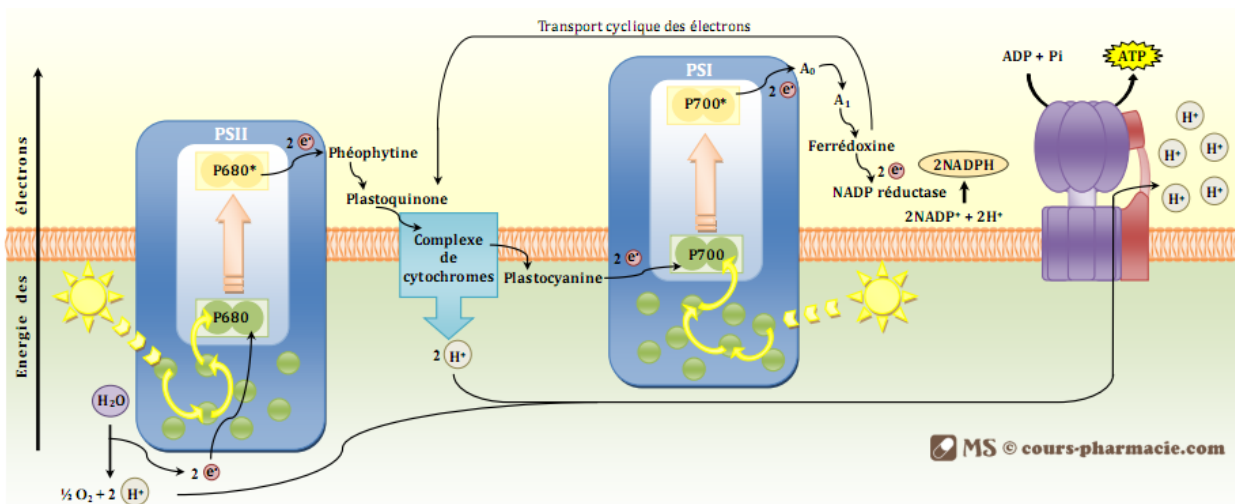
**Figure 2.2** – Représentation schématisée d'un chloroplaste. A) Intérieur d'un chloroplaste avec un réseau de thylakoïdes. « La photosynthèse », figure par Chantal Proulx pour Cours Pharmacie. B) Positions des photosystèmes à l'intérieur des membranes des thylakoïdes. « La photosynthèse », Cours Pharmacie. [22 août 2021] Site : <https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html>

### 2.1.1 La phase claire

Les photons lumineux viennent frapper le PSII et excitent les molécules de chlorophylle et autres pigments de l'antenne collectrice (Fig. 2.3). L'énergie est transmise par résonance vers un centre réactionnel (dimère de chlorophylle a) qui cède deux électrons à un accepteur primaire d'électrons. Les électrons libérés sont emmenés via une chaîne de complexes à la fois accepteurs et transporteurs vers le PSI. Le passage des électrons via les complexes induit l'introduction de protons depuis le liquide de l'espace interne des chloroplastes, le stroma, vers l'intérieur des thylakoïdes. Au cours des différents transferts, les électrons perdent un peu d'énergie utilisée par les transporteurs. Le centre réactionnel du PSII doit récupérer les électrons perdus. Le milieu aqueux intra-thylakoïdien devient alors donneur d'électrons. Une enzyme scinde une molécule d'eau et libère ainsi deux électrons captés par le centre réactionnel du PSII, ainsi qu'un atome d'oxygène et deux protons  $H^+$ . Il s'agit de la photolyse de l'eau (Hill and Scarisbrick, 1940) :



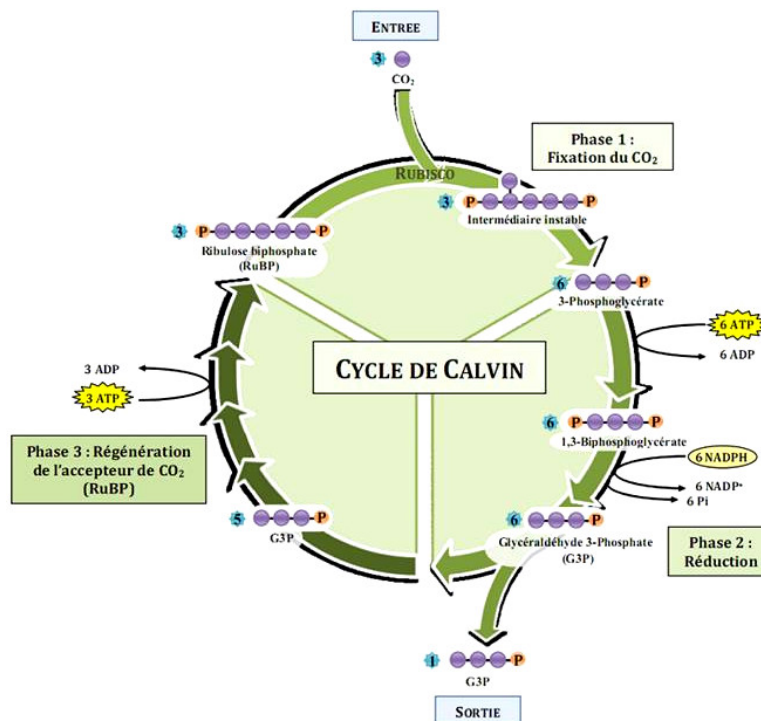
Deux autres électrons sont cédés par le PSI à une autre chaîne de transport et ils sont remplacés par ceux du PSII. Le dernier transporteur de cette seconde chaîne est l'enzyme ferrédoxine-NADP+ réductase. Elle utilise les électrons à haut potentiel issus du PSI et des protons pour réduire NADP+ (forme oxydée du Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate) en NADPH (forme réduite) dans le stroma. Les protons accumulés à l'intérieur des thylakoïdes cherchent à retourner dans le stroma à cause d'un gradient de concentration entre l'intérieur et l'extérieur des thylakoïdes. Cependant, la membrane est imperméable aux protons. Leur seule issue est le complexe ATP synthase qui utilise le gradient de concentration de protons pour assembler l'ADP (Adénosine Diphosphate) avec du phosphore inorganique afin de former de l'ATP (Adénosine Triphosphate). Cette première étape correspondant à des réactions photochimiques est appelée phase claire. L'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique indispensable pour la fixation du carbone.



**Figure 2.3** – Phase claire de la photosynthèse. « La photosynthèse », Cours Pharmacie. [22 août 2021] Site : <https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html>

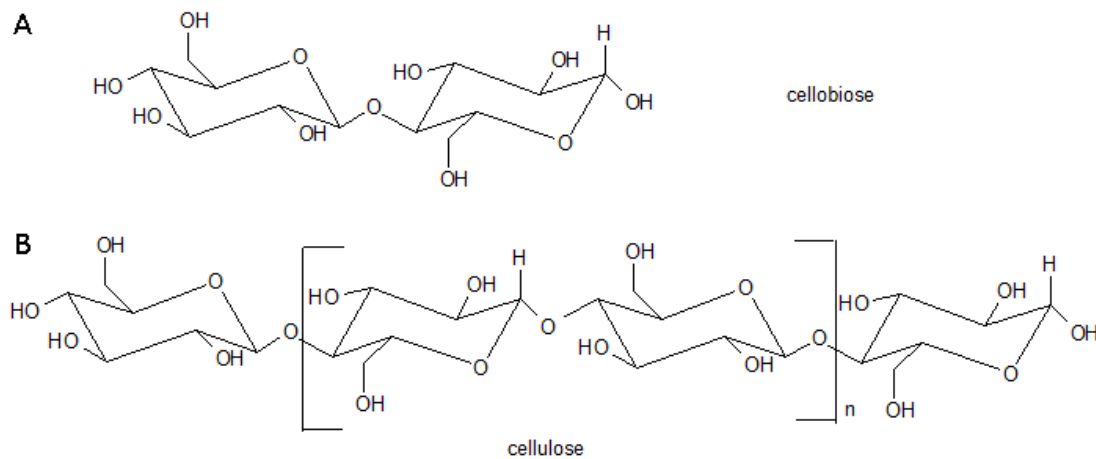
## 2.1.2 La phase sombre

La phase enzymatique, aussi appelée phase thermo-chimique ou encore phase sombre, se déroule dans le stroma (Fig. 2.4). Au niveau de l'épiderme inférieur des feuilles se trouvent les stomates permettant l'entrée du  $\text{CO}_2$  atmosphérique et son intégration au cycle de Calvin (Benson and Calvin, 1950). La Rubisco (ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygénase) est une enzyme avec une double propriété comme son nom l'indique : carboxylase et oxygénase. Le type de réaction dépend de la quantité de  $\text{CO}_2$  ou de  $\text{O}_2$  dans le milieu. Cependant, la Rubisco possède une forte affinité avec le  $\text{CO}_2$  et privilégie sa fixation à celle de l' $\text{O}_2$  même si ce dernier est dominant dans le milieu. Trois molécules de  $\text{CO}_2$  sont fixées sur trois molécules de RuBP (Ribulose Biphosphate), composées chacune de cinq carbones et deux phosphates, par la Rubisco. Trois molécules biphosphates à six carbones sont obtenues, mais cet état intermédiaire est instable. Ces trois molécules vont être découpées en deux, formant six molécules monophosphates à trois carbones (3-phosphoglycérate). Les atomes de ces molécules sont ensuite réorganisés en utilisant de l'énergie provenant de la dégradation de six ATP. Les molécules sont phosphorylées pour devenir des molécules biphosphates (acide 1,3-bisphosphoglycérique ou 1,3-bisphosphoglycérate) tandis que l'ATP est dégradée en ADP. Six NADPH, dont le rôle est celui de réduire les acides, fournissent de l'hydrogène sous forme de protons et deviennent du  $\text{NADP}^+$ . Les six phosphates sont ensuite libérés et six molécules à trois carbones monophosphates appelées G3P (glycéraldéhyde-3-phosphate) sont obtenues. Sur les six molécules de G3P, cinq restent dans le cycle. Les atomes se réorganisent pour former trois molécules de RuBP en utilisant l'énergie de trois ATP. La dernière molécule de G3P sort du cycle et devient un composant glucidique.



**Figure 2.4** – Phase sombre de la photosynthèse. « La photosynthèse », Cours Pharmacie. [22 août 2021] Site : <https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html>

En s'unissant avec une autre molécule de G3P, le composant glucidique sorti du cycle forme un monomère de glucose. Les monomères ainsi formés sont ensuite liés entre eux par des liaisons glycosidiques de type  $\beta$  1-4 et constituent alors un cellobiose (Fig. 2.5A), la plus petite unité d'un polymère de cellulose (Fig. 2.5B). Le motif de cellobiose se répète, les unités monomères de glucose étant toujours reliées les unes aux autres par des liaisons  $\beta$  1,4-glycosidiques, pour former des macromolécules de cellulose sous forme de chaînes linéaires. Des ponts hydrogène sont formés entre les groupes hydroxyle d'une chaîne et les atomes d'oxygène de la même chaîne ou de la chaîne voisine. L'association de plusieurs chaînes de cellulose forme une microfibrille. Les microfibrilles sont regroupées en faisceaux plus épais appelés macrofibrilles. Une fibre de cellulose correspond à plusieurs macrofibrilles.



**Figure 2.5** – A) Deux monomères de glucose formant un cellobiose. B) Polymère de cellulose. « Structure de la molécule », Polysaccharides alimentaires, cours de Stéphane Bouquelet. [14 février 2022] Site : <https://biochim-agro.univ-lille.fr/polysaccharides/co/Contenu11.html>

### 2.1.3 Facteurs limitant la photosynthèse

La production de la cellulose dépend donc de la capacité de l'arbre à réaliser la photosynthèse. Or, ce processus peut être limité par différents facteurs externes.

#### 2.1.3.1 La teneur en dioxyde de carbone dans l'atmosphère

Le  $\text{CO}_2$  est un gaz incolore, inodore et ininflammable. Il représente 0,04 % des gaz présents dans l'atmosphère terrestre. Si sa teneur atmosphérique est trop faible, le  $\text{CO}_2$  devient limitant pour la photosynthèse. La phase sombre est alors affectée et la vitesse de la photosynthèse diminue. A l'inverse, Cernusak et al. (2019) ont mis en évidence que l'activité photosynthétique des plantes augmentait en proportion identique à celle du  $\text{CO}_2$  atmosphérique et ce, à l'échelle mondiale.

### 2.1.3.2 L'intensité lumineuse

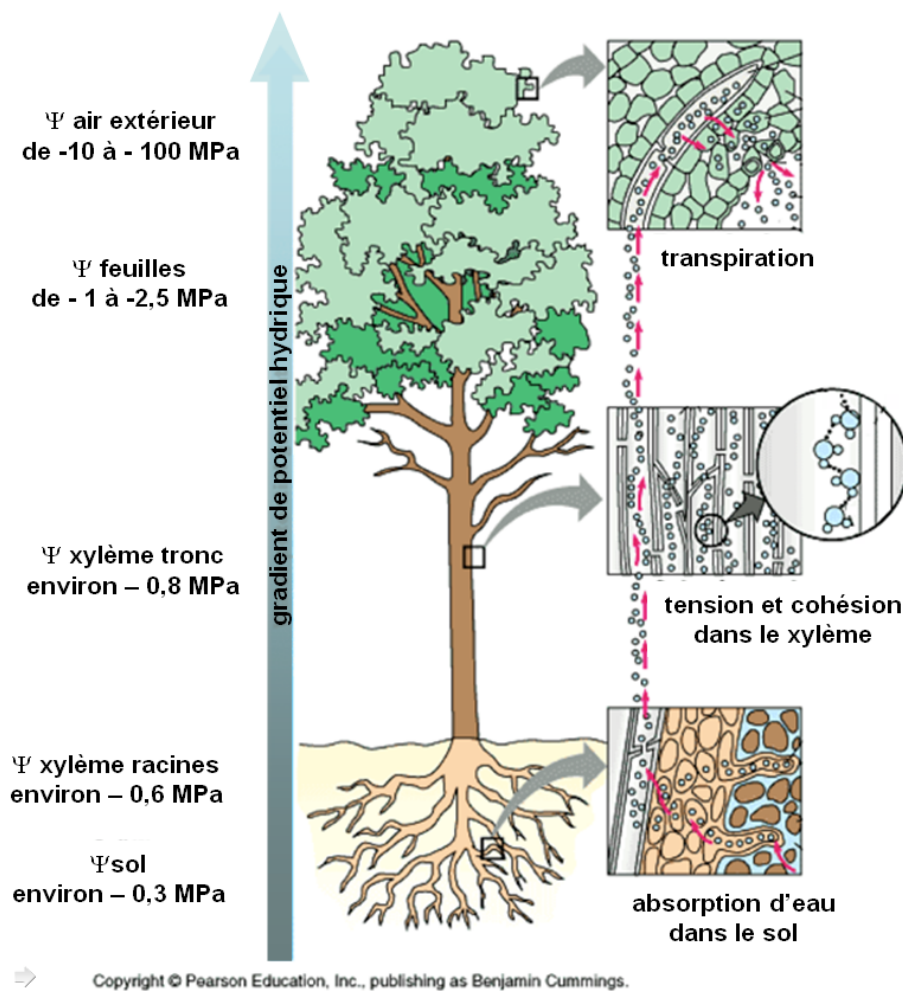
L'intensité lumineuse est indispensable aux deux phases de la photosynthèse puisque I) les photons apportent l'énergie nécessaire à l'excitation de la chlorophylle et II) l'activité catalytique de la Rubisco varie en fonction de l'intensité lumineuse (Mott and Woodrow, 2000). Le flux d'électrons dans les membranes des thylakoïdes diminue aussi avec l'éclairement lorsque la température dépasse un certain seuil. Or, l'intensité lumineuse varie au cours de l'année, plus élevée en été et plus faible en hiver dans les régions tempérées. Elle dépend aussi de la latitude, l'orientation géographique du site (Nord-Sud) ou du statut de l'arbre au sein d'un peuplement (dominant/dominé). Les besoins en lumière des arbres varient en fonction de l'espèce, de la circonférence du tronc et de l'âge.

### 2.1.3.3 L'eau

Par les poils absorbants des racelles, les arbres puisent dans le sol l'eau et les différents éléments nutritifs dont ils ont besoin pour leur développement (magnésium, azote, etc. . .). L'ensemble forme la sève brute circulant dans les vaisseaux de l'arbre. La sève s'élève dans les vaisseaux par différence de potentiel hydrique entre les racines et les feuilles (Fig. 2.6). Le potentiel hydrique est toujours négatif, et est d'autant plus bas que la liaison entre l'eau et ce qui l'entoure est forte. L'eau circule du potentiel le moins négatif au potentiel le plus négatif, et donc de la zone retenant le moins l'eau (la plus hydratée), à la zone retenant le plus l'eau (la moins hydratée). L'eau subit un ensemble de forces matricielles et osmotiques. En fonction de ces forces de rétention, différents types d'eau dans le sol apparaissent : gravitationnelle, capillaire et hygroscopique. Si les deux premiers types sont disponibles pour les plantes, le dernier ne l'est pas car l'eau rentre dans la constitution même du sol. A l'équilibre, la somme des forces de rétentions est égale à la force de gravité et la saturation est atteinte. L'eau circule donc depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique). La tension gravitationnelle est plus négative au sommet d'un arbre de plusieurs mètres à cause de la transpiration végétale qui s'y effectue. L'eau dans les feuilles subit un changement d'état et passe de liquide à gazeuse. La différence entre le potentiel hydrique atmosphérique et celui des feuilles induit la sortie de l'eau vaporisée dans l'atmosphère via les stomates. Une turgescence des cellules de garde entraîne leur ouverture. Plus un arbre transpire et plus l'absorption de l'eau par les racines est efficace. Les arbres font varier le taux d'ouverture des stomates pour faire varier la force d'absorption de l'eau. Quand le sol s'assèche, une diminution du potentiel hydrique est observée, devenant ainsi plus négatif. Les arbres sont contraints de transpirer davantage pour absorber suffisamment d'eau jusqu'à un certain seuil. Au-delà de ce seuil, les plantes sont contraintes de fermer leurs stomates. Celles qui ne peuvent plus absorber suffisamment d'eau dans le sol atteignent le point de flétrissement. La fermeture des stomates se produit également quand l'air est trop chaud et/ou sec afin d'éviter la déshydratation. L'atmosphère contient de l'eau principalement sous forme de vapeur. La quantité maximale de vapeur d'eau qu'une masse d'air peut contenir par unité de volume est appelée pression de vapeur saturante. La différence entre la pression de vapeur ambiante et la pression de vapeur saturante est appelée déficit de pression de vapeur. Plus ce déficit est grand et plus les feuilles se comportent comme des surfaces évaporatives ; l'eau est d'autant plus expulsée car l'air sec exerce une succion importante sur l'eau de la plante.



Lorsque les arbres ferment leurs stomates, la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines diminue ainsi que la quantité d'eau absorbée par les racines. Pour compenser l'absence de transpiration, la poussée radiculaire permet de maintenir une absorption suffisante à la survie des arbres. Les racines captent des ions et les sécrètent dans le xylème. L'augmentation de la concentration ionique entraîne une diminution du potentiel hydrique du xylème et l'eau pénètre alors par osmose depuis les cellules environnantes. La pression positive créée pousse l'eau et les ions à s'élever dans les vaisseaux conducteurs. Cependant, la poussée radiculaire n'est pas présente chez toutes les espèces. Elle ne s'exerce pas chez les conifères. La fermeture stomatique a un prix. Les échanges gazeux sont réduits, provoquant une baisse de la concentration de  $\text{CO}_2$  dans les chloroplastes. En résumé, le rôle de l'eau dans la photosynthèse est double. Il est d'abord direct avec la photolyse de l'eau pendant la phase claire, et indirect via le contrôle des échanges gazeux.



**Figure 2.6** – La théorie de la tension-cohésion de Henry Horatio Dixon (1896). Image retouchée pour le cours « L'architecture hydraulique, la cavitation et l'embolie des plantes » donné par Hervé Cochard et André Granier. [22 août 2021] Site : <https://www.plantes-et-eau.fr/documentation/etats-et-transferts-hydriques-dans-et-a-travers-la-plante/24-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes/58-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes>

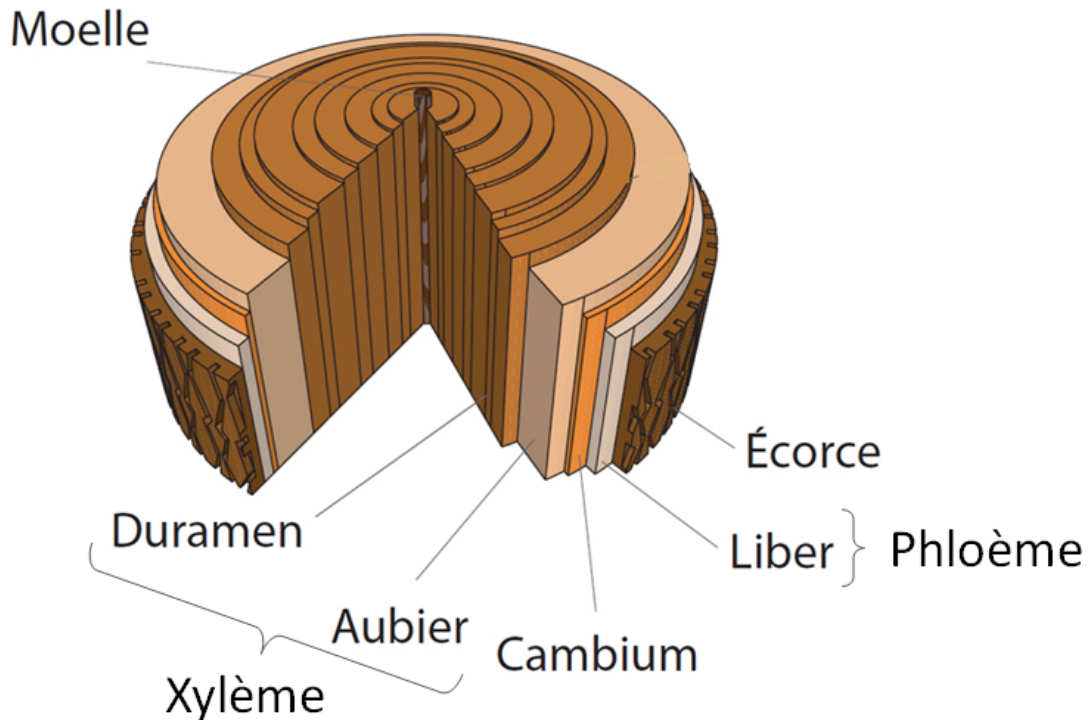
### 2.1.3.4 La température

Comme l'intensité lumineuse, la température est sujette aux variations saisonnières et journalières. C'est notamment le cas de la température à l'intérieur des feuilles qui dépend de l'ensoleillement. La température des feuilles augmente en raison de l'augmentation de l'énergie radiante absorbée par les feuilles et diminue par la libération d'énergies thermiques sensible et latente transportées des feuilles vers l'air. La température des feuilles peut donc être différente de la température extérieure. Le taux net maximal de photosynthèse est atteint lorsque la température des feuilles se situe entre 20°C et 30°C (Kitaya, 2019). Par ailleurs, le taux de transpiration des feuilles est fortement affecté par le déficit de pression de vapeur de l'air environnant ainsi que par la température des feuilles (Kozai et al., 2015). La température exerce un contrôle sur les réactions biochimiques. Son élévation augmente l'agitation moléculaire et la probabilité de rencontre des molécules qui réagissent entre elles. Elle fournit donc l'énergie d'activation nécessaire aux réactions. Le transfert d'électrons et de protons dans la membrane thylakoïdienne, l'activité des enzymes internes dans le cycle photosynthétique de réduction du carbone, celle du PSII et celle de la chaîne de transfert d'électrons entre le PSII et le PSI sont sensibles à la température. Une température trop élevée peut avoir des effets néfastes entraînant l'arrêt de la photosynthèse (Dajoz, 1996). Le PSII, ainsi que l'activité de la chaîne de transfert d'électrons, sont très sensibles aux fortes températures qui endommagent surtout le complexe protéique permettant l'oxydation de l'eau. Par ailleurs, l'optimum thermique de l'assimilation du CO<sub>2</sub> dépend de la température moyenne annuelle ou estivale de l'environnement et de l'espèce. Le CO<sub>2</sub> occupe un nombre élevé de sites actifs sur la Rubisco. L'O<sub>2</sub> est principalement fixé si sa teneur augmente ou si celle du CO<sub>2</sub> diminue (ce dernier libère alors des sites actifs qui sont occupés par l'O<sub>2</sub>). Lorsque la température de l'air n'est pas trop élevée, l'effet de l'O<sub>2</sub> sur la fixation photosynthétique du CO<sub>2</sub> est très faible (voire nul) : la compétition pour les sites actifs est en faveur du CO<sub>2</sub>. Cependant, lorsque la température augmente, la compétition sur ces sites favorise la fixation d'O<sub>2</sub> qui consomme alors une partie croissante de l'énergie produite par l'activité des photosystèmes. Cette énergie n'est donc plus disponible pour la fixation du CO<sub>2</sub>. Une baisse de température diminue la fluidité des lipides et, par conséquent, celle des membranes biologiques comme celle des thylakoïdes. Or, une augmentation de la rigidité de la membrane des thylakoïdes peut freiner le transfert d'électrons. Enfin, l'acclimatation au froid passe par l'accumulation de substances qui abaissent le point de congélation de l'eau dans la cellule et l'empêchent de parvenir aux membranes où elle risquerait de former des cristaux de glace.

Dans les chloroplastes des cellules des feuilles sont produits des composants glucidiques, aussi appelés sucres, lors du processus de photosynthèse. Ils sont ensuite dirigés vers les autres organes de la plante, notamment vers les cellules de croissance. Ces dernières utilisent les produits contenus dans la sève élaborée (sucres, vitamines, hormones et enzymes synthétisés pour beaucoup dans les feuilles) et les nutriments puisés dans le sol transportés dans la sève brute (formée d'eau et de minéraux captés par les racines et acheminée vers les organes aériens) pour produire leurs constituants principaux. Des celluloses synthétases synthétisent des molécules de cellulose par addition de glucose. Ces molécules s'allongent et progressent dans l'espace périplasmique formant de longues chaînes linéaires qui ont une forte tendance à s'agréger entre elles pour former les microfibrilles de cellulose des parois des cellules. Dans le chapitre suivant, nous verrons quels sont les autres constituants du bois et leur utilisation au cours des différentes étapes de la croissance des arbres.

## 2.2 Structure et croissance

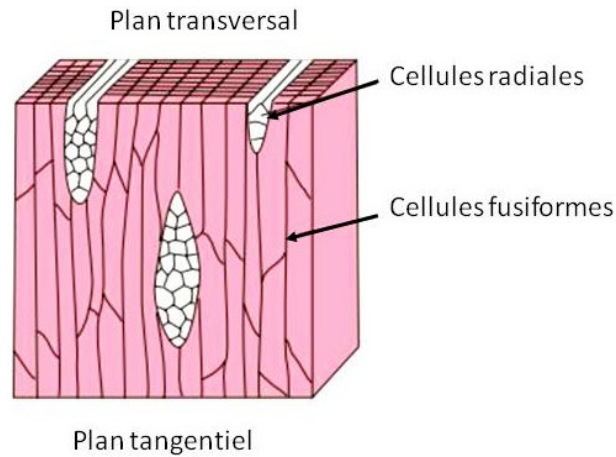
Le tronc d'un arbre est constitué de plusieurs parties : la moelle située au cœur, le duramen correspondant à du bois en grande partie mort, l'aubier correspondant à du bois vivant, le cambium, le liber et l'écorce (Fig. 2.7).



**Figure 2.7** – Illustration d'une coupe transversale d'un tronc d'arbre. D'après « Le site de référence des passionnés du bois ». [22 août 2021] Site : <https://www.blb-bois.com/dossiers/dico-du-bois/bois-parfait>.

### 2.2.1 Description du cambium

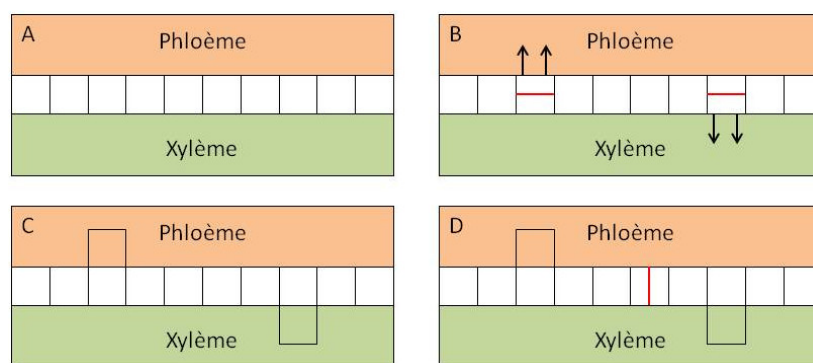
Le méristème est un ensemble de cellules indifférenciées totipotentes, de taille réduite et peu vacuolisées, les vacuoles étant des organites cellulaires compartimentés contenant de l'eau et diverses molécules. Pour former de nouveaux tissus, des cellules vont perdre leur fonction méristématique, soit leur capacité à se diviser indéfiniment, pour acquérir la fonction organe. Une fine couche de cellules méristématiques, située entre le bois (xylème, correspondant au duramen et à l'aubier) et le liber (phloème), forme une pellicule continue à l'intérieur du tronc, des branches et des racines (Evert, 2006). Il s'agit du cambium vasculaire d'une épaisseur de l'ordre du millimètre relativement constante (Fig. 2.7). Les cellules qui le composent sont vivantes et dites initiales. Il en existe deux types : les cellules initiales de rayon, allongées dans la direction radiale, et les cellules initiales fusiformes, allongées dans la direction verticale (Fig. 2.8). Ces dernières sont les plus nombreuses.



**Figure 2.8** – Cellules initiales du cambium. D'après « Sciences de la vie pour le CAPES et l'agrégation », 2008, p. 301, Dunod Paris.

Les cellules qui composent le cambium ont la particularité de pouvoir se diviser dans deux directions différentes en fonction des besoins de l'arbre (Fig. 2.9). La division péricleinale se fait dans la direction tangentielle au tronc (Fig. 2.9B). L'une des deux cellules quitte le tissu du cambium, soit vers l'intérieur pour former le xylème, soit vers l'extérieur pour former le phloème (Fig. 2.9C). La division anticlinale se produit dans la direction radiale et les deux cellules nouvellement formées restent parmi les cellules initiales du cambium (Fig. 2.9D). Les cellules du phloème ont un rythme de division plus lent que celles du xylème, la production de liber est donc inférieure à celle du bois (Evert, 2006 ; Gričar et al., 2009).

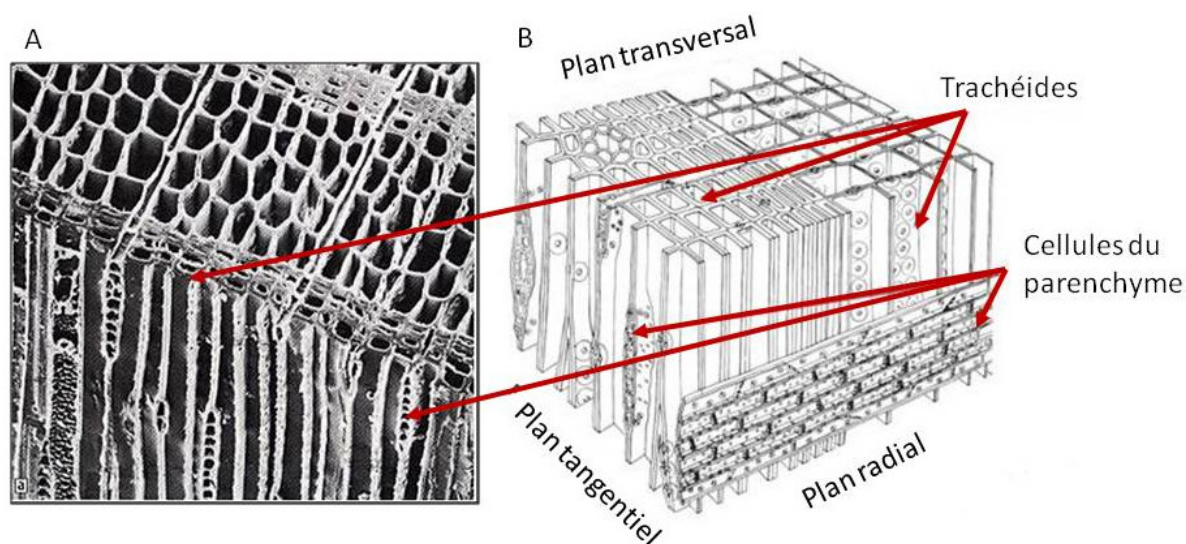
Après division, les cellules filles gardent les proportions des cellules mères. Elles forment ainsi un réseau permettant les échanges entre les racines et la couronne de l'arbre via les cellules fusiformes, mais également entre le xylème et le phloème via les cellules radiales.



**Figure 2.9** – Schématisation de plusieurs divisions cellulaires, les cellules initiales fusiformes du cambium étant représentées par les carrés blancs. A) Avant la division cellulaire. B) Deux divisions péricleinales, l'une vers le xylème, l'autre vers le phloème. C) Apparition de deux cellules filles, l'une reste une cellule initiale, l'autre devient une cellule mère du xylème ou du phloème. D) Division anticlinale, les deux cellules filles restent des cellules initiales.

## 2.2.2 Description du xylème

Le xylème est la partie du tronc située à l'intérieur par rapport au cambium. Il s'agit d'un tissu vasculaire ligneux constitué de vaisseaux situés dans l'aubier par lesquels la sève brute s'élève selon la théorie de la tension-cohésion (voir 2.1.3.3). Chez les gymnospermes, le xylème est composé de deux types de cellules : les trachéides, issues des cellules initiales fusiformes, et les cellules du parenchyme, issues des cellules initiales radiales (Fig. 2.10). Les trachéides sont des cellules mortes, vides et majoritaires dans le xylème. Elles assurent entièrement le transport de la sève brute. Les extrémités des cellules se chevauchent, permettant à la sève brute de se déplacer via l'espace intracellulaire vide des trachéides. Leur paroi est épaisse, elles assurent donc également un support mécanique permettant aux arbres d'atteindre une certaine hauteur. Leurs dimensions et l'épaisseur de leur paroi varient cependant en fonction du moment dans l'année au cours duquel elles sont formées. Contrairement aux trachéides, les cellules radiales du parenchyme sont vivantes avec un métabolisme actif. Leur rôle est lié au stockage et au transport de différentes substances via un système continu.

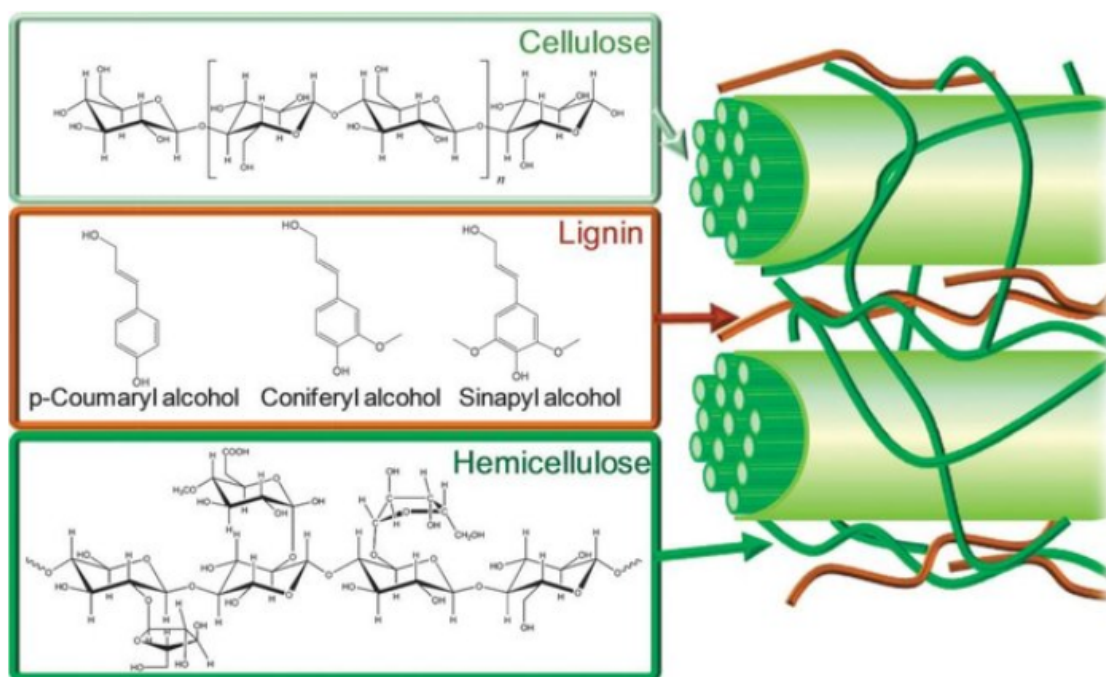


**Figure 2.10** – Structure d'un xylème de résineux. A) Vue au microscope électronique à balayage. « Caractérisation de la morphologie des fibres de bois », par Raphaël Passas, 2008. [22 août 2021] Site : <http://cerig.pagora.grenoble-inp.fr/tutoriel/morphologie-fibres-bois/page04.htm>. B) Schéma d'un bois homoxylé. D'après « Tree rings and environment dendroecology », par Schweingruber (1996).

## 2.2.3 Les constituants du bois

Les parois des cellules sont composées de trois constituants principaux : la cellulose (40-50 %), l'hémicellulose (15-35 %) et la lignine (15-35 %) (Fig. 2.11), qui représentent 90 % de la matière sèche (Pettersen, 1984). La lignine est généralement plus abondante chez les conifères (20-35 %) que chez les arbres à feuilles caduques (15-30 %), et inversement pour l'hémicellulose (15-30 % chez les conifères, 20-35 % chez les arbres à feuilles caduques) (Rowell et al., 2005). La cellulose est un polysaccharide de glucose ( $C_6H_{10}O_5$ )<sub>n</sub> sous forme de longues chaînes linéaires et correspond

au biopolymère le plus abondant au monde. Dans la paroi cellulaire, les molécules de cellulose s'associent en microfibrilles (Somerville, 2006). L'hémicellulose est un polysaccharide comme la cellulose, mais aux molécules plus petites et dont il existe une grande diversité en fonction de leur structure biochimique (Scheller and Ulvskov, 2010). Les molécules d'hémicellulose forment des liens entre les composants de la paroi cellulaire (Keegstra, 2010). La lignine est un polymère polyphénolique synthétisé par les plantes à partir d'alcools nommés monolignols, qui sont ensuite transportés dans la paroi cellulaire où ils polymérisent sous l'action d'enzymes. Le dépôt de lignine augmente la rigidité de la paroi cellulaire, aidant ainsi au soutien mécanique de l'arbre, assure l'imperméabilité des cellules indispensable au transport de la sève, et protège des différents pathogènes et de la dégradation des polysaccharides (Sarkanen and Ludwig, 1971).



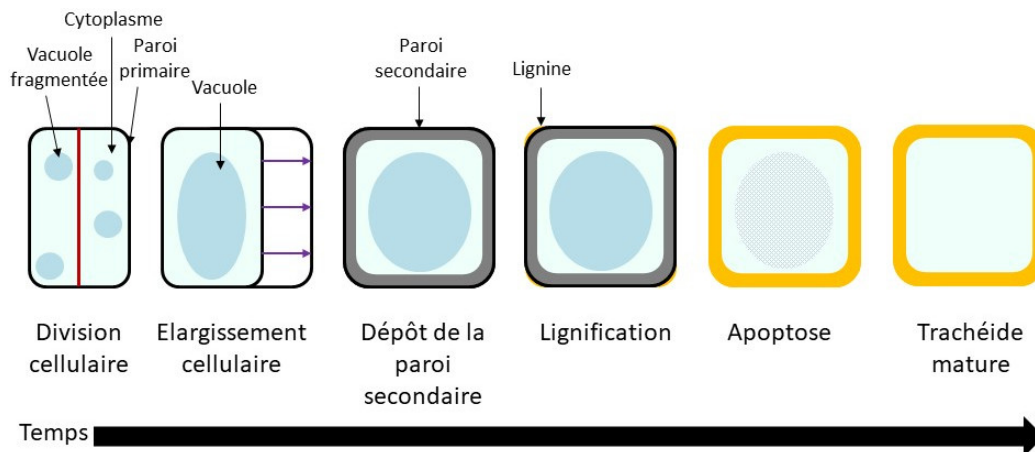
**Figure 2.11** – Structure de la biomasse lignocellulosique (Alonso et al. (2012))

Le bois contient également des molécules solubles dans des solvants usuels (acétone, toluène/éthanol, etc...) ou dans l'eau. Contrairement aux trois constituants principaux, les extractibles ne sont pas indispensables à la croissance de l'arbre. Il s'agit de protéines (Keegstra, 2010), de tanins (composés phénoliques), de sucres simples (ex : sucre d'érable pour sirop), de gommés (ex : gomme arabique), de résines (ex : térébenthine), d'huiles aromatiques (ex : huile de cèdre), de pectines (polysaccharides), etc... Leurs proportions dépendent de plusieurs paramètres comme l'essence et l'âge du bois, l'environnement dans lequel l'arbre a grandi, la période de l'année, etc... Les extractibles contribuent aux propriétés du bois telles que la couleur, l'odeur et la résistance aux agents de dégradation biologique (Aloui et al., 2004 ; Gierlinger et al., 2004 ; Krutul, 1992).

## 2.2.4 Les cinq étapes de la formation du xylème

Les cellules du xylème sont formées lors de la xylogénèse qui consiste en la production de cellules ligneuses à partir du cambium et en leur différenciation afin de devenir des cellules matures répondant aux besoins fonctionnels du xylème (Fig. 2.12). La formation du bois peut être divisée en cinq étapes successives au cours desquelles les cellules subissent de profonds changements morphologiques et physiologiques : la division périnclinale aboutissant à la naissance d'une nouvelle cellule, l'élargissement de cette nouvelle cellule, la formation de la paroi cellulaire secondaire, la lignification (imprégnation de lignine) des parois cellulaires primaires et secondaires et l'apoptose, la mort programmée de la cellule (cette dernière étape ne concerne que les trachéïdes dans un premier temps, les cellules du parenchyme meurent elles après quelques années de fonctionnement) (Wilson, 1984) :

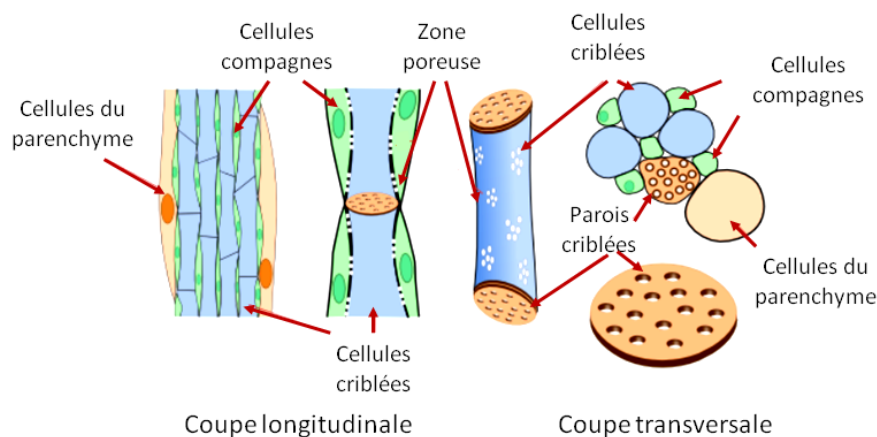
- **Division cellulaire** : Les cellules en division suivent un cycle cellulaire au cours duquel elles s'élargissent, puis l'ADN est répliqué et partagé rigoureusement entre les deux futures cellules filles. Une paroi primaire est créée afin de former et séparer les deux nouvelles cellules. Elle est principalement constituée d'une matrice d'hémicellulose et de pectines, distribuée autour de microfibrilles de cellulose (Cosgrove et al., 2012).
- **Élargissement cellulaire** : Contrairement aux cellules du cambium dont l'élargissement produit deux nouvelles cellules, l'élargissement des cellules du xylème entraîne un changement irréversible de dimension de la cellule (Cuny and Rathgeber, 2014). L'eau est attirée dans la cellule par une différence de concentration entre l'intérieur et l'extérieur de celle-ci (Schopfer, 2006). Une pression osmotique est alors appliquée sur l'extérieur de la paroi tandis qu'une pression de turgescence due à l'eau présente dans la cellule s'applique sur l'intérieur de la paroi par compensation. La contrainte exercée en pleine turgescence entraîne un relâchement irréversible de la paroi cellulaire et donc l'agrandissement de la cellule.
- **Formation de la paroi secondaire** : Le dépôt de la paroi cellulaire secondaire entre la membrane plasmique et la paroi primaire marque la fin de l'élargissement de la cellule. La paroi secondaire permet donc un bon soutien mécanique essentiel au développement vertical des arbres et aux pressions subies à l'intérieur du xylème (Speck and Burgert, 2011). Afin de permettre les échanges entre cellules, notamment le passage de la sève brute, la paroi secondaire n'est pas formée de manière uniforme, laissant des ouvertures microscopiques. Comme la paroi primaire, elle est constituée de microfibrilles de cellulose et d'hémicellulose (Cosgrove et al., 2012).
- **Lignification** : Pour renforcer le complexe vasculaire de la plante, de la lignine est déposée au niveau des espaces vides des parois primaire et secondaire. Les cellules ont ainsi une paroi plus rigide et résistante, mais aussi imperméable (Zhong and Ye, 2015). Cette étape débute pendant la formation de la paroi secondaire pour la paroi primaire, et après la formation de la paroi secondaire pour cette dernière. Les lignines sont distribuées autour des microfibrilles de cellulose comme l'hémicellulose et forment un ciment renforçant la paroi cellulaire.
- **Mort cellulaire programmée** : L'apoptose marque la fin du développement du xylème avec l'arrêt de la différenciation des cellules. Les trachéïdes deviennent des cellules vides qui forment des vaisseaux conducteurs tout en servant de soutien mécanique au bois. Les cellules du parenchyme ne sont pas concernées par cette mort programmée.



**Figure 2.12** – Les différentes étapes de la xylogénèse suivies par une trachéide d'après Cuny and Rathgeber (2014). Les cellules du parenchyme connaissent le même développement excepté l'apoptose dans un premier temps.

### 2.2.5 Description du phloème

Le phloème est l'autre type de tissu vasculaire, il est situé à l'extérieur du cambium. Contrairement au xylème, il est composé de plusieurs types de cellules vivantes : les cellules du parenchyme, les cellules criblées et les cellules compagnes (Fig. 2.13). Seules les fibres sont des cellules mortes. Les parois cellulaires des cellules du phloème sont minces et constituées de cellulose, ce qui les rend moins rigides que celles des cellules du xylème. Les vaisseaux du phloème transportent la sève élaborée, c'est-à-dire les sucres et autres produits métaboliques, depuis leur lieu de synthèse jusqu'aux tissus de stockage et aux organes en croissance.

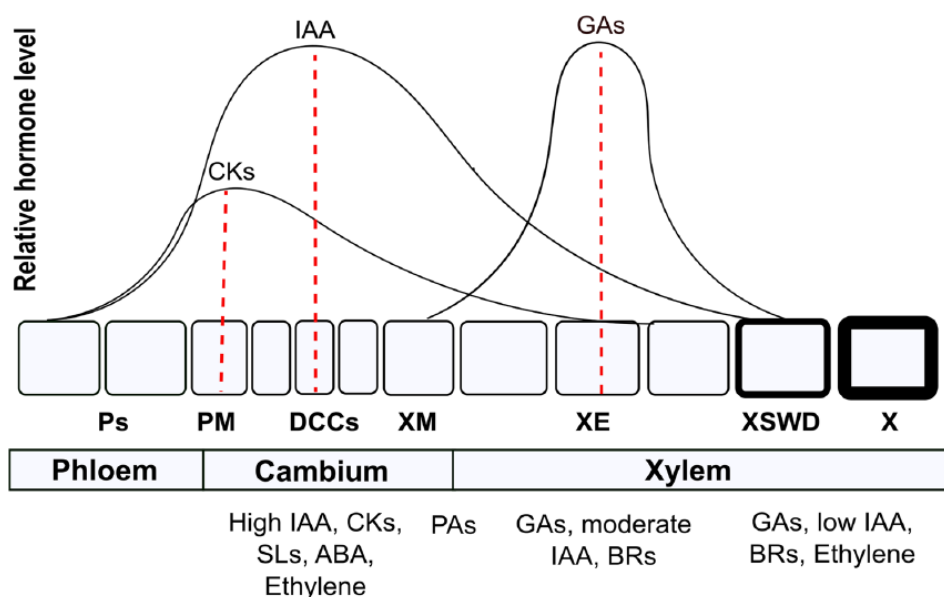


**Figure 2.13** – Représentation schématique des différentes cellules du phloème. D'après « Atlas of plant and animal histology », Dpt. of Functional Biology and Health Sciences, Faculty of Biology, University of Vigo. Spain. (22 août 2021). Site : [https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/1-vegetal/guia\\_v\\_conductores.php](https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/1-vegetal/guia_v_conductores.php)



## 2.2.6 Le rôle des phytohormones

Les différentes étapes de la xylogénèse sont en partie régulées par diverses hormones végétales (Buttò et al., 2020; Sorce et al., 2013; Ursache et al., 2013). Les plus connues sont les auxines dont la production a lieu dans plusieurs organes des arbres tels que les embryons et les jeunes feuilles, les racines ou les graines en développement (Brumos et al., 2018; Davies, 2010; Ljung et al., 2005; Zhao, 2010). La plus commune de ce groupe d'hormones est l'acide indole 3-acétique (AIA). Cette hormone est impliquée dans la régulation de nombreux aspects du développement des plantes et est distribuée selon un gradient de concentration à travers le cambium, le xylème et le phloème (Aloni, 2001; Aloni et al., 2006; Immanen et al., 2016; Schrader et al., 2003; Tuominen et al., 1997; Uggla et al., 2001, 1996) (Fig. 2.14). Dans la zone cambiale, l'AIA est un facteur clé pour la division cellulaire et sa concentration dans le cambium joue un rôle fondamental pour déterminer le taux de division (initier et maintenir la division cellulaire, ainsi que les proportions de xylème et phloème) (Aloni, 1987; Bhalerao and Fischer, 2014; Uggla et al., 1998). Lors de l'élargissement des cellules, l'auxine permet d'augmenter l'extensibilité de la paroi cellulaire primaire. Une relaxation de la paroi permet l'accumulation d'eau dans la vacuole et l'expansion de la cellule sous l'effet de la pression de turgescence (Dünser and Kleine-Vehn, 2015). Elle agit également sur la solidité de la paroi pour l'empêcher de se détériorer pendant le processus d'expansion (Majda and Robert, 2018) et sur la taille de la vacuole afin que la cellule puisse maintenir la pression hydrostatique (Obroucheva, 2008; Reisen et al., 2003; Scheuring et al., 2016). S'il existe un consensus sur le rôle de l'AIA dans la division et l'élargissement des cellules, son influence sur la régulation du dépôt de la paroi secondaire et la lignification reste discutée (Didi et al., 2015; Kumar et al., 2016; Mellerowicz et al., 2001). L'hormone agirait comme un morphogène nécessaire au développement de la paroi secondaire, mais son rôle dans le cas de la lignification, reste incertain : stimulant (Sitbon et al., 1999), inhibiteur (Johnsson et al., 2019), ou absent (Fajstavr et al., 2018). Le gradient d'auxine délimiterait les différentes zones de différenciation (Uggla et al., 1998) (Fig. 2.14). La division cellulaire se ferait en présence d'une grande concentration d'AIA, l'élargissement à une concentration plus modérée et la formation de la paroi secondaire à une concentration faible à nulle (Bhalerao and Fischer, 2014; Tuominen et al., 1997; Uggla et al., 1996).



**Figure 2.14** – Modèle proposé par Buttò et al. (2020) de distribution relative des auxines (ici IAA) cytokinines (CKs), gibbérellines (GAs) à travers les zones de développement, ainsi que les étapes pendant lesquelles chaque hormone végétale est impliquée (BRs : brassinostéroïdes, SLs : strigolactones, ABA : acide ascorbique, PAs : polyamines). Les cellules cambiales (DCCs) se divisent et se différencient en une cellule mère du phloème (PM) ou une cellule mère du xylème (XM). La cellule mère du phloème se différencie en cellules du phloème (Ps), tandis que la cellule mère du xylème se différencie en cellules du xylème (XM). Ces dernières s'agrandissent (XE), subissent un dépôt de paroi secondaire et une lignification (XSWD), pour enfin devenir des cellules matures (X). Chaque maximum hormonal est indiqué par la ligne pointillée rouge. L'image est une simplification des modèles spatiaux observés (Björklund et al., 2007 ; Immanen et al., 2016 ; Israelsson et al., 2005 ; Schrader et al., 2003 ; Ugglä et al., 2001, 1998, 1996).

D'autres hormones végétales interviennent dans la croissance radiale (Fig. 2.14). Seules les plus connues sont discutées dans ce paragraphe. Les gibbérellines sont des hormones intervenant dans plusieurs étapes de la xylogénèse, ainsi que dans divers processus tels que l'élongation des tiges ou le développement des fruits (Hedden and Thomas, 2016). Elles agissent sur la longueur des trachéides chez les gymnospermes et sont aussi impliquées dans la régulation du dépôt et de l'orientation des microfibrilles de cellulose (Funada et al., 2008 ; Felten et al., 2018 ; Kaley and Aloni, 1999 ; Nugroho et al., 2013). Les brassinostéroïdes, une autre classe de phytohormones, favoriseraient la division cellulaire en synergie avec l'AIA (Kim et al., 1990) et le développement de la paroi secondaire (Hossain et al., 2012 ; Yamamoto et al., 2001). Les cytokinines agissent sur la division cellulaire via une stimulation de la prolifération cellulaire sans amener la différenciation (Nieminen et al., 2008) et l'élargissement cellulaire (Taiz et al., 2015). L'éthylène est une hormone végétale gazeuse impliquée dans la régulation de la formation du bois, notamment dans la division cellulaire et le dépôt de la paroi secondaire en influençant l'orientation des microfibrilles de cellulose et en diminuant la teneur en lignine de la paroi cellulaire (Felten et al., 2018 ; Hudgins et al., 2006 ; Ingemarsson et al., 1991 ; Junghans et al., 2004 ; Klintborg et al., 2002). Les gibbérellines et les cytokinines sont également distribuées dans la zone de différen-

tion selon un gradient de concentration et jouent le rôle de régulateur dans le transport polarisé de l'auxine (Björklund et al., 2007; Kang et al., 2017), ainsi que l'éthylène (Junghans et al., 2004). L'eau est un solvant constitué de molécules polaires et donc de liaisons polarisées, ce qui explique le transport polarisé de l'auxine. Cette dernière se déplace de cellule en cellule grâce à des protéines membranaires polaires situées dans chacune des cellules et ce, plus facilement des organes aériens vers les racines. La croissance radiale implique donc l'intervention combinée d'hormones végétales qui influencent directement ou indirectement la formation du bois.

## 2.2.7 Facteurs limitant la croissance radiale

### 2.2.7.1 La photopériode

La photopériode varie en fonction des saisons (plus longue en été et plus courte en hiver). Dans les régions tempérées, elle s'est avérée être l'un des facteurs les plus importants dans le contrôle de nombreuses réactions de développement chez les plantes via des mécanismes moléculaires (Jackson, 2009; Vitasse et al., 2014). Elle est un indicateur fiable de la période de l'année, permettant de programmer les événements de développement pour qu'ils coïncident avec des conditions environnementales particulières. Si la température agit surtout sur l'activation de la croissance, la durée des jours semble en contrôler la fin (Jackson, 2009). En effet, la photopériode dépend de la latitude. Or, aux hautes latitudes, les arbres terminent leur croissance plus tôt en automne par rapport aux arbres situés à des latitudes plus basses (Jackson, 2009; Jyske et al., 2014; Rossi et al., 2014). Le raccourcissement de la durée du jour en automne est utilisé par de nombreux arbres pour induire la résistance au froid et la dormance des bourgeons en prévision des températures hivernales à venir. Une diminution de la luminosité est donc un « signal » utilisé par les arbres pour se préparer à passer l'hiver.

### 2.2.7.2 Le stress hydrique

Lors de l'élargissement cellulaire, l'eau permet d'appliquer une pression de turgescence depuis l'intérieur de la cellule entraînant un relâchement irréversible de la paroi cellulaire. Cette seconde étape de la xylogénèse, considérée comme le début de la croissance radiale de l'arbre, dépend donc de la disponibilité en eau et de son accessibilité. L'eau issue des précipitations s'infiltré dans le sol où elle est soumise à des forces de rétention (voir 2.1.3.3). Une diminution de la disponibilité en eau du sol peut induire un stress hydrique entraînant une dégradation du xylème et menaçant la survie de l'arbre (McDowell et al., 2008). Une faible teneur en eau peut donc accélérer la fin de la croissance (Ren et al., 2015).

### 2.2.7.3 La température

La réactivation du cambium a lieu au printemps lorsque les températures dépassent un seuil spécifique différent pour chaque espèce (Begum et al., 2018, 2007; Bhalerao and Fischer, 2017; Du and Yamamoto, 2007; Druart et al., 2007; Gričar et al., 2006; Oribe et al., 2003, 2001;

Rossi et al., 2016, 2008, 2007). Selon Rossi et al. (2008), 8-9°C en moyenne quotidienne serait un seuil de température critique commun pour débiter la xylogénèse chez les conifères à différentes latitudes et altitudes en Europe et au Canada. L'effet de la température est favorable sur la croissance jusqu'à 30°C environ et défavorable vers 45°C, provoquant un arrêt de la croissance (Dajoz, 1996).

### 2.2.8 La petite histoire d'un cerne de croissance, de l'hiver à l'automne

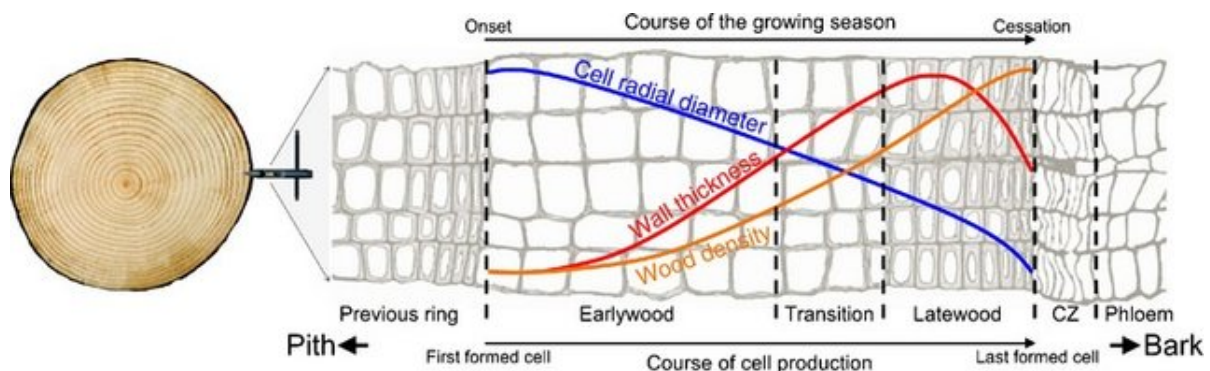
Dans les régions extratropicales, l'activité du cambium suit le cycle des saisons (Delpierre et al., 2016; Denne and Dodd, 1981). Lorsque la saison estivale se termine, les différents tissus subissent un processus d'acclimatation au froid pour faire face au gel hivernal. Ainsi, pour éviter la formation de glace dans les tissus vivants, ces derniers subissent une déshydratation. Les feuilles des espèces à feuilles persistantes et les bourgeons qui contiennent les primordia des futures feuilles ou aiguilles sont donc préparés à passer l'hiver. Les méristèmes entrent en dormance, un état de repos dans lequel aucune croissance ou maturation des tissus n'est observée (Arora et al., 2003; Mellerowicz et al., 1992). Pendant l'hiver, le cambium est dormant et n'est composé que de quelques couches de cellules initiales avec de petites vacuoles (Prislan et al., 2011).

Au printemps, la durée des jours et la température augmentent. L'apport au cambium d'AIA des jeunes feuilles et de leurs primordia est obligatoire pour la production des cellules du xylème, la disponibilité en sucre et des températures favorables n'étant pas suffisants (Funada et al., 2016; Oribe et al., 2003). L'association photopériode plus longue, température plus élevée et apport d'AIA réactivent probablement le transport polaire de l'auxine qui avait été suspendu pendant la dormance hivernale (Funada et al., 2001; Schrader et al., 2003). Le cambium s'éveille et devient actif, préparant la première étape de la xylogénèse : la division cellulaire. Des quantités croissantes d'AIA sont apportées au cambium via le transport polarisé d'auxine. De l'AIA est aussi produite directement par le cambium (Funada et al., 2002; Sundberg and Ugglå, 1998; Ugglå et al., 1996). Quelques jours ou semaines après le début des divisions des cellules du cambium devenues plus nombreuses, de nouvelles cellules de xylème apparaissent. Quand elles commencent leur expansion au sein du xylème en développement, c'est le début de la croissance radiale de l'arbre.

L'activité du cambium et le taux de croissance radiale du xylème atteignent leur maximum vers le solstice d'été si les conditions extérieures le permettent (Rossi et al., 2006). Un gradient de concentration d'AIA se met en place au niveau du cambium et de la zone de différenciation (Ugglå et al., 1996). Le taux de croissance maximal du cambium est atteint lorsque les concentrations d'AIA sont les plus élevées. Le xylème connaît alors sa phase de croissance maximale (Fajstavr et al., 2018). Quelques semaines après leur formation, les nouvelles cellules s'épaississent et gagnent en résistance. Après le solstice d'été qui correspond au jour le plus long, le taux de production de cellule du xylème est contraint de diminuer, permettant à la lignification d'être achevée avant l'hiver (Rossi et al., 2006).

Lorsque les conditions ne sont plus favorables à la croissance, vers l'automne, l'activité du cambium s'arrête, ainsi que l'élargissement des cellules peu après, mettant ainsi fin à la croissance radiale de l'arbre et au début de l'acclimatation pour passer l'hiver (Resman et al., 2010 ; Rossi et al., 2006). La lignification étant un processus lent, il faut plusieurs semaines aux cellules pour devenir matures et fonctionnelles (Cuny et al., 2019). Les trachéides meurent et deviennent des cellules aux parois cellulaires épaissies entourant des lumens vides. L'absence de changement substantiel dans les teneurs en AIA pendant la transition vers la dormance du cambium suggère que l'AIA n'est pas directement liée à l'arrêt de la croissance (Fajstavr et al., 2018 ; Little and Wareing, 1981 ; Ugglà et al., 2001).

Les nouvelles cellules de xylème formées font apparaître un nouvel anneau de croissance : un cerne. Les cernes d'arbres sont visibles sur une coupe transversale de tronc. Dans le cas des conifères, ils sont délimités à l'œil nu par un liseré plus foncé. En s'approchant de plus près, il est possible de distinguer des variations dans l'anatomie du bois d'un cerne (Fig. 2.15). Les trachéides présentent des variations de taille au sein d'un même anneau de croissance, d'abord larges aux parois minces pour les premières formées, puis étroites aux parois épaissies pour les suivantes. Les grandes cellules formées au début de la saison de croissance constituent le bois initial. Leur taille fait de ces cellules de bons vaisseaux conducteurs. Les petites cellules formées plus tardivement constituent le bois final. Elles sont plus adaptées au soutien mécanique qu'au transport de la sève brute (Cochard et al., 2004 ; Sperry et al., 2006). Le ou les moteurs derrière la transition entre le bois initial et le bois final restent incertains. En particulier, l'influence des signaux hormonaux sur le déclenchement du passage du bois initial au bois final reste un sujet de débat. En effet, au cours de la saison de croissance, le gradient de distribution d'AIA change dans le cambium et la zone de différenciation, mais ce changement n'est pas corrélé avec la modification de forme des trachéides (Ugglà et al., 2001). Par ailleurs, la formation de bois final n'est pas liée à une forte diminution des teneurs en AIA. Carteni et al. (2018) proposent un modèle reposant sur le rôle des sucres dans la transition bois initial et bois final. Au début de la saison de croissance, la faible disponibilité en sucre retarde le dépôt de la paroi secondaire, donnant plus de temps aux cellules pour s'élargir. Puis, au cours de la saison de croissance, la disponibilité en sucre augmente (des sucres sont synthétisés et mieux répartis entre les différents organes). La paroi cellulaire peut devenir rigide plus rapidement, laissant moins de temps aux cellules pour s'élargir.



**Figure 2.15** – Structure typique des cernes de croissance généralement observée chez les conifères avec une diminution de la taille des cellules et une augmentation de la densité au cours de la période estivale (Cuny et al., 2014).

Les cellules du parenchyme restent vivantes plusieurs années avant de mourir à leur tour. Les vaisseaux conducteurs perdent en efficacité, ils s'encrassent. La zone située au centre du tronc se transforme en bois inerte, il s'agit du duramen. Autour de ce dernier, l'aubier est formé d'un bois plus jeune avec des vaisseaux conducteurs opérationnels et des cellules vivantes capables de servir de lieu de réserves (Wilson, 1970).

« Je porte en moi tous mes visages passés, comme un arbre ses cernes. » Les souvenirs m'observent (2004). Comme le dit poétiquement Tomas Tranströmer, cette petite histoire se reproduit chaque année, hors apoptose des cellules du parenchyme, c'est pourquoi compter les cernes d'un arbre permet de connaître son âge. La photosynthèse et la croissance radiale des arbres sont influencées par des facteurs extérieurs, notamment les conditions météorologiques et environnementales. Mais le bois en garde-t-il une trace ?

### 3 | Les isotopes dans l'environnement

#### Objectifs :

- Définir ce qu'est un isotope.
- Lister et expliquer les fractionnements isotopiques qui ont lieu avant, pendant et après la formation de la cellulose, aussi bien pour le carbone que pour l'oxygène.

#### A retenir :

- Notation de la valeur isotopique de l'échantillon pour un isotope donné :  $\delta^{13}\text{C}$  pour le carbone et  $\delta^{18}\text{O}$  pour l'oxygène.
- $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose dépend de la conductance stomatique (ouverture des stomates contrôlée par l'humidité de l'air et du sol) et de l'assimilation photosynthétique (activité de la Rubisco contrôlée par la luminosité).
- $\delta^{18}\text{O}$  de la cellulose dépend de la composition isotopique de la source d'eau (précipitations et eau du sol), du taux de transpiration au niveau des feuilles et des échanges d'atomes lors de la biosynthèse de la cellulose.

**English :****Objectives :**

- To define what an isotope is.
- To list and explain the isotopic fractionations that take place before, during and after the formation of cellulose, for both carbon and oxygen.

**Take Home messages :**

- Notation of the isotopic value of the sample for a given isotope :  $\delta^{13}\text{C}$  for carbon and  $\delta^{18}\text{O}$  for oxygen.
- $\delta^{13}\text{C}$  of cellulose depends on stomatal conductance (stomatal opening controlled by air and soil moisture) and photosynthetic uptake (Rubisco activity controlled by light intensity).
- $\delta^{18}\text{O}$  of cellulose depends on the isotopic composition of the water source (precipitation and soil water), the transpiration rate at the leaf level and the exchange of atoms during cellulose biosynthesis.

**Español :****Objetivos :**

- Definir qué es un isótopo.
- Enumerar y explicar los fraccionamientos isotópicos que tienen lugar antes, durante y después de la formación de la celulosa, tanto para el carbono como para el oxígeno.

**Para recordar :**

- Notación del valor isotópico de la muestra para un isótopo determinado :  $\delta^{13}\text{C}$  para el carbono y  $\delta^{18}\text{O}$  para el oxígeno.
- El  $\delta^{13}\text{C}$  de la celulosa depende de la conductancia estomática (apertura estomática controlada por la humedad del aire y del suelo) y de la absorción fotosintética (actividad de la Rubisco controlada por la intensidad de la luz).
- El  $\delta^{18}\text{O}$  de la celulosa depende de la composición isotópica de la fuente de agua (precipitación y agua del suelo), de la tasa de transpiración a nivel foliar y del intercambio de átomos durante la biosíntesis de la celulosa.



La cellulose est un polymère de glucose, un sucre synthétisé à partir d'eau et de  $\text{CO}_2$  en présence d'énergie lumineuse dont la formule est  $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$ . Elle est donc constituée d'atomes de carbone, d'oxygène et d'hydrogène. Chacun de ces atomes possède plusieurs isotopes, c'est-à-dire des atomes possédant le même nombre de protons, mais un nombre de neutrons différent. Les isotopes d'un élément chimique ont donc le même numéro atomique mais des masses atomiques différentes. Si les isotopes partagent pratiquement les mêmes propriétés chimiques, leurs différences de masse engendrent des processus de discrimination. Ainsi, un tri est fait parmi les isotopes au moment de leur incorporation dans un organisme, qui dépend des préférences biologiques de celui-ci et est influencée par les conditions environnementales. La composition isotopique de la cellulose n'est pas identique à celle de l'atmosphère ou de l'eau du sol, mais modulée par les différentes étapes amenant à la production de cellulose (voir synthèse de [McCarroll and Loader, 2004](#)). Pour cette thèse, nous nous sommes intéressés aux isotopes du carbone et de l'oxygène.

Les mesures isotopiques sont relatives et utilisent les rapports d'abondance d'isotopes. Dans un échantillon, le rapport  $R$  des nombres d'atomes des isotopes  $^a\text{X}$  et  $^b\text{X}$  est calculé :

$$R = \frac{N(^b\text{X})}{N(^a\text{X})} \quad (3.1)$$

Où  $N$  est le nombre d'atomes de l'isotope considéré et  $a$  et  $b$ , des masses atomiques différentes. L'isotope avec la masse atomique la plus grande est placé au numérateur (ici  $^b\text{X}$ ).

Le rapport isotopique de l'échantillon ( $R_{ech}$ ) est ensuite comparé à celui d'un standard dont le rapport isotopique est connu ( $R_{std}$ ). La valeur isotopique de l'échantillon pour un isotope donné est notée par convention  $\delta$  et est sans dimension car il s'agit seulement d'un écart relatif de rapports isotopiques entre un échantillon mesuré et un standard de référence ([Coplen, 2011](#)). En gardant l'exemple précédent, nous obtenons :

$$\delta^b\text{X} = \frac{R_{ech}}{R_{std}} - 1 \quad (3.2)$$

$\delta^b\text{X}$  est d'autant plus négatif que  $R_{ech}$  est petit par rapport  $R_{std}$ , et l'échantillon est qualifié d'appauvri. Quand l'inverse se produit, l'échantillon est qualifié d'enrichi. Pour faciliter la manipulation des valeurs obtenues, elles sont multipliées par mille et exprimées en pour mille (‰).

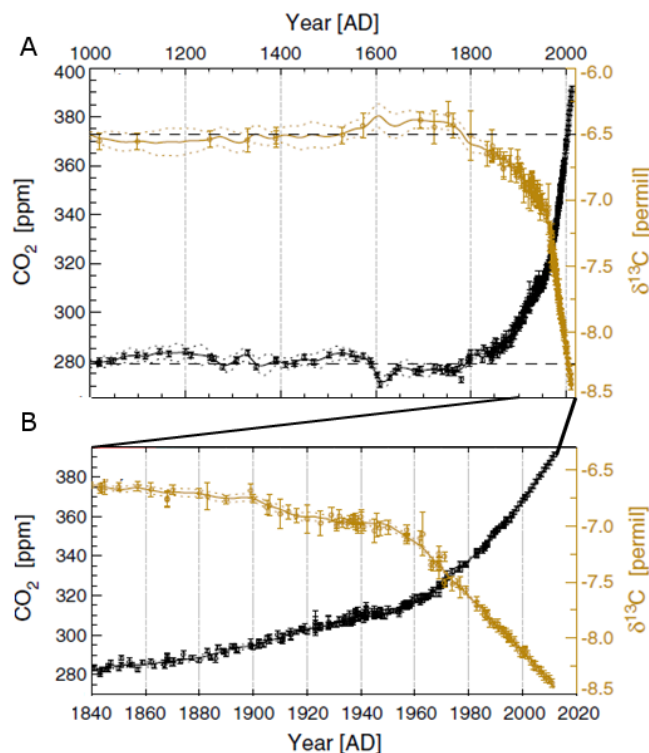
### 3.1 Les isotopes du carbone

L'atome de carbone possède 15 isotopes connus dont les masses varient de 8 à 22. Les isotopes stables du carbone (formes non radioactives de cet atome) sont  $^{12}\text{C}$  et  $^{13}\text{C}$ . Leurs noyaux contiennent 6 protons et 6 et 7 neutrons, respectivement. La masse atomique du  $^{13}\text{C}$  est donc plus élevée que celle du  $^{12}\text{C}$ . Les abondances relatives naturelles de ces deux isotopes sont de 98,99 % pour le  $^{12}\text{C}$  et 1,11 % pour le  $^{13}\text{C}$ .

Le standard utilisé pour le carbone est le (V-)PDB pour (Vienna-)Pee Dee Belemnite (Copen, 1995). A l'origine, il s'agissait d'un matériel fossile constitué de coquilles de bélemnites du Crétacé supérieur, issu de la formation fossilifère de Pee Dee (Caroline du Sud). Le choix s'est porté sur les fossiles de cette espèce de bélemnites car ces animaux marins ont vécu à une époque avec peu de contrastes climatiques et une absence de calotte polaire. Ce standard est maintenant synthétisé à Vienne par l'AIEA (Agence Internationale à l'Énergie Atomique).  $R_{PDB}$  est égal à 0,0112372.

### 3.1.1 Gamme de variation

En prenant le PDB en référence, les plantes terrestres ont une valeur moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-26\text{‰}$ . Une distinction est faite entre les plantes en C3 (le premier composé stable produit dans le cycle de Calvin est le 3-phosphoglycérate, composé à trois carbones) dont le  $\delta^{13}\text{C}$  est compris entre  $-22\text{‰}$  et  $-30\text{‰}$  (Kohn, 2010), et les plantes en C4 (le premier composé stable produit dans le cycle de Hatch-Stack est l'oxaloacétate, composé à quatre carbones) dont le  $\delta^{13}\text{C}$  est compris entre  $-10\text{‰}$  et  $-14\text{‰}$  (Caemmerer et al., 2014). Ces valeurs sont plus négatives que celle du  $\delta^{13}\text{C}$  atmosphérique ( $\delta^{13}\text{C}_{atm}$ ) dont la valeur moyenne est d'environ  $-8\text{‰}$  (Keeling et al., 2001). L'augmentation des émissions de  $\text{CO}_2$  dues à la combustion des énergies fossiles depuis la révolution industrielle a tendance à appauvrir isotopiquement le  $\text{CO}_2$  atmosphérique, entraînant une diminution progressive du  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$  (Fig. 3.1). Néanmoins, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  obtenues pour les plantes terrestres restent bien inférieures à celle du  $\text{CO}_2$  atmosphérique. Un changement de composition isotopique a donc lieu entre la source et le produit.



**Figure 3.1** – Concentration de  $\text{CO}_2$  atmosphérique et valeurs atmosphériques de  $\delta^{13}\text{C}$  A) entre 1000 et 2012 et B) entre 1840 et 2012 (Rubino et al., 2013).

### 3.1.2 Fractionnement isotopique dans les arbres

Pour se développer, les plantes doivent fixer le carbone qui entre dans les feuilles sous forme de  $\text{CO}_2$  par diffusion à travers les stomates. Or, les molécules  $\delta^{12}\text{CO}_2$  sont plus légères et se déplacent plus vite que les molécules  $\delta^{13}\text{CO}_2$ . Elles diffusent donc plus vite et sont majoritaires à l'intérieur des feuilles. L'air interne est isotopiquement appauvri par rapport à l'air externe. Un premier fractionnement isotopique a donc lieu ; il est estimé à  $-4,4 \text{ ‰}$  (Farquhar et al., 1989). Les molécules de  $\text{CO}_2$  passent ensuite en solution dans l'eau des feuilles pour être utilisées par les enzymes photosynthétiques. Lors de la réaction de carboxylation catalysée par la Rubisco, l'utilisation du  $^{12}\text{C}$  est privilégiée par rapport à celle du  $^{13}\text{C}$  car  $^{13}\text{CO}_2$  est carboxylé plus lentement que  $^{12}\text{CO}_2$ . Cette préférence pour l'isotope léger conduit à un fractionnement de l'ordre de  $-27 \text{ ‰}$ . Les fractionnements de diffusion (a) et de carboxylation (b) sont responsables d'un  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose ( $\delta^{13}\text{C}_{cell}$ ) inférieur au  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$  (Fig. 3.2). Cette différence de composition est appelée discrimination ( $\Delta^{13}\text{C}$ ) :

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta^{13}\text{C}_{atm} - \delta^{13}\text{C}_{cell}}{1 + \frac{\delta^{13}\text{C}_{atm}}{1000}} \quad (3.3)$$

Le  $^{13}\text{C}$  est ici discriminé par rapport au  $^{12}\text{C}$ . Farquhar et al. (1982) ont proposé une relation reliant la discrimination et les échanges gazeux au niveau des feuilles des plantes en C3 :

$$\Delta^{13}\text{C} \approx a + (b - a) \frac{p_i}{p_a} \quad (3.4)$$

Où  $p_i$  correspond à la pression partielle de  $\text{CO}_2$  intercellulaire et  $p_a$  à la pression partielle de  $\text{CO}_2$  atmosphérique.

Il existe donc une relation positive entre la discrimination et le rapport des pressions partielles entre l'intérieur et l'extérieur de la feuille. La discrimination dépend de l'ouverture des stomates appelée conductance stomatique ( $g$ ) et du taux d'assimilation du  $\text{CO}_2$  ( $A$ ) (Helle and Schleser, 2004). Pour un taux d'assimilation donné, quand les stomates sont ouverts,  $p_i$  et la discrimination augmentent et  $\delta^{13}\text{C}_{cell}$  diminue. Et inversement quand ils se referment. Dans ces deux cas,  $g$  est le paramètre contrôlant  $\delta^{13}\text{C}_{cell}$ , mais l'activité de la Rubisco est tout aussi importante avec une carboxylase plus ou moins active, en fonction de la luminosité notamment.

Les processus foliaires qui contrôlent  $\Delta$  sont les mêmes que ceux déterminant l'indicateur de la résistance/adaptation des plantes à la sécheresse ( $i\text{WUE}$  ou intrinsec Water Use Efficiency) (Ehleringer et al., 1991 ; Farquhar et al., 1989). Le  $i\text{WUE}$  dépend de l'équilibre entre la quantité de carbone assimilé et la quantité d'eau perdue durant la croissance :

$$i\text{WUE} = \frac{A}{F} \quad (3.5)$$

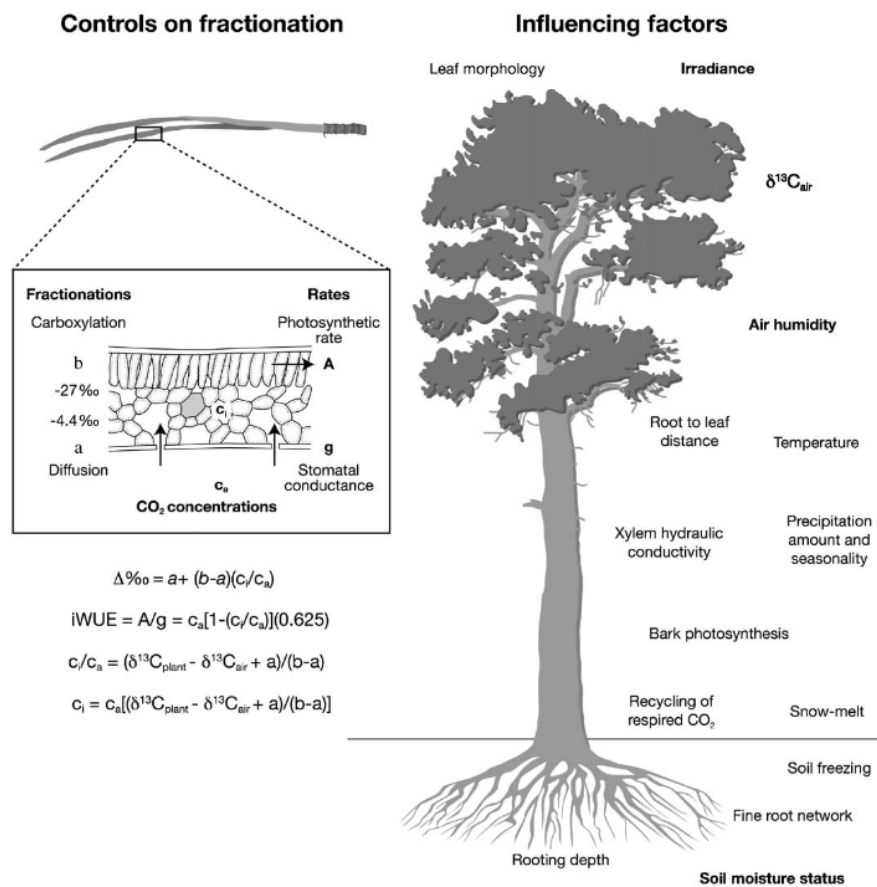
Où  $F$  correspond aux flux d'eau sortant à travers les stomates lors de la transpiration, équivalent à la conductance  $g$ .

L'équation peut également s'écrire (équation simplifiée) :

$$iWUE = \frac{A}{F} = (c_a - c_i) \frac{1}{1,6} \quad (3.6)$$

Où  $c_a - c_i$  correspond à la différence de concentration en  $\text{CO}_2$  entre l'air ambiant et les espaces intercellulaires et 1,6, le rapport de la diffusivité de la vapeur d'eau sur la diffusivité du  $\text{CO}_2$ .

Ainsi, déterminer le  $iWUE$  nous renseigne sur la manière dont les arbres utilisent l'eau au cours de leur période de croissance.

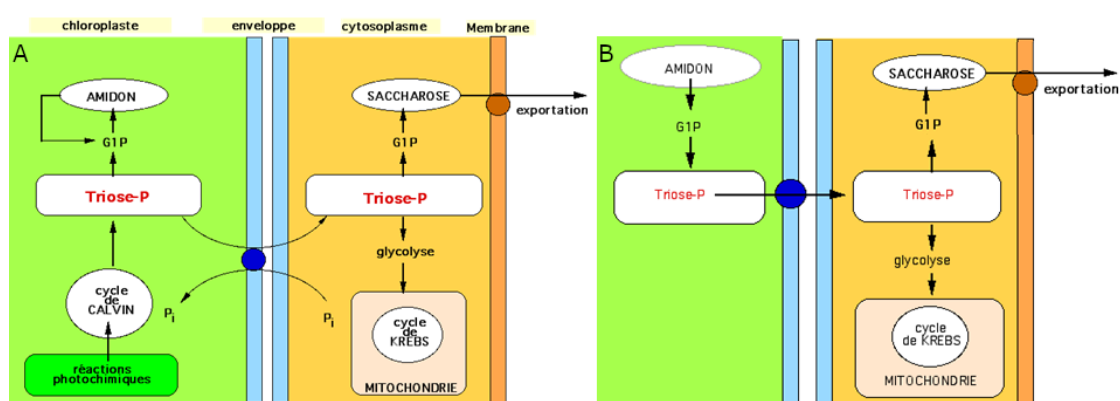


**Figure 3.2** – Fractionnements des isotopes du carbone au niveau des feuilles et les différents facteurs environnementaux influençant ces fractionnements (McCarroll and Loader, 2004).

### 3.1.3 Fractionnements post-photosynthétiques

Il existe des fractionnements post-photosynthétiques au niveau des feuilles qui peuvent faire dévier le  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose extraite des cernes d'arbres de celui prédit par les modèles à l'échelle de la feuille (Gessler et al., 2014). Toute une série de réactions biochimiques dans lesquelles un

changement isotopique peut se produire entraîne une discrimination post-carboxylation. Une cause possible de fractionnement est liée au cycle diurne de l'amidon. Il existe une relation directe entre la synthèse d'amidon au cours de la photosynthèse dans le chloroplaste et la synthèse de saccharose dans le cytoplasme (Fig. 3.3). La cellule chlorophyllienne utilise les triose-phosphates, G3P, fournis par la photosynthèse pour synthétiser du saccharose (Fig. 3.3A). Les G3P sont transférés du stroma vers le cytoplasme en échange de phosphate inorganique ( $P_i$ ). Lorsque la luminosité augmente en journée, la production de saccharose implique des G3P appauvris en  $^{13}C$ . Cet appauvrissement en  $^{13}C$  est une conséquence directe de la synthèse de l'amidon, formé à partir du surplus de substances carbonées synthétisées, qui favorise le  $^{13}C$  pendant sa production. Pendant la nuit, la synthèse de saccharose implique la dégradation de l'amidon enrichi en  $^{13}C$  (Fig. 3.3B) (Ehleringer et al., 1991 ; Weise et al., 2004). Par conséquent, le saccharose exporté par les feuilles pendant la nuit devrait être également enrichi en  $^{13}C$ .



**Figure 3.3** – Synthèse de l'amidon et du saccharose A) le jour, B) la nuit. [16 février 2022]  
Site : [https://rnbio.sorbonne-universite.fr/physio\\_veg\\_photosynthese\\_20\\_cellule\\_3](https://rnbio.sorbonne-universite.fr/physio_veg_photosynthese_20_cellule_3)

Les variations de  $\delta^{13}C$  du saccharose peuvent donc affecter la composition isotopique du carbone de la cellulose extraite des cernes des arbres (Tcherkez et al., 2007). En fonction de la proportion de carbone dérivé du saccharose formé le jour (appauvri) ou du saccharose formé la nuit (enrichi), le  $\delta^{13}C_{cell}$  pourrait en théorie s'écarter de -6 ‰ à +2 ‰ du  $\delta^{13}C$  du carbone nouvellement assimilé (Tcherkez et al., 2007). Cependant, cet effet du cycle diurne de l'amidon semble s'atténuer, voire s'annuler, à cause de mélanges entre des réservoirs de sucres d'âges et d'histoires métaboliques différents pendant le transport entre la feuille et le cambium du tronc. Brandes et al. (2007) et Kodama et al. (2008) ont observé une atténuation des variations à court terme du  $\delta^{13}C$  causées par l'accumulation et la décomposition de l'amidon avec l'augmentation de la distance de transport. Une des explications possibles fait intervenir un élément constitutif du phloème : les tubes criblés formés de cellules criblées<sup>1</sup> (Fig. 2.13). Cette perte et cette récupération de sucres peuvent atténuer les variations diurnes discutées plus haut. Cependant, cet effet de mélange n'est peut-être pas commun à toutes les espèces d'arbres et dans toutes les conditions environnementales (Gessler et al., 2014). L'amidon non-utilisé est stocké dans différents organes : dans les feuilles, où il s'accumule pendant le jour et est remobilisé la nuit pour soutenir la respiration et la croissance dans l'obscurité, dans les tubercules, les bulbes ou

1. D'après le modèle dynamique de flux de masse de Münch, un tube criblé est une structure conductrice formée d'une succession de cellules allongées perforées qui perdent et récupèrent partiellement les sucres pendant le transport (van Bel, 2003).

les semences, où il sert de réservoir de carbone à plus long terme remobilisé plus tard lors de la germination des graines, ou le développement des bulbes ou des tubercules, et dans les racines (Hoch et al., 2003 ; Körner, 2003)

La remobilisation de glucides non-structuraux (GNS) (incluent des sucres simples et de l'amidon) qui soutiennent les processus métaboliques du cambium, y compris la production de bois, peut également influencer la composition isotopique de la cellulose. Les GNS sont une source importante d'énergie pour les arbres, notamment au début de la saison de croissance lorsque la demande est élevée. La forte demande saisonnière en glucides au printemps peut provoquer la remobilisation des GNS, stockés les années précédentes. Les GNS se mélangent avec les sucres synthétisés pendant l'année en cours utilisés pour la biosynthèse de la cellulose, ce qui peut dévier la composition isotopique de la cellulose mesurée par rapport à celle de la cellulose qui serait produite avec les seuls sucres de l'année en cours. La remobilisation des GNS est vraisemblablement moins importante, voire inexistante, chez les espèces à feuillage persistant que chez les arbres décidus. Par exemple, Marshall and Linder (2013) n'ont trouvé aucun report d'utilisation de GNS d'une année sur l'autre dans les cernes de l'épicéa de Norvège. Mais d'autres espèces de conifères, comme le pin sylvestre, présentent une remobilisation des GNS de réserve qui contribuent à la croissance des cernes d'arbres de l'année en cours (Hansen and Beck, 1994 ; Oberhuber et al., 2011)

La respiration et la fixation du carbone atmosphérique par l'enzyme PEP carboxylase dans les tissus hétérotrophes sont potentiellement des causes de fractionnement isotopique. Toutefois, leur influence sur les rapports isotopiques des cernes entiers est un domaine qui nécessite de plus amples recherches (Cernusak et al., 2009).

### 3.1.4 L'utilisation des isotopes du carbone dans la reconstruction du climat

De nombreuses études mettent en avant de bonnes corrélations entre le  $\delta^{13}\text{C}_{cell}$  et les variables climatiques (humidité relative, précipitation, températures estivales, etc. . .). En milieu tempéré, la température et la luminosité étant liées (Lindlöf, 2010), la corrélation peut refléter la double relation température-luminosité et luminosité-photosynthèse. Par exemple, une température élevée peut être associée à une forte luminosité qui favorise une activité soutenue de la Rubisco, ce qui tend à diminuer la discrimination envers le  $^{13}\text{C}$  et donc génère des valeurs hautes de  $\delta^{13}\text{C}_{cell}$  dans les produits photosynthétiques.

Le  $\delta^{13}\text{C}$  dans la cavité sous-stomatique – et donc dans les sucres et la cellulose – dépend de l'intensité des échanges gazeux et donc de l'ouverture stomatique, elle-même contrôlée par l'état hydrique de l'arbre. La température étant déterminante dans le processus d'évaporation, elle exerce un effet sur le fractionnement isotopique du carbone. Par exemple, une température élevée favorisera un déficit de pression de vapeur qui pourra entraîner une fermeture stomatique générant une augmentation du  $\delta^{13}\text{C}_{cell}$ . En résumé, la relation du  $\delta^{13}\text{C}_{cell}$  avec la température reflète les effets ou relations indirects de celle-ci avec la conductance stomatique et le taux de photosynthèse.

## 3.2 Les isotopes de l'oxygène

L'atome d'oxygène possède 17 isotopes connus dont les masses varient de 12 à 28. Les isotopes stables ont des masses atomiques proches de 16 ( $^{16}\text{O}$ ), 17 ( $^{17}\text{O}$ ) et 18 ( $^{18}\text{O}$ ). Leurs noyaux contiennent 8 protons et 8, 9 et 10 neutrons, respectivement. La masse atomique du  $^{18}\text{O}$  est donc plus élevée que celle du  $^{17}\text{O}$ , elle-même plus élevée que celle du  $^{16}\text{O}$ . Les abondances relatives naturelles de ces trois isotopes sont de 99,96 % pour le  $^{16}\text{O}$ , 0,004 % pour le  $^{17}\text{O}$  et 0,2 % pour le  $^{18}\text{O}$ . Nous ne nous intéresserons qu'aux isotopes  $^{16}\text{O}$  et  $^{18}\text{O}$  dans cette thèse.

Le standard utilisé pour l'oxygène est le (V-)SMOW pour (Vienna-) Standard Mean Ocean Water (Coplen, 1995). Il s'agit d'un standard artificiel ne correspondant à aucune eau naturelle. Il est synthétisé par l'AIEA.  $R_{SMOW}$  est égal à 0,0020052.

### 3.2.1 Le $\delta^{18}\text{O}$ dans le cycle de l'eau

Les deux molécules d'eau,  $\text{H}_2^{16}\text{O}$  et  $\text{H}_2^{18}\text{O}$ , ont des masses et des symétries différentes entraînant des comportements physiques différents, notamment lors d'un changement de phase (liquide, gazeuse, solide). L'effet thermodynamique caractérise l'équilibre entre deux phases, la vapeur d'eau et les précipitations liquides par exemple. A l'état d'équilibre thermodynamique, les molécules comprenant l'isotope lourd, soit  $^{18}\text{O}$ , restent préférentiellement dans la phase la plus condensée, ici l'eau sous forme liquide. Ce phénomène est dû au fait que la pression de vapeur saturante de la molécule d'eau lourde ( $\text{H}_2^{18}\text{O}$ ) est plus faible que celle de la molécule légère ( $\text{H}_2^{16}\text{O}$ ). Il est possible d'exprimer le coefficient de fractionnement à l'équilibre  $\alpha$  qui lie les rapports isotopiques de deux phases en équilibre (ici la phase liquide et la phase vapeur), en fonction des pressions de vapeur saturantes des molécules d'eau lourde et légère. Or, les pressions de vapeur saturantes dépendent de la température. Par conséquent, les coefficients de fractionnement à l'équilibre sont influencés par les variations de température.

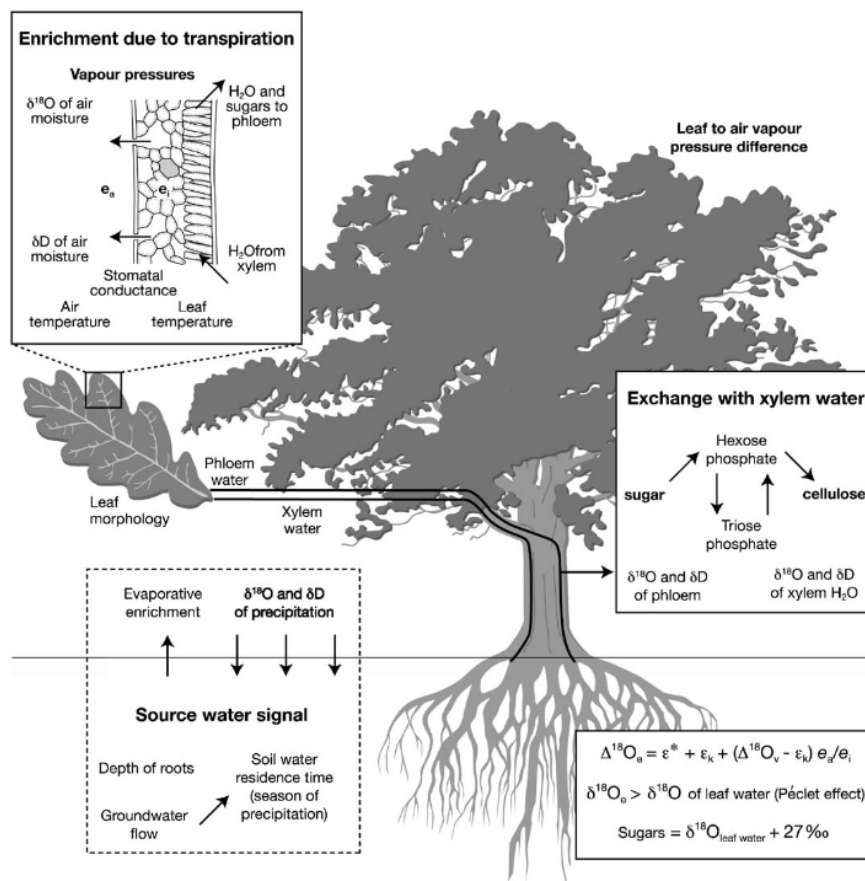
Un écart par rapport à l'équilibre est visible lorsque des processus particuliers interviennent. L'effet cinétique, par exemple, se produit lors du transport des molécules de différentes masses et symétries pour une température donnée, et est induit par des différences de diffusivité des molécules d'eau dans l'air. Les rapports des diffusivités des molécules lourde et légère dans l'air sont déterminés expérimentalement, ici  $D_{\text{H}_2^{18}\text{O}}/D_{\text{H}_2^{16}\text{O}} = 0,9723 < 1$  (Merlivat, 1978).  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  diffuse donc moins vite que  $\text{H}_2^{16}\text{O}$ . Ce fractionnement cinétique peut renforcer l'effet du fractionnement à l'équilibre. Il se produit lors du passage de la phase liquide à la phase vapeur en appauvrissant un peu plus la phase vapeur que si seul le fractionnement à l'équilibre intervenait.

Les fractionnements à l'équilibre et cinétique génèrent un appauvrissement de la vapeur d'eau des masses d'air par rapport à la source (Craig et al. 1965). Quand l'eau de l'océan s'évapore, les molécules lourdes restent principalement dans la phase liquide tandis que les molécules légères passent dans la phase vapeur. Au cours de leur déplacement, les masses d'air se refroidissent. Ce refroidissement peut être dû à un effet de latitude, d'altitude, de continentalité ou par mélange avec une autre masse d'air plus froide (Aggarwal et al., 2012 ; Dansgaard, 1964). L'eau change à nouveau d'état et se condense. Les molécules lourdes passent préférentiellement dans cette phase

plus condensée et la vapeur des masses d'air s'appauvrit suite aux précipitations successives. La composition isotopique des gouttes d'eau peut être encore modifiée à l'intérieur des nuages par des échanges avec la vapeur ou pendant leur chute si de l'évaporation a lieu.

### 3.2.2 Fractionnement isotopique dans les arbres

Les molécules de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  et  $\text{H}_2\text{O}$  possèdent toutes les trois des atomes d'oxygène, mais seul l'atome de la molécule d'eau est utilisé pour la production de cellulose. La composition isotopique de l'oxygène de la cellulose dépend de celle de l'eau puisée (Cooper and DeNiro, 1989; DeNiro and Epstein, 1979), mais elle n'est pas identique. Des fractionnements interviennent donc entre l'absorption d'eau par les racines et la production de matériel photosynthétique (Fig. 3.4).



**Figure 3.4** – Fractionnements des isotopes de l'oxygène avant leur fixation dans la cellulose (McCarroll and Loader, 2004).



### 3.2.2.1 La composition isotopique de la source d'eau

L'eau des précipitations s'infiltré dans le sol. L'évaporation, qui concerne les premiers centimètres sous la surface, peut induire un enrichissement des eaux superficielles par rapport aux précipitations. Néanmoins, ce phénomène s'observe peu en milieu forestier où le couvert végétal est épais, empêchant les rayons du soleil d'atteindre le sol et de créer un gradient de diffusion trop élevé pour créer de l'évaporation (Polissar and Freeman, 2010). Les arbres puisent de l'eau pendant la saison de croissance essentiellement dans les premiers centimètres du sol, jusqu'à 50 cm, car cela requiert moins d'énergie qu'à plus grande profondeur (Schenk, 2008). En hiver, le pompage par les arbres est inexistant et l'eau peut s'infiltrer plus profondément dans le sol (au-delà de 50 cm). Pendant les étés secs, les arbres peuvent être contraints de se procurer de l'eau dans des horizons du sol plus en profondeur (> 50 cm) et ainsi puiser de l'eau souterraine dont la composition isotopique est distincte de celle des précipitations estivales. La composition de la source dépend donc de la profondeur à laquelle les racines prélèvent de l'eau (Dawson and Pate, 1996; Dawson, 1993), du temps de résidence de l'eau dans le sol (Buhay and Edwards, 1995), des mélanges possibles entre des eaux de différentes profondeurs/sources et, pour l'eau plus en surface, d'une évaporation plus ou moins forte.

Dans un même massif forestier, des arbres, parfois proches les uns des autres, peuvent être dans des environnements différents (sols plus ou moins drainants, accès à l'eau différent) (Labuhn et al., 2014). De ce fait, la composition isotopique de la cellulose mesurée reflète indirectement ces situations propres à chacun, et peut donc être un peu différente d'un individu à l'autre pour une même humidité ambiante. Néanmoins, la composition isotopique de l'oxygène de la cellulose est généralement plus homogène au sein d'un peuplement que celle du carbone (Daux et al., 2018).

La composition isotopique de l'eau ne change pas lorsque les racines puisent l'eau dans le sol et pendant la circulation de l'eau à l'intérieur du tronc, des racines jusqu'aux feuilles. La composition isotopique de l'eau du xylème est donc identique à celle de l'eau puisée (Bariac et al., 1990; Wershaw et al., 1966).

### 3.2.2.2 Enrichissement de l'eau des feuilles par la transpiration végétale

La transpiration végétale amène à l'évaporation de l'eau. Or, les molécules de  $\text{H}_2^{16}\text{O}$  diffusent plus vite et ont une pression de vapeur saturante plus élevée que les molécules de  $\text{H}_2^{18}\text{O}$ . Elles sont donc évacuées préférentiellement via les stomates tandis que les molécules lourdes s'accumulent dans les feuilles aux sites d'évaporation (Farquhar et al., 1993). Lors de la transpiration, deux fractionnements ont lieu : un fractionnement cinétique lié à la diffusion à travers les stomates combinée à celle à travers la couche limite ( $\varepsilon_k$ ) et un fractionnement lié à la différence de pression de vapeur ( $\varepsilon^*$ ) :

$$\varepsilon^* = (\alpha_{eq} - 1) \quad (3.7)$$

Où  $\alpha_{eq}$  est le coefficient de fractionnement à l'équilibre précipitation-vapeur d'eau pour l'oxygène. Il est calculé à partir de l'équation donnée par [Majoube \(1971\)](#) en utilisant la température de l'air de surface.

La composition isotopique de l'oxygène de l'eau aux sites d'évaporation dans les feuilles ( $\delta^{18}O_{site}$ ) peut être exprimée en fonction de celle de l'eau source ( $\delta^{18}O_{source}$ ) ([Cernusak et al., 2016](#)) :

$$\delta^{18}O_{site} = \Delta_{site} + \left( \frac{\delta^{18}O_{source} \times \Delta_{site}}{100} \right) + \delta^{18}O_{source} \quad (3.8)$$

Où  $\Delta_{site}$  est l'enrichissement isotopique de l'eau du site d'évaporation par rapport à l'eau de la source et est donné par l'équation de [Craig et al. \(1965\)](#), reprise par [Farquhar et al. \(2007\)](#) :

$$\Delta_{site} = (1 + \varepsilon^*) \times \left[ (1 + \varepsilon_k) \times \left( 1 - \frac{w_a}{w_i} \right) + \frac{w_a}{w_i} (1 + \Delta_{vap}) \right] \quad (3.9)$$

Avec  $w_a$  la fraction molaire de vapeur d'eau dans l'atmosphère,  $w_i$  la fraction molaire de vapeur d'eau dans les espaces intercellulaires à l'intérieur des feuilles et  $\Delta_{vap}$  l'enrichissement isotopique de la vapeur atmosphérique par rapport à l'eau de la source. On fait généralement l'hypothèse que la vapeur d'eau est en équilibre isotopique avec la source, fréquemment assimilée aux précipitations. Cette hypothèse a été vérifiée pendant mon travail de recherche, lors de mon stage de Master 2, qui a fait l'objet d'une publication en 2020 (Annexe 1 ; [Penchenat et al., 2020](#)).

Depuis les sites d'évaporation, l'eau enrichie rétrodiffuse vers l'intérieur de la feuille. Cependant, elle rencontre de l'eau moins enrichie, qui s'écoule des nervures des feuilles vers les sites d'évaporation pour être transpirée, et se mélange avec elle (effet Péclet ; [Barbour et al., 2001, 2000](#) ; [Farquhar and Lloyd, 1993](#)). L'équation 3.8 ne prend pas en compte ce mélange d'eau aux compositions isotopiques différentes et surestime l'enrichissement de l'eau des feuilles aux sites d'évaporation. Le nombre de Péclet (P, sans dimension) représente combien la diffusion est compensée par le contre-courant advectif. Il dépend du taux de transpiration (E, mol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), de la longueur effective du chemin (L, m), de la diffusivité de H<sub>2</sub><sup>18</sup>O dans l'eau (D, 2.66 x 10<sup>-9</sup> m<sup>2</sup>.s<sup>-1</sup> ; [Cuntz et al., 2007](#)) et de la concentration molaire de l'eau (C, 55.5 × 10<sup>3</sup> mol.m<sup>-3</sup>) :

$$P = \frac{EL}{CD} \quad (3.10)$$

Suite aux différents fractionnements et mélanges, l'enrichissement au niveau des feuilles peut être de 20 ‰ ([Saurer et al., 1997a,b](#)).

### 3.2.2.3 Echanges d'atomes d'oxygène entre les produits photosynthétiques et le xylème durant la biosynthèse de la cellulose

Au cours de la fabrication des sucres dans les feuilles, un fractionnement biochimique ( $\varepsilon_{bio}$ ), dont la valeur dépend de la température des feuilles (Sternberg and Ellsworth, 2011), se produit. Il conduit à un enrichissement d'environ 27 ‰ des sucres. Ces derniers sont transportés aux sites de production de la cellulose. Les produits intermédiaires entre les sucres et le polymère de cellulose (hexose et triose-phosphates) possèdent des groupements carbonyle (C=O). Des échanges d'oxygène peuvent avoir lieu entre la sève brute du xylème (DeNiro and Epstein, 1979; Farquhar et al., 1998) et ces groupements. La composition isotopique de l'oxygène de la cellulose ( $\delta^{18}O_{cell}$ ) peut être estimée en utilisant le modèle proposé par Sternberg et al. (1986), Yakir and DeNiro (1990) et Luo and Sternberg (1992) qui prend en compte les échanges d'oxygène entre les sucres et l'eau du xylème pendant la biosynthèse de la cellulose :

$$\delta^{18}O_{cell} = p_{ex} \times (\delta^{18}O_{source} + \varepsilon_{bio}) + (1 - p_{ex}) \times (\delta^{18}O_{site} + \varepsilon_{bio}) \quad (3.11)$$

Où  $p_{ex}$  est la proportion d'atomes d'oxygène échangeant avec l'eau du milieu pendant la biosynthèse de la cellulose.

Bien que cette valeur puisse varier dans une large gamme, de 0,29 à 0,77 (Cheesman and Cernusak, 2017; Luo and Sternberg, 1992; Sternberg et al., 1986), la majorité des estimations de  $p_{ex}$  est proche de 40 % (Gessler et al., 2014). Contrairement à  $\varepsilon_{bio}$ ,  $p_{ex}$  ne semble pas être influencé par la température (Sternberg and Ellsworth, 2011). Néanmoins, certaines observations indiquent que la valeur n'est pas constante pendant toute la saison de croissance (Gessler et al., 2009; Offermann et al., 2011) et qu'elle peut augmenter avec l'augmentation de l'aridité (Cheesman and Cernusak, 2017; Szejner et al., 2020)

### 3.2.3 L'utilisation des isotopes de l'oxygène dans la reconstruction du climat

Alors que  $\delta^{13}C_{cell}$  dépend du taux d'assimilation photosynthétique et de la conductance stomatique,  $\delta^{18}O_{cell}$  dépend de la composition isotopique de la source et de la conductance stomatique. Le  $\delta^{18}O_{cell}$  dépend donc du  $\delta^{18}O$  des précipitations ( $\delta^{18}O_{pp}$ ), lié à la température atmosphérique qui détermine la fraction de vapeur condensable dans le processus de distillation, et de l'humidité relative. Les arbres gèrent aussi l'ouverture de leurs stomates pour faire varier la force d'absorption de l'eau et le taux de transpiration en fonction de la température et de l'humidité. Les corrélations entre le  $\delta^{18}O_{cell}$  et ces variables climatiques sont donc, en général, plutôt bien comprises. L'analyse des isotopes de l'oxygène des cernes constitue donc une source de données permettant de reconstruire les variations passées de ces variables climatiques. Lors d'étés secs, une forte évaporation facilite le changement de phase des molécules lourdes et provoque une augmentation de la valeur du  $\delta^{18}O$  des précipitations et de l'eau du sol. L'évapotranspiration et la fermeture des stomates, pour éviter la déshydratation, provoquent une augmentation de la discrimination isotopique du  $^{18}O$ , l'eau des feuilles s'enrichit. Le  $\delta^{18}O_{site}$  est plus élevé, ainsi que le  $\delta^{18}O_{cell}$  d'après l'équation 3.11.

Néanmoins, le  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  peut aussi être contraint par des caractéristiques propres à l'arbre. Les jeunes arbres ont accès à l'eau des couches supérieures du sol plus enrichie que l'eau en profondeur car leur système racinaire est moins développé (Drake and Franks, 2003). Dans ce cas, leur  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  peut être plus élevé que celui des vieux arbres (Labuhn et al., 2014).

Nous avons vu à travers les deux chapitres précédents que les arbres gardent des traces physiques des variations climatiques, mais aussi chimiques à travers la composition isotopique des composants du bois, notamment celle de la cellulose. Les quatrième et cinquième chapitres de ce manuscrit concernent l'obtention de l'enregistrement climatique précieusement renfermé dans les cernes, du prélèvement de la carotte d'arbre aux données à interpréter. Ils nous emmènent dans un premier temps à 12 000 km de la France, en Amérique du Sud, et plus particulièrement en Patagonie du Nord d'où sont originaires les arbres qui font l'objet de cette étude.

## 4 | Zone d'étude et espèce

### Objectifs :

- Donner un aperçu des différents climats d'Amérique du Sud et des principaux schémas de circulation atmosphérique.
- Décrire les climats qui coexistent en Argentine et les principaux processus océan-atmosphère à grande échelle qui impactent la variabilité climatique le long des Andes, notamment en Patagonie.
- Discuter de l'espèce étudiée : les *A. araucana* (répartition et habitat).
- Décrire les deux sites étudiés : Remeco et Sainuco.

### A retenir :

- La Patagonie du Nord est une région plutôt aride couverte d'une végétation basse avec des zones plus tempérées sur les contreforts andins.
- Les Andes forment une barrière naturelle au vent d'Ouest qui déplacent les masses d'air, provoquant l'un des gradients de précipitations les plus forts au monde : le flanc Ouest est soumis à de fortes précipitations tandis que le flanc Est est beaucoup plus sec.
- Les deux modes climatiques principaux qui influencent le climat dans cette région sont ENSO et SAM.
- Les *A. araucana* sont des arbres robustes avec une longue longévité, capables de vivre dans des environnements couvrant une large gamme d'humidité.
- Les deux sites étudiés sont tous deux situés à l'Est des Andes mais Remeco, plus proche des montagnes que Sainuco, est également plus humide.

**English :****Objectives :**

- To provide an overview of the different climates of South America and the main atmospheric circulation patterns.
- To describe the climates that coexist in Argentina and the main large-scale ocean-atmosphere processes that impact climate variability along the Andes, particularly in Patagonia.
- To discuss the species studied : the *A. araucana* (distribution and habitat).
- To describe the two sites studied : Remeco and Sainuco.

**Take Home messages :**

- Northern Patagonia is a rather arid region, covered with low vegetation, with more temperate areas on the Andean foothills.
- The Andes form a natural barrier to the westerly winds that move the air masses, causing one of the strongest rainfall gradients in the world : the western flank is subject to heavy rainfall while the eastern flank is much drier.
- The two main climate modes that influence the climate in this region are ENSO and SAM.
- *A. araucana* are robust trees with a long life span, able to live in environments covering a wide range of humidity.
- The two sites studied are both located east of the Andes, but Remeco, which is closer to the mountains than Sainuco, is also more humid.

**Español :****Objetivos :**

- Proporcionar una visión general de los diferentes climas de América del Sur y de los principales patrones de circulación atmosférica.
- Describir los climas que coexisten en Argentina y los principales procesos océano-atmosféricos a gran escala que inciden en la variabilidad del clima a lo largo de los Andes, particularmente en Patagonia.
- Presentar a la especie estudiada : *A. araucana* (distribución y hábitat).
- Describir los dos sitios estudiados : Remeco y Sainuco.

**Para recordar :**

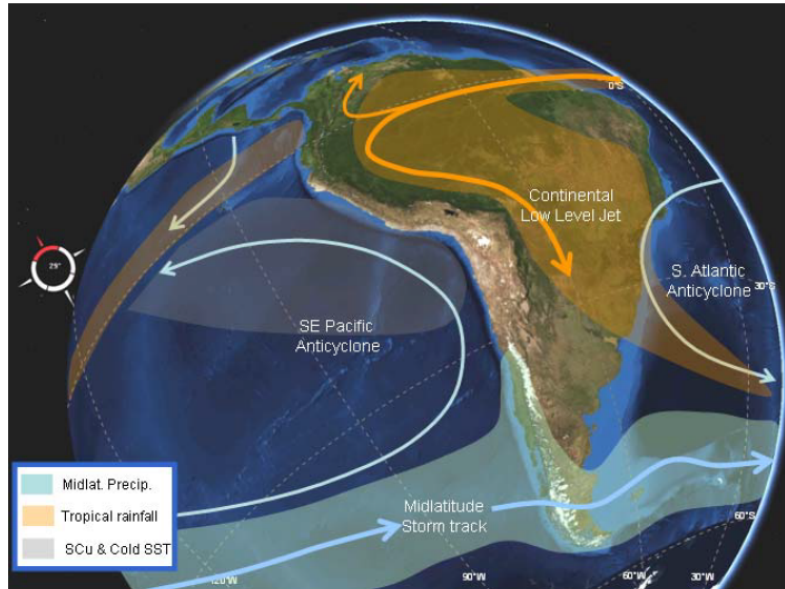
- Patagonia Norte es una región mayormente árida, cubierta de vegetación baja, con zonas más templadas al pie de los Andes.
- Los Andes forman una barrera natural a los vientos del oeste que mueven las masas de aire, lo que provoca uno de los gradientes pluviométricos más fuertes del mundo : el flanco occidental está sometido a fuertes lluvias mientras que el flanco oriental es mucho más seco.
- Los dos principales modos climáticos que influyen en el clima de esta región son el ENSO y el SAM.
- Los *A. araucana* es un árbol robusto, longevo y, capaz de vivir en ambientes que cubren un amplio rango de humedad.
- Los dos lugares estudiados están situados al este de los Andes, sin embargo Remeco, más cercano a la cordillera que Sainuco, es más húmedo.

Le continent sud-américain est situé entre 12°N et 55°S de latitude et entre 45°O et 80°O de longitude. Il est bordé à l'Est par l'océan Atlantique, à l'Ouest par l'océan Pacifique et au Sud par l'Océan Austral. Le passage de Drake, qui sépare le cap Horn en Terre de feu et les îles Shetland du Sud en Antarctique, notamment l'île Livingston, est d'environ 809 km de large. L'Amérique du Sud est donc la masse continentale la plus importante et la plus étendue latitudinalement de l'hémisphère Sud. A cette large gamme latitudinale s'ajoute les effets de la topographie andine pour générer une variété de climat.

## 4.1 Les différents climats d'Amérique du Sud

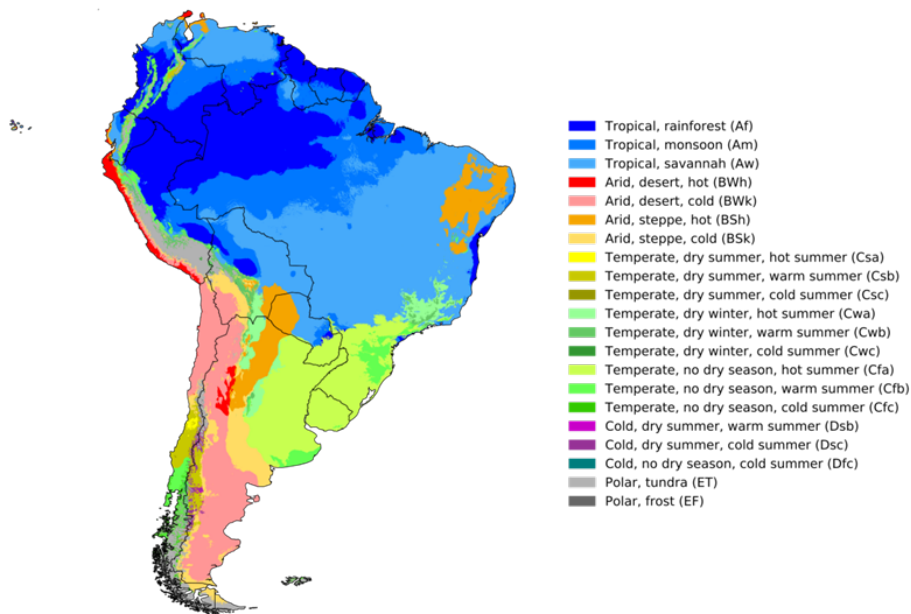
La cordillère des Andes s'étend des régions subtropicales de la Colombie (10°N) jusqu'à l'extrémité Sud du continent (55°S) le long de la bordure océanique Ouest, ce qui favorise les échanges atmosphériques méridiens qui ne rencontrent aucun obstacle. Pour les courants zonaux, les Andes agissent comme une barrière pour les principaux schémas de circulation atmosphérique (Fig. 4.1), modulant la distribution spatiale et temporelle des précipitations dans l'Ouest de l'Amérique du Sud et créant des régimes hydro-climatiques spécifiques à différentes latitudes. Les principales caractéristiques du climat et de la variabilité climatique en Amérique du Sud sont présentées dans [Garreaud et al. \(2009\)](#). Au niveau des Andes tropicales, qui s'étendent de leur limite au Nord à la frontière bolivienne, l'humidité a une origine Atlantique et est transportée vers les montagnes par la circulation des vents d'Est. La saisonnalité des précipitations est contrôlée par le déplacement annuel de la ZCIT. Dans les Andes tropicales de la partie Nord (Venezuela, Colombie et Équateur), il y a deux saisons plus humides : une en automne (avril à mai) lorsque la ZCIT se déplace vers le Nord, et une au printemps (octobre à novembre) pendant le passage de la ZCIT vers le Sud ([Poveda et al., 2006](#)). Dans la partie Sud des Andes tropicales (Bolivie et Pérou), il n'y a qu'une seule saison humide pendant les mois d'été (de novembre à avril), lorsque la ZCIT atteint ces latitudes. Plus au Sud, les Andes peuvent être divisées en deux sous-régions selon des conditions hydro-climatiques contrastées : les Andes sèches (17,5°S à 35°S) et les Andes humides (35°S à 55°S). Dans la partie Nord des Andes sèches (connue sous le nom d'Andes désertiques ; 17°S à 31°S), les précipitations ont encore une origine Atlantique prédominante. Elles sont principalement provoquées par les vents d'Est associés au système de mousson sud-américain et se produisent pendant les mois d'été (novembre à mars) ([Carvalho et al., 2004](#), [Marengo et al., 2012](#)). Plus au Sud, dans les Andes centrales d'Argentine et du Chili (31°S à 35°S), la plupart des précipitations ont une origine principalement Pacifique. La localisation de l'anticyclone subtropical du Pacifique joue un rôle important dans l'intensité des vents d'Ouest et la saisonnalité des précipitations (Fig. 4.1) ([Fuenzalida et al., 2005](#), [Viale et al., 2019](#)). En hiver, le déplacement de cette zone de haute pression vers l'équateur permet aux trajectoires des tempêtes venues d'Ouest de se déplacer vers le Nord, ce qui entraîne un pic de précipitations. Les glaciers des Andes sèches constituent une réserve d'eau cruciale et jouent un rôle hydrologique important pendant les périodes sèches prolongées ou à la fin de la saison chaude (lorsque la plupart des neiges saisonnières ont disparu des montagnes). Plus au Sud, les Andes dites humides (35°S à 55°S) sont exposées aux vents d'Ouest toute l'année ([Gimeno et al., 2016](#)). Les précipitations sont donc réparties plus uniformément entre les différentes saisons. Dans les Andes du Nord de la Patagonie (entre 35°S et 45°S), les glaciers ne sont situés que sur les montagnes et les volcans les plus élevés. Plus au Sud (entre 45°S et 55°S), l'accumulation de neige plus importante et plus fréquente permet la formation de glaciers et de champs de glace étendus. Les Andes humides sont également caractérisées par un gradient de précipitations très

marqué, avec des contrastes nets entre les pentes occidentales plus humides et les conditions beaucoup plus sèches à l'Est. Ce contraste favorise le développement du pergélisol et la présence de glaciers rocheux dans les Andes humides d'Argentine. Il existe donc une grande variété de climats en Amérique du Sud (Fig. 4.2).



**Figure 4.1** – Représentation de l'écoulement atmosphérique de basse altitude (à environ 1,5 km d'altitude de la surface) autour de la cordillère des Andes, ainsi que les principales caractéristiques climatiques de l'Amérique du Sud (Garreaud, 2009).

Köppen-Geiger climate classification map for South America (1980-2016)



**Figure 4.2** – Carte de la classification climatique de Köppen-Geiger à une résolution de 1 km pour l'Amérique du Sud (Beck et al., 2018).

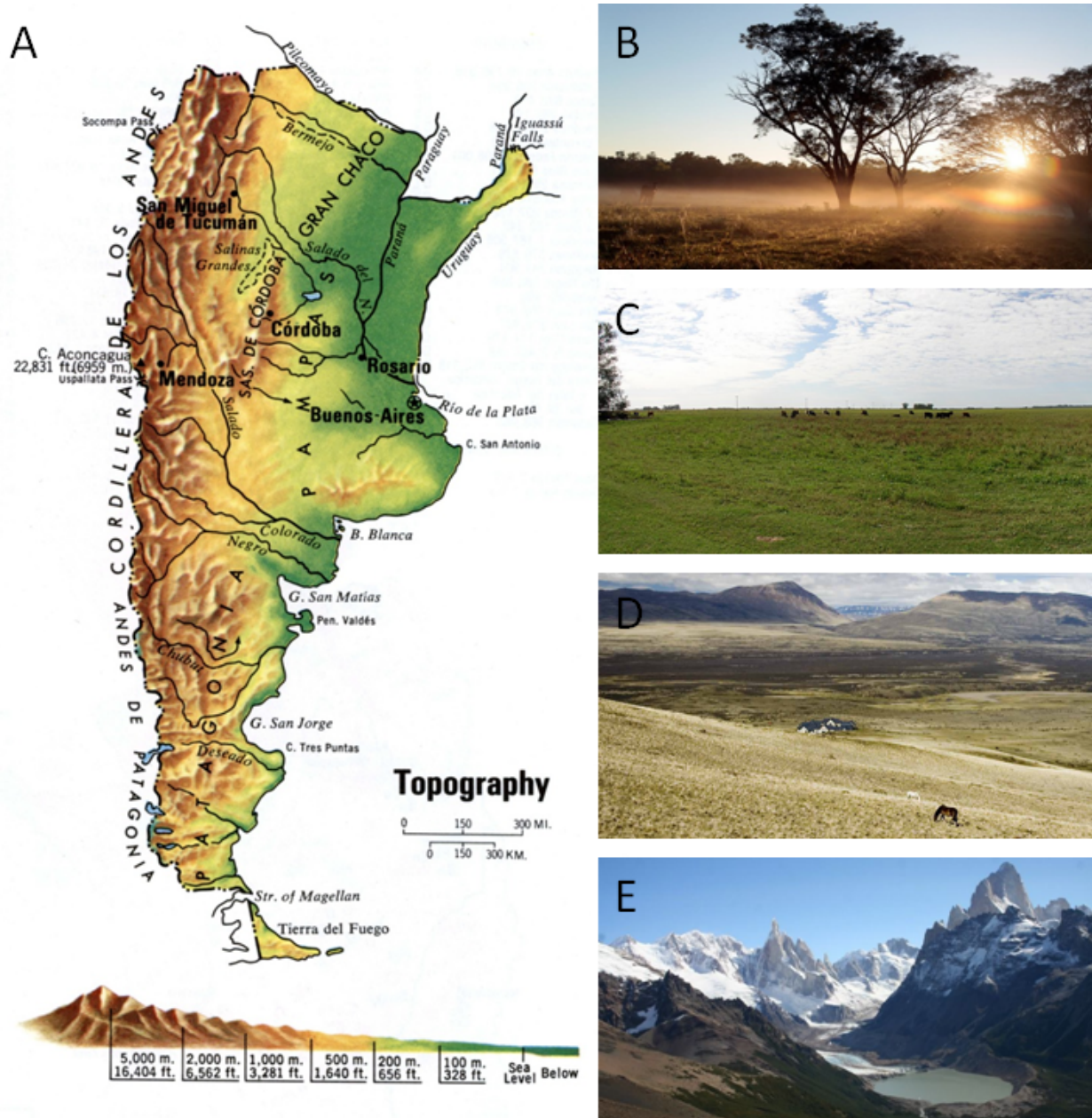


## 4.2 Les climats argentins

L'Argentine est le pays formant l'extrémité Sud du continent avec le Chili. Sa superficie est de 2 780 400 km<sup>2</sup>. La confluence entre le fleuve Grande de San Juan et le fleuve Mojinete, province de Jujuy (21°48S), et Isote Blanco (l'Îlot Blanc près du cap San Pío) dans le canal Beagle, province de la Terre de Feu (55°3S), forment les extrémités Nord et Sud du pays, respectivement. La ville de Bernardo de Irigoyen, province de Misiones (53°41O) et le Cerro Agasiz dans les Andes, Province de Santa Cruz (73°30O) forment les extrémités Est et Ouest, respectivement. L'Argentine possède des frontières avec l'Uruguay et le Brésil au Nord-Est, le Paraguay et la Bolivie au Nord et le Chili à l'Ouest. Cette frontière est d'ailleurs la troisième plus longue frontière terrestre internationale, 5 150 km. Il s'agit également d'une frontière naturelle puisqu'elle suit la cordillère des Andes. La zone Sud-Est située entre Buenos Aires jusqu'à la Terre de Feu est, quant à elle, ceinte de toutes parts par l'océan Atlantique.

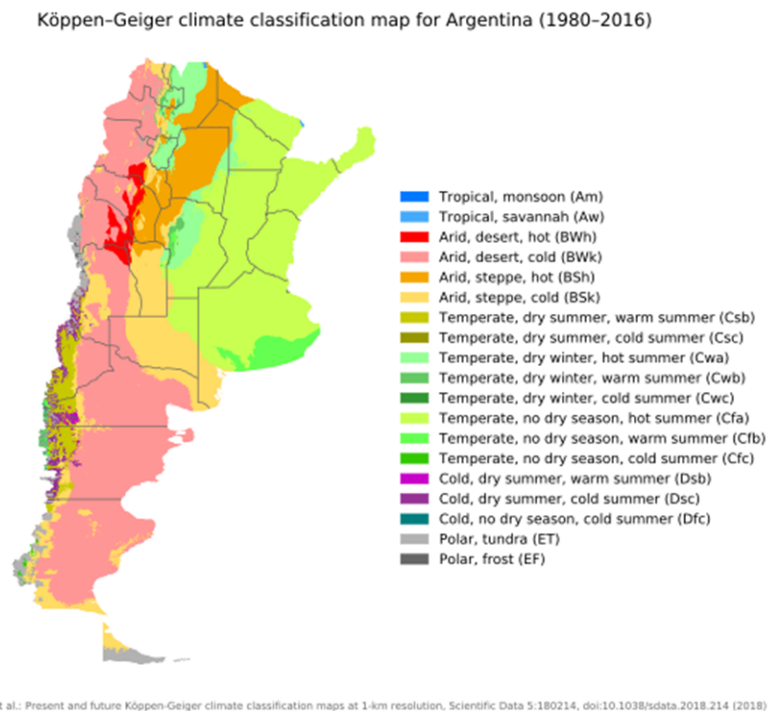
### 4.2.1 Répartition des différents climats

Le pays peut être subdivisé en plusieurs zones dont le Gran Chaco avec ses forêts sèches qui s'étendent jusqu'en Bolivie, la Pampa avec ses plaines occidentales fertiles autour de Buenos Aires, la Patagonie, qui s'étend jusqu'en Terre de Feu et englobe des steppes, et la Cordillère des Andes (Fig. 4.3A-E). Les reliefs sont assez variables le long de la chaîne de montagnes : l'altitude des sommets diminue du Nord au Sud. Alors que l'extrémité Nord des Andes jusqu'à la frontière avec la Bolivie abrite les plus hauts sommets du pays dont l'Aconcagua (6 959 m), le plus haut sommet du continent américain, les Andes patagoniennes affichent des sommets assez bas avec le mont Fitz Roy comme sommet culminant (3 359 m) (Fig. 4.3E). Beaucoup plus anciennes que la cordillère des Andes, les sierras de Córdoba (-31°29'S, -65°00'O) sont constituées de quatre chaînes de montagnes situées plus à l'intérieur du pays, le Cerro Champaqui (2 850 m) étant le point culminant. Le reste du pays se compose d'une alternance de plateaux et bassins. La région du Chaco au Nord et la région de la Pampa au Sud font partie de ces bassins et plaines qui couvrent environ 1 000 000 km<sup>2</sup>. Des plateaux assez bas au sol rocaillieux et arides sur environ 670 000 km<sup>2</sup> complètent le relief du pays.



**Figure 4.3** – A) Carte topographique d'Argentine. [14 novembre 2021] Site : <https://us-atlas.com/argentina-topographic-map.html>. B) Gran Chaco. [15 novembre 2021] Site : <https://www.nature.org/en-us/about-us/where-we-work/latin-america/argentina/gran-chaco/>. C) Département de Conhelo, province de La Pampa par Maximiliano Alba, avril 2007. [15 novembre 2021] Site : [https://fr.wikipedia.org/wiki/Pampa/media/Fichier:Campo\\_Departamento\\_Conhelo.jpg](https://fr.wikipedia.org/wiki/Pampa/media/Fichier:Campo_Departamento_Conhelo.jpg). D) Steppes de Patagonie. [15 février 2022] Site : <https://www.voyageursdumonde.be/voyage-sur-mesure/Img/voyages/Config/destination/LR-Destination-patagonie-argentine-terre-de-feu.jpg>. E) Mont Fitz Roy, Cordillère des Andes, par Caroline Laurent. [15 novembre 2021] Site : <https://www.pinterest.fr/pin/698198748460437274/>.

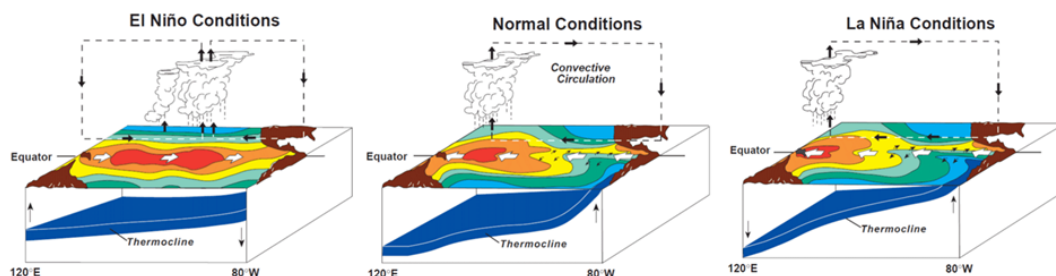
De nombreux climats coexistent en Argentine (Fig. 4.4). Le Nord-Est, appelé Mésopotamie, comprend les provinces de Misiones, Entre Ríos et Corrientes. Cette région est concernée par un climat subtropical sans saison sèche et avec des précipitations abondantes tout au long de l'année. Les précipitations annuelles moyennes varient de moins de 1 000 mm dans le Sud de la province à environ 1 800 mm dans l'Est (2 500 mm dans la jungle de Misiones). Les étés sont très chauds, surtout dans la partie Nord, tandis que les hivers sont doux à chauds. Cependant, de brèves vagues de froid peuvent pousser les températures sous le point de congélation. Un peu plus à l'Ouest, le Centre-Nord appelé Grand Chaco, comprend les provinces du Chaco et de Formose, ainsi que les parties orientales et septentrionales des provinces alentours. Bien que cette région soit située entre les latitudes tropicales et tempérées, le Grand Chaco est l'une des rares régions naturelles au monde dans cette position géographique à ne pas être un désert. Les précipitations diminuent en s'éloignant de l'Atlantique, environ 1 000 mm pour le Grand Chaco et 100 mm pour les régions les plus arides à l'Ouest et au Sud-Ouest. Si les pluies peuvent être torrentielles en été, elles se font rares en hiver. Cette région est la plus chaude d'Argentine avec une température annuelle moyenne de 23°C. Lors de vagues de chaleur, elle peut approcher les 50°C. Les plaines formant la Pampa plus au Sud comprennent toute la province de Buenos Aires, l'Est et le Sud de la province de Cordoue, l'Est de la province de La Pampa et le Sud de la province de Santa Fe. La Pampa peut être subdivisée en deux parties, la Pampa humide à l'Est et la Pampa sèche / semi-aride à l'Ouest, qui connaissent un climat plus tempéré à quatre saisons. Les précipitations diminuent vers l'Ouest et vont de 1 200 mm au Nord-Est à moins de 500 mm au Sud et à l'Ouest (Krishna, 2015). Les événements pluvieux ont lieu tout au long de l'année dans les parties les plus orientales de la Pampa et sont concentrés pendant les mois d'été dans les parties les plus occidentales (Araus and Slafer, 2011). Les étés sont chauds et humides tandis que les hivers sont plutôt doux avec des gelées et des vagues de froid (Blouet and Blouet, 2009). Les températures annuelles varient de 17°C dans le Nord à 14°C dans le Sud (Doering III et al., 2002). En s'éloignant de l'océan, le climat devient plus continental. La Patagonie réunit les provinces de Chubut, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz et Tierra del Fuego. Cette région, globalement froide et sèche (Suttie et al., 2005), peut être subdivisée en plusieurs sous-régions climatiques : la Patagonie côtière où il fait plutôt doux et sec, la Patagonie centrale avec des étés tièdes mais des hivers froids sans chute de neige abondante à cause de l'aridité, et la Patagonie occidentale avec des étés frais, des hivers froids et de fortes précipitations. Parce que la Patagonie est située entre les anticyclones semi-permanents des océans Pacifique et Atlantique à environ 30°S (Fig. 4.1) et la dépression subpolaire à environ 60°S, le mouvement des systèmes haute et basse pressions avec les courants océaniques déterminent la configuration des précipitations. Les forts vents d'Ouest qui résultent de cette configuration sont bloqués par la barrière topographique causée par les Andes, ce qui provoque l'un des gradients de précipitations les plus forts au monde (Mancini et al., 2008). Les précipitations diminuent fortement d'Ouest en Est, allant de 4 000 mm à l'Ouest sur les contreforts andins autour de 41°S à 150 mm dans les plateaux centraux (Mancini et al., 2008). L'aridité de la région est due à la combinaison de faibles précipitations, de vents forts et de températures élevées pendant les mois d'été, qui provoquent tous de forts taux d'évaporation (Fernández and Busso, 1999). Les températures de la Patagonie sont relativement froides pour sa latitude, comparées à celles de latitudes similaires dans l'hémisphère Nord, en raison de l'étroitesse de la région, de la forte influence maritime (courant froid des Malouines) et de l'altitude plus élevée (Collantes and Faggi, 1999). Les températures annuelles moyennes au Nord varient de 13°C à 15°C, tandis que les plus froides sont dans l'Ouest des provinces les plus au Sud, où les températures moyennes varient de 5°C à 8°C. La distribution Nord-Ouest / Sud-Est des isothermes due à la présence des Andes est en partie la cause des régions désertiques réunies sous le nom de « diagonale aride » (fig. 4.4).



**Figure 4.4** – Cartes actuelles de la classification climatique de Köppen-Geiger à une résolution de 1 km pour l'Argentine (Beck et al., 2018).

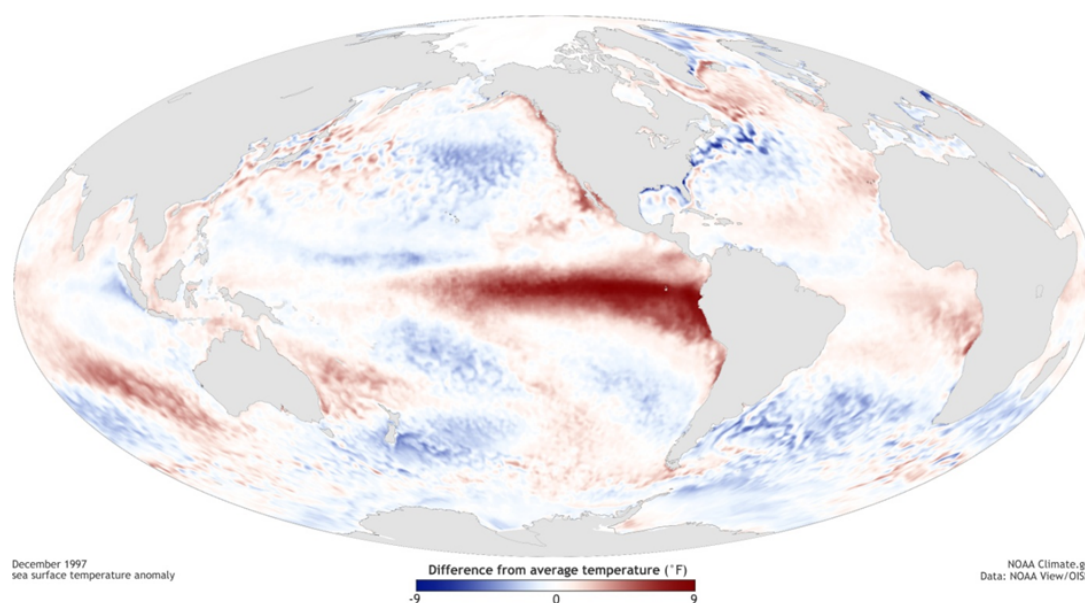
## 4.2.2 ENSO

Les régions tropicales et subtropicales d'Amérique du Sud sont largement influencées par l'oscillation australe ENSO (El Niño Southern Oscillation). Ce phénomène climatique unique, décrit dans les reviews de Wang et al. (2017) et Cai et al. (2020), peut se trouver dans trois états ou phases (Fig. 4.5). Les deux phases opposées, "El Niño" et "La Niña", entraînent certains changements à la fois dans l'océan et dans l'atmosphère, car ENSO est un phénomène climatique couplé. L'état "Neutre" se situe au milieu du continuum.



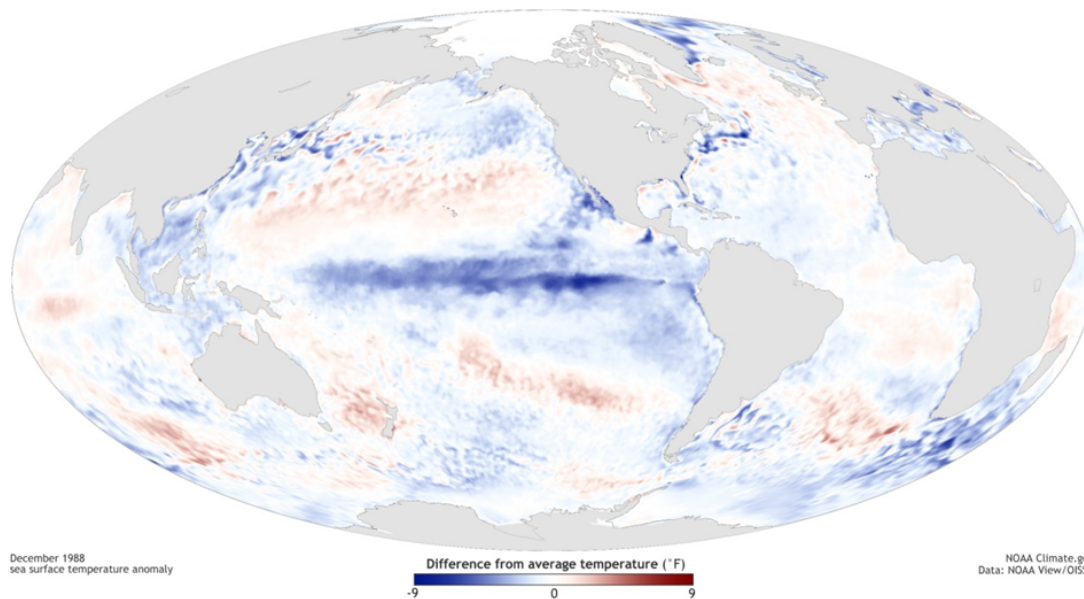
**Figure 4.5** – Différentes phases du phénomène ENSO : El Niño, Neutre et La Niña. Bureau de projet NOAA / PMEL / TAO, Michael J. McPhaden, directeur. [14 novembre 2021] Site : <https://reefresilience.org/fr/stressors/climate-and-ocean-change/el-nino-southern-oscillation/>

Les vents de surface de basse altitude, les alizés, soufflent normalement d'Est en Ouest le long de l'équateur. Les masses d'air et les eaux chaudes de surface du Pacifique sont ainsi poussées vers l'Indonésie où les précipitations sont abondantes. Ce déplacement des eaux de surface vers l'Ouest de l'océan permet la remontée d'eaux plus froides à l'Est le long des côtes américaines. Lors d'un épisode El Niño, les alizés s'affaiblissent ou, dans certains cas, commencent à souffler dans l'autre sens et deviennent des vents d'Ouest. El Niño correspond donc à un réchauffement de la surface de l'océan avec des températures de surface supérieures à la moyenne dans le centre et l'Est de l'océan Pacifique tropical (Fig. 4.6). L'affaiblissement des alizés entraîne la disparition de la cellule de courant océanique (plongée à l'Ouest, remontée à l'Est), ce qui empêche la remontée d'eaux froides le long des côtes du Pérou. Sur l'Indonésie, les précipitations ont tendance à se réduire, ce qui provoque des sécheresses et des incendies tandis que les précipitations augmentent dans l'océan Pacifique tropical. Des excédents pluviométriques sont aussi observés en Uruguay et dans le Nord de l'Argentine (Horel and Cornejo-Garrido, 1986).



**Figure 4.6** – Anomalie de la température de surface de l'océan lors de l'évènement El Niño en décembre 1997. Carte par NOAA Climate.gov, basée sur les données venant de NOAA View. Site : [https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic\\_ENSO\\_elNino1rg.jpg](https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic_ENSO_elNino1rg.jpg)

Lors d'un événement la Niña, les vents d'Est sont renforcés, la surface de l'océan est refroidie dans le centre et l'Est de l'océan Pacifique tropical. Sur l'Indonésie, les précipitations ont tendance à augmenter tandis qu'elles diminuent sur le centre de l'océan Pacifique tropical (Fig. 4.7). Les événements El Niño apparaissent d'une manière irrégulière, tous les 2 à 7 ans (Diaz et al., 1992). Ces épisodes débutent en général en milieu d'année, durent de 6 à 18 mois et atteignent leur apogée vers Noël.

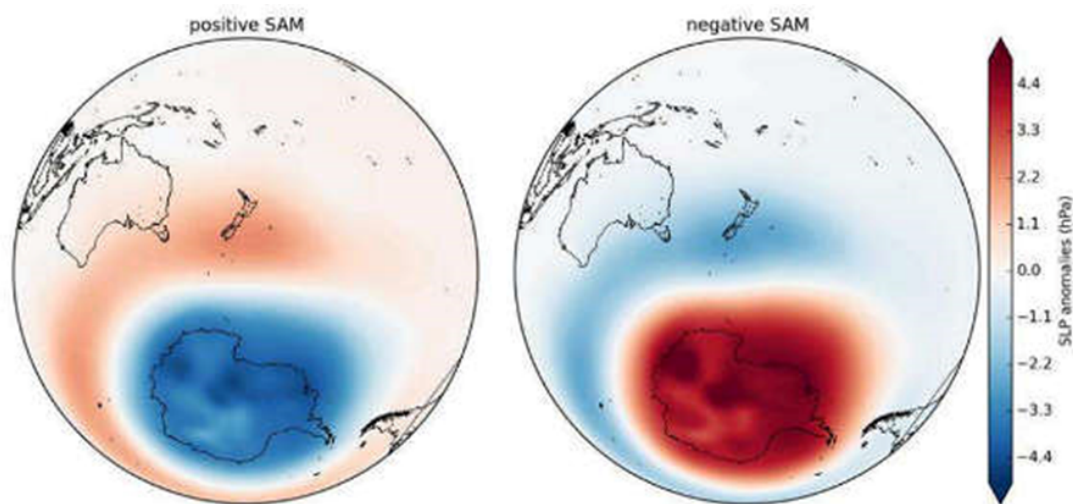


**Figure 4.7** – Anomalie de la température de surface de l’océan lors de l’évènement La Niña en décembre 1988. Carte par NOAA Climate.gov, basée sur les données venant de NOAA View. Site : [https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic\\_ENSO\\_laNina\\_lrg.jpg](https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic_ENSO_laNina_lrg.jpg))

### 4.2.3 SAM

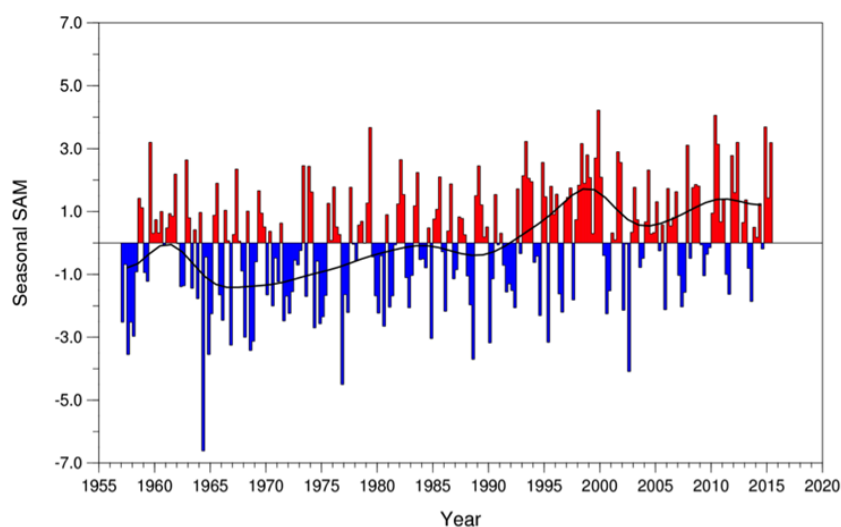
Les vents d’Ouest et l’océan Austral constituent un important système climatique couplé qui contrôle le climat dans les hautes et moyennes latitudes de l’hémisphère Sud. La ceinture de vents d’Ouest entraîne le courant circumpolaire antarctique qui encercle le continent Antarctique et constitue le courant le plus puissant du monde (Carter et al., 2008). Il peut circuler sans entrave dans le passage de Drake et autour du continent Antarctique. La limite Nord du courant marin est le front subantarctique et la limite Sud est le front polaire. L’Oscillation Antarctique ou Mode Annulaire Austral (SAM, Southern Annular Mode) décrit le mouvement Nord-Sud de la ceinture des vents d’Ouest sur une échelle de temps allant de quelques décennies à quelques siècles. L’indice qui rend compte de l’intensité du SAM peut être défini comme la différence entre les pressions zonales moyennes au niveau de la mer à 40°S (latitudes moyennes) et à 65°S (Antarctique) (Abram et al., 2014; Lee et al., 2019). Les changements dans la distribution de la pression atmosphérique, et donc dans l’intensité du SAM, entraînent des changements dans la force et la position des vents d’Ouest (Lee et al., 2019). Comme ENSO, le SAM possède plusieurs phases (Fig. 4.8). Dans sa phase positive (SAM+), la pression atmosphérique est plus faible au-dessus de l’Antarctique et plus élevée au-dessus des moyennes latitudes (Archer and Caldeira, 2008; Gillett et al., 2006; Thompson et al., 2011). La ceinture de vents d’Ouest se renforce et se contracte autour de l’Antarctique. Elle s’affaiblit à la limite Nord des moyennes latitudes (40-50°S). Les pluies sont moins abondantes sur la Patagonie qui devient plus sèche, entraînant le recul des glaciers pendant les périodes de SAM+ prolongées (telles que la période actuelle). En Antarctique, une couche d’eau plus chaude et plus salée remonte dans la colonne d’eau et atteint le plateau continental, entraînant le recul des glaciers et de la calotte glaciaire (Rignot et al., 2019). Dans sa phase négative (SAM-), la ceinture des vents d’Ouest se déplace

vers le Nord en direction de l'équateur, apportant un temps froid et humide en Patagonie, ainsi qu'une diminution de la remontée des eaux profondes circumpolaires sur le plateau continental de l'Antarctique. Les vents sont plus faibles dans cette phase.



**Figure 4.8** – Phases positive et négative du SAM. Les zones de pression supérieure à la normale sont indiquées en rouge, tandis que les zones de pression inférieure à la normale sont indiquées en bleu. [14 novembre 2021] Site : <https://niwa.co.nz/climate/information-and-resources/southern-annular-mode>

Du fait de la présence des Andes, il existe un fort gradient de précipitations à travers la Patagonie, les Andes occidentales recevant beaucoup plus de précipitations que les terres plus sèches à l'Est. L'humidité apportée par ces vents permet le maintien de grandes masses de glace en régions tempérées (Vilanova et al., 2019). Lorsque la ceinture de vents d'Ouest se contracte autour de l'Antarctique, pendant SAM+, il fait chaud et sec sur la Patagonie. Or, au cours des dernières décennies, SAM+ a prédominé (Fig. 4.9). L'indice SAM moyen à long terme est maintenant à son niveau le plus élevé des 1000 dernières années (Abram et al., 2014). Cette tendance à être en SAM+ a été attribuée à l'augmentation des niveaux de gaz à effet de serre et à l'appauvrissement récent de l'ozone stratosphérique polaire (Arblaster et al., 2011 ; Cai et al., 2003 ; Fogt and Marshall, 2020 ; Fyfe et al., 1999 ; Gillett and Thompson, 2003 ; Marshall, 2003 ; McLandress et al., 2011 ; Miller et al., 2006 ; Polvani et al., 2011 ; Thompson et al., 2011, 2000 ; Thompson and Solomon, 2002). Les changements dans les champs de pression ont également été modulés par la variabilité naturelle du climat, induite par celles des activités solaire et volcanique, et par les processus internes du système climatique (Jones and Widmann, 2004). Le maintien de la phase positive a des répercussions sur le cycle global du carbone, notamment en augmentant le dégazage de CO<sub>2</sub> de l'océan Austral (Canadell et al., 2007 ; Le Quéré et al., 2007 ; Lovenduski et al., 2007).



**Figure 4.9** – Variations saisonnières de l'indice SAM. La courbe noire montre les variations décennales. Cette figure est une mise à jour de la figure 3.32 de [Trenberth et al., 2007](#)) (contribution de G. Marshall).

En plus de voyager dans l'espace, nous voyageons aussi dans le temps car l'espèce *A. araucana*, dont nous étudions la composition isotopique dans cette thèse, est une relique du Mésozoïque. Apprécié pour son feuillage sous forme d'écailles formant autour des branches des manchons cylindriques, le « désespoir des singes » est l'arbre national du Chili depuis 1990. Depuis 2013, cette espèce est malheureusement classée dans la catégorie EN (En Danger) par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature).

## 4.3 Les *Araucaria araucana* : archives climatiques

Les arbres des milieux tempérés constituent des archives continentales naturelles précieuses car ils forment un cerne par an et peuvent vivre plusieurs centaines d'années, voire même un millier d'années<sup>2</sup>. La dendroclimatologie a pour but de reconstituer le climat passé avec une résolution annuelle. Les *A. araucana*, sont-ils de bons candidats pour les études en lien avec le climat ?

### 4.3.1 Répartition géographique et habitats

Les espèces d'*Araucaria*, comme les espèces d'*Agathis* et l'espèce de *Wollemia*, font partie de la famille des *Araucariaceae* qui regroupe des arbres gymnospermes de grande taille des régions tempérées et subtropicales. Le genre *Araucaria* a connu son expansion maximale au Mésozoïque.

2. L'âge du plus ancien représentant connu, appelé 'Araucaria madre' (Parc national Conguillio, Chili), a été estimé à 1822 ans.

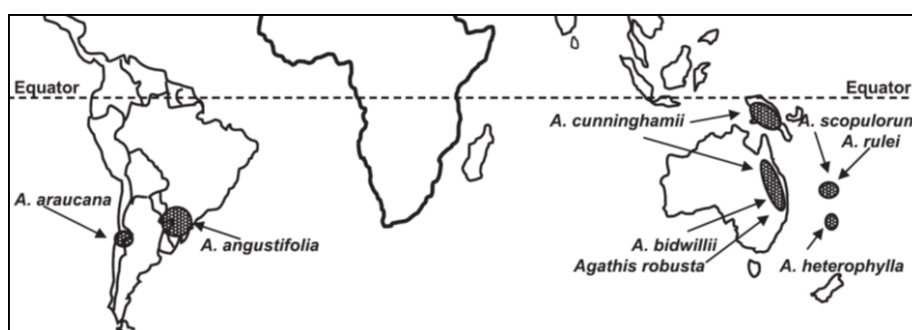


Certains fossiles retrouvés au Royaume-Uni, sous forme de bois et cônes pétrifiés, ont été datés du Jurassique Moyen (Kendall, 1949, Stockey, 1980). En France, un site daté du Crétacé a fourni de nombreux morceaux d'Araucaria pétrifiés et pyritisés (Fig. 4.10). Des fossiles retrouvés en Afrique, en Amérique, en Australie, en Europe et en Inde témoignent d'une large distribution de ce genre à travers le Gondwana (Aubreville, 1973; Aubréville, 1965) et les deux hémisphères (Stockey, 1990).



**Figure 4.10** – Fossile d'Araucaria provenant des fouilles du site paléontologique d'Angeac en 2021 (fossile trouvé par Valérie Daux). Il daterait de 140 Ma.

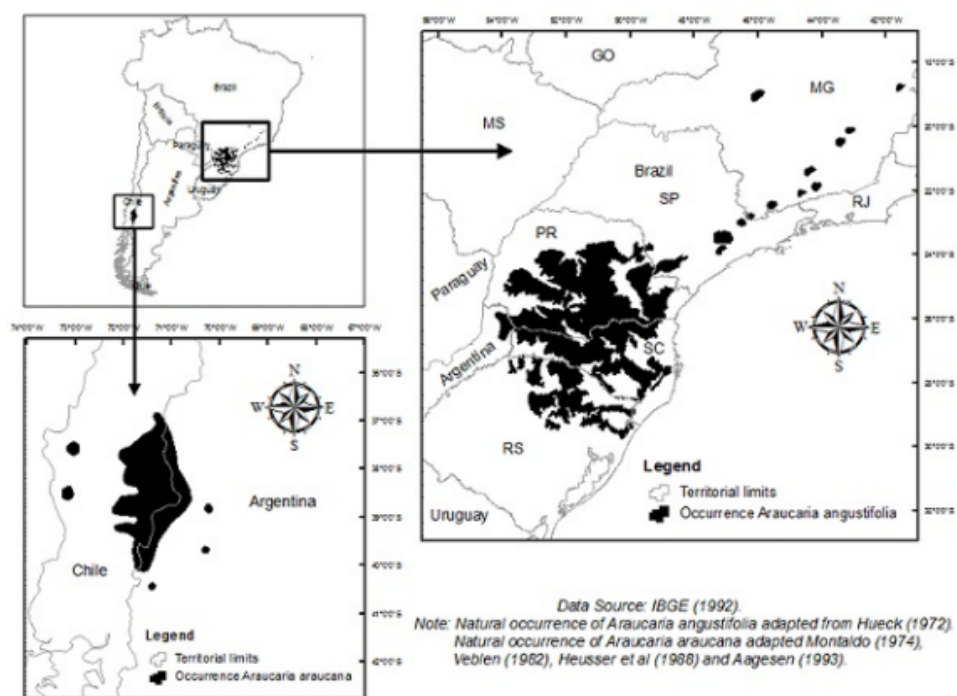
Les représentants actuels du genre Araucaria se répartissent en 19 espèces (Veillon, 1980), dont la distribution est limitée à quelques régions de l'hémisphère Sud souvent peu étendues : Australie (2 espèces), Nouvelle Guinée (2 espèces dont une commune avec l'Australie), Nouvelle Calédonie (13 espèces), Norfolk (1 espèce) et Amérique du Sud (Chili, Argentine, Brésil, Paraguay ; 2 espèces) (Fig. 4.11). Du fait de cette différence de répartition entre l'actuel et le Jurassique, les Araucaria sont considérés comme des reliques du Mésozoïque qui ont disparu au bénéfice d'espèces angiospermes (Veblen, 1982). Toutes les espèces d'Araucaria semblent avoir conservé une préférence pour les régions subtropicales à tempérées, en témoigne leur distribution latitudinale actuelle.



**Figure 4.11** – Distribution géographique naturelle de l'espèce *Agathis robusta* et de plusieurs espèces d'Araucaria : *A. angustifolia* (Brésil, Argentine et Paraguay), *A. araucana* (Chili et Argentine), *A. bidwillii* (Australie), *A. cunninghamii* (Australie et Nouvelle-Guinée), *A. heterophylla* (île Norfolk), *A. rulei* (Nouvelle-Calédonie), *A. scopulorum* (Nouvelle-Calédonie) et *A. robusta* (Australie). D'après Setoguchi et al. (1998), Golte (1993), in : Stefenon et al. (2006)

Les espèces d'Araucaria sud-américaines sont les *Araucaria angustifolia* (Bert.) Kuntze et les *Araucaria araucana* (Mol.) K.Koch (Fig. 4.12). Les *A. angustifolia* sont présents dans le Sud du Brésil dans les provinces de Parana, Santa Catarina et Rio Grande do Sul (du Nord au Sud). Quelques *A. angustifolia* se développent dans l'extrême Est du Paraguay et au Nord-Est de l'Argentine (province de Misiones) (Ntima, 1968). Cette espèce s'étend donc de 18°S à 30°S de latitude à des altitudes comprises entre 500 et 1 800 m (Veblen, 1995). C'est le conifère des régions tropicales et subtropicales le plus étudié d'Amérique du Sud.

Les *A. araucana* sont natifs du centre du Chili et du Sud-Ouest de l'Argentine. Leur aire de répartition est relativement limitée, sur 3 degrés de latitude seulement, de 37°20'S à 40°20'S (Veblen, 1995). Au Chili, leur distribution le long de la cordillère des Andes s'étend de la province de Biobio (37°20'S) à la province de Los Lagos (40°20'S). Ils occupent une surface totale de 253,71 km<sup>2</sup>, ce qui représente 97 % de la surface occupée par les *A. araucana* dans la chaîne de montagnes. Deux autres populations sont situées dans la cordillère Nahuelbuta dans les provinces de Biobio et d'Araucanie (province qui a d'ailleurs donné son nom à cet arbre) entre 37°40'S et 38°29'S. Situés entre 600 et 1 400 m (Veblen, 1995), elles couvrent une surface totale de 74,35 km<sup>2</sup>. En Argentine, les *A. araucana* se concentrent dans la province de Neuquén entre 38°40'S et 39°20'S principalement le long de la chaîne de montagnes. Les arbres de la cordillère des Andes sont présents entre 900 et 1 800 m (Veblen, 1995).



**Figure 4.12** – Les aires de répartition de *Araucaria* sud-américains : *A. araucana* en Argentine et au Chili et *A. angustifolia* en Argentine et au Brésil (dos Reis et al., 2014).

Les *A. araucana* sont souvent associés aux *Nothofagus antartica* ou aux *Nothofagus pumilio*, notamment en Argentine (Veblen, 1995). L'association *A. araucana* et *N. antartica* peut être post-incendies (Burns, 1993). L'association *A. araucana* et *N. pumilio* est assez commune entre 1 000 et 1 400 m d'altitude (Veblen, 1982). En Argentine, cette association est visible sur les

pententes exposées Sud tandis que seuls des *A. araucana* sont visibles sur les pententes exposées Nord (Burns, 1991). Plus à l'Est, où les précipitations sont moindres (entre 1 000 et 1 500 mm/an, voire moins de 600 mm/an), les *A. araucana* poussent avec des *Austrocedrus chilensis*, *Lomatia hirsuta* et des espèces arbustives de la végétation des steppes (Burns, 1993). Les *A. araucana* ont alors tendance à être associés à des affleurements rocheux ou des ruisseaux (Burns, 1991).

Les *A. araucana* se développent souvent sur des pententes volcaniques abruptes. Situés dans une zone de subduction, à la frontière entre les plaques tectoniques de Nazca et Sud-Américaine, le Chili et l'Ouest de l'Argentine sont des régions avec une forte activité volcanique et de puissants tremblements de terre. Ces derniers peuvent causer de gros glissements de terrain le long des pententes chiliennes. En Argentine, ces glissements de terrain sont moins nombreux mais les tremblements peuvent suffire à toucher les arbres dans leur développement ou à les tuer (Veblen, 1982). Les dommages causés aux racines peuvent affecter la croissance des arbres, voire l'annuler, et laisser une trace dans les cernes de croissance (Bekker, 2004; Jacoby et al., 1997; Lin and Lin, 1998; Meisling and Sieh, 1980; Page, 1970). Cependant, les tremblements de terre peuvent également avoir un effet bénéfique sur la croissance, en modifiant l'écoulement des eaux souterraines par exemple (Bekker et al., 2018; Mohr et al., 2021; Mohr et al., 2015). Les éruptions volcaniques sont accompagnées d'épais dépôts de tephra qui peuvent être colonisés par les *A. araucana* et les *N. pumilio* (Veblen, 1982). Les *A. araucana* sont aussi confrontés aux incendies, qu'ils soient naturels ou dus à l'Homme (Heusser et al., 1988), aux avalanches, aux forts vents, mais aussi à la faune qui se nourrit de leurs graines. Leur développement au sein de massifs formés de petits arbres tels que les Nothofagus (*N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. pumilio*), leur fournit une protection face aux animaux herbivores (Hechenleitner and Gardner, 2005) (Fig 4.13).



**Figure 4.13** – Dans le parc national Lanin, 49 % de la forêt d'*A. araucana* est associée à des *N. pumilio* et *N. dombeyi* (Veblen, 1982) qui forment une barrière protectrice difficilement pénétrable (Photo par Tiphaine Penchenat).

Pour se protéger des incendies et des impacts, les *A. araucana* ont développé une écorce de plusieurs centimètres d'épaisseur (Fig. 4.14A), avec des bourgeons éplicormiques<sup>3</sup> (Burns, 1993, Veblen, 1982), ainsi qu'un système racinaire étendu. Les arbres matures possèdent un tronc cylindrique pouvant dépasser les 3 m de diamètre et atteindre 50 m de haut. Avec le temps,

leurs branches se concentrent au sommet et forment un chapiteau (Fig. 4.14B). La croissance des *A. araucana* est lente : de 5 à 8 cm par an en hauteur et de 2,3 à 2,7 mm par an, voire moins, en circonférence. Elle débute au printemps austral (vers septembre) et se termine en automne (vers avril). Le pic de croissance a lieu en été, vers décembre-janvier. A défaut d'une croissance rapide, cette espèce possède une grande longévité.

Les *A. araucana* sont des arbres dioïques, deux pieds sont indispensables pour la reproduction. Il est possible de distinguer les arbres mâles des arbres femelles grâce à la forme de leurs branches et à leurs fruits (Fig. 4.14C). Les femelles produisent des cônes pouvant atteindre la taille d'un gros melon qui, à maturation, tombent au sol. Les graines, pesant chacune 3 à 4 g, s'éparpillent alors dans un rayon de 6 à 7 m autour des arbres femelles (Veblen, 1995) (Fig. 4.14D). Ces graines possèdent des valeurs nutritionnelles reconnues par les civilisations précolombiennes qui les avaient intégrées à leur régime alimentaire. Les premières fructifications se produisent vers l'âge de 25 ans, parfois moins, mais la production de cônes et de graines ne devient abondante qu'à partir d'environ 40 ans.



**Figure 4.14** – A) Ecorce d'*A. araucana* en forme d'écailles de tortue. B) Individus ayant perdu leurs branches inférieures, ne laissant qu'un chapiteau au sommet. C) A gauche, un arbre femelle, à droite, un arbre mâle. Chacun porte des cônes différents. D) Graines (photo par Edouard Regnier).

3. Structures épicromiques : structures (bourgeons et gourmands) apparaissant à la surface des troncs des arbres vivants.

Pour résumer, les *A. araucana* sont des arbres endémiques d'une région tempérée dont l'aire de répartition s'étend sur trois degrés de latitude. Ils poussent aussi bien à l'Ouest qu'à l'Est des Andes sous des régimes pluviométriques très différents en fonction du versant considéré. Avec leur écorce épaisse ils sont armés contre les catastrophes naturelles telles que les éruptions volcaniques. Très hauts, ils forment la canopée des forêts auxquelles ils appartiennent, sans concurrence avec une autre espèce. Ce sont donc des arbres résistants potentiellement capables d'enregistrer les variations climatiques du Nord de la Patagonie.

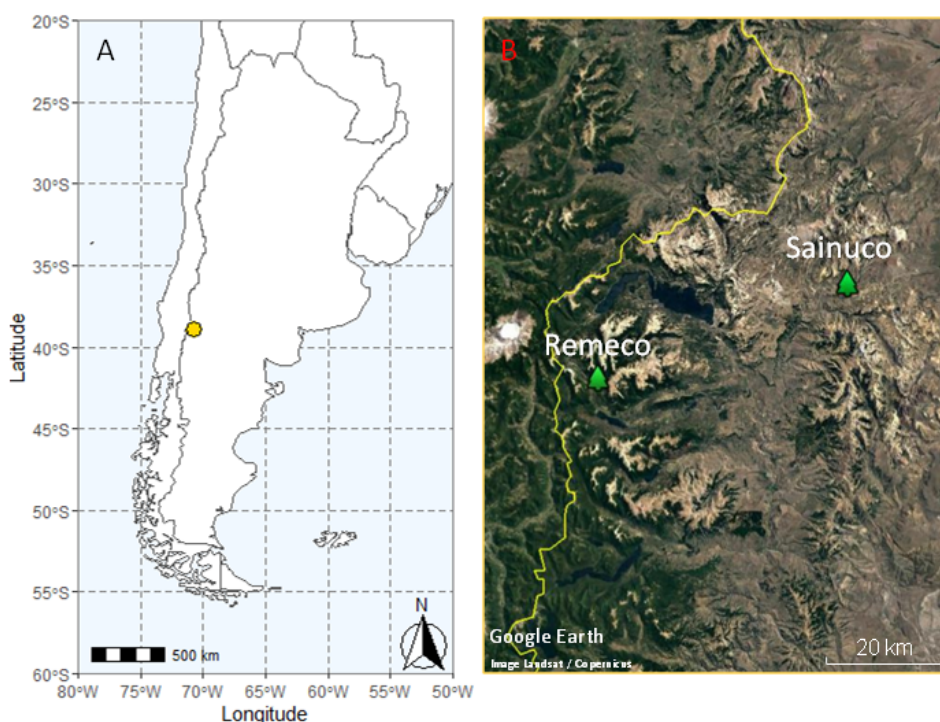
### 4.3.2 Les études menées à partir des cernes d'*A. araucana*

Le premier chercheur en dendrochronologie à s'intéresser aux *A. araucana* est Edmund Schulman du Laboratory of Tree-ring Research de l'université d'Arizona. Durant l'été de 1949-1950, il conduit la première campagne de terrain en Patagonie à la recherche d'arbres permettant de développer des chronologies de largeurs de cernes pluri-centenaires à millénaires (LaMarche et al., 1979, Boninsegna et al., 2009). Lors de cette première exploration, Schulman (1956) cible plusieurs espèces de conifères : les *Fitzroya Cupressoides*, les *A. Chilensis* et les *A. Araucana*. Bien qu'Edmund Schulman ait soupçonné la présence d'un *A. araucana* millénaire vivant, il faut attendre 60 ans pour qu'il soit découvert (Aguilera-Betti et al., 2017). C'est lors de la campagne menée par des scientifiques du Chili, des États-Unis et du Canada en 2015-2016 qu'un arbre de 1021 ans a été trouvé, permettant de construire une série remontant jusqu'en 994. En 1972, un nouveau programme débute, conduit par Valmore C. LaMarche Jr, pour produire des chronologies de largeurs de cernes avec une bonne réplification (LaMarche Jr et al., 1979). Douze chronologies sont produites à partir de *A. araucana* lors de ce programme. Néanmoins, ces chronologies ne sont pas comparées statistiquement avec les variables climatiques. Villalba et al. (1989) développent de nouvelles séries afin de reconstruire les températures d'été de 1500 à 1974 dans l'Ouest de la Patagonie.

Mundo et al. (2012a) reprennent sept chronologies issues de LaMarche Jr et al. (1979) et Villalba et al. (1989) et ajoutent dix nouvelles chronologies obtenues suite à plusieurs campagnes d'échantillonnage entre 2005 et 2008. Leur étude s'intéresse à la relation entre le climat et la croissance des cernes d'arbres entre 39°50'S et 39°37'S. Les chronologies de cernes ont ensuite été utilisées pour soutenir des études sur la reconstruction des débits des rivières de la région de Neuquén (Holmes et al., 1979; Mundo et al., 2012b), la datation d'éruptions volcaniques (Tognetti et al., 2012), l'histoire des feux dans cette région andine (González et al., 2005; Mundo et al., 2012c), l'influence du rayonnement solaire sur le climat et les cernes d'arbres (Perone et al., 2016), et la séquestration du CO<sub>2</sub> par les arbres (Pinto et al., 2016). D'autres études se sont consacrées à l'impact du gel sur le développement des cernes de croissance (Hadad et al., 2012; Molina et al., 2016), aux relations croissance-climat-production de cônes (Rozas et al., 2019), à l'influence des facteurs ontogénétiques (la taille, l'âge, le sexe, etc...) sur les enregistrements (Arco Molina et al., 2019; Hadad et al., 2015, Hadad and Roig, 2016) et à l'influence des climats passés sur la croissance (Mundo et al., 2012a; Villalba, 1995; Villalba et al., 1989) et la composition isotopique de la cellulose (Arco Molina et al., 2019; Muñoz et al., 2014).

## 4.4 Sites d'étude

Les *A. araucana* sont des arbres pluri-centenaires dont il est possible d'extraire de longs enregistrements climatiques. Pour notre étude, notre choix s'est porté sur un site sec, Sainuco, et un site humide, Remeco, où poussent des peuplements d'*A. araucana* pluri-centenaires déjà étudiés en dendrochronologie, notamment pour réaliser des reconstructions climatiques (Mundo et al., 2012a ; Villalba, 1995 ; Villalba et al., 1989). Les deux sites sont situés dans le Nord de la Patagonie, à l'Est de la Cordillère des Andes dans des environnements différents (Fig. 4.15A et B).

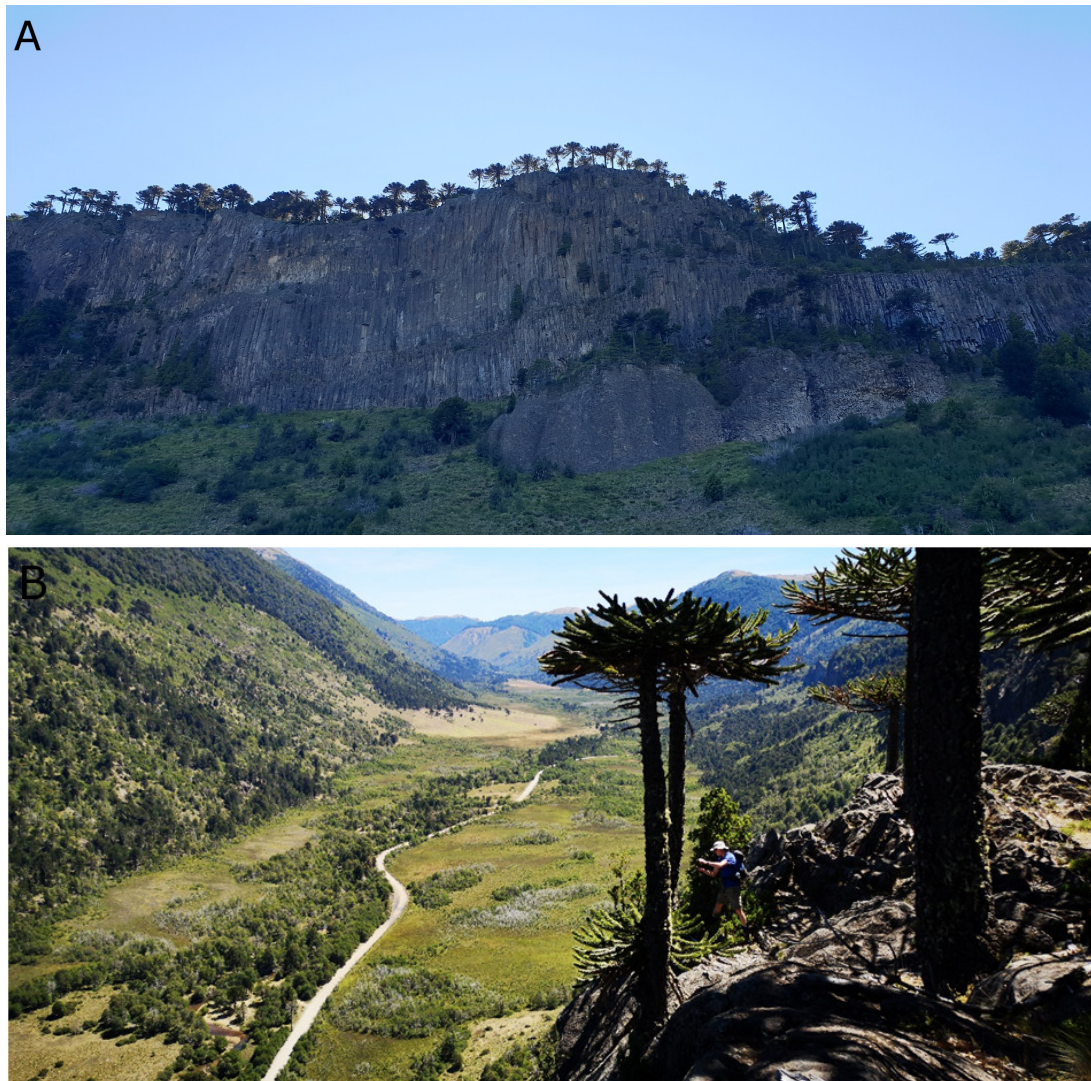


**Figure 4.15** – A) Carte de l'Argentine. Le point jaune correspond à la localisation des sites de Remeco et Sainuco. B) Localisation des deux sites d'étude. Google Earth, Argentine, (Sainuco, 38°55'S, 70°44'O, Remeco, 39°5'S, 71°0'O), alt 101 km. Images Landsat/-Copernicus. [29 septembre 2019] Site : <https://earth.google.com/web/>

### 4.4.1 Remeco

Remeco (REM, 39°5'S, 71°0'O) est situé à 8 km à l'Est de la frontière chilienne à une altitude de 1 217 m au-dessus du niveau de la mer. En moyenne annuelle, la température est de  $8,2 \pm 0,4^\circ\text{C}$ , et les précipitations de  $888 \pm 171$  mm entre 1977 et 2017. De 1901 à 2017, la température est de  $8,3 \pm 0,4^\circ\text{C}$  et les précipitations de  $838 \pm 154$  mm. Dans cet environnement mésique (humidité moyenne et forêt tempérée), les *A. araucana* constituent l'espèce dominante. Ils sont associés à des *N. pumilio* et *N. Antarctica*. Les arbres poussent au sommet de colonnes basaltiques, sur une pente orientée vers l'Ouest (Fig. 4.16A). Le sol est un Andisol (del Valle,

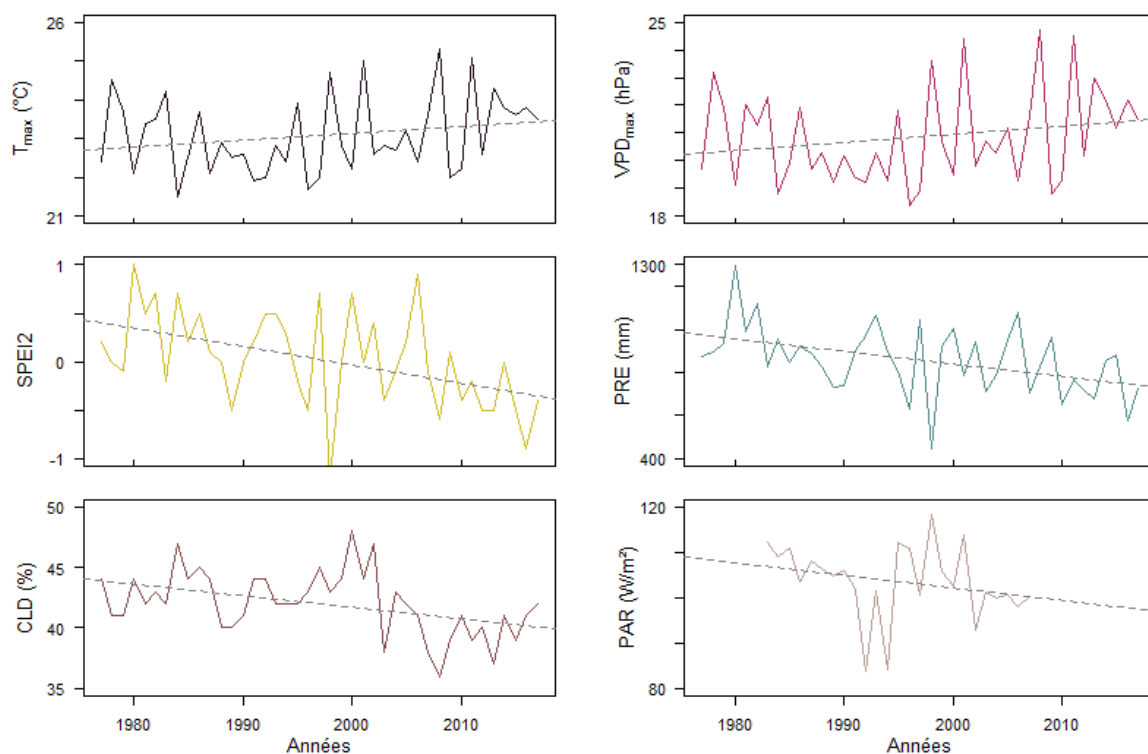
1998). Dans ce peuplement, certains arbres poussent directement sur la roche nue, au bord de la falaise, d'autres sur un sol de quelques centimètres d'épaisseur (Fig. 4.16B). Leur âge varie de la pousse (< 1 an) aux individus matures. La densité est d'environ 1 000 arbres par hectare. Les arbres les plus jeunes poussent dans un rayon de moins de 10 m de l'arbre mère (Muñoz Ibáñez, 1984).



**Figure 4.16** – Site de Remeco. A) Au sommet de colonnes basaltiques poussent une forêt d'*A. araucana* associée à des *N. pumilio* et *N. Antarctica*. B) Environnement mésique où certains individus poussent directement sur la roche (photo par Edouard Regnier).

Au point de grille le plus proche de REM entre 1977 et 2017, la température maximale ( $T_{max}$ ) montre une augmentation en décembre-janvier (+0,8°C, soit environ +0,2°C par décennie) et le déficit de pression de vapeur maximal ( $VPD_{max}$ ) montre une augmentation de 1,2 hPa (soit 0,3 hPa par décennie), toujours en décembre-janvier, de 1977 à 2017. Le flux photosynthétiquement actif (PAR) diminue, notamment de septembre à décembre (-11,3 W/m<sup>2</sup>) entre 1983 et 2007. Les

précipitations (PRE) diminuent de -228 mm en moyenne annuelle (soit -57 mm par décennie), ainsi que le couvert nuageux (CLD) de 4 % et l'indice de sécheresse SPEI2 entre 1977 et 2017 (Fig. 4.17; voir 5.5.1 pour l'origine des données).



**Figure 4.17** – Variations de  $T_{max}$  et  $VPD_{max}$  de décembre-janvier et variations annuelles de SPEI2, PRE, CLD de 1977 à 2017. Variations de PAR de septembre-décembre de 1983 à 2007. Les lignes pointillées grises représentent les tendances.

#### 4.4.2 Sainuco

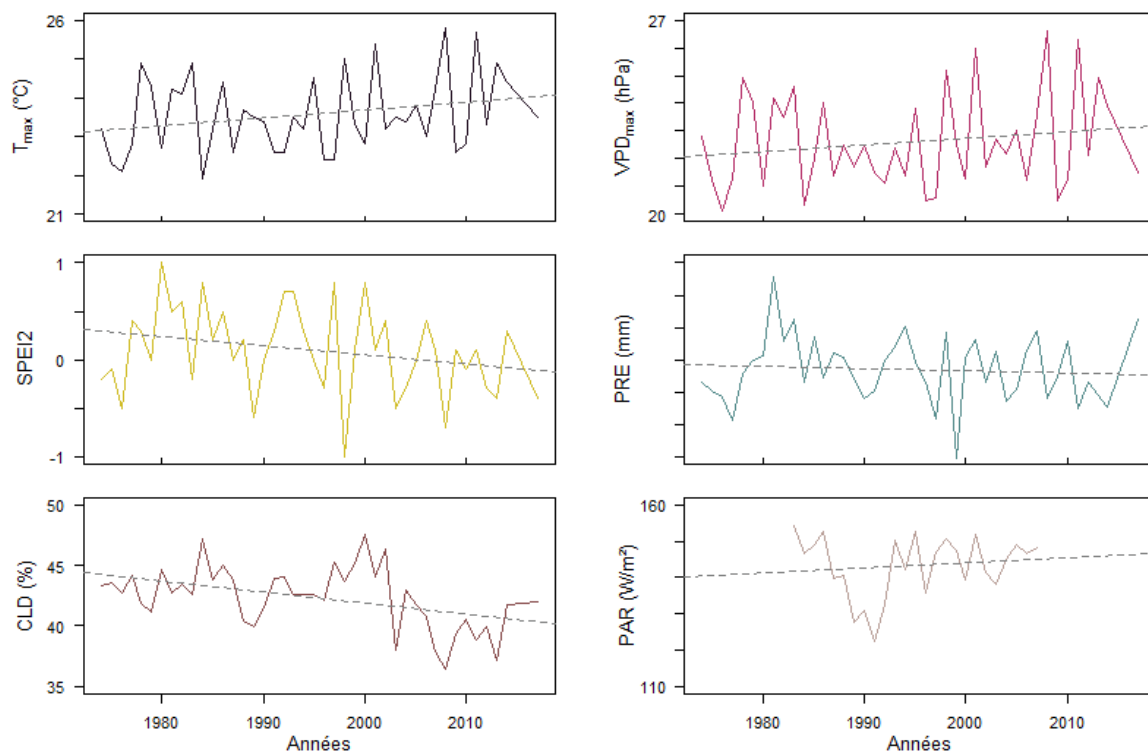
Sainuco (SAI, 38°55'S, 70°44'O) est situé à 57 km à l'Est de la frontière chilienne, à une altitude de 1660 m au-dessus du niveau de la mer. Il s'agit du site d'*A. Araucana* le plus élevé en altitude en Argentine. En moyenne annuelle, la température et les précipitations sont respectivement de  $8,4 \pm 0,4^\circ\text{C}$  et  $516 \pm 94$  mm, entre 1974 et 2014. De 1901 à 2014, la température est de  $8,3 \pm 0,4^\circ\text{C}$  et les précipitations de  $545 \pm 101$  mm. Dans ce site xérique (aridité persistante et végétation adaptée à la sécheresse) traversé par un ruisseau, les *A. araucana* forment avec les prairies steppiques sèches une forêt ouverte qui pousse sur un Andisol rocheux (del Valle, 1998) (Fig. 4.18A), plongeant vers le Sud-Est (Fig. 4.18B). La densité du peuplement, composé uniquement d'arbres matures, est d'environ 110 arbres par hectare. L'absence de jeunes arbres est vraisemblablement due à la présence de bétails se nourrissant de graines tombées au sol.





**Figure 4.18** – Site de Sainuco. A) Forêt ouverte associée à une prairie steppique. B) Environnement xérique avec une végétation basse et sèche dans l'ensemble selon une pente orientée Sud-Est.

Au point de grille le plus proche de SAI entre 1974 et 2014,  $T_{max}$  augmente, en particulier en décembre-janvier (+0,9°C, soit environ +0,2°C par décennie), ainsi que  $VPD_{max}$  de 1,2 hPa (soit 0,3 hPa par décennie) pour la même période. PAR augmente de 5.5 W/m<sup>2</sup> en décembre-janvier entre 1983 et 2007. PRE diminue de 60 mm en moyenne annuelle (soit -15 mm par décennie), ainsi que CLD de 4 % et SPEI2 entre 1974 et 2014 (Fig. 4.19; voir 5.5.1 pour l'origine des données).

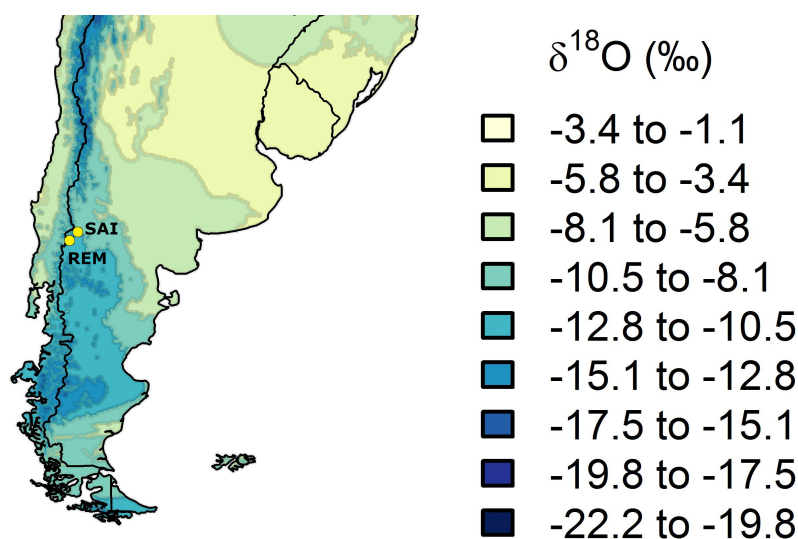


**Figure 4.19** – Variations de  $T_{max}$  et  $VPD_{max}$  de décembre-janvier et variations annuelles de SPEI2, PRE, CLD de 1974 à 2014. Variations de PAR de décembre-janvier de 1983 à 2007. Les lignes pointillées grises représentent les tendances.

#### 4.4.3 Origine des masses d'air humide précipitant à REM et SAI et composition isotopique des pluies

La vapeur d'origine marine est transportée vers les continents où elle précipite et alimente différents types d'écoulements de surface ou souterrains. La formation des précipitations peut faire suite à l'élévation d'une masse d'air due à des courants ascendants ou au relief. Suite à l'expansion adiabatique (transformation thermodynamique due à une diminution de la pression), les masses d'air se refroidissent jusqu'à atteindre le point de rosée. Si des noyaux de condensation sont présents, des gouttes se forment dans les nuages. Sans influence extérieure particulière, les précipitations se forment en équilibre isotopique avec la vapeur lorsque les masses d'air se refroidissent. A l'équilibre thermodynamique entre les phases vapeur et liquide, cette dernière possède une teneur plus élevée en  $^{18}O$  et  $^2H$ . Ainsi, la vapeur résiduelle est, de manière continue et progressive, appauvrie en isotopes lourds au fil des épisodes successifs de pluie. Il en est de même pour les précipitations formées à partir de cette vapeur de plus en plus appauvrie. Lorsqu'elles atteignent les Andes, les masses d'air s'élèvent en altitude et se refroidissent. C'est sur le versant Ouest de la chaîne de montagnes que les précipitations sont les plus abondantes (Garreaud, 2009 ; Viale et al., 2019). Dans les Andes boliviennes, Vimeux et al. (2005) trouvent un appauvrissement isotopique moyen en fonction de l'altitude de 1.7 ‰/100 m, une valeur confirmée par Vimeux et al. (2011) avec 1.5 ‰/100 m. Stern and Blisniuk (2002) constatent autour de 47°S une

diminution du  $\delta^{18}\text{O}$  des échantillons de pluie et d'eau de surface avec l'augmentation de la distance par rapport à la source. Cette diminution se produit principalement sur le versant Ouest (diminution de 7,3 ‰/100 km d'Ouest en Est à partir de 72°30'O). À l'Est des Andes, ils n'observent plus de tendances dans les eaux de surface avec la longitude mais une légère augmentation du  $\delta^{18}\text{O}$  des échantillons de pluies ( $\sim +1,5$  ‰) dans les sites les plus à l'Est. Une fois les Andes traversées, il reste en effet peu d'humidité dans les masses d'air (Smith and Evans, 2007). La distribution spatiale du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations en Patagonie est représentée sur la figure 4.20. Les effets d'altitude et de distance à la source étant reliés à la condensation de la vapeur d'eau par refroidissement des masses d'air, la température apparaît comme prépondérante pour décrire l'évolution du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations. Comme l'ont montré Dansgaard (1964) et Yurtsever (1975), il en résulte une corrélation entre le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations et la température au sol, qui est fortement liée à celle à laquelle s'effectue la condensation au sein des masses d'air. Il y a peu de stations avec des enregistrements de la composition isotopique des précipitations de plusieurs années et sans interruption en Amérique du Sud. De plus, il n'y en a pas près des deux sites étudiés.



<http://waterisotopes.org>

**Figure 4.20** – Distribution spatiale du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations par Waterisotopes Database (2022). [09 mai 2022] Site : [https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/media/IsoMaps/jpegs/o\\_SAmer/Oma\\_SAmer.jpg](https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/media/IsoMaps/jpegs/o_SAmer/Oma_SAmer.jpg)

Ce voyage en Argentine nous a permis d'en savoir un peu plus sur les *A. araucana* et leur environnement. Maintenant que nous avons trouvé un bon candidat pour notre étude et que nous avons choisi des sites pour nos prélèvements, il est temps d'acquérir les données isotopiques.



## 5 | De l'échantillonnage à l'acquisition des données isotopiques

### Objectifs :

- Détailler le protocole expérimental, depuis les prélèvements sur le terrain jusqu'à l'extraction et l'analyse de la composition isotopique de la cellulose en laboratoire.
- Lister les différents outils statistiques utilisés pour exploiter les données.

### Réflexions personnelles :

- Les études isotopiques requièrent du temps : entre le prélèvement sur le terrain et l'exploitation scientifique des données, il peut se passer plusieurs mois, voire plusieurs années.
- Le TC/EA est un instrument sensible, notamment la chromatographie qui demande à être régénérée régulièrement.

**English :****Objectives :**

- To detail the experimental protocol, from sampling in the field to extraction and analysis of the isotopic composition of cellulose in the laboratory.
- To list the different statistical tools used to exploit the data.

**Personal reflection :**

- Isotopic studies require time : between the field sampling and the scientific exploitation of the data, it can take several months or even years.
- The TC/EA is a sensitive instrument, especially the chromatography, which needs to be regenerated regularly.

**Español :****Objetivos :**

- Detallar el protocolo experimental, desde el muestreo en el campo hasta la extracción y el análisis de la composición isotópica de la celulosa en el laboratorio.
- Enumerar las diferentes herramientas estadísticas utilizadas para analizar los datos.

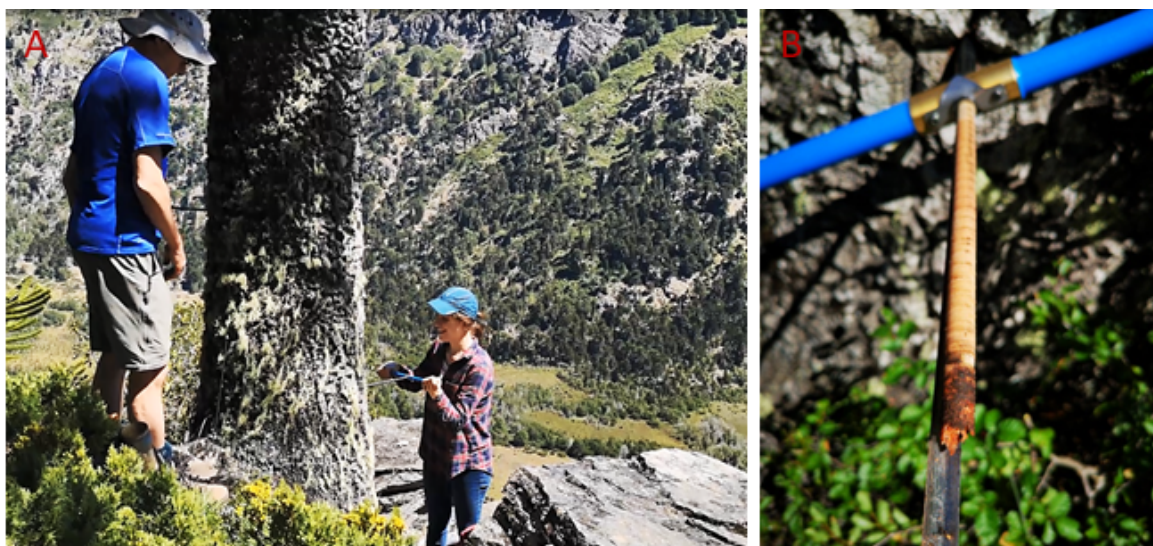
**Reflexión personal :**

- Los estudios isotópicos requieren tiempo : entre el muestreo de campo y el análisis científico de los datos pueden transcurrir varios meses o incluso años.
- El TC/EA es un instrumento sensible, especialmente la cromatografía, que necesita ser regenerada regularmente.

## 5.1 L'échantillonnage sur le terrain et la datation

Le prélèvement d'échantillons sur le terrain consiste à extraire des carottes de bois, généralement de plusieurs dizaines de centimètres de long, à l'aide d'un carottier manuel Pressler. Les carottages sont, par convention, réalisés à hauteur de buste (environ 1,30 m au-dessus du sol) (Fig. 5.1A et B). Les carottiers utilisés ont un diamètre interne de 0,5 cm, plus rarement de 1 cm. Les prélèvements sont placés dans des tubes annotés du nom du site, de l'année de prélèvement, du numéro de prélèvement, de la circonférence et du sexe de l'arbre.

Une première campagne d'échantillonnage avait eu lieu avant cette thèse, en novembre 2015 à SAI. Une seconde campagne, à laquelle j'ai participé, s'est déroulée fin février 2019 à REM. Son but était de prélever des carottes qui seraient utilisées aussi bien en dendrochronologie qu'en dendroisotopie.



**Figure 5.1** – A) Carottage à hauteur de buste : Rob Wilson à gauche, Tiphaine Penchenat à droite. B) Carotte prélevée à l'aide d'un carottier manuel Pressler d'un diamètre de 5 mm et d'une longueur de 50 cm (photos par Edouard Regnier).

### 5.1.1 Mesure de la largeur des cernes et datation croisée

La première étape de toute reconstitution dendroclimatique est la datation cerne à cerne des carottes. Au IANIGLA (Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales), le laboratoire de dendrochronologie localisé à Mendoza en Argentine, les carottes de la campagne 2015 (SAI) ont été extraites de leur tube et montées dans des supports en bois, le sens des fibres perpendiculaire au support, pour être bien maintenues et poncées mécaniquement (Fig. 5.2). Les autres (REM) ont été poncées manuellement sans être montées dans un support et entreposées dans leur tube. Elles ont ensuite été polies manuellement avec du papier de verre à l'oxyde d'aluminium de différentes granulométries.

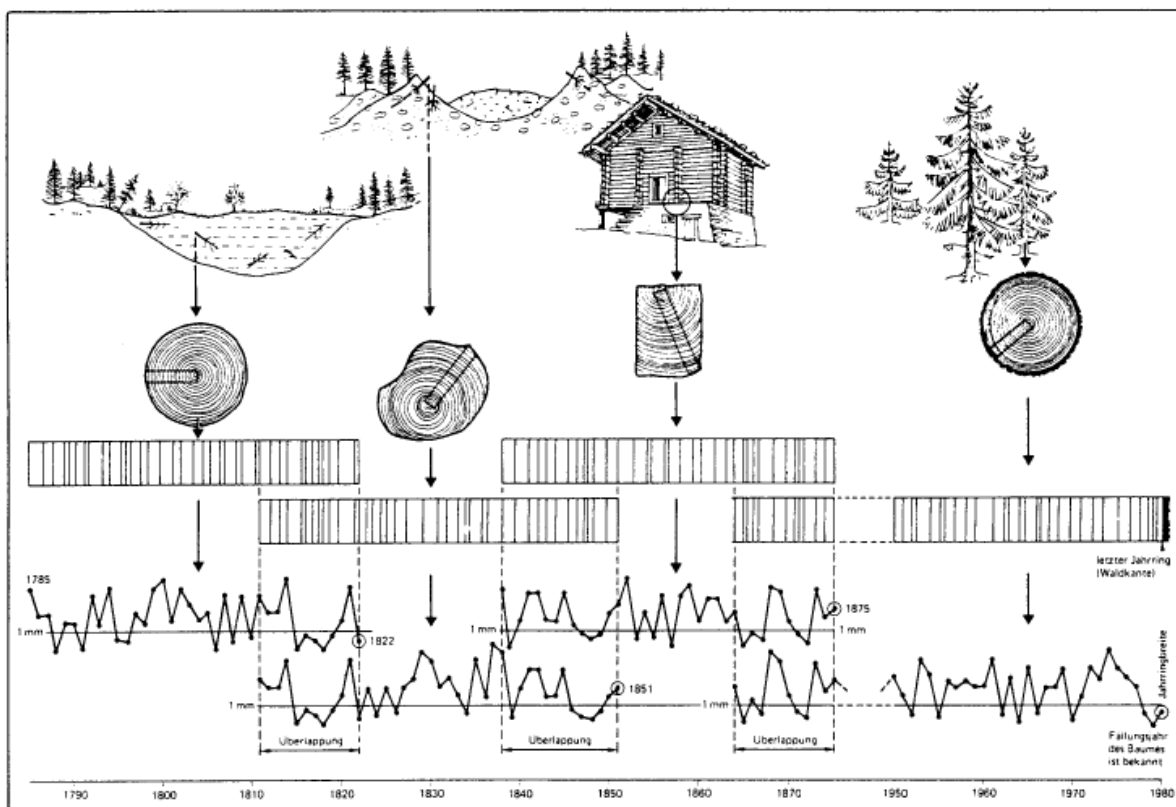


**Figure 5.2** – Carotte montée sur un support en bois est polie mécaniquement.

Dans les régions tempérées, les arbres produisent un cerne chaque année dont la largeur varie en fonction de nombreux facteurs, notamment le climat (voir 2.2.7). Des conditions favorables entraînent la formation d'un cerne large, des conditions défavorables, la formation d'un cerne plus étroit. Quand la surface des carottes est suffisamment nette pour voir les cernes, il est possible de mesurer la largeur de ces derniers (tree-ring width : TRW) à l'aide d'une station de mesure constituée d'une table de mesure mobile et d'un microscope relié à un ordinateur. La table de mesure où est posée la carotte est déplacée manuellement. La limite de chaque cerne est indiquée par un clic de souris et la distance entre les deux extrémités est enregistrée dans le logiciel de l'ordinateur. Les mesures sont précises au 0,001 mm. Avec une aiguille, un point est effectué sur la carotte pour identifier les décennies, deux points pour les demi-siècles et trois points pour les siècles. La saison de croissance biologique dans l'hémisphère Sud ne coïncide pas avec l'année civile. La période estivale de décembre à février est donc à cheval sur deux années civiles. Par convention, l'année du cerne est attribuée à l'année durant laquelle la croissance du cerne a commencé (Schulman, 1956). Un cerne dont la croissance a commencé en 2014 et fini en 2015 est donc noté 2014. Les carottes de SAI ont été datées avant le début de ma thèse. J'ai réalisé la datation des carottes de REM.

La reconnaissance des cernes n'est pas toujours aisée. En effet, certains cernes peuvent être difficilement visibles car très étroits ou tout simplement absents (« cerne manquant ») en cas de très mauvaises conditions de croissance. Il est aussi possible de se tromper dans le comptage en pensant voir un cerne alors qu'il s'agit d'une simple démarcation colorée (« faux cerne » ou « double cerne »). Un arbre peut aussi produire deux cernes la même année s'il y a interruption puis reprise de la croissance. Dans ce cas de figure, un seul cerne doit être compté. Les mesures doivent donc être contrôlées pour vérifier leur qualité et leur précision. L'interdatation permet de vérifier l'agencement synchrone des séries TRW individuelles et ainsi d'attribuer à chaque cerne son année de formation avec une plus grande certitude (Bunn, 2010 ; Cropper, 1979 ; Douglass, 1939 ; Grissino-Mayer, 2001 ; Schweingruber, 1986 ; Schweingruber et al., 1990). En effet, les arbres qui poussent dans les mêmes conditions climatiques répondent de manière plutôt similaire aux forçages environnementaux externes. Par conséquent, les enchainements de largeurs de cernes d'arbres (ou spectre ; par exemple : un cerne étroit, deux cernes plus larges, un cerne plus petit, etc. . .) d'une même zone présentent des similarités. L'interdatation s'appuie sur l'existence d'années ou de séquences caractéristiques correspondant à des conditions de croissance particulières (Fig. 5.3). Dans une région donnée, des chronologies de référence, appelées chronologies maîtresses, sont construites, en comparant un grand nombre de séries TRW d'un même site entre elles et en les moyennant. Quand l'âge d'un échantillon doit être déterminé, son spectre de croissance est comparé à la chronologie maîtresse.





**Figure 5.3** – Illustration d’une interdatation à l’aide de séquences caractéristiques communes à plusieurs carottes (Schweingruber, 2012)

Les chercheurs du IANIGLA utilisent pour se faire le programme d’interdatation statistique COFECHA (Holmes, 1983). Avant de commencer les mesures, l’année du premier cerne mesuré est indiquée dans le logiciel. Elle correspond à l’année de prélèvement si la saison de croissance est terminée au moment de celui-ci. Sinon, ce cerne n’est pas compté et les mesures commencent au cerne de l’année précédente. Le fichier de sortie COFECHA se présente en sept parties :

Partie 1 : Page de titre, options sélectionnées, résumé, cernes absents par série

Partie 2 : Histogramme des intervalles de temps pour chaque série

Partie 3 : Indices de croissance standardisés de la chronologie maîtresse

Partie 4 : Figure squelette de la chronologie maîtresse

Partie 5 : Corrélation par segment de chaque séquence de chaque série avec la chronologie maîtresse

Partie 6 : Problèmes potentiels : faible corrélation, changements divergents d’une année à l’autre, cernes absents, valeurs aberrantes, etc...

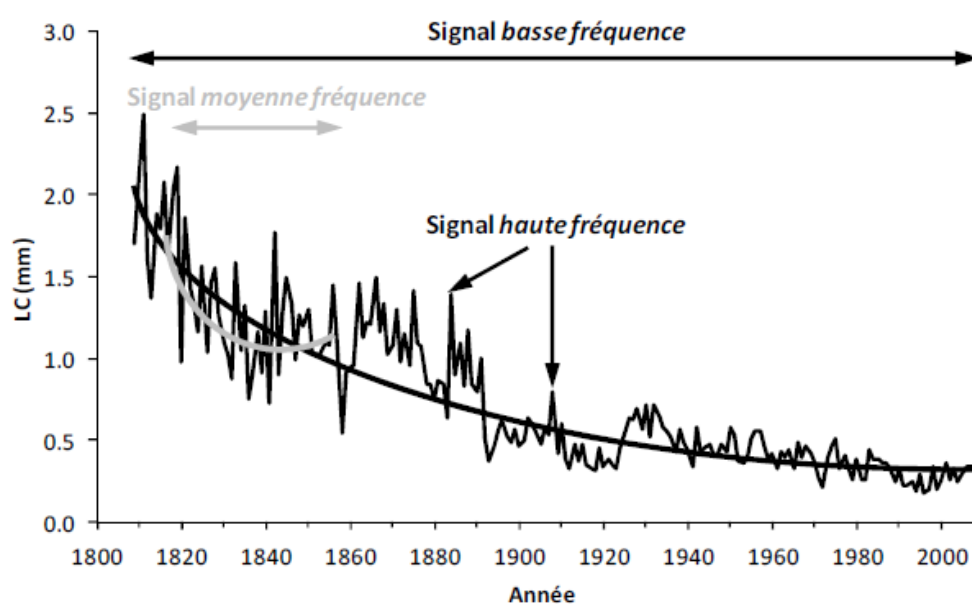
Partie 7 : Statistiques descriptives.

Les indications fournies par COFECHA sont laissées à l’interprétation du chercheur. Il est possible que COFECHA signale un décalage qui n’en est pas un, simple coïncidence statistique. Il est donc important de prendre en compte la longueur de la séquence à dater par rapport à la longueur de la chronologie maîtresse. Une série courte peut correspondre à plusieurs positions dans la chronologie maîtresse avec la même probabilité, alors qu’une série longue est plus à

même de ne correspondre qu'à une seule et unique position. Ce problème est surtout présent pour des séries dont l'année du dernier cerne n'est pas connue (par exemple, pour des poutres de bâtiments, problème auquel je n'ai donc pas été confrontée).

### 5.1.2 Normalisation de la série

La normalisation, aussi appelée standardisation, consiste à filtrer la série TRW obtenue en utilisant une courbe théorique afin d'éliminer les signaux indésirables arbre par arbre. La normalisation élimine ou réduit l'influence des perturbations longues et la tendance à la baisse de croissance biologique de l'arbre avec le temps (Fritts, 1976) (Fig. 5.4).



**Figure 5.4** – Trois fréquences de signal (haute, moyenne, basse) sur une chronologie de *Quercus petraea* carotté en 2009 dans le Massif des Vosges (Lebourgeois and Mérian, 2012).

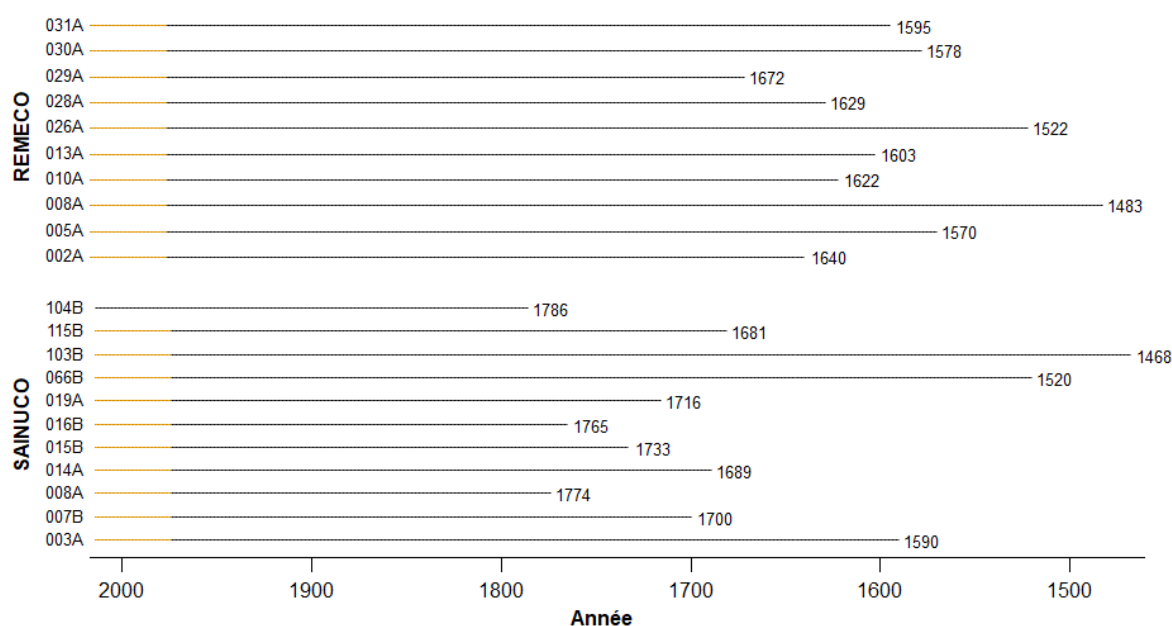
Les filtres possibles sont nombreux : régression linéaire, exponentielle négative, spline cubique, courbe d'âge régionale, signal-free, etc... (Becker, 1989; Biondi and Qeadan, 2008a,b; Bontemps and Esper, 2011; Cook and Kairiukstis, 2013; Cook and Peters, 1981; Esper et al., 2003; Fritts, 1976; Payette and Filion, 2018; Melvin and Briffa, 2014, 2008). A la standardisation peut s'ajouter l'élimination de l'autocorrélation résiduelle des séries sans tendance. Des indices de largeurs de cernes dits indices de croissance sont ensuite calculés en divisant (indice autour de 1) ou soustrayant (indice autour de 0) les largeurs mesurées par la valeur théorique attendue. Cela réduit la variance entre les enregistrements et transforme les largeurs de cernes en indices sans dimension.

Les séries normalisées de largeurs de cernes d'*A. araucana* ont été produites à l'aide du programme ARSTAN (Cook, 1985) par les chercheurs du IANIGLA. Les tendances ont été éliminées en utilisant des courbes exponentielles négatives et des régressions linéaires avec une pente négative ou nulle. N'ayant que 10 carottes pour chaque site, nous avons utilisé les chronologies maîtresses de SAI et REM acquises par les chercheurs du IANIGLA pour notre étude.

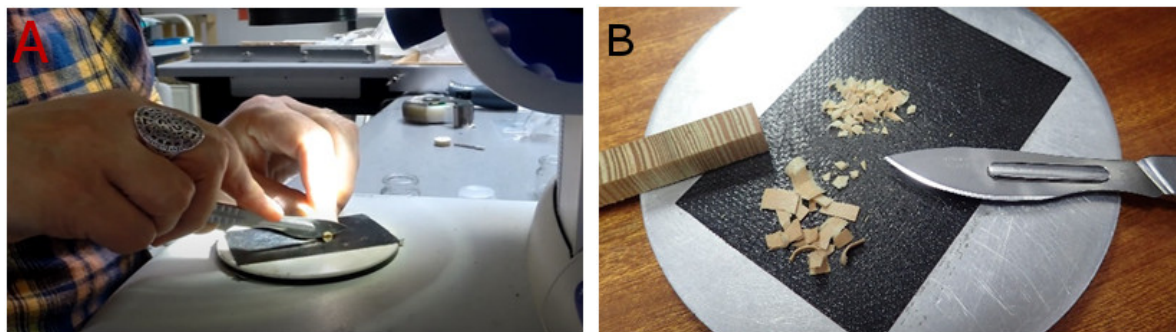
## 5.2 Traitement et mesure isotopique

### 5.2.1 La découpe cerne à cerne

La préparation des échantillons et leur analyse ont été réalisées au LSCE (Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement) à Gif-sur-Yvette, France. Les plus longues carottes (permettant de remonter le plus loin possible dans le temps) ont été choisies pour les analyses isotopiques. Dix carottes provenant de SAI et dix provenant de REM (Fig. 5.5) ont été découpées cerne à cerne. La découpe des cernes d'arbres se fait manuellement au scalpel sous une loupe binoculaire (Fig. 5.6A). La limite entre deux cernes correspond généralement à un changement de couleur. Dans le cas des *A. araucana*, il est parfois difficile de repérer cette transition (Schulman, 1956). La variation de couleur peut être très légère et peu visible.

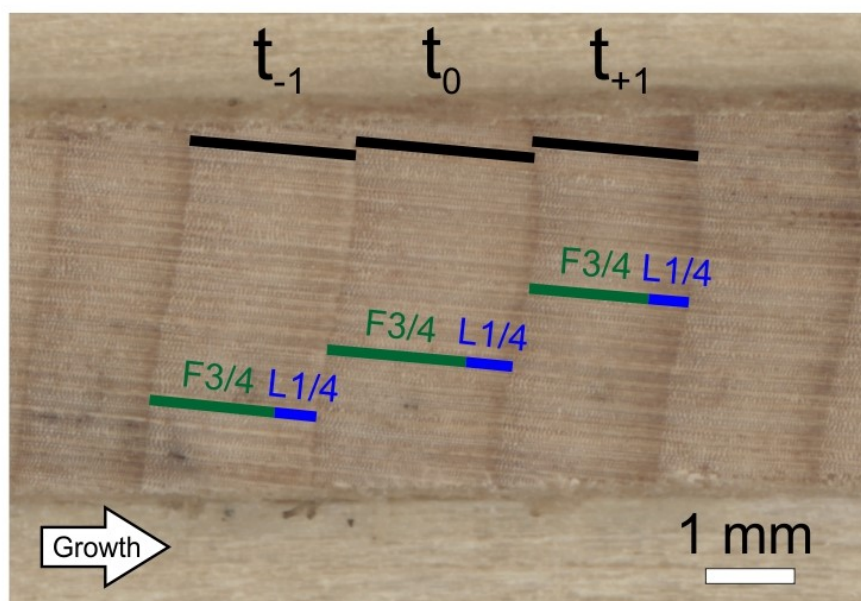


**Figure 5.5** – Carottes d'arbre utilisées pour cette thèse. Le dernier cerne des dix carottes provenant de REM correspond à 2017. Le dernier cerne des dix carottes provenant de SAI correspond à 2014. Les périodes de calibration de 41 ans sont indiquées en jaune.



**Figure 5.6** – A) Découpe des cernes à la binoculaire. B) Prédécoupe en petit copeaux pour le broyage à billes ou pour la mise en sachet directement.

Avant d'entamer la découpe, les carottes ont été scannées afin d'en garder une trace. Au cours d'une journée, il est possible de découper en moyenne une cinquantaine de cernes. Néanmoins, des cernes très fins ou difficiles à repérer et à visualiser en trois dimensions requièrent plus de temps. Une erreur de datation due à l'absence d'un ou plusieurs cernes par exemple peut également perturber la découpe. Les scans trouvent alors tout leur intérêt car ils permettent de zoomer et recompter les cernes. Une fois découpés, les cernes ont été mis dans des eppendorfs annotés du site de provenance et de l'année de formation. Notre but étant d'obtenir des séries individuelles pour chaque arbre, les échantillons n'ont pas été rassemblés par année comme c'est souvent le cas dans les études publiées (méthode dite par pooling). Les 41 dernières années ont été découpées : de 2014 à 1974 pour SAI et de 1977 à 2017 pour REM (Fig. 5.5). Cette durée est assez longue pour obtenir des résultats statistiquement significatifs et se superpose à celle des données satellitaires auxquelles nous souhaitons comparer nos données. Puis les six carottes provenant des arbres les plus âgés de SAI ont été découpées jusqu'à l'année 1700 afin d'obtenir une série isotopique moyenne de plusieurs siècles. Arrêter la longue série isotopique en 1700 permet d'avoir 6 échantillons par années tout le long de la période d'étude. Le récent n'est pas surreprésenté avec un nombre plus important d'échantillons. Nous avons analysé les arbres individuellement. Dans le but d'analyser le bois initial et le bois final séparément de 1950 à 2014, nous avons choisi une carotte de SAI avec de larges cernes pour faciliter la découpe. La transition chez les *A. araucana* entre deux cernes et parfois difficile à visualiser (Fig. 5.7). Celle entre bois final et bois initial est graduelle (Brisson et al., 2001), et la séparation des deux tissus est délicate. Selon des études anatomiques, le bois final représente environ 20 % du cerne (Falcon-Lang, 2000). Nous avons donc coupé approximativement au troisième quart de chaque cerne, les trois premiers quarts du cerne étant assimilés au bois initial et le dernier quart au bois final. Ces deux portions ne correspondent sans doute pas exactement aux bois initial et final mais reflètent néanmoins les phases successives de la période de croissance. La première portion a été appelée F3/4 (First  $\frac{3}{4}$ ) et la seconde L1/4 (Last  $\frac{1}{4}$ ). Les échantillons de cellulose issus de F3/4 et L1/4 ont été pesés et analysés de la même façon que ceux des dix autres carottes dont les 41 dernières années ont été découpées. L'échantillon L1/4 de l'année 1998 a été perdu durant l'extraction de la cellulose car il n'y avait pas assez de matière.



**Figure 5.7** – Subdivision des cernes en portions F3/4 et L1/4. La direction de la croissance est indiquée par la flèche blanche et l'échelle est présentée dans le coin inférieur droit.

## 5.2.2 Le broyage

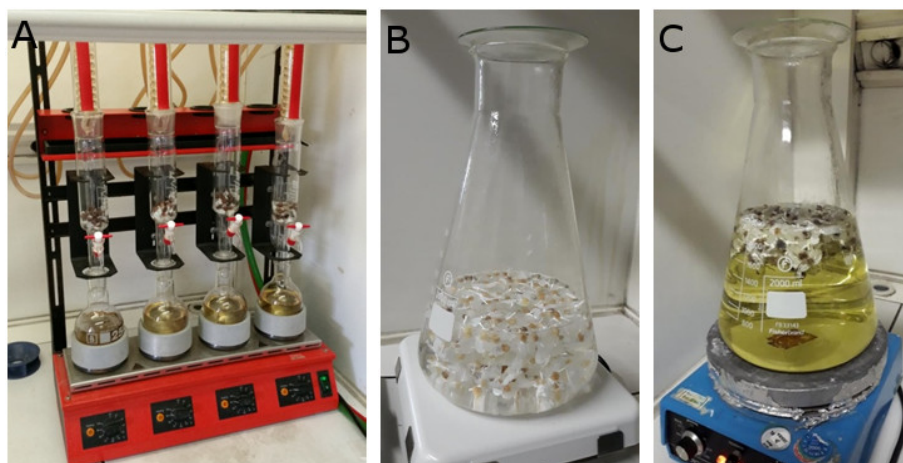
Afin de faciliter l'extraction chimique de la cellulose et d'obtenir un échantillon homogène correspondant à un enregistrement annuel moyen, les échantillons de bois sont souvent préalablement broyés. Dans notre cas, les cernes étaient peu épais, broyer des échantillons entraîne une perte de matière que nous ne pouvions pas nous permettre. Les plus petits échantillons ont donc simplement été redécoupés en petits copeaux au scalpel (Fig. 5.6B) et les plus gros ont été broyés à l'aide d'un broyeur à billes permettant d'obtenir une sciure fine.

## 5.2.3 L'extraction de la cellulose

Les principaux constituants du bois sont la cellulose, la lignine et l'hémicellulose. En quantité moindre sont présentes les graisses, les résines, les molécules hydrosolubles, etc... (voir 2.2.3). En fonction des espèces et des individus, ces composés ne sont pas présents dans les mêmes proportions (Wilson and Grinstead, 1977). Ces différents constituants forment ensemble ce que l'on appelle le bois total, utilisé lors des premiers travaux s'intéressant aux isotopes du carbone et de l'oxygène dans les cernes d'arbres (Craig, 1954; Farmer and Baxter, 1974; Libby et al., 1976). Comme les compositions isotopiques de ces constituants diffèrent les unes des autres et que ces constituants sont présents dans des proportions différentes pour chaque échantillon (Wilson and Grinstead, 1977), l'analyse d'un seul constituant a été préférée à celle du bois total. La cellulose est le constituant principal du bois, facile à isoler, sans évolution de sa composition

isotopique lors de l'extraction chimique à haut taux de purification et sa composition isotopique est reliée à la formation du tissu cellulaire pour une saison de croissance donnée. Son analyse a donc été privilégiée. Les analyses isotopiques ont donc été réalisées sur la cellulose- $\alpha$ .

Les échantillons prédécoupés ou broyés ont été déposés sur des filtres en Téflon Millipore dont la porosité est de 10  $\mu\text{m}$ . Ils ont été refermés à l'aide de fils en Téflon et identifiés par des étiquettes également en Téflon. Pour réaliser l'extraction chimique, nous avons tout d'abord utilisé la méthode des Soxhlets définie par (Green, 1963; Leavitt and Danzer, 1993) pour les échantillons utilisés pour établir la calibration (Fig. 5.8A).



**Figure 5.8** – A) Soxhlets contenant 30 échantillons chacun. B) Sacs de Téflon dans un erlenmeyer contenant de l'eau permutée. C) Sacs de Téflon dans un erlenmeyer contenant de l'eau permutée, du chlorite de sodium ( $\text{NaClO}_2$ ) et de l'acide acétique glacial (Photos par Juliette Taieb).

Dans ce protocole, l'extraction chimique de la cellulose dure entre trois et cinq jours. Elle débute par l'élimination des résines et des graisses, des molécules solubles dans un mélange de toluène et d'éthanol maintenu à 70 °C pendant 10 heures dans les Soxhlets. Ces derniers sont ensuite vidés et le mélange de solvants est remplacé par de l'éthanol à nouveau chauffé plusieurs heures à 70 °C. S'en suit l'élimination des molécules hydrosolubles. Les petits sacs sont déposés dans un erlenmeyer contenant de l'eau permutée maintenue à ébullition pendant 6 heures (Fig. 5.8B). Les échantillons sont déplacés dans un autre erlenmeyer contenant de l'eau permutée, du chlorite de sodium ( $\text{NaClO}_2$ ) et de l'acide acétique glacial afin d'éliminer la lignine par oxydation en milieu acide (Fig. 5.8C) pendant plusieurs heures. Trois ajouts de  $\text{NaClO}_2$  et d'acide acétique glaciale sont effectués à un intervalle de 2 heures entre chaque ajout. Les sacs sont ensuite rincés plusieurs fois à l'eau permutée dans une cuve à ultrasons pour éliminer les produits de l'oxydation. La dernière étape est l'élimination de l'hémicellulose. Les sacs sont transférés dans une solution de soude ( $\text{NaOH}$ ) à 17 % pendant une heure avant d'être rincés plusieurs fois. Ils sont ensuite placés dans une solution d'acide acétique glacial à 10 % pendant 10 minutes avant de subir à nouveau plusieurs rinçages. Enfin, les échantillons de cellulose sont mis à sécher à l'étuve pendant deux jours. Des tests ont été réalisés en supprimant la première étape des Soxhlets, comme cela se fait dans d'autres laboratoires. Les rendements de cellulose obtenus en fin de chimie avec et sans cette étape sont sensiblement les mêmes. Les graisses et résines sont donc éliminées efficacement lors des étapes subséquentes. Nous avons vérifié que la

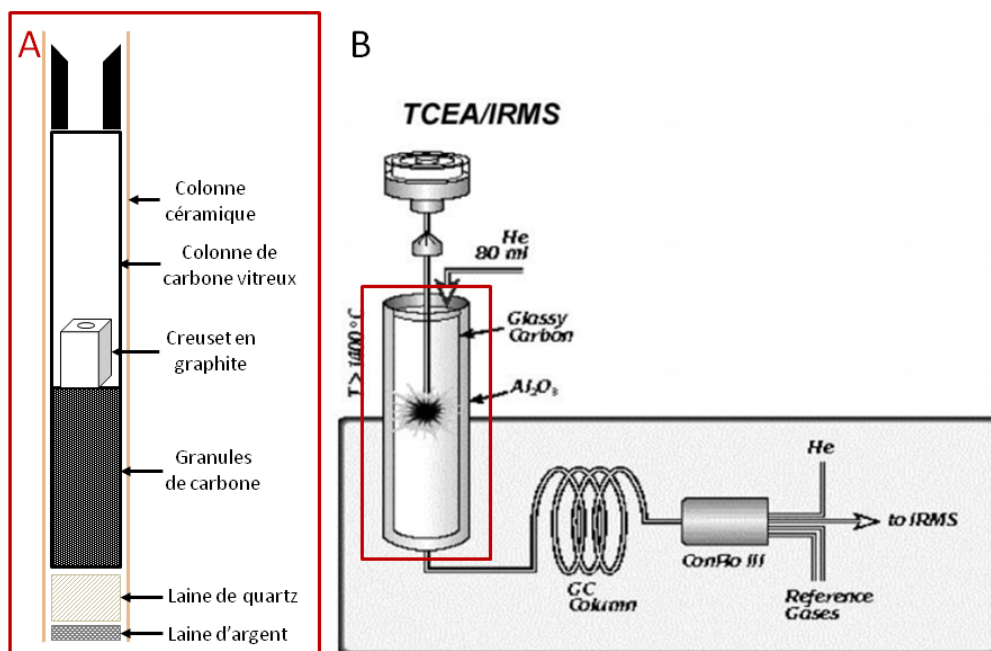
cellulose produite avec et sans cette étape possédait bien la même composition isotopique. De plus, des analyses infra-rouges de la cellulose extraite ont montré que le protocole sans Soxhlet permettait aussi d'obtenir une cellulose pure. Nous avons donc pris la décision de supprimer cette étape pour les extractions réalisées pour les échantillons restants.

La cellulose est récupérée dans des eppendorf, humidifiée à l'eau permutée et homogénéisée par ultrasons à l'aide d'une sonotrode. Elle est ensuite séchée par lyophilisation. Certains échantillons jugés trop petits n'ont pas passé cette étape.

## 5.2.4 Les analyses isotopiques

### 5.2.4.1 Principe de la spectrométrie de masse couplée à un TC/EA

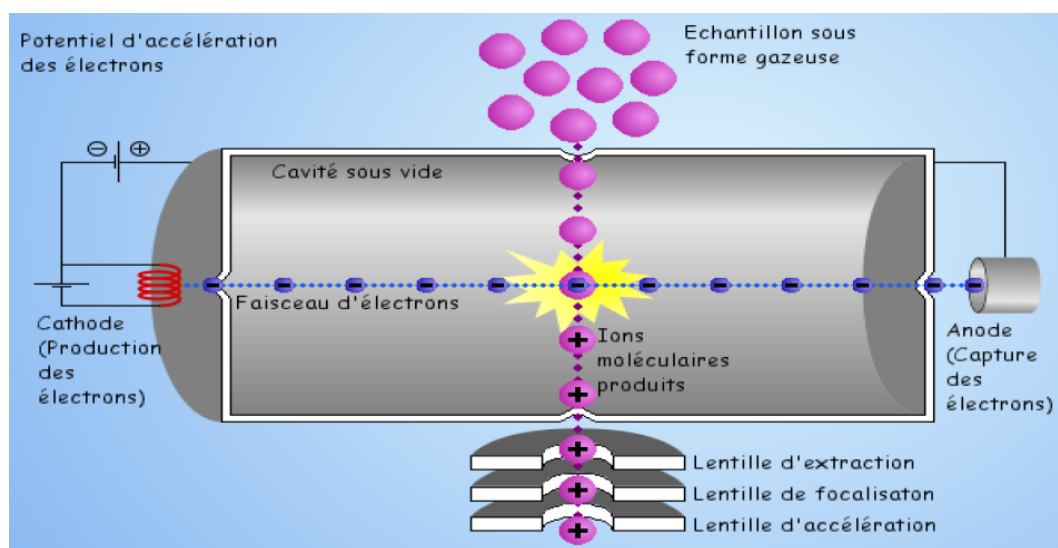
Les compositions isotopiques de l'oxygène et du carbone de la cellulose ont été analysées simultanément par un système couplant un analyseur élémentaire à conversion à haute température (TC/EA, Thermal Conversion/Elemental Analyser, Thermo Scientific) permettant une pyrolyse de la cellulose (sa décomposition se fait en conditions réductrices), et un spectromètre de masse (IRMS, IsoPrime) permettant la mesure du gaz produit par la pyrolyse. Mesurer le  $\delta^{13}\text{C}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$  simultanément permet de gagner du temps et d'avoir suffisamment de matière pour les analyses (Knöller et al., 2005 ; Leuenberger and Filot, 2007 ; Young et al., 2011). Pour corriger les dérives instrumentales potentielles, un standard de cellulose (Whatmann © CC31) est intercalé tous les trois échantillons dans chaque séquence d'analyse. Les échantillons et les standards sont déposés dans le passeur du TC/EA dont la capacité maximale est de 99 capsules. Les échantillons tombent ensuite les uns après les autres dans une colonne de pyrolyse (Fig. 5.9). La conversion en gaz doit être totale pour éviter tout fractionnement. La molécule de cellulose ayant pour formule  $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$ , une pyrolyse complète entraîne la production de cinq molécules de CO par molécule de  $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$ . Les composés simples formés sont portés par un flux d'hélium continu vers une colonne chromatographique afin de séparer les molécules et d'étaler le passage du pic dans le temps. Ces dernières traversent le tamis moléculaire à différentes vitesses et sont entraînées dans un capillaire jusqu'à la source du spectromètre de masse.



**Figure 5.9** – A) Schéma d'une colonne de pyrolyse. B) Schéma d'un analyseur élémentaire à conversion thermique/spectromètre de masse Finnigan (Jasper et al., 2004).

L'ionisation se fait par bombardement électronique (Fig. 5.10). Un filament de tungstène-rhenium porté à haute température par passage d'un courant émet un faisceau d'électrons accélérés par une différence de potentiel présente entre le filament et la chambre d'ionisation. Les électrons traversent la cavité sous vide avant d'être recueillis par une anode aussi appelée trappe. Les molécules entrent en interaction avec les électrons lorsque leur énergie cinétique est suffisante. Le faisceau d'électrons leur arrache alors un électron et forment des ions moléculaires positifs. Une différence de potentiel entre les lentilles ou plaques d'extraction, situées en sortie de la chambre d'ionisation, et le repousseur, situé en entrée de la chambre (non représenté ici), extrait les ions moléculaires de la chambre d'ionisation. Les plaques de focalisation et d'accélération permettent de réduire la dispersion angulaire du faisceau ionique et de le positionner de manière à obtenir un maximum de transmission. Le faisceau atteint ensuite un milieu dont le champ magnétique est uniforme et perpendiculaire au plan de sa trajectoire (Fig. 5.11). Cette dernière se courbe à cause de la force de Lorentz et chaque ion moléculaire possède à présent sa propre trajectoire dont le rayon est imposé par le rapport masse/charge. Les ions sont collectés dans trois cages de Faraday différentes. Il s'agit de détecteurs/collecteurs sous forme de boîtes cylindriques allongées. Les ions moléculaires pénètrent à l'intérieur du cylindre par une petite ouverture et heurtent le fond. Ils lui communiquent ainsi leur charge. Les ions redeviennent neutres et le micro-courant de décharge qui circule dans le fil est mesuré pour connaître le nombre d'ions reçus par le collecteur. Ce courant est ensuite amplifié par des dispositifs électroniques et mesuré par un électromètre. Le signal obtenu est de l'ordre du nanoampère.

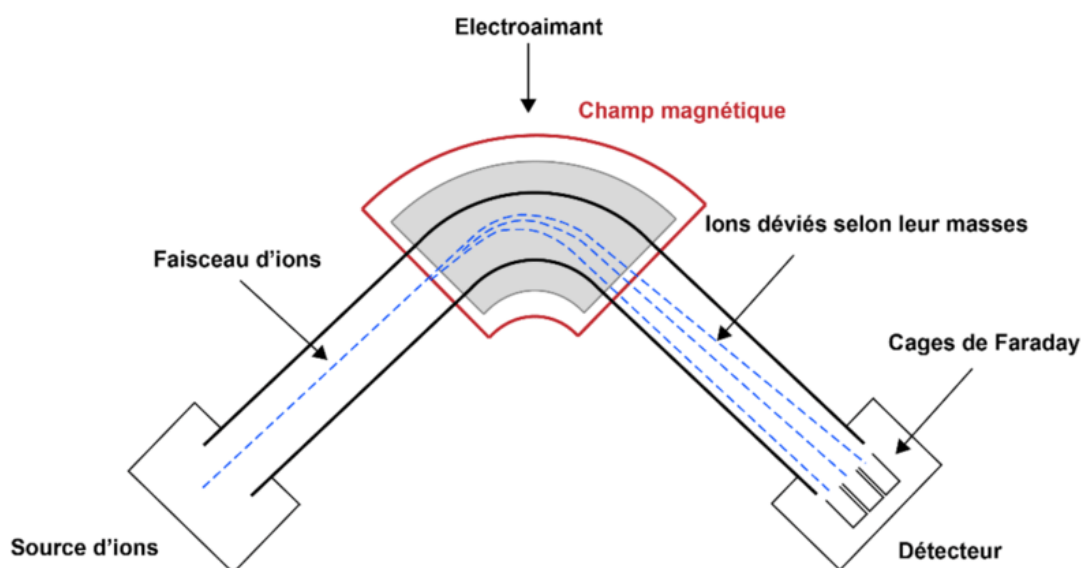




**Figure 5.10** – Ionisation par impact électronique. [22 août 2021] Site : [http://www.bonne-mesure.com/spectrometrie\\_de\\_masse.php](http://www.bonne-mesure.com/spectrometrie_de_masse.php)

La masse des échantillons analysés dépend de la sensibilité, imposée par la colonne chromatographique. Chaque nouvelle colonne requiert de nouvelles calibrations pour établir la masse d'échantillon nous permettant d'obtenir le meilleur signal possible. Entre 100 et 250  $\mu\text{g}$  de cellulose sont déposés dans des capsules en argent de 3,2 mm de diamètre et de 4 mm de long qui sont ensuite écrasées de manière à chasser le plus d'air possible et éviter de potentielles contaminations atmosphériques. Un fois dans le passeur, l'introduction des capsules a lieu toutes les 7 minutes. Les capsules tombent dans un creuset en graphite placé dans une colonne de pyrolyse chauffée à 1400°C dans un four. A cette température en conditions réductrices, la cellulose est pyrolysée. Les gaz sont ensuite guidés par un flux d'hélium vers le tamis moléculaire. Cette colonne est nécessaire car CO et N<sub>2</sub>, qui peut provenir d'une petite pollution atmosphérique de la cellulose, sont isobariques ( $m = 28$  g/mol). La séparation des molécules se fait via la traversée du tamis moléculaire de 5 Å chauffé à 50 °C. Le N<sub>2</sub> atteint le capillaire en sortie plus rapidement que le CO. Les gaz pénètrent ensuite dans le spectromètre de masse. En fonction des isotopes composant la molécule de CO, trois masses atomiques peuvent être mesurées : 28 (<sup>12</sup>C<sup>16</sup>O), 29 (<sup>13</sup>C<sup>16</sup>O ou <sup>12</sup>C<sup>17</sup>O) et 30 (<sup>12</sup>C<sup>18</sup>O ou <sup>13</sup>C<sup>17</sup>O). Il y a donc trois cages de Faraday en bout de circuit. Les isotopes <sup>16</sup>O et <sup>12</sup>C étant les plus abondants (99,76 % et 98,99 % respectivement), la masse 28 est la plus mesurée. Les valeurs isotopiques sont mesurées grâce aux rapports isotopiques R30 et R29 du CO de l'échantillon et des standards, par rapport à celui du gaz de référence. Les compositions isotopiques des échantillons sont corrigées en les comparant à celles obtenues pour les références. Les laboratoires participant au programme ISONET<sup>4</sup> s'accordent sur -25,55 ‰ pour la valeur isotopique du carbone et sur 31,85 ‰ pour la valeur isotopique de l'oxygène de la cellulose CC31 utilisée comme référence.

4. Neuf laboratoires ont participé au programme ISONET dont le but était de produire 400 ans de reconstruction annuelle de la variabilité climatique européenne en utilisant un réseau isotopique de haute résolution. Les différents laboratoires européens participants ont réalisé des mesures de composition isotopique par rapport à leurs propres standards (Boettger et al., 2007). Les différentes mesures ont ensuite été mises en commun afin de définir une valeur de composition isotopique de la cellulose chimique CC31 en carbone et en oxygène admise comme vraie.



**Figure 5.11** – Principe d'un Spectromètre de Masse à Rapport Isotopique ou IRMS (Court 2018).

#### 5.2.4.2 Conditions de mesure

L'introduction des échantillons doit se faire dans de bonnes conditions pour réduire au maximum les pollutions qui contribueront aux incertitudes de mesure. Tout d'abord, la sensibilité maximale de l'instrument doit être fixée afin d'obtenir le signal le plus fort pour l'espèce la plus abondante. Elle correspond à l'intensité du signal de sortie (amplitude) en fonction de la pression partielle du gaz mesuré dans la source (masse de l'échantillon introduit). Autrement dit, il s'agit d'évaluer la plus grande quantité de matière mesurable avant saturation et la plus petite quantité de matière détectable. Si l'échantillon est trop petit, l'amplitude du pic est trop faible et le signal de l'échantillon est intégré dans la ligne de base. Des analyses de CC31 permettent de déterminer pour quelle masse de cellulose un signal de sortie est obtenu avec une amplitude des pics suffisante pour avoir une bonne linéarité. Pour mesurer des échantillons d'une gamme de tailles différentes, il faut ajuster la trappe qui recueille les électrons produits par le filament. S'en suit la vérification de la linéarité qui représente l'aptitude de l'instrument à donner une réponse proportionnelle à la quantité de matière de manière linéaire. Elle dépend du rendement de la pyrolyse, donc de la quantité de gaz entrant dans le spectromètre par rapport à la quantité de matière introduite, et des valeurs isotopiques mesurées en fonction de l'amplitude des pics. Pour chaque séquence de mesures obtenues, la pente de la relation « valeur du rapport isotopique en fonction de l'amplitude du signal » est calculée sur les références CC31 pour corriger les résultats d'un possible effet de volume. Autrement dit, une bonne linéarité permet d'obtenir un signal isotopique cohérent quelle que soit la masse des échantillons. Si le carbone est peu sensible à cet effet de volume, ce n'est pas le cas de l'oxygène. Excellente linéarité et excellente sensibilité ne vont pas de pair. Pour être suffisamment sensible, il faut pouvoir faire des mesures sur une certaine gamme de masses. Or, une bonne linéarité est obtenue plus facilement en minimisant cette gamme. Il faut donc trouver un compromis entre les deux. Pour cela, il faut trouver un

réglage équilibré avec les paramètres de la chambre d'ionisation. Garder un signal stable dépend du réglage des plaques en sortie. Les différents paramètres électroniques produisent un bruit constant dont on s'assure la stabilité.

Le bruit de fond du spectromètre de masse doit être bas et stable. Il est lié à l'état des colonnes de pyrolyse et chromatographique et est vérifié avant et après l'ouverture de la vanne du passeur. Dans des conditions idéales, le bruit de fond revient toujours à sa valeur de départ pour les trois masses mesurées après une session de mesures. Dans les faits, le bruit de fond augmente plus ou moins à chaque introduction d'échantillon. Lorsqu'il devient trop élevé, les manipulations sont arrêtées et les réactifs de la colonne de pyrolyse changés. La colonne chromatographique est régénérée à 300°C, puis à 110°C. L'augmentation du bruit de fond peut aussi être due à la présence d'impuretés qui entrent dans le spectromètre, notamment du N<sub>2</sub>. Si, au contraire, le bruit de fond est étrangement bas, il est fort probable qu'il y ait une fuite, d'hélium dans le circuit par exemple, ou que les colonnes soient bouchées.

Avant l'introduction des échantillons, une dizaine de CC31 sont analysés pour vérifier la répétabilité des mesures. Les résultats sont ensuite traités et validés si l'erreur analytique, estimée d'après la dispersion des mesures (écart type), est inférieure à 0,10 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et inférieure à 0,20 ‰ pour le  $\delta^{18}\text{O}$ . Si les conditions sont bonnes, les échantillons sont à leur tour analysés. Le nombre nécessaire de réplication de la mesure pour chaque échantillon afin d'obtenir un bon écart-type autour de la moyenne varie selon les échantillons et les conditions de mesure.

#### 5.2.4.3 Contraintes liées aux analyses isotopiques et problèmes rencontrés

D'un point de vue technique, la question de la réutilisation de colonnes céramiques ou en carbone se pose. En effet, les colonnes céramiques s'usent et blanchissent sur la partie chauffée par le four. Elles peuvent alors devenir poreuses et permettre une contamination par des molécules de l'air. Quand la colonne en carbone est longuement soumise à de très hautes températures, elle devient difficile à retirer de la colonne céramique et demande à être poncée et nettoyée pour être réutilisée. D'autre part, la différence de diamètre entre les deux colonnes est très importante. S'il est trop petit, le flux d'hélium passe entre les 2 colonnes. S'il est trop grand, les échantillons tombent entre les deux colonnes ou restent au sommet de la colonne de pyrolyse et peuvent tomber en même temps qu'un autre échantillon.

Le spectromètre de masse est un instrument sensible. Le tamis moléculaire l'est tout autant. En conditions normales, deux pics parasites d'azote sont visibles sur le profil du signal avant le pic de CO de l'échantillon. Une mauvaise séparation des pics fausse les mesures. Le deuxième pic parasite peut ne pas être détecté s'il est trop étalé. Dans ce cas, il est soit intégré dans la ligne de base, soit dans le pic de l'échantillon. La mauvaise séparation des pics peut avoir deux origines : le tamis moléculaire n'est pas dans une condition optimale et demande à être régénéré (chauffé à 110°C) ou changé, ou le flux d'hélium est trop faible, consécutif à une fuite dans le circuit. Un faible flux d'hélium peut aussi causer une plus ou moins lente diminution du bruit de fond qui devient trop bas. Une perte de sensibilité, mais pas forcément de linéarité au sein d'une même séquence, est observée dans ce cas. L'amplitude des pics des échantillons diminue elle aussi au risque de ne plus pouvoir les détecter par rapport à la ligne de base.

Dans le tableau 1, les différents problèmes techniques auxquels j'ai été confronté pendant les analyses sont listés. Après chaque incident, plusieurs jours, voire semaines, ont été requis pour retrouver de bonnes conditions analytiques. L'acquisition des données isotopiques demande donc du temps et peut facilement prendre plusieurs mois, voire années. Ne sont pas mentionnés dans cette liste tous les moments d'instabilité et d'optimisation de nos pics.

J'ai estimé le temps que prend chacune des étapes détaillées précédemment pour chaque cerne (Tableau 2). J'en conclus qu'il faut environ accorder 52 minutes par échantillons individuellement, de l'échantillonnage sur le terrain à l'obtention de la composition isotopique de la cellulose. Ce temps multiplié par le nombre d'échantillon en fonction des différentes étapes, la partie expérimentale de ma thèse s'étale sur deux ans et demi.

**Tableau 1** – Chronologies des différents incidents et problèmes techniques rencontrés lors des mesures isotopiques au cours des trois années de thèse.

Année	Mois	Problèmes techniques
2018	Juillet	Dépannage de la climatisation
	24 septembre	Mise en marche de la climatisation
	13 novembre	Changement d'un ventilateur du four de la chromatographie
	Fin novembre	Changement du filament
2019	23 janvier	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	Mi-février	Problème avec le logiciel du spectromètre
	Fin mars	Nouveau logiciel + changement des joints de la vanne passeur
	Début avril	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	24 mai	Maintenance annuelle des armoires électriques
	21 juin	Coupure électrique car armoire électrique grillée
	Mi-juillet	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie + fuite au niveau de la vanne passeur
	Fin juillet	Problème au niveau de l'armoire électrique du spectromètre + climatisation en panne
	Fin août	Remise en marche de la climatisation
	25 septembre	Mauvaise séparation des pics et instabilité dans les références
	10 octobre	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	7 novembre	Changement de la membrane de la vanne d'entrée du spectromètre
	5 décembre	Sortie de pics très irrégulière
	13 décembre	Intervention sur l'armoire électrique
2020	10 mars	Confinement
	2 juin	Changements de la vanne d'entrée du spectromètre et de l'huile de la pompe primaire, saturation masse 30
	16 juillet	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	24 août	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	25 août	Remplacement du ventilateur en bas de pyrolyse
	6 novembre	Problème de thermocouple
	8 décembre	Changement du thermocouple
2021	5 février	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	11 février	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	26 février	Problème de diamètre des colonnes céramiques détecté
	6 avril	Arrêt dû à la COVID 19
	12 mai	Coupure annuelle d'électricité
	6 juillet	Renouvellement du tamis moléculaire de la chromatographie
	23 juillet	Fente dans la colonne céramique, fuite de He
	27 août	Dysfonctionnement du four de la pyrolyse (panne)

**Tableau 2** – Temps que requiert chaque étape expérimentale.

Étapes expérimentales	Temps en seconde par échantillon	Temps en jour par étape	Travail expérimental que j'ai réalisé lors de ma thèse	Nb d'échantillons par étape
Terrain	2s/ech	2 jours	J'ai participé à la campagne de terrain de 2019	10 carottes
Ponçage/ Décollage	1s/ech	11 jours	J'ai décollé de leur support les carottes de SAI et j'ai poncé et décollé les carottes de REM	11 carottes
Datation/ Pointage	2s/ech	15 jours	J'ai daté et pointé les carottes de REM	10 carottes
Découpe	180s/ech	30 jours	J'ai découpé l'ensemble des carottes	2594 ech
Broyage	/	/	Je réalisé peu de broyage	/
Mise en sachet	240s/ech	24 jours	J'ai réalisé tous les sachets	2594 ech
Extraction chimique	1740s/ech	53 jours	J'ai fait toutes les chimies	12 chimies
Récupération de la cellulose des sachets	120s/ech	12 jours	J'ai vidé tous les sachets	2594 ech
Sonotrode	60s/ech	20 jours	J'ai sonotrodé tous les échantillons	2194 ech
Lyophilisateur	26s/ech	16 jours	J'ai lyophilisé tous les échantillons	2194 ech
Pesée	300s/ech	67 jours	J'ai pesé tous les échantillons et la majorité des références (les autres ont été pesées par Monique Pierre, Michel Stievenard et Juliette Taieb)	3034 ech (avec double) + 2560 CC31
Spectromètre	420s/ech	83 jours	J'ai lancé les analyses de la majorité des échantillons (avec l'aide au début de Monique Pierre et Michel Stievenard)	3034 ech (avec double) + 2560 CC31
Temps total	<b>3091s/ech</b> <b>52min/ech</b>	<b>333 jours</b> <b>~ 2,5 ans</b>		

### 5.3 Corrections appliquées aux échantillons

La pyrolyse à haute température s'est avérée être une technique appropriée et fiable pour la détermination du rapport isotopique du carbone dans la cellulose simultanément à l'analyse du rapport isotopique de l'oxygène, bien qu'un effet isotopique lié à la conversion non statistique du carbone organique en CO puisse altérer les résultats pour le carbone (Knöller et al., 2005). Cette déficience a été corrigée en ajustant les résultats de la pyrolyse à haute température à l'aide d'une régression combustion (EA) - pyrolyse (TC/EA) précédemment obtenue avec des paires de mesures, comme proposé dans Woodley et al. (2012). Les rapports isotopiques du carbone ajustés sont équivalents à ceux qui auraient été obtenus par combustion.

### 5.4 Statistiques chronologiques, modèle de reconstruction et analyse spectrale

Plusieurs statistiques descriptives ont été calculées pour évaluer la qualité des séries et la cohérence entre elles. Je les liste et les définis dans les lignes qui suivent :

- Le coefficient de Pearson ( $r$ ) est un indice statistique qui exprime l'intensité et le sens (positif ou négatif) de la relation linéaire entre deux variables quantitatives :

$$r_{a,b} = \frac{cov_{a,b}}{\sigma_a \times \sigma_b} \quad (5.1)$$

Où cov est la covariance entre les variables quantitatives a et b, et  $\sigma$ , les écarts-types de ces mêmes variables.

- RBAR est la mesure de la variance commune entre les séries individuelles d'une série moyenne sur un intervalle de temps commun (Briffa, 1999 ; Wigley et al., 1984). Il peut être rapporté au coefficient de Pearson moyen entre les séries. Calculé sur des tronçons, il illustre les changements dans la force des modèles communs de croissance des arbres au fil du temps.
- L'Expressed Population Signal (EPS) permet d'évaluer dans quelle mesure une série moyenne représente la chronologie hypothétique parfaite constituée d'un nombre infini d'arbres (Wigley et al., 1984). Plus la valeur EPS est élevée, plus la chronologie est considérée comme représentative de la population d'arbres du site :

$$EPS = \frac{RBAR \times N}{(RBAR \times N) + (1 - RBAR)} \quad (5.2)$$

Où N est le nombre de séries individuelles.

- L'autocorrélation ( $\rho$ ) d'une série fait référence au fait que dans une série temporelle ou spatiale, la mesure d'un phénomène à un instant t peut être corrélée aux mesures précédentes à t-k :

$$\rho_k = \frac{E((X_t - \mu)(X_{t-k} - \mu))}{\sigma^2} \quad (5.3)$$

Où E est l'espérance mathématique, X est une variable et  $\mu$  la moyenne.

- L'intervalle de confiance (IC) est une plage de valeurs ayant de grandes chances de contenir la valeur d'un paramètre de population inconnu. Il est calculé pour chaque année selon l'équation suivante :

$$IC = \bar{t} \times \frac{\sigma}{\sqrt{N}} \quad (5.4)$$

Où  $t$  est la valeur  $t$  bilatérale de Student. J'ai choisi d'exprimer IC à 95 % de confiance.

- Les données climatiques de la région sont fiables depuis environ 1950, soit depuis 64 ans (R. Villalba, pers. Comm.). Des régressions entre les données isotopiques et climatiques ont été calculées sur cette période de temps (eq. 8.1 et 8.3) et ces équations de régression ont été utilisées pour reconstruire les variations climatiques sur l'ensemble de la période couverte par les données isotopiques, soit 315 ans (voir chapitre 9). Les incertitudes liées à l'utilisation des paramètres de régression ont été évaluées par une méthode bootstrap. La méthode repose sur l'échantillonnage aléatoire des couples de données isotopiques et climatiques de 32 années (la moitié de la période de régression). Une équation de régression est obtenue entre les données climatiques et isotopiques de ces 32 années sélectionnées aléatoirement (période de calibration) et appliquée aux 32 années restantes (période de vérification). La différence entre les valeurs des paramètres climatiques ainsi calculés avec les valeurs mesurées est calculée. L'opération est répétée 1000 fois afin de déterminer l'erreur moyenne. Deux tests (RE pour « Reduction of Error » et CE pour « Coefficient of Efficiency ») ont été effectués afin de vérifier dans quelle mesure les valeurs prédites par le modèle d'étalonnage correspondent aux valeurs observées dans la période de vérification. Le coefficient RE permet de déterminer si une prévision météorologique peut être meilleure que la moyenne des données météorologiques utilisées dans la période de calibration (Lorenz, 1956) :

$$RE = 1 - \left[ \frac{\sum_{i=1}^n (x_i + \hat{x}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i + \bar{x}_c)^2} \right] \quad (5.5)$$

Où  $x_i$  et  $\hat{x}_i$  sont les données instrumentales et calculées de l'année  $i$  de la période de vérification et  $\bar{x}_c$  est la moyenne des données instrumentales utilisées pour la période de calibration.

Le coefficient CE compare l'écart des valeurs calculées aux valeurs mesurées et à la moyenne des valeurs de la période de validation (Briffa et al., 1998) :

$$CE = 1 - \left[ \frac{\sum_{i=1}^n (x_i + \hat{x}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i + \bar{x}_v)^2} \right] \quad (5.6)$$

Où  $\bar{x}_v$  est la moyenne des données instrumentales utilisées pour la période de validation. RE et CE sont utilisés pour estimer la force de la relation linéaire entre les séries observées et reconstruites. Leurs valeurs vont de 1 à  $-\infty$ , où la valeur maximale de 1 indique un ajustement parfait entre les séries chronologiques observées et reconstruites.  $RE > 0$  indique que le modèle (équation de régression) permet de réaliser une reconstruction plus proche de la réalité que la moyenne de la période de calibration. CE diffère de RE uniquement par le remplacement de  $\bar{x}_c$  dans l'équation 5.5 par la moyenne de la période de vérification  $\bar{x}_v$  dans l'équation 5.6. CE est donc une statistique de vérification plus restrictive que RE, car elle constitue une véritable mesure de la variance commune entre les données réelles et les données estimées sur la période de vérification (Briffa et al., 1998). Par convention, des résultats  $> 0$  pour RE et CE ont été interprétés comme signifiant que la reconstruction possède une capacité prédictive et est donc considérée comme acceptable sans autres tests de signification statistique (par exemple Briffa et al.,



1998; Cook et al., 1994; Fritts, 1976; Woodhouse, 1999). Cependant, RE et CE doivent être interprétés avec prudence si les données contiennent une forte autocorrélation ou des tendances (Cook et al., 1994).

- Un modèle de régression multiparamétrique permet la prévision d'une variable quantitative par un ensemble de variables quantitatives (contrairement à une régression linéaire simple qui ne met en jeu que deux variables quantitatives l'une par rapport à l'autre).
- La sélection du modèle de régression multiparamétrique présentant le maximum de correspondance a été basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC; Akaike, 1973) qui évalue la qualité de l'ajustement des modèles statistiques. L'AIC est un compromis entre le biais (différence entre valeurs vraies et reconstruites), qui tend à diminuer avec le nombre de paramètres, et la parcimonie, c'est-à-dire la volonté de décrire les données avec le plus petit nombre de paramètres.
- Des régressions spatiales permettent de déterminer si deux variables sont liées ensemble dans l'espace (même distribution). Elles ont été réalisées à l'aide du site internet KNMI Climate Explorer (<https://climexp.knmi.nl/start.cgi>).
- Afin d'étudier les hautes et basses fréquences, des filtres passe-haut et passe-bas ont été utilisés. Le filtre passe-haut élimine toute dynamique de signal qui se produit sur des échelles de temps plus longues que le seuil appliqué. Le filtre passe-bas lisse le signal, en utilisant un filtre Butterworth dans notre cas. Ces fonctions sont disponibles dans les packages dplR sur R (Bunn, 2010, 2008).
- Dans le but de détecter d'éventuelles ruptures dans les signaux, le package strucchange (Zeileis et al., 2003, 2002) a été utilisé.
- Pour identifier les principaux modes oscillatoires dans nos reconstructions, nous avons effectué plusieurs analyses spectrales. L'analyse spectrale Multi Taper Method (MTM; Mann and Lees, 1996) a été utilisée pour détecter les cycles significatifs. Nous avons également effectué des analyses en ondelettes simples et croisées (Grinsted et al., 2004) pour évaluer les signaux spectraux significatifs dans les domaines temporel et fréquentiel. Les analyses ont été réalisées sur R avec les packages astrochron (Meyers, 2014) et biwavelet (Gouhier et al., 2013).
- Pour identifier les événements extrêmes contenus dans nos reconstructions, une approche basée sur les percentiles a été utilisée. Les événements extrêmes correspondent aux valeurs supérieures au 90<sup>ème</sup> percentile (P90) ou inférieures au 10<sup>ème</sup> percentile (P10).
- A l'aide du package SplitR lié au modèle HYPPLIT, des retro-trajectoires des masses d'air ont été tracées entre le 1er mai et le 25 octobre pour une altitude de 1500 m. Nous ne sommes pas allés au-delà du 25 octobre pour éviter tout problème avec le passage à l'heure d'hiver. Les retro-trajectoires partent de SAI toutes les heures entre 1h et 23h et parcourent une distance de 72h, soit trois jours. Seules les trajectoires des masses d'air ayant apporté des précipitations nous intéressent. Le cycle diurne ayant peu d'impact sur les trajectoires, une trajectoire moyenne par jour a été calculée.

## 5.5 Données sur le climat de la région utilisées dans cette thèse

Nous avons cherché et sélectionné un ensemble de données climatiques de la région issues de différentes bases de données afin de les comparer à nos résultats ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  dans les cernes d'*A. araucana* voir chapitre 8), et, dans certains cas, de déterminer les relations de transferts entre nos résultats et ces paramètres.

### 5.5.1 Paramètres climatiques

Dans la région de Sainuco et Remeco, il n'y a pas d'enregistrement météorologique long et continu. La station météorologique la plus proche et fiable est celle de San Carlos de Bariloche (41°05'S, 71°21'O), à 250 km au Sud de notre zone d'étude. J'ai donc utilisé les données météorologiques des deux points de grille les plus proches de chaque site d'échantillonnage, tirées de la base de données maillées CRU TS 4.03 (38.75°S-71.25°O et 39.25°S-71.25°O pour REM, 38.75°S-70.75°O et 39.25°S-70.75°O pour SAI; Harris et al., 2020; <https://cru-data.uea.ac.uk/cru/data/hrg/>). Les températures mensuelles maximales et minimales ( $T_{max}$ ,  $T_{min}$  en °C), les précipitations (PRE, en mm), le couvert nuageux (CLD, en %) et la pression de vapeur ambiante (AVP, en hPa) entre 1901 et 2018 ont été récupérées. Le déficit mensuel de pression de vapeur ( $VPD_{max}$ ) a été calculé comme la différence entre la pression de vapeur saturante (SVP) mensuelle et AVP.  $SVP_{max}$  en hPa est calculée avec l'équation de Tetens, 1930 :

$$SVP_{max} = 6,108 \times e^{\frac{17,27 \times T_{max}}{237,3 + T_{max}}} \quad (5.7)$$

$VPD_{moy}$  a également été calculé, en utilisant  $SVP_{moy}$  (moyenne de la  $SVP_{max}$  et de la  $SVP_{min}$ ). Ses variations sont très similaires à celles de  $VPD_{max}$  (coefficient de corrélation de 0,97), qui sera préféré dans la suite de ce mémoire par cohérence avec l'utilisation de  $T_{max}$ .

L'indice de sécheresse standardisé de précipitation - évapotranspiration 2, c'est-à-dire intégrant deux mois (SPEI2, sans dimension), a été extrait de 1901 à 2018 (Vicente-Serrano et al., 2010; <https://spei.csic.es/>), ainsi que le flux mensuel de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR,  $\text{W}/\text{m}^2$ ) entre 1983 et 2007 du jeu de données NASA/GEWEX Surface Radiation Budget Release 3.0 (<https://asdc.larc.nasa.gov/project/SRB>).

### 5.5.2 Modes climatiques et circulation atmosphérique

À partir d'ERA5 (la cinquième génération de réanalyse du climat mondial du Centre Européen pour les Prévisions Météorologiques à Moyen Terme (CEPMMT) couvrant la période de janvier 1950 à aujourd'hui; Hersbach et al. (2020); <https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp!/dataset/reanalysis-era5-single-levels-monthly-means?tab=form>), nous avons extrait la température maximale atmosphérique à 2 m au-dessus du sol ( $T2m$ , en K), la pression de surface à 850

mb (SLP, en Pa) et le vent zonal à 850 mb ( $u$ , en m/s). La température des eaux océaniques de surface (SST) a été extraite des reconstructions de Extended Reconstructed Sea Surface Temperature (ERSST) version 5 (Huang et al., 2017a; <https://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCDC/.ERSST/.version5/>).

Pour des périodes plus longues (au-delà de 1974), nous avons utilisé la reconstruction de l'indice ENSO sur 1100 ans de Li et al. (2011) (<https://www.ncei.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/reconstructions/enso-li2011.txt>). Pour le SAM, nous avons utilisé les indices calculés avec SLP du projet 20CR V2c (The Twentieth Century Reanalysis Project; [https://psl.noaa.gov/data/20thC\\_Rean/timeseries/monthly/SAM/](https://psl.noaa.gov/data/20thC_Rean/timeseries/monthly/SAM/)) à partir des différences de pression à 40°S et 65°S. La série couvre la période 1851-2011. Nous avons également utilisé les indices de SAM obtenus avec ERA5 pour la période récente 1979-2014. Différents indices pour délimiter la cellule de Hadley de la cellule de Ferrel ont été utilisés et listés dans Staten et al. (2018). Pour cette étude, nous avons retenu :

- P-E mensuel de 1979 à l'actuel, basé sur les réanalyses ERA-interim (ERAi), qui correspond à la latitude du passage par zéro des précipitations (P) moins l'évaporation (E). Nous avons également P-E mensuel de 1900 à 2010 basé sur les réanalyses ERA20C et P-E mensuel de 1851 à 2014 du projet NOAA – CIRES – 20CVR2 (20CVR2).
- PSI ( $\Psi_{500}$  dans Staten et al. (2018)) mensuel de 1979 à l'actuel, basé sur les réanalyses ERA-interim (ERAi), qui correspond à la limite subtropicale de la circulation de Hadley délimitée par la fonction de courant de masse méridional. Nous avons également PSI mensuel de 1900 à 2010 basé sur les réanalyses ERA20C et PSI mensuel de 1851 à 2014 du projet NOAA – CIRES – 20CVR2 (20CVR2).
- PS annuel (SLP dans Staten et al. (2018)) annuel de 1979 à l'actuel, basé sur les réanalyses ERAi, qui correspond à la latitude du maximum de pression au niveau de la mer subtropicale.
- UAS (Us dans Staten et al. (2018)) annuel de 1979 à l'actuel, basé sur les réanalyses ERAi, la latitude subtropicale où le vent zonal moyen de proche surface devient d'Ouest.

### 5.5.3 Simulations isotopiques

Nous avons utilisé les résultats des simulations isotopiques du modèle ECHAM6-wiso (résolution horizontale de  $0,9^\circ \times 0,9^\circ$  et 95 niveaux verticaux) guidées par les réanalyses ERA5 sur la période 1979 à l'actuel (Cauquoin and Werner, 2021) pour les comparer à nos données isotopiques. Alexandre Cauquoin a extrait les résultats des simulations pour SAI et REM au point de grille le plus proche de chaque site. Le  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  des *A. araucana* a été comparé au  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  (valeurs moyennes mensuelles pondérées par les valeurs mensuelles en précipitations) et au  $\delta^{18}\text{O}$  de l'eau du sol moyen ( $\delta^{18}\text{O}_{sol}$ ) calculés par ECHAM6-wiso, ainsi qu'au  $\delta^{18}\text{O}$  obtenu pour cinq couches différentes, de C1 en surface à C5 en profondeur, dont les limites inférieures sont :

- C1 : 6,5 cm
- C2 : 31,9 cm
- C3 : 123,2 cm
- C4 : 413,4 cm
- C5 : 983,4 cm



## 6 | Synthèse sur les largeurs de cernes

### Objectifs :

- Faire une synthèse des études TRW en Patagonie.
- Proposer des hypothèses permettant d'expliquer que TRW corrèle avec les conditions climatiques de l'année précédente.

### Interprétations :

- Le décalage d'un an entre la température et la croissance semble davantage concerner les gymnospermes (hors *A. chilensis*) et les sites localisés au Nord de la Patagonie.
- Nous supposons que ce décalage peut être dû à la remobilisation des réserves, constituées les années précédentes, lors de l'élargissement cellulaire, et/ou à la production d'hormones de croissance par des organes formés lors des saisons de croissance précédentes.

**English :****Objectives :**

- To make a synthesis of the TRW studies in Patagonia.
- To propose hypotheses to explain that TRW correlates with the climatic conditions of the previous year

**Take Home messages :**

- The one-year lag between temperature and growth seems to concern gymnosperms (excluding *A. chilensis*) and sites located in northern Patagonia.
- We assume that this delay may be due to the remobilisation of reserves built up in previous years during cell enlargement and/or to the production of growth hormones by organs formed during previous growth seasons.

**Español :****Objetivos :**

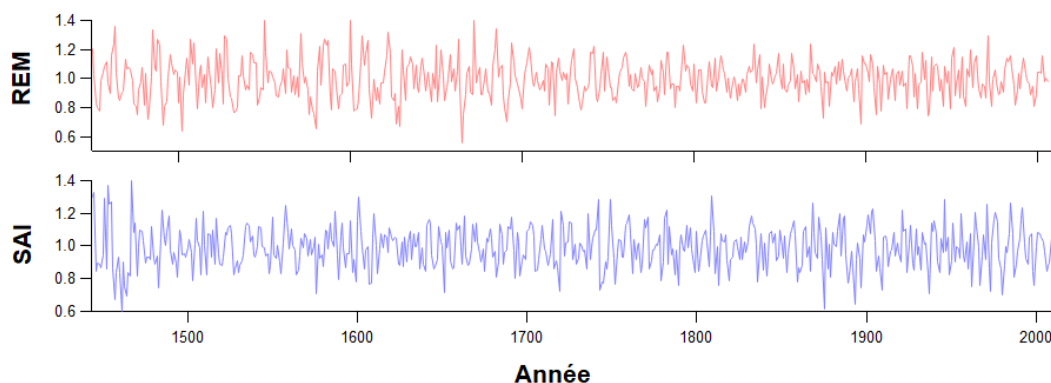
- Hacer una síntesis de los estudios de ancho de anillo en la Patagonia
- Proponer hipótesis para explicar por qué el ancho de anillo se correlaciona con las condiciones climáticas del año anterior.

**Para recordar :**

- El desfase de un año entre la temperatura y el crecimiento parece afectar a las gimnospermas (excluyendo a *A. chilensis*) y a los lugares situados en el norte de la Patagonia.
- Suponemos que este retraso puede deberse a la removilización de las reservas acumuladas en años anteriores durante la ampliación de las células, y/o a la producción de hormonas de crecimiento por parte de los órganos formados durante temporadas de crecimiento anteriores.

## 6.1 Corrélations entre la température et les largeurs de cernes des *A. araucana*

La première reconstruction des températures d'été à partir des largeurs de cernes d'*A. araucana* de Patagonie a été réalisée par Villalba et al. (1989). Elle couvre la période 1500-1973 et repose sur l'existence d'une corrélation significative et négative entre les largeurs de cernes et la température de la saison de croissance de l'année précédente. Mundo et al. (2012a) ont repris sept chronologies issues de LaMarche Jr et al. (1979) et Villalba et al. (1989) et ont ajouté dix nouvelles chronologies obtenues grâce à plusieurs campagnes de terrain entre 2005 et 2008. Parmi ces chronologies, nous trouvons celle de REM (Fig. 6.1). Celle de SAI a été obtenue ultérieurement. Les dix-sept chronologies présentent un signal commun sur la période comprise entre 1676 et 1974, ce qui suggère un forçage climatique commun à toute la région (entre 39°50'S et 39°37'S). A nouveau, une relation inverse a été observée entre les largeurs de cernes et les températures de l'été et l'automne précédents. Le même constat a été fait par Muñoz et al. (2014), Hadad et al. (2015) et Hadad and Roig (2016) qui ont étudié des *A. araucana* des deux côtés des Andes, avec des corrélations négatives et significatives entre les largeurs de cernes et la température de la saison de croissance précédente et, parfois mais moins fortes, avec celle de la saison en cours. En résumé, d'après toutes ces études, la croissance des *A. araucana* de l'année en cours est influencée par les températures estivales de la saison de croissance précédente.



**Figure 6.1** – Chronologies standardisées des largeurs de cernes d'*A. araucana* pour REM et SAI.

## 6.2 Corrélations entre la température et les largeurs de cernes d'autres espèces

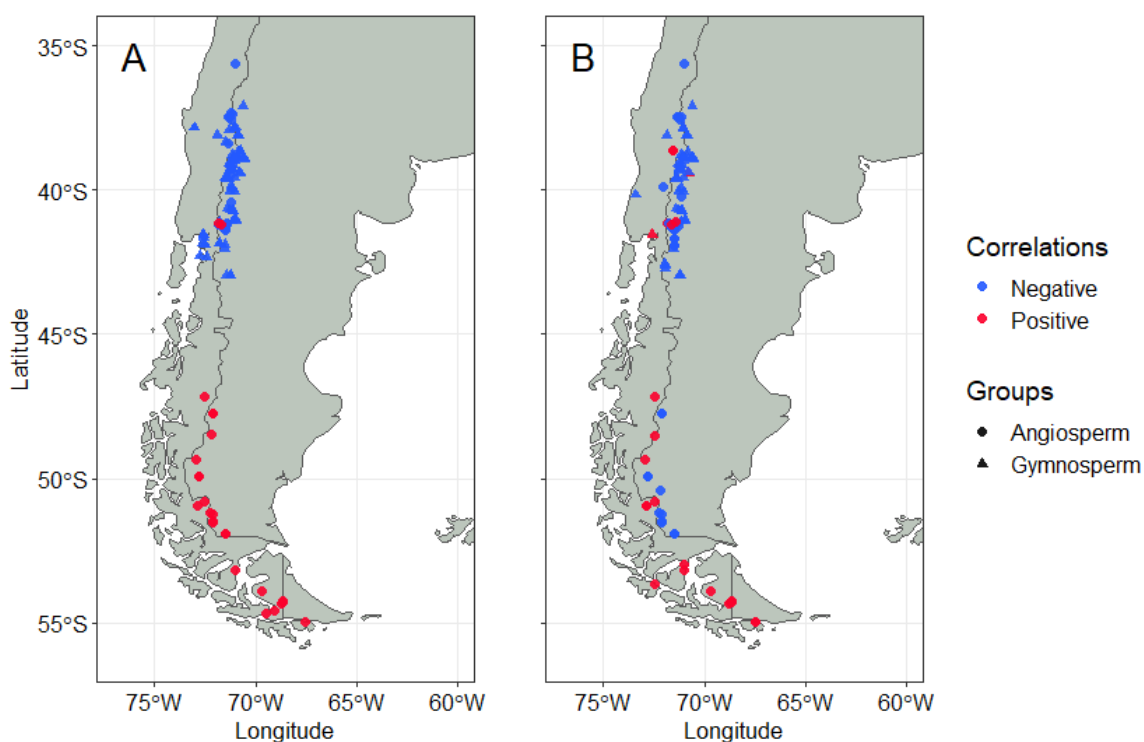
Nous avons cherché dans la littérature si ce décalage temporel existait également chez d'autres espèces (*F. cupressoides*, *A. chilensis* et plusieurs espèces de *Nothofagus*) qui se développent en Amérique du Sud à une latitude supérieure à 35°S, c'est-à-dire en domaine extratropical. Les sites étudiés dans les différentes publications citées ci-après sont localisés dans la figure 6.2. Le même effet de décalage, avec une croissance affectée par la température de

l'année précédente plus que par la température de l'année en cours, a aussi été observé chez d'autres espèces de gymnospermes sud-américaines telles que les *F. cupressoides* (Lara et al., 2020; Urrutia-Jalabert et al., 2015c; Villalba et al., 1996; Villalba et al., 1990) ou les *A. chilensis* (Mundo et al., 2010; Villalba et al., 1998; Villalba and Veblen, 1996; Villalba, 1995), deux espèces localisées entre 35°S et 44°S le long des deux flancs de la cordillère des Andes (Veblen, 1995). Le long de la chaîne de montagnes poussent également des espèces angiospermes, notamment le genre *Nothofagus* comptant une dizaine d'espèces sur le continent sud-américain (Amigo and Rodríguez-Gutián, 2011), dont quatre dans les Andes patagoniennes. Pour l'espèce *Nothofagus dombeyi*, qui est celle répartie le plus au Nord, entre 36°S et 47°S, Suarez et al. (2015) ont mis en évidence, là encore, une relation inverse entre les températures de la saison de croissance précédente, notamment en février, et TRW. Au Sud de 49°S jusqu'à l'extrémité du continent, la croissance des *Nothofagus betuloides* a été reliée aux températures automnales de l'année précédente, mais positivement (Fuentes et al., 2019). Les deux espèces ne sont donc pas influencées de la même manière par les variations de température. Les *Nothofagus pumilio* sont distribués tout le long de la chaîne andine, entre 35°S et 55°S. Au Nord de 41°S, TRW est corrélée négativement avec les températures de la saison de croissance précédente : températures du printemps et de l'été au Nord de 37° 50'S (Lara et al., 2001; Sangüesa-Barreda et al., 2019) et température de la fin de l'été entre 37°S et 41°S (Sangüesa-Barreda et al., 2019). Au Sud de 41°S, la relation entre la température et la largeur des cernes des *N. pumilio* change de signe. Entre 41°S et 50°S, la corrélation avec la température a lieu de la fin du printemps au début de l'automne (Villalba et al., 2003). Au Sud de 50°S, la corrélation est décalée à l'automne et au début de l'hiver austral (Aravena et al., 2002). Quant aux *Nothofagus antarctica*, la plus forte corrélation entre TRW et la température de la saison de croissance précédente est positive et a lieu en hiver (Vettese et al., 2020). En somme, d'après les études réalisées sur plusieurs espèces de gymnospermes et angiospermes, la croissance des gymnospermes est liée à la température de la saison de croissance précédente tandis que celle des angiospermes dépend de la température de la saison de croissance précédente et de celle de la saison de croissance en cours. Selon les études effectuées sur les *Nothofagus*, notamment les *N. pumilio*, l'influence négative ou positive de la température de la saison de croissance précédente sur TRW dépendrait en partie de la latitude (négative vers les basses latitudes, positive vers les hautes latitudes). La période d'influence de la température se décale également dans les saisons en fonction de la latitude (printemps-été vers le Nord, automne-hiver vers le Sud).

L'influence de la température de la saison de croissance en cours sur TRW des *A. araucana* est négative mais plus faible que celle des températures de la saison de croissance précédente et décalée vers le printemps/début de l'été (Hadad and Roig, 2016; Mundo et al., 2012a; Rozas et al., 2019) (Fig. 6.2B). Plus rarement, la corrélation peut être positive en janvier (Hadad et al., 2015; Muñoz et al., 2014). Concernant les autres gymnospermes, une relation inverse est obtenue entre octobre et mars pour les *F. cupressoides* (Urrutia-Jalabert et al., 2015c; Villalba et al., 1996) et entre novembre et mars pour les *A. chilensis* (Villalba, 1995; Villalba et al., 1998; Villalba and Veblen, 1996). C'est également le cas pour les *N. dombeyi* avec des corrélations négatives observées entre novembre et février mais principalement en décembre qui sont plus fortes que celles trouvées avec les températures de l'année précédente (Suarez et al., 2015). Le signe de la corrélation change pour les *N. betuloides* et les sites sans corrélation entre TRW et les températures de l'année précédente qui présentent à présent une corrélation positive (Fuentes et al., 2019). Si les espèces citées au-dessus gardent pour la plupart le même signe de corrélation (saisons de croissance précédente et en cours), c'est moins le cas pour les *N. pumilio*. Au Nord de 37° 50'S, la relation entre la température de l'année en cours et TRW est négative. Elle s'étend de novembre où elle est la plus forte (Lara et al., 2001) jusqu'en janvier



(Lara et al., 2005). Elle change ensuite plusieurs fois de signe entre 38°S et 43°S, s'étendant de novembre à janvier mais pouvant aller jusqu'en avril (Lara et al., 2001 ; Lavergne et al., 2015 ; Sangüesa-Barreda et al., 2019 ; Villalba et al., 2003 Villalba et al., 1997). Au Sud de 43°S, les corrélations sont essentiellement positives et marquées en décembre-janvier (Aravena et al., 2002 ; Lara et al., 2005 ; Villalba et al., 2003) sauf pour l'étude de Masiokas and Villalba (2004) où elles sont négatives. Quant aux *N. antarctica*, la corrélation entre TRW et la température de la saison de croissance actuelle est négative et élevée en décembre. En résumé, au Nord de 41°S, la température semble avoir plus d'influence au printemps, au début de la saison de croissance. Au Sud de 41°S, c'est la température d'été qui semble exercer un contrôle sur la croissance.



**Figure 6.2** – Carte montrant le signe des corrélations entre TRW des *A. araucana*, *F. cupressoides*, *A. chilensis* et plusieurs espèces de *Nothofagus* de Patagonie et A) la température de la saison de croissance précédente, B) la température de la saison de croissance en cours. Corrélation positive : rouge, corrélation négative : bleu. Une différence est faite entre les angiospermes (points) et les gymnospermes (triangles).

Le sens d'influence de la température sur les différentes espèces semble donc dépendre en partie de la latitude avec un effet plutôt positif sur TRW aux hautes latitudes et plutôt négatif aux moyennes latitudes, qu'il s'agisse des températures de la saison de croissance précédente ou de celles de la saison de croissance en cours. L'influence positive de la température est donc visible dans les sites de haute latitude soumis à des conditions de croissance plus rudes et une saison estivale plus courte. A l'inverse, la température peut devenir une contrainte à la croissance pour les sites plus au Nord aux conditions de croissance plus faciles. Il n'est d'ailleurs pas exclu que dans les régions plus chaudes du Nord de la Patagonie ce soit un problème d'aridité exacerbé par l'augmentation de la température qui soit un frein à la croissance des arbres (Mundo et al.,

2010, Rodríguez-Catón et al., 2016). Le décalage dans la saison des corrélations entre croissance et température en fonction de la latitude est vraisemblablement dû au gradient de température latitudinal et au fait que la saison de croissance commence plus tard aux hautes latitudes.

La dépendance de la croissance à la température de la saison précédente ou en cours est peut-être d'origine phylogénétique. La croissance des gymnospermes semble, en effet, davantage affectée par les conditions de l'année précédente et celle des angiospermes par les conditions en cours. Toutefois, les deux sous-embranchements ne sont pas répartis uniformément en latitude. Les gymnospermes dominent au Nord de la Patagonie quand les angiospermes sont prépondérantes dans le Sud. La dichotomie gymnosperme/angiosperme cache peut-être un effet lié au gradient climatique (de plus chaud et plus sec au Nord à plus frais et plus humide au Sud).

### 6.3 Pourquoi la croissance est-elle conditionnée par les conditions de l'année précédente ?

Les séries TRW des gymnospermes situées entre 36°S et 43°S corrélaient davantage avec la température de la saison de croissance précédente. En termes de croissance, la performance d'un arbre peut dépendre, au moins partiellement, des réserves faites les années précédentes. Nous avons vu dans la partie 3.1.3 que les GNS soutiennent les processus métaboliques du cambium, dont la production de bois. Au début de la saison de croissance, la concentration de GNS augmente et atteint son maximum lorsque la demande en ressources est la plus élevée. C'est également à ce moment qu'un grand nombre de cellules du xylème sont en phase d'élargissement et d'épaississement de la paroi cellulaire (Simard et al., 2013). La forte demande saisonnière en GNS provoque donc probablement la remobilisation des glucides stockés les années précédentes (Helle and Schleser, 2004). La croissance peut également s'appuyer sur des structures du passé (aiguilles, bourgeons, racines, aubier) qui peuvent être vieilles de plusieurs années, et porter certaines informations sur les conditions des périodes au cours desquelles elles ont été fabriquées (Zweifel and Sterck, 2018). Ces structures passées peuvent être des sites de production d'hormones essentielles à la formation des cellules du xylème (Buttò et al., 2020). En effet, la xylogénèse est divisée en cinq étapes majeures (voir 2.2.4). La deuxième est l'élargissement des cellules qui est considéré comme le début de la croissance radiale et, donc, l'étape clé pour TRW. Elle est régulée par des phytohormones, notamment l'AIA (Taiz and Zeiger, 1998) (voir 2.2.6). Cependant, la production d'AIA a lieu dans les primordia foliaires (état rudimentaire des organes feuilles) et les jeunes feuilles, racines ou graines en développement (Brumos et al., 2018; Davies, 2010; Ljung et al., 2005; Zhao, 2010), dont le développement débute à la fin de la saison de croissance précédente. TRW est donc influencé par la quantité d'hormones, qui elle-même dépend du nombre d'organes qui se sont plus ou moins développés l'année précédente en fonction des conditions météorologiques. Ces organes entrent en dormance pour passer l'hiver en attendant la saison de croissance suivante. Cette régulation de la croissance par des facteurs internes peut expliquer la corrélation entre TRW et les conditions météorologiques de l'année précédente via les sites de production d'hormones.

Les corrélations entre TRW et les conditions météorologiques de l'année en cours mises en évidence pour différentes espèces peuvent être liées à des facteurs externes. En effet, pour un déficit hydrique croissant, l'élargissement cellulaire est d'abord inhibé, puis la division cellulaire l'est aussi. (Abe et al., 2003; Abe and Nakai, 1999; Jyske et al., 2010). L'état hydrique de l'année en cours a donc une influence directe sur la croissance du cerne.

## 6.4 Conclusion

Nous avons vu dans ce chapitre que la croissance des cernes d'*A. araucana* est liée à la température de la saison de croissance précédente. C'est aussi le cas d'autres espèces de gymnospermes tels que les *F. cupressoides* et ou d'angiospermes au Nord de la Patagonie comme les *N. dombeyi*. Pour expliquer ce décalage temporel d'un an, nous faisons deux hypothèses. La première implique une remobilisation des réserves pour satisfaire la forte demande de GNS lors du pic de croissance. La seconde fait intervenir les hormones de croissance qui stimulent les différentes étapes de la xylogénèse, notamment l'élargissement cellulaire. Dans le chapitre suivant, nous tentons de déterminer si l'une de ces hypothèses, voire les deux, est correcte via une petite étude isotopique intra-cerne. Cette dernière nous permettra, par ailleurs, de valider ou non notre protocole, expérimental qui n'implique pas la séparation du bois initial.



## 7 | Physiologie

### Objectifs :

- Valider notre protocole expérimental.
- Comparer Sainuco et Remeco entre eux, aussi bien les niveaux isotopiques que les variations interannuelles pour évaluer l'incidence des conditions de site sur les enregistrements isotopiques.
- Comparer les deux sites avec d'autres sites utilisés dans d'autres études s'intéressant aux variations du  $\delta^{13}\text{C}$ , aussi bien au Chili qu'en Argentine, à des latitudes proches pour construire une image spatiale des relations entre paramètres de cernes et climat.

### Interprétations :

- Notre protocole expérimental est validé : le signal isotopique enregistré par la cellulose est représentatif des conditions climatiques de la saison de croissance en cours avec une utilisation limitée voire nulle de réserves 'asynchrones'.
- Le niveau isotopique du  $\delta^{13}\text{C}$  des *A. araucana* est propre à l'espèce et ne dépend pas des conditions environnementales du site étudié ou du protocole expérimental adopté.
- La corrélation forte entre  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  reflète l'homogénéité isotopique régionale du  $\delta^{18}\text{O}$ .
- A cause de l'humidité plus importante sur le flanc Est des Andes par rapport aux plateaux plus à l'Ouest, les variations du  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et le comportement physiologique des arbres de REM ressemblent à ceux des arbres des sites chiliens, tandis que les variations du  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et le comportement physiologique des arbres de SAI ressemblent plus aux autres sites argentins.

**English :****Objectives :**

- To validate our experimental protocol.
- To compare Sainuco and Remeco with each other, both in terms of isotopic levels and interannual variations to assess the impact of site conditions on isotopic records.
- To compare the two sites with other sites used in other studies of  $\delta^{13}\text{C}$  variations, both in Chile and Argentina at similar latitudes, in order to build a spatial picture of the relationships between tree-ring parameters and climate.

**Take Home messages :**

- Our experimental protocol is validated : the isotopic signal recorded by cellulose is representative of the climatic conditions of the growing season with limited or no use of 'asynchronous' reserves.
- The  $\delta^{13}\text{C}$  isotopic level of *A. araucana* is species-specific and does not depend on the environmental conditions of the study site or the experimental protocol adopted.
- The strong correlation between  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  and  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  reflects the regional isotopic homogeneity of  $\delta^{18}\text{O}$ .
- Due to the higher humidity on the eastern flank of the Andes compared to the plateaus further west, the  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  variations and physiological behaviour of REM trees resemble those of trees in Chilean sites, while the  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  variations and physiological behaviour of SAI trees more closely resemble Argentinean sites.

**Español :****Objetivos :**

- Validar nuestro protocolo experimental.
- Comparar Sainuco y Remeco entre sí, tanto en términos de niveles isotópicos como de variaciones interanuales, para evaluar el impacto de las condiciones del sitio en los registros isotópicos
- Comparar los dos sitios con otros sitios utilizados en otros estudios de las variaciones de  $\delta^{13}\text{C}$ , tanto en Chile como en Argentina en latitudes similares, con el fin de construir una imagen espacial de las relaciones entre los parámetros de los anillos de los árboles y el clima.

**Para recordar :**

- Nuestro protocolo experimental está validado : la señal isotópica registrada por la celulosa es representativa de las condiciones climáticas de la estación de crecimiento con un uso limitado o nulo de las reservas "asíncronas".
- El nivel isotópico  $\delta^{13}\text{C}$  de *A. araucana* es específico de la especie y no depende de las condiciones ambientales del lugar de estudio ni del protocolo experimental adoptado.
- La fuerte correlación entre  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  y  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  refleja la homogeneidad isotópica regional de  $\delta^{18}\text{O}$ .
- Debido a la mayor humedad en el flanco oriental de los Andes en comparación con las mesetas más al oeste, las variaciones  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  y el comportamiento fisiológico de los árboles REM se asemejan a los de los árboles de los sitios chilenos, mientras que las variaciones  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  y el comportamiento fisiológico de los árboles SAI se asemejan más a los sitios argentinos.

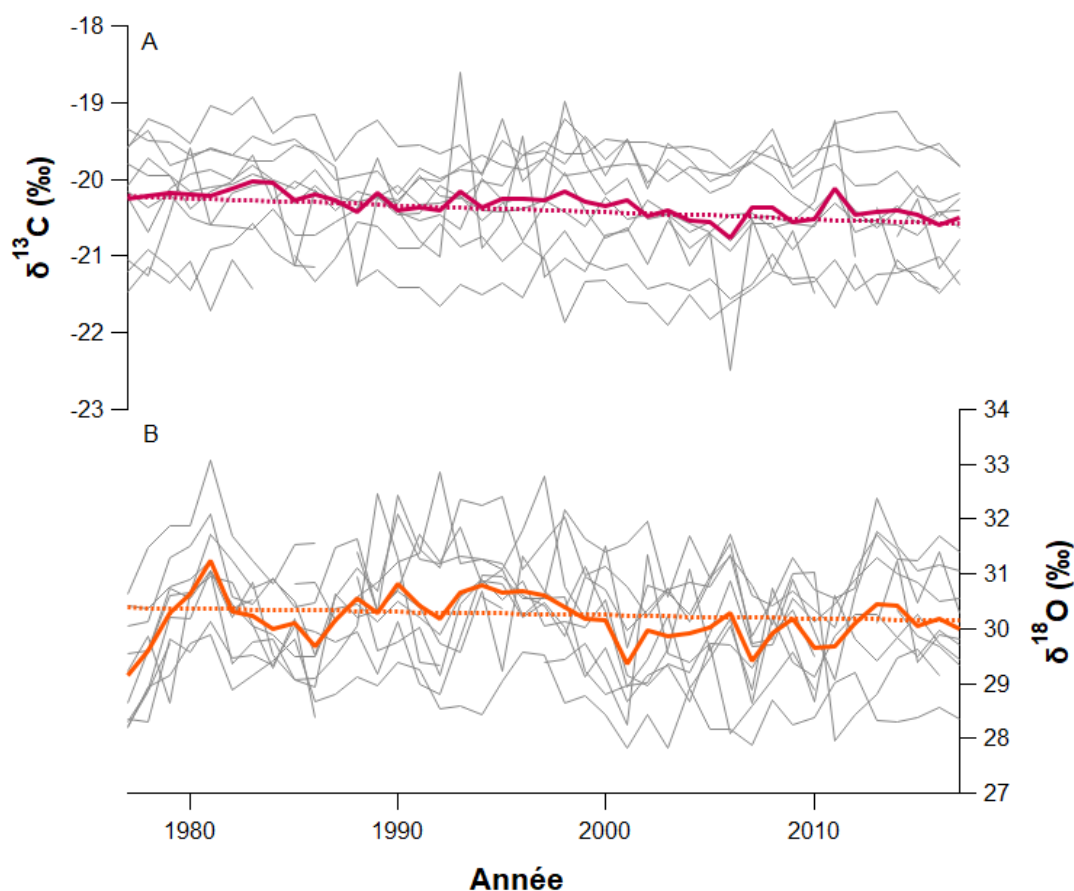
## 7.1 Résultats analytiques

### 7.1.1 Inter-arbre

Les séries de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{18}\text{O}$  réalisées à partir de la cellulose des cernes de carottes issues de dix *A. araucana* ont été mesurées à Sainuco et Remeco (Fig. 5.5) et ont été comparées entre elles pour chacun des sites. Les données isotopiques ont toutes été corrigées de l'effet Suess dû aux émissions de  $\text{CO}_2$  et à la diminution du  $^{13}\text{C}_{atm}$  depuis 1850. Pour effectuer cette correction, les données issues du modèle de correction de Suess pour l'étude des écosystèmes passés de [Dombrosky \(2020\)](#) ont été utilisées. Une fois obtenues et corrigées, nous avons pu commencer l'exploitation scientifique de l'ensemble des données acquises.

#### 7.1.1.1 Remeco

Il existe une faible variabilité commune entre les dix séries de  $\delta^{13}\text{C}$  de REM (Fig. 7.1A), avec un RBAR de 0,05 et un EPS de 0,36 (Tableau 3). Une variabilité commune est légèrement plus visible pour les chronologies de  $\delta^{18}\text{O}$  de REM (Fig. 7.1B), avec un RBAR de 0,29 et un EPS de 0,80. Pour obtenir un IC moyen inférieur à une valeur arbitraire de 0,50 ‰ ([Daux et al., 2018](#)), il faut davantage d'arbres pour  $\delta^{18}\text{O}$  (IC = 0,68 ‰ pour 10 arbres et IC = 0,49 ‰ pour 19 arbres) que pour  $\delta^{13}\text{C}$  (IC = 0,47 ‰ pour 10 arbres), ce qui traduit une plus grande dispersion inter-arbres des valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$ . Les dix séries ont été moyennées en fonction des années pour obtenir deux chronologies moyennes :  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  pour le carbone et  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  pour l'oxygène (Fig. 7.1).



**Figure 7.1** – Variations temporelles des séries isotopiques obtenues pour REM sur la période 1977 - 2017. A) Séries isotopiques du carbone. B) Séries isotopiques de l’oxygène des mêmes arbres. Les courbes grises correspondent aux dix séries et les courbes colorées aux chronologies moyennes : rose pour  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et orange pour  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$ . Les droites en pointillés correspondent aux tendances sur 41 ans de  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$ .

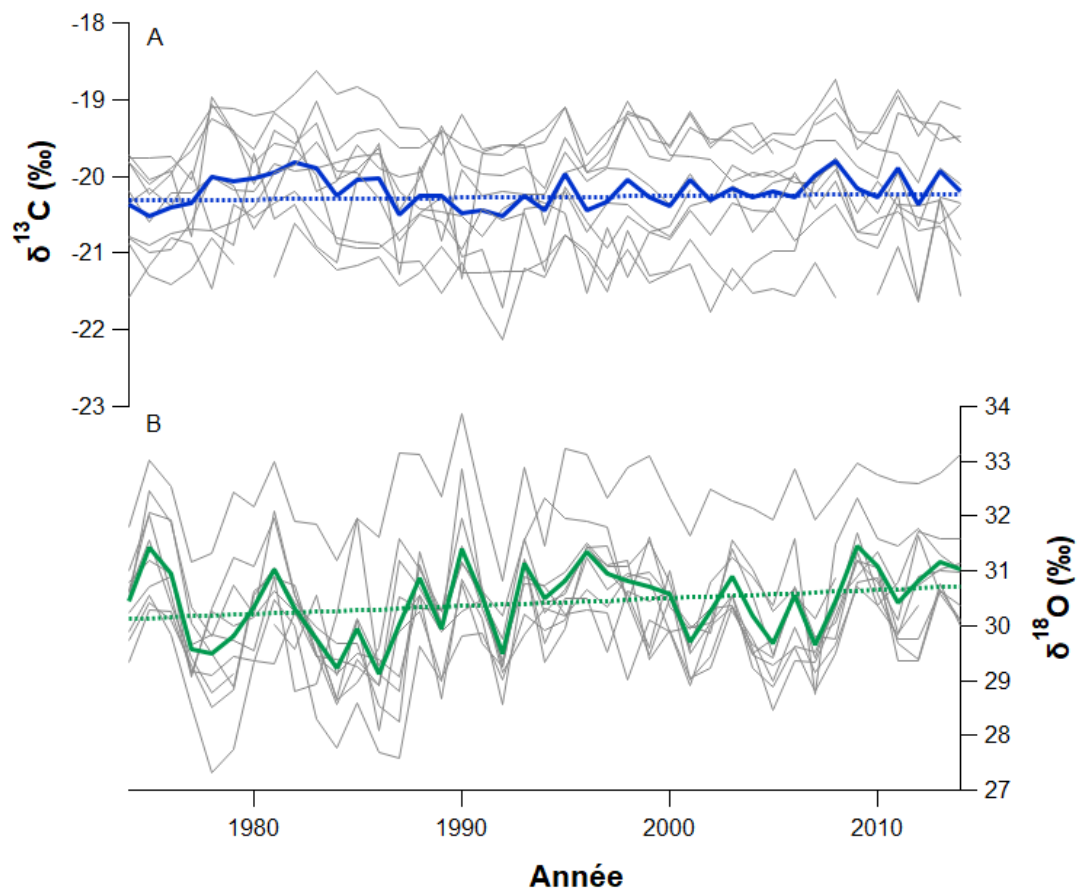
Les moyennes et les écarts-types de  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et de  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  sont respectivement de  $-20,33 \pm 0,66$  ‰ et  $30,18 \pm 0,96$  ‰. Les tendances du  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et de  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  sont toutes deux négatives ( $-0,009$  et  $-0,006$  ‰/an), mais significatives uniquement pour le carbone à un niveau de confiance de 95 %. De 1977 à 2017, le  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  présente une diminution linéaire de  $0,35$  ‰ ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) et le  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  présente une diminution de  $0,24$  ‰ (ns,  $n = 41$ ). Les coefficients d’autocorrélation avec un décalage d’une année sont de  $0,51$  ( $p < 0,05$ ,  $n = 40$ ) et  $0,52$  ( $p < 0,05$ ,  $n = 40$ ) pour le carbone et l’oxygène, respectivement. Entre  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$ , le coefficient de corrélation est de  $0,07$  (ns,  $n = 0,41$ ).

### 7.1.1.2 Sainuco

Il existe une faible variabilité commune entre les dix séries de  $\delta^{13}\text{C}$  de SAI (Fig. 7.2A), avec un RBAR de  $0,22$  et un EPS de  $0,74$  (Tableau 3). Une variabilité commune est davantage visible entre les séries de  $\delta^{18}\text{O}$  de SAI (Fig. 7.2B), avec un RBAR de  $0,54$  et un EPS de  $0,92$ . Pour



obtenir un IC moyen inférieur à 0,50 ‰, il faut, comme à Remeco, davantage d'arbres pour le  $\delta^{18}\text{O}$  (IC = 0,66 ‰ pour 10 arbres et IC = 0,49 pour 18 arbres) que pour le  $\delta^{13}\text{C}$  (IC = 0,49 ‰ pour 10 arbres). Comme pour Remeco, les dix séries ont été moyennées en fonction des années pour obtenir deux chronologies moyennes ou chronologies de site :  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  pour le carbone et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  pour l'oxygène.



**Figure 7.2** – Variations temporelles des séries isotopiques obtenues pour SAI sur la période 1974 - 2014. A) Séries isotopiques du carbone. B) Séries isotopiques de l'oxygène. Les courbes grises correspondent aux dix séries et les courbes colorées aux chronologies moyennes : bleue pour  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et verte pour  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Les droites en pointillés correspondent aux tendances sur 41 ans de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ .

Les moyennes et les écarts-types de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  sont respectivement de  $-20,09 \pm 0,69$  ‰ et  $30,44 \pm 0,94$  ‰. Les tendances du  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et du  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  sont toutes deux positives (0,002 et 0,015 ‰/an), mais non significatives à un niveau de confiance de 95 %. De 1974 à 2014, le  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  présente une augmentation linéaire de 0,13 ‰ (ns, n = 41) tandis que le  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  présente une augmentation de 0,59 ‰ (ns, n = 41). Les coefficients d'autocorrélation avec un décalage d'une année sont de 0,20 (ns, n = 40) et 0,31 ( $p < 0,05$ , n = 40) pour le carbone et l'oxygène, respectivement. Entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , le coefficient de corrélation est de -0,23 (ns, n = 41).

**Tableau 3** – Tableau récapitulatif des résultats obtenus pour les différentes statistiques descriptives.

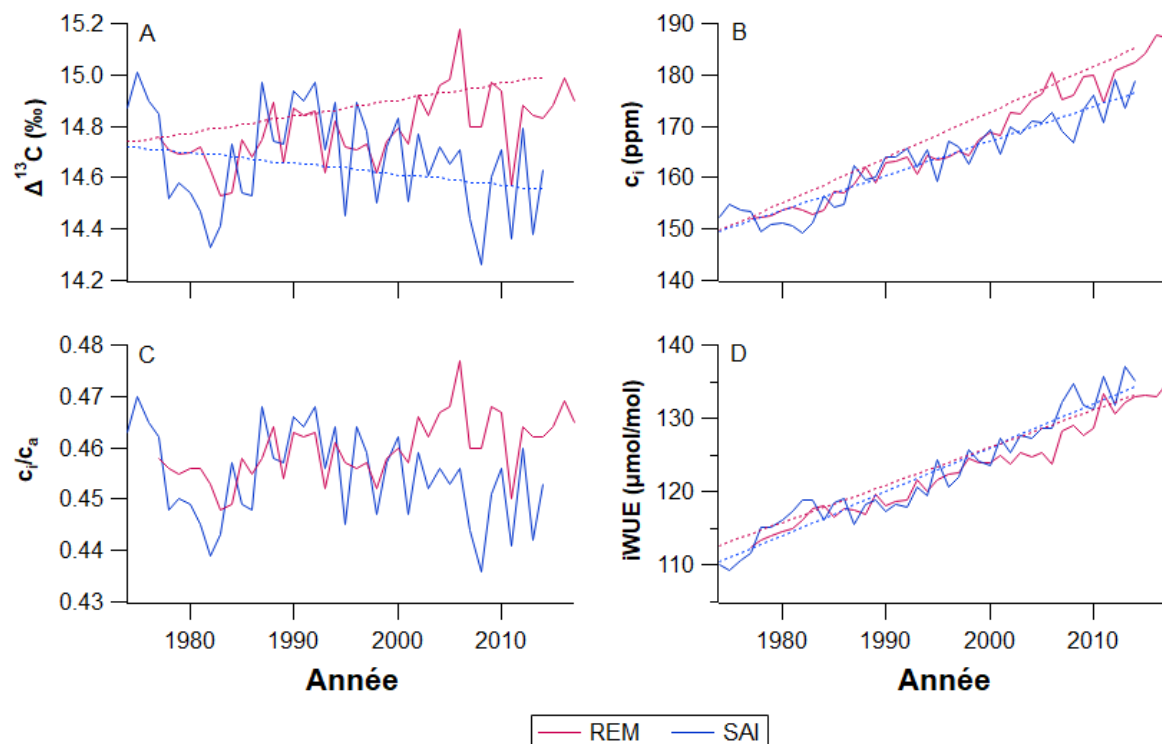
	$\delta^{13}\text{C}_{REM}$	$\delta^{18}\text{O}_{REM}$	$\delta^{13}\text{C}_{SAI}$	$\delta^{18}\text{O}_{SAI}$
RBAR	0,05	0,29	0,22	0,54
EPS	0,36	0,80	0,74	0,92
IC	0,68	0,47	0,49	0,66
Moyenne	-20,33	30,18	-20,09	30,44
±SD	±0,66	±0,96	±0,69	±0,94
Autocorrélation	0,51	0,52	0,20	0,31

### 7.1.1.3 Variations temporelles de $\Delta^{13}\text{C}$ , $c_i$ et iWUE

Les différents paramètres physiologiques cités ci-après sont définis dans la partie 3.1.2.

$\delta^{13}\text{C}$  de REM non corrigé de l'effet Suess diminue de 1.11 ‰ entre 1977 et 2017 ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) parallèlement à  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$  (non montré).  $\Delta^{13}\text{C}_{REM}$  augmente de 0,26 ‰ ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) (Fig. 7.3A).  $c_{iREM}$  augmente proportionnellement à  $c_a$  : +23 % pour  $c_{iREM}$  (Fig. 7.3B) et +20 % pour  $c_a$  ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ), donc  $c_{iREM}/c_a$  augmente très légèrement ( $p < 0,01$ ,  $n = 0,41$ ) (Fig. 7.3C).  $iWUE_{REM}$  présente une pente positive sur l'ensemble de la période : +20,5  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) (Fig. 7.3D).

$\delta^{13}\text{C}$  de SAI non corrigé de l'effet Suess diminue aussi, de 0,70 ‰ entre 1974 et 2014 ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) parallèlement à  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$ .  $\Delta^{13}\text{C}_{SAI}$  diminue mais pas de manière significative à 95 % (Fig. 7.3A).  $c_{iSAI}$  augmente proportionnellement à  $c_a$  : +18 % pour  $c_{iSAI}$  (Fig. 7.3B) et +20 % pour  $c_a$  ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ),  $c_{iSAI}/c_a$  diminue mais pas significativement et peut être considéré comme quasiment constant (Fig. 7.3C).  $iWUE_{SAI}$  présente une pente positive sur l'ensemble de la période : +24,0  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) (Fig. 7.3D).

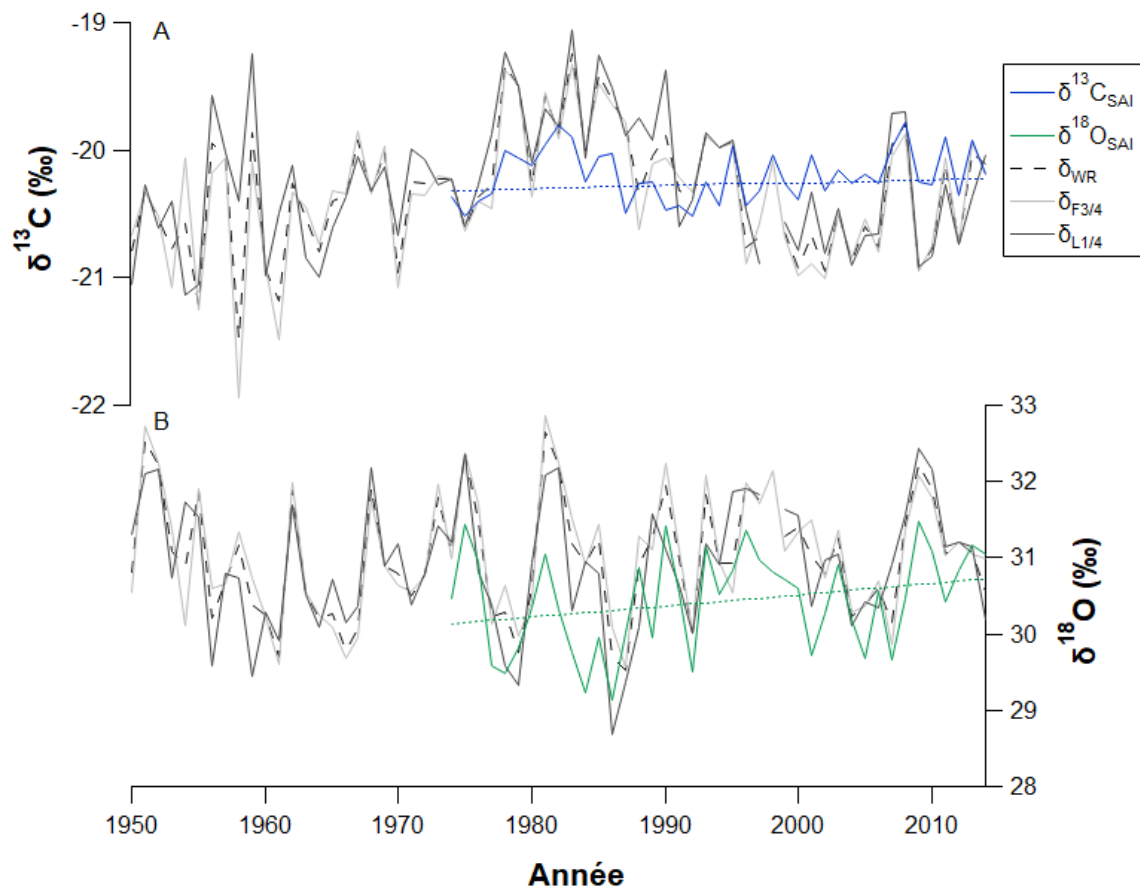


**Figure 7.3** – Variations temporelles pour REM et SAI de A)  $\Delta^{13}C$  (‰), B)  $c_i$  (ppm), C)  $c_i/c_a$  et D)  $iWUE$  ( $\mu\text{mol/mol}$ ). Les droites en pointillées correspondent aux tendances.

### 7.1.2 Intra-cerne

Pour le site de SAI, une carotte (n°104 sur la figure 5.5 ou Test-core) présentant des cernes relativement larges a été utilisée pour explorer les différences/ressemblances isotopiques entre les premiers trois-quarts (F3/4; équivalent au bois initial) et le dernier quart (L1/4; équivalent au bois final) des cernes. Les séries  $\delta^{13}C_{F3/4}$  et  $\delta^{13}C_{L1/4}$  montrent des tendances légèrement positives mais pas significatives entre 1950 et 2014 (Fig. 7.4A). Elles sont fortement et positivement corrélées entre elles ( $r = 0,71$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 64$ ; Fig. 7.5). Elles ont été comparées à  $\delta^{13}C_{SAI}$  sur la période 1974-2014. Le coefficient de corrélation entre  $\delta^{13}C_{SAI}$  et  $\delta^{13}C_{F3/4}$  ( $r = 0,51$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) est un peu plus élevé que celui entre  $\delta^{13}C_{SAI}$  and  $\delta^{13}C_{L1/4}$  ( $r = 0,46$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 40$ ).  $\delta^{13}C$  des cernes entiers ( $\delta^{13}C_{WR}$ ) s'ils n'avaient pas été coupés en deux a été calculé en faisant la somme de  $\delta^{13}C_{F3/4}$  et  $\delta^{13}C_{L1/4}$  pondérée par la masse de cellulose chimiquement extraite de F3/4 et L1/4, et a été comparé à  $\delta^{13}C_{SAI}$ . Le coefficient de corrélation entre  $\delta^{13}C_{SAI}$  et  $\delta^{13}C_{WR}$  est de 0,52 ( $p < 0,001$ ,  $n = 40$ ).

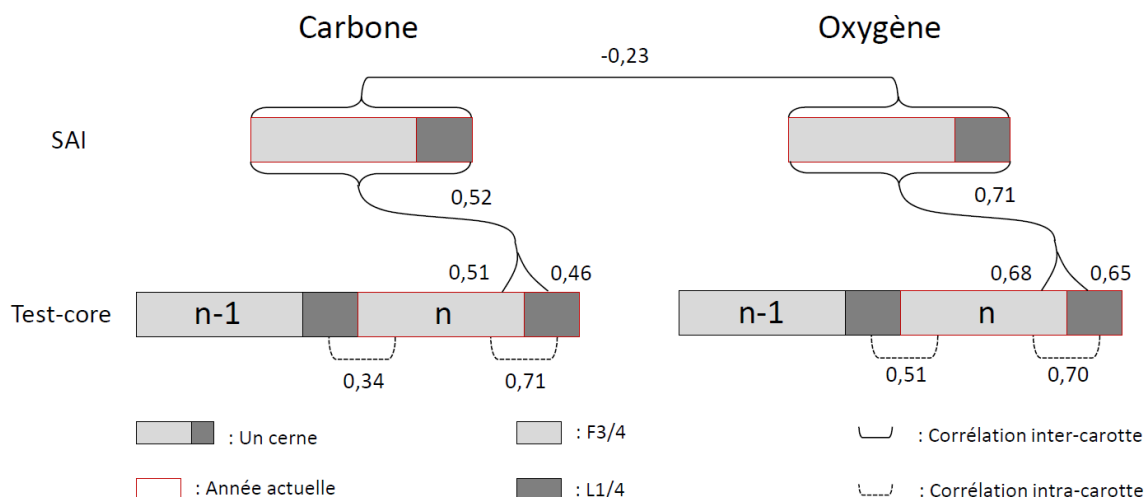
Les deux séries  $\delta^{18}O$  ( $\delta^{18}O_{F3/4}$  et  $\delta^{18}O_{L1/4}$ ) montrent également des tendances légèrement positives, mais non significatives entre 1950 et 2014 (Fig. 7.4B). La corrélation entre  $\delta^{18}O_{F3/4}$  et  $\delta^{18}O_{L1/4}$  est élevée ( $r = 0,70$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 64$ ) (Fig. 7.5). La corrélation entre  $\delta^{18}O_{SAI}$  et  $\delta^{18}O_{F3/4}$  ( $r = 0,68$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) est similaire à la corrélation entre  $\delta^{18}O_{SAI}$  et  $\delta^{18}O_{L1/4}$  ( $r = 0,65$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 40$ ; Fig. 7.5). Le coefficient de corrélation obtenu entre  $\delta^{18}O$  pour l'ensemble du cerne ( $\delta^{18}O_{WR}$ ) et  $\delta^{18}O_{SAI}$  est de 0,71 ( $p < 0,001$ ,  $n = 40$ ).



**Figure 7.4** – A) Variations annuelles de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  de 1974 à 2014,  $\delta^{13}\text{C}_{F3/4}$ ,  $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{WR}$  de 1950 à 2014. B) Variations annuelles de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  de 1974 à 2014,  $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$ ,  $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{WR}$  de 1950 à 2014. Les droites en pointillées représentent les tendances pour  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ .

Le coefficient de corrélation entre le  $\delta^{13}\text{C}_{F3/4}$  de l'année en cours et le  $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$  de l'année précédente ( $r = 0,34$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 64$ ) est inférieur à celui avec  $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$  de l'année en cours ( $r = 0,71$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 64$ ; Fig. 7.5). La corrélation entre le  $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$  de l'année en cours et le  $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$  de l'année précédente ( $r = 0,51$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 64$ ) est inférieure à la corrélation avec le  $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$  de l'année en cours ( $r = 0,70$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 64$ ).

L'ensemble des corrélations inter- et intra-cernes est résumé dans la figure 7.5.



**Figure 7.5** – Résumé des relations inter- et intra-chronologies. Les nombres représentent les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ). La partie supérieure correspond aux chronologies du site de SAI ( $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ ) et la partie inférieure aux séries de la carotte test (ici Test-core).

## 7.2 Interprétations

### 7.2.1 Avec quels sucres la cellulose des cernes d'*A. Araucana* est-elle produite ?

Le carbone et l'oxygène sont des éléments constitutifs de la cellulose qui peuvent provenir de sucres formés pendant la saison de croissance ou au cours de la saison précédente et stockés. Lorsque la croissance commence en utilisant du carbone non-structurel stocké et se poursuit avec des sucres fraîchement synthétisés, ce qui se produit fréquemment chez les arbres décidus, le  $\delta^{18}\text{O}$  et le  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose du cerne entier portent des informations complexes et mélangées sur les conditions de la saison de croissance en cours et des périodes précédentes. De ce fait, l'utilisation des cernes dans les études paléoclimatologiques nécessite parfois d'écarter le bois initial et de réaliser l'analyse isotopique sur le seul bois final, qui est censé ne contenir que des sucres formés lors de la saison de croissance en cours. Avant d'entamer une reconstruction climatique pluri-centenaire en utilisant les données isotopiques, nous avons voulu déterminer dans quelle mesure la composition isotopique du bois initial des *A. araucana* était influencée par les conditions climatiques de la saison de croissance précédente comme le sont les largeurs de cernes (voir 6.1).

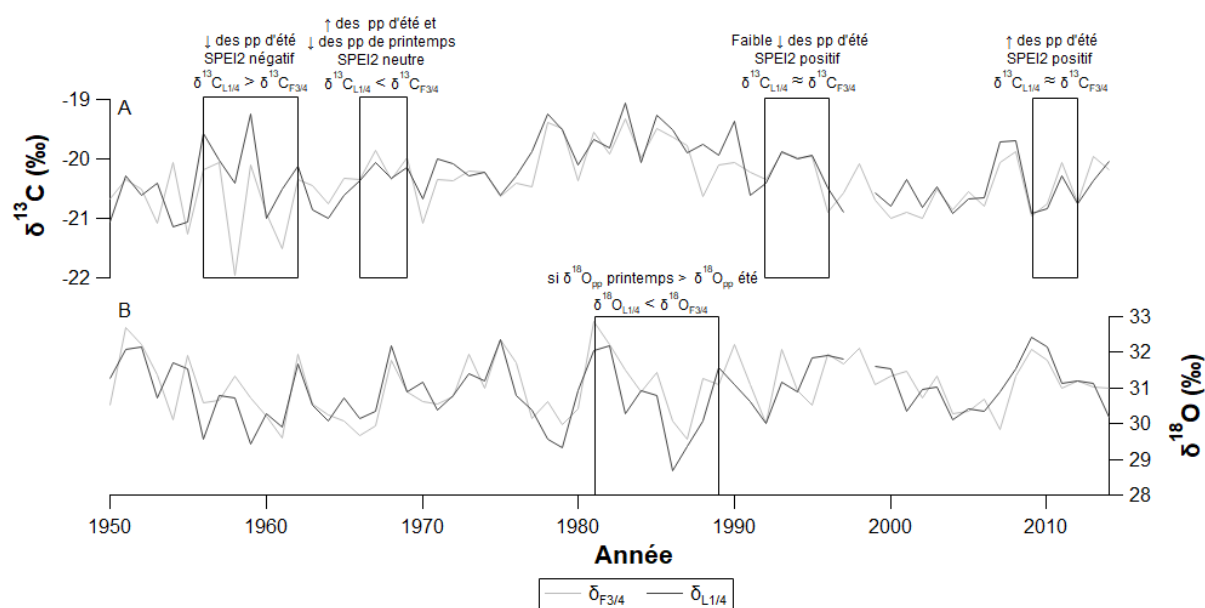
### 7.2.1.1 Ce que nous apprennent les signaux isotopiques de F3/4 et de L1/4 sur l'utilisation des sucres

La forte corrélation entre les enregistrements isotopiques de la première et de la secondes parties des cernes ( $r = 0,7$  pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$ ) suggère que les deux parties ont été formées à partir de sucres synthétisés au cours de la même saison. La corrélation significative et forte du  $\delta^{13}\text{C}$  de l'ensemble du cerne ( $\delta^{13}\text{C}_{WR}$ ), calculé comme la moyenne pondérée des compositions F3/4 et L1/4, avec celui du site ( $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ ) démontre que la carotte test n'est pas singulière et que la similarité isotopique des F3/4 et L1/4 est une caractéristique très probablement partagée par l'ensemble des arbres, au moins à l'échelle du site.

La remobilisation des sucres stockés est fréquemment observée chez les arbres à feuilles caduques, qui ne peuvent pas produire de sucre au début du printemps jusqu'au débourrement. Il existe quelques exceptions, tels les *Larix decidua*, conifères qui perdent leurs aiguilles chaque année, mais qui, pour autant, utilisent très peu voire pas leurs réserves pour produire leurs sucres (Kress et al., 2009). Contrairement aux arbres à feuilles caduques, ceux à feuilles persistantes peuvent fabriquer des cellules du xylème au début du printemps en utilisant les sucres produits par leurs anciennes aiguilles, formées les années précédentes, et par leurs anciennes et nouvelles aiguilles plus tard dans la saison, comme cela a été démontré pour différentes espèces de pins (Barbour et al., 2002; Dickmann and Kozłowski, 1970; Glerum et al., 1980; Rathgeber, 2019). Les arbres à feuillage persistant sont ainsi moins dépendants de leurs réserves pour démarrer leur croissance et donc moins susceptibles de les utiliser (Kozłowski, 1992). Nous pouvons noter qu'il existe quelques espèces dans cette catégorie qui peuvent néanmoins utiliser des réserves en début de saison de croissance (*Pinus Kesiya* et *Pinus armandii*; Fu et al., 2017). Au-delà de la différence entre les arbres à feuilles caduques et les arbres à feuilles persistantes, l'utilisation des réserves pour l'initiation de la croissance peut donc être spécifique à chaque espèce, et elle peut également dépendre des conditions environnementales. C'est ce que suggère la comparaison des relations avec la température estivale de la chronologie  $\delta^{13}\text{C}$  des *A. araucana* de notre site xérique SAI, et dans la zone mésique de REM, à 50 km au Sud-Ouest. À SAI, la corrélation la plus significative concerne l'année en cours et est positive ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) (voir chapitre 8), tandis qu'à REM, elle correspond à l'année précédente, est négative et moins forte ( $r = -0,32$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 41$ ). Une analyse plus approfondie est nécessaire pour expliquer les caractéristiques observées à REM, mais le lien du  $\delta^{13}\text{C}$  avec les conditions de l'année précédente et l'autocorrélation significative favorisent l'hypothèse de l'utilisation de réserves sur ce site. Il est cependant difficile d'expliquer une relation négative entre le  $\delta^{13}\text{C}$  et la température. La même opposition émerge en comparant les liens avec le climat des chronologies  $\delta^{13}\text{C}$  de *F. cupressoides* provenant d'une zone argentine (PP 800 mm/an; Lavergne et al., 2017a) et de deux sites chiliens plus humides, situés à 180 km au Nord (PP  $\approx 5\,000$  mm/an; Urrutia-Jalabert et al., 2015c). En effet, dans le premier cas, le  $\delta^{13}\text{C}$  des cernes est corrélé avec la température estivale de la saison de croissance en cours; dans le deuxième cas, il est corrélé avec la température estivale des années précédentes et de l'année en cours. Ces exemples illustrent le fait que la stratégie d'allocation du carbone ne dépend pas que de l'espèce mais est probablement modulée par les conditions environnementales. D'autres études sont nécessaires pour élucider si l'humidité moyenne d'un site est un facteur déterminant à cet égard. Mais à nouveau, une opposition apparaît entre les sites en fonction de leur position dans le gradient d'humidité.

### 7.2.1.2 Pourquoi les signaux isotopiques de F3/4 et L1/4 divergent par moment ?

L'utilisation des réserves pour former le bois initial génère des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  plus élevées dans celui-ci que dans le bois final (Gessler et al., 2014; Kimak and Leuenberger, 2015; Rossmann et al., 1991; Tcherkez et al., 2004). L'utilisation des réserves devrait donc conduire à des valeurs plus élevées pour  $\delta^{13}\text{C}_{F3/4}$  que pour  $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$ . Or, d'après les bonnes corrélations de la figure 7.5, F3/4 et L1/4 sont formés à partir des mêmes sucres. De plus, le dernier quart (L1/4) est légèrement enrichi par rapport au reste du cerne (F3/4) 38 années sur 64. La différence entre les deux signaux n'est donc vraisemblablement pas due à l'utilisation de réserve, ni liée à la période de formation du bois puisque la composition isotopique de F3/4 n'est pas systématiquement plus enrichie que celle de L1/4. Nous pouvons faire l'hypothèse que la différence entre les deux signaux est liée aux conditions météorologiques pendant la croissance, notamment à la variabilité interannuelle des précipitations. Pour le carbone, les écarts les plus importants entre F3/4 et L1/4 se produisent les années de faibles précipitations. La plus grande différence isotopique de 1,54 ‰ est calculée en 1958. La période de 1956 à 1962 montre une réduction des précipitations, en particulier entre décembre et février, avec une diminution de 37 %, et 5 années sur 7 sont concernées par des précipitations inférieures à 30 mm, la moyenne étant de 47 mm. La diminution des précipitations entre septembre et novembre est d'environ 1 ‰ sur la même période. Entre 1956 et 1962, L1/4 est plus enrichi que F3/4 (Fig. 7.6A). A l'inverse, lorsque les deux signaux isotopiques sont proches l'un de l'autre, la période estivale connaît une stagnation ou une augmentation des précipitations. Entre 1992 et 1996, les précipitations diminuent seulement de 7 % et entre 2009 et 2012, elles augmentent de 38 % entre décembre et février. Lorsque les précipitations en été sont plus abondantes et qu'il fait plus humide, les différences entre les signaux isotopiques sont réduites. F3/4 peut être plus enrichi que L1/4 si l'inverse se produit. Entre 1966 et 1969 par exemple, les précipitations sont plus abondantes en été (+ 14 %) qu'au printemps (-14 %). La disponibilité en eau apparaît donc comme un potentiel paramètre à l'origine des divergences entre les signaux isotopiques de F3/4 et de L1/4. Lorsque L1/4 est plus enrichi que F3/4, il peut s'agir d'un effet de saison avec un été plus sec que le printemps, comme c'est le cas entre 1956 et 1962 par exemple. Hormis en 2008, l'indice SPEI2 atteint également les valeurs les plus basses en 1956 (-1,7) et 1961 (-1,6). Si le SPEI2 est de 0,0 en moyenne au printemps, il est de -0,8 en été. Entre 1992 et 1996, le SPEI2 est positif, 0,3 au printemps et 0,1 en été. C'est aussi le cas entre 2009 et 2012, 0,2 au printemps et 0,5 en été. Entre 1966 et 1969, le SPEI2 est proche de 0 pour les deux saisons. Pour l'oxygène, des différences isotopiques sont également observées entre F3/4 et L1/4. Pour 38 des 64 années, le signe de la différence L1/4-F3/4 est différent pour le carbone et l'oxygène. C'est notamment le cas pour la période entre 1981 et 1989 pour laquelle  $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$  est supérieur à  $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$  (Fig. 7.6B). Pourtant, que ce soit pour la température, le SPEI2 ou les précipitations, rien de particulier ne ressort pour cette période. Si ce ne sont pas les paramètres climatiques locaux qui causent les petites différences entre  $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$ , alors il peut s'agir de la composition isotopique de la source. Il existe un cycle saisonnier du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations. Si les précipitations de printemps sont plus enrichies sur cette période de 8 ans par rapport à la moyenne et inversement pour les précipitations d'été, alors F3/4 est plus enrichi que L1/4. Malheureusement, nous n'avons pas de données de  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations remontant jusqu'en 1950 pour connaître la moyenne sur 64 ans. Nous ne pouvons donc pas confirmer cette hypothèse. Les différences climatiques printemps-été seraient responsables des différences observées entre F3/4 et L1/4, et non pas l'utilisation des réserves. Néanmoins, nos résultats sont obtenus à partir de l'étude d'un seul arbre, ils doivent être confirmés par d'autres études, notamment en conditions relativement arides.



**Figure 7.6** – A) Variations annuelles de  $\delta^{13}\text{C}_{F3/4}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$  de 1950 à 2014. B) Variations annuelles de  $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$  de 1950 à 2014. Les périodes encadrées correspondent aux périodes citées dans le texte lorsque F3/4 est supérieur à L1/4 et inversement.

### 7.2.1.3 Comment sont utilisées les réserves ?

Si la croissance ne repose pas sur les réserves, celles-ci peuvent être utilisées d'une autre manière. Les gymnospermes sont capables de photosynthétiser toute l'année grâce à leur feuillage persistant (Kozłowski, 1992). La majorité des sucres produits après la saison de croissance sont consommés pour maintenir la respiration plutôt que d'être stockés (Glerum et al., 1980 ; Gordon and Larson, 1970 ; Kozłowski, 1992). Une partie de ceux produits pendant la saison de croissance, qui n'est pas utilisée pour la croissance du tronc, peut être dépensée dans la croissance des racines pour optimiser l'absorption de l'eau et des nutriments, en particulier dans les environnements xériques (Kozłowski, 1991 ; Miller et al., 1990), un tel investissement étant un atout pour résister à des événements extrêmes comme la sécheresse. Les sucres peuvent également être stockés, principalement sous forme d'amidon (Hoch et al., 2003). Les réserves ainsi constituées peuvent être consacrées au développement des structures reproductives (Crone and Rapp, 2014 ; Montesinos et al., 2012). Pour plusieurs espèces, il a été montré que la production et la maturation des cônes étaient possibles dès lors qu'une quantité suffisante de ressources avait été accumulée au fil du temps (Crone and Rapp, 2014). Chez les *A. araucana*, la formation des cellules pour la production de cônes dépend d'un enchaînement de conditions météorologiques qui peut commencer 7 ans avant la maturation et la dispersion des graines (Rozas et al., 2019).



## 7.2.2 Remeco et Sainuco par rapport aux autres sites de la région

Dans cette partie, nous essayons de comprendre pourquoi les signaux isotopiques de REM et SAI diffèrent, alors que les deux sites ne sont situés qu'à 50 km l'un de l'autre. Les séries de  $\delta^{13}\text{C}$  moyennées par site ont également été confrontées à celles obtenues dans d'autres études réalisées sur la cellulose d'autres espèces d'arbres de Patagonie (Lavergne et al., 2016, 2017a, 2018, Tognetti et al., 2012, Urrutia-Jalabert et al., 2015c).

### 7.2.2.1 Pourquoi ces deux sites ont-ils des enregistrements isotopiques si différents ?

Le niveau moyen de  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  est de  $-20,33 \pm 0,66 \text{ ‰}$  et celui de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est de  $-20,09 \pm 0,69 \text{ ‰}$ . Avec des écarts-types supérieurs à  $0,24 \text{ ‰}$ , les niveaux isotopiques moyens des deux sites sont les mêmes. Il en est de même pour l'oxygène avec  $30,18 \pm 0,96 \text{ ‰}$  pour  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  et  $30,44 \pm 0,94 \text{ ‰}$  pour  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Cependant, SAI est un site plus sec (en surface du moins) et plus homogène (épaisseur de sol, espèces qui s'y développent), avec un peuplement moins dense. La densité du couvert végétal de SAI, plus faible que celle de REM, devrait entraîner une plus grande évaporation de l'eau du sol. Nous pourrions donc nous attendre à un  $\delta^{13}\text{C}$  plus élevé à SAI. Néanmoins, les arbres de SAI poussent sur une matrice sableuse en raison de l'érosion du sous-sol rocheux. Les sols sableux présentent un ruissellement plus faible que d'autres types de sols comme les sols argileux en raison d'une porosité plus élevée (Simic et al., 2014), amenant à une meilleure infiltration de l'eau dans le sol (Wegehenkel, 2002). Bien que SAI soit dans une zone aride, la présence d'une rivière sur le plateau atteste de l'existence d'une certaine humidité dans le sol, peut-être dans la porosité de la matrice sableuse et probablement dans le socle rocheux possiblement fracturé. Dans un tel contexte, où le stress hydrique est limité du fait de l'existence d'une ressource en eau accessible, les arbres peuvent garder leurs stomates ouverts sans craindre la déshydratation et l'embolie. Les échanges gazeux étant possibles avec l'atmosphère, le niveau de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est susceptible de rester à un niveau assez bas. L'influence des caractéristiques du site sur le niveau isotopique n'est pas visible chez les *A. araucana*. Il peut aussi s'agir d'un niveau isotopique propre à l'espèce puisque les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) possèdent le même niveau isotopique alors qu'ils poussent de l'autre côté des Andes dans un environnement plus humide (Fig. 7.7).

Les tendances de  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  entre 1974 et 2017 sont différentes :  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  augmente légèrement au cours du temps mais pas de manière significative alors que  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  diminue significativement.  $\delta^{13}\text{C}$  dépend de l'ouverture stomatique et de l'assimilation photosynthétique (voir 3.1.4). Une diminution du  $\delta^{13}\text{C}$  peut être due à une plus grande ouverture des stomates consécutive à une augmentation de l'humidité et faisant augmenter la discrimination envers le  $^{13}\text{C}$ . Cependant, une augmentation au cours du temps du  $\text{VPD}_{max}$ , du SPEI2 et une diminution des précipitations sont visibles sur la figure 4.17. Une ouverture des stomates alors que le site devient plus sec paraît peu probable. Une diminution du  $\delta^{13}\text{C}$  peut aussi s'expliquer par une diminution de l'assimilation photosynthétique. Or, sur la figure 4.17, nous observons une diminution de PAR en septembre-décembre à REM, diminution qui n'existe pas à SAI. Si

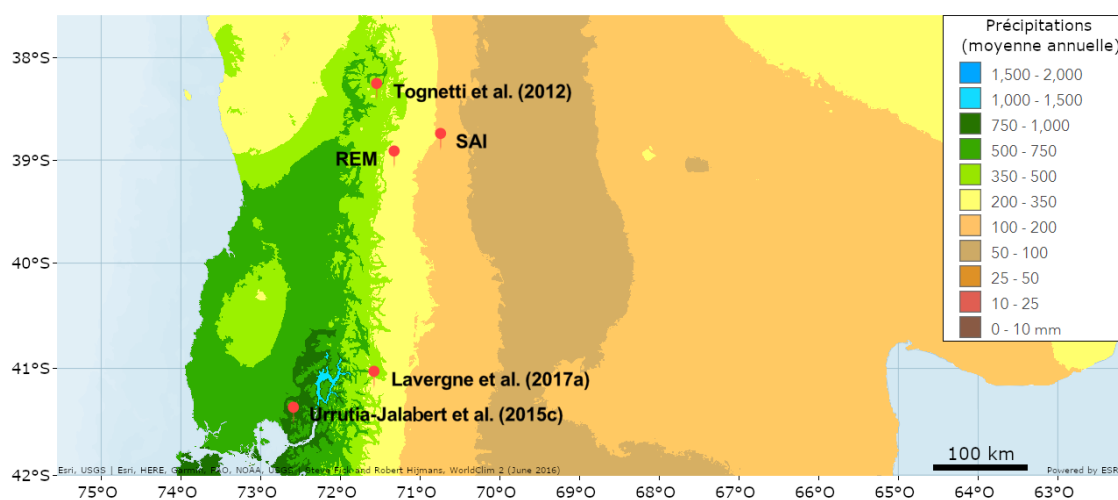
PAR diminue, l'activité de la Rubisco est vraisemblablement ralentie, ce qui peut induire une augmentation de la discrimination et être responsable de la diminution de  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$ . Concernant  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$ , les tendances ne sont pas significatives.

Une fois les tendances éliminées avec un filtre passe-haut, les variations interannuelles de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  se ressemblent beaucoup plus, avec un coefficient de corrélation de 0,55 ( $p < 0,001$ ,  $n = 38$ ). Les tendances sont donc en partie responsables de la relation à peine significative entre les deux sites ( $r = 0,37$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 38$ ). Les différences entre les deux signaux isotopiques peuvent aussi s'expliquer par les caractéristiques propres de chaque peuplement. La forte variabilité inter-arbres des profils isotopiques des arbres de REM ne permet pas de mettre en évidence le potentiel signal commun enregistré par les arbres. Le peuplement forestier à REM semble être plus hétérogène qu'à SAI, certains arbres poussant en bord de falaise à même la roche et d'autres à plusieurs mètres du bord de la falaise sur un sol plus épais. A SAI, les *A. araucana* sont assez dispersés, ils se développent sur un sol plutôt homogène et dans un peuplement monospécifique. A REM, la forêt est aussi plus dense qu'à SAI : les arbres y sont probablement plus en compétition les uns avec les autres pour l'accès aux ressources. Il y a probablement plus de compétition inter et intra-espèces à REM. L'environnement proche de chaque arbre peut en partie conditionner le signal du  $\delta^{13}\text{C}$  enregistré (Brienen et al., 2017, Weitner et al., 2007) et être une des causes de l'absence de variabilité commune à REM. Si les arbres d'un même site ne forment pas un ensemble cohérent entre eux d'un point de vue isotopique, il n'est pas si surprenant qu'ils ne soient pas cohérents avec d'autres arbres de la région, tels que ceux de SAI. Les différences de chronologies isotopiques du carbone ne permettent pas de considérer ces deux sites comme une seule population isotopique.

Les variations interannuelles du  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  sont mieux corrélées entre elles que ne le sont celles du  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r = 0,59$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 38$ ). Le  $\delta^{18}\text{O}$  semble donc moins affecté par les caractéristiques de chaque site et l'environnement proche de chaque arbre. Alors que les deux sites possèdent des humidités différentes et donc, probablement, des taux d'évaporation différents, la similitude des profils de  $\delta^{18}\text{O}$  laisse penser que les variations du  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  reflètent ici celles du  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ . En d'autres termes, il semble que, dans cette région, la composition isotopique de l'oxygène de la cellulose dépende avant tout de celle de l'eau puisée, issue de précipitations formées probablement à partir d'une même masse d'air humide à REM et à SAI. Néanmoins, le fait que SAI soit plus sec que REM peut tout de même être la cause des différences interannuelles observées entre les deux signaux. Les pluies qui atteignent SAI correspondent à des épisodes de précipitation ultérieurs par rapport à ceux qui touchent REM, puisque dans cette région les précipitations viennent de l'Ouest. En se rapportant à un schéma de distillation de Rayleigh, le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations qui tombent à SAI doit avoir une valeur plus appauvrie que le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations qui tombent à REM. Cependant, l'évaporation du sol, vraisemblablement plus élevée à SAI, peut entraîner une augmentation de la valeur isotopique de l'eau du sol par rapport à celle des précipitations. Cet effet pourrait compenser plus ou moins l'effet de distillation. Les tendances de  $\delta^{18}\text{O}$  des deux sites sont différentes. A REM le signal fluctue mais n'évolue pas à long terme de façon significative. A SAI, le  $\delta^{18}\text{O}$  a augmenté légèrement au cours des dernières décennies. Bien que cette tendance ne soit pas significative au seuil 95 %, cette augmentation de  $\delta^{18}\text{O}$  avec celles des températures et du VPD va dans le sens d'une plus forte évaporation à SAI.

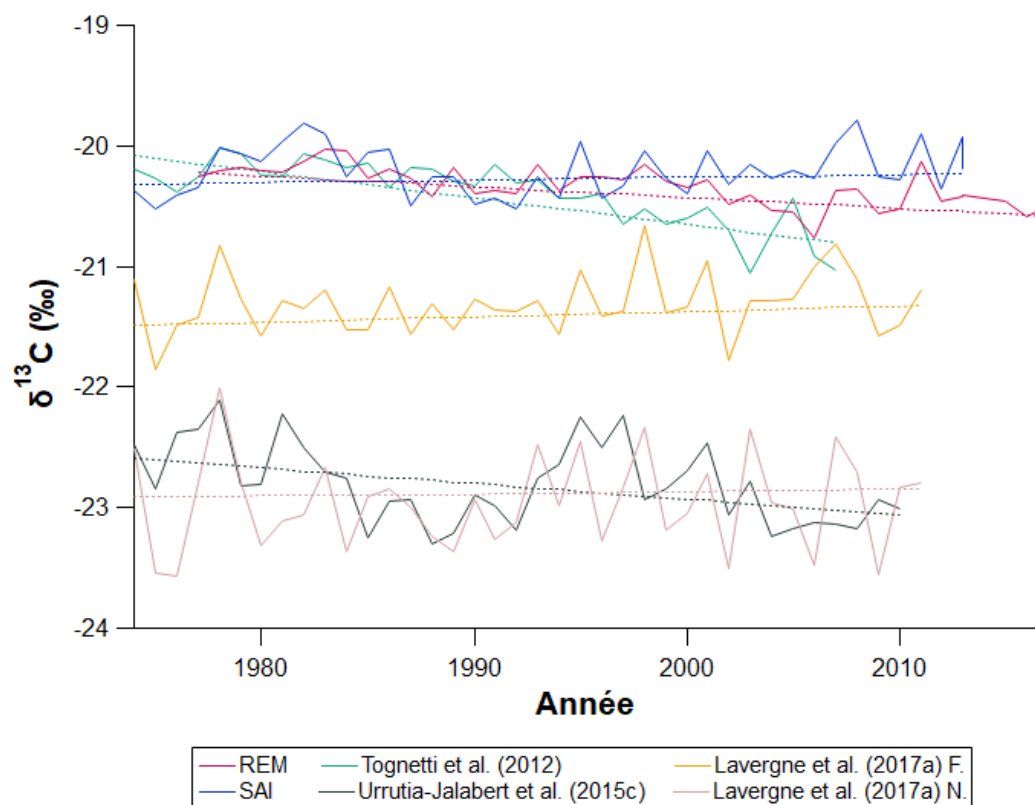
### 7.2.2.2 Comparaison des variations de $\delta^{13}\text{C}$ , $\Delta^{13}\text{C}$ , $c_i$ et $i\text{WUE}$ avec d'autres sites

Les données isotopiques du carbone obtenues à SAI et REM ont été comparées à celles d'autres études développées dans la même région (Fig. 7.7) : [Tognetti et al. \(2012\)](#) sur des *A. araucana*, [Urrutia-Jalabert et al. \(2015c\)](#) sur des *F. cupressoides* au Chili (nous ne nous intéresserons qu'au site andin de cette étude) et [Lavergne et al. \(2017a\)](#) sur des *N. pumilio* et *F. cupressoides* au Nord de la Patagonie dans la région de Bariloche. La comparaison est plus difficile avec [Arco Molina et al. \(2019\)](#) dont l'étude repose sur des analyses isotopiques réalisées sur des tronçons de cinq ans.

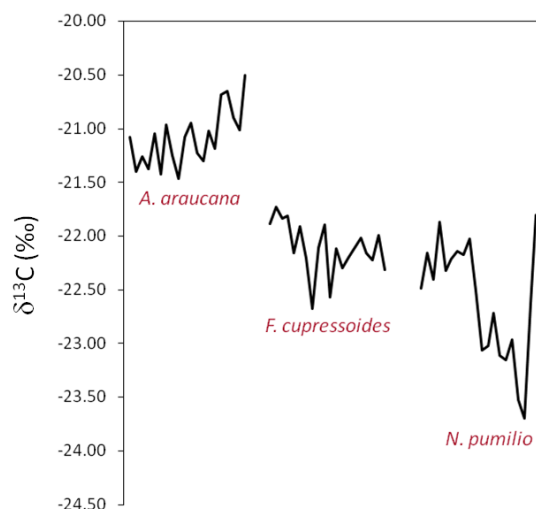


**Figure 7.7** – Localisations de SAI, REM, ainsi que des sites étudiés dans [Tognetti et al. \(2012\)](#), [Lavergne et al. \(2017a\)](#) à proximité de la ville de San Carlos de Bariloche et [Urrutia-Jalabert et al. \(2015c\)](#). Le fond de carte correspond au gradient de précipitations par Steve Fick and Robert Hijmans, WorldClim 2, June 2016. [01 mai 2022] Site : [https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G\\_Climatology/Annual\\_Rainfall/ImageServer](https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G_Climatology/Annual_Rainfall/ImageServer)

Sur la figure 7.8, nous pouvons voir que le niveau isotopique des arbres étudiés par [Tognetti et al. \(2012\)](#) est équivalent à celui de SAI et REM. Par rapport aux deux autres espèces d'arbres, le  $\delta^{13}\text{C}$  des *A. araucana* est le plus élevé, celui des *N. pumilio* est le plus bas. Des niveaux isotopiques un peu différents sont observés entre les *F. cupressoides* étudiés par [Lavergne et al. \(2017a\)](#) et [Urrutia-Jalabert et al. \(2015c\)](#). Cet écart peut être dû au fait que les analyses ont été réalisées dans des laboratoires différents. Au LSCE, la cellulose de plusieurs espèces d'arbres sud-américaines a été analysée dans le cadre d'une intercalibration entre laboratoires. Cette étude montre également que les *A. araucana* ont un niveau isotopique moyen plus élevé (entre  $-21,50\text{‰}$  et  $-20,00\text{‰}$ ) que celui des *F. cupressoides* (entre  $-22,50\text{‰}$  et  $-21,00\text{‰}$ ), et des *N. pumilio* (entre  $-24,00\text{‰}$  et  $-22,50\text{‰}$ ) (Fig. 7.9).

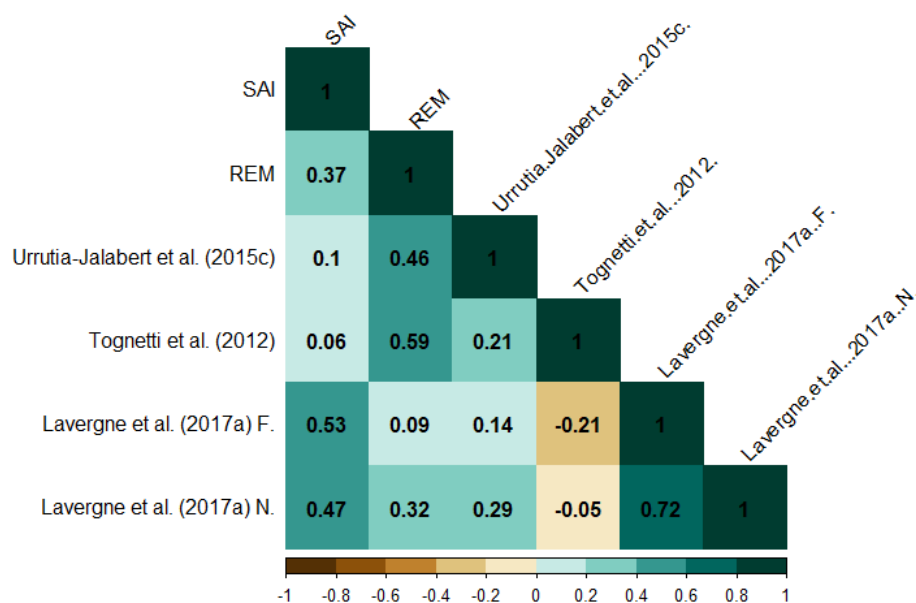


**Figure 7.8** – Variations temporelles du  $\delta^{13}\text{C}$  corrigé de l'effet Suess pour REM, SAI, les *F. cupressoides* et *N. pumilio* étudiés par Lavergne et al. (2017a), les *F. cupressoides* étudiés par Urrutia-Jalabert et al. (2015c) et les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012). Les droites en pointillées correspondent aux tendances.



**Figure 7.9** – Comparaison des niveaux isotopiques entre trois espèces sud-américaines : *A. araucana*, *F. cupressoides* et *N. pumilio* (Daux et al. in prep).

Si nous comparons les variations interannuelles de  $\delta^{13}\text{C}$ , REM corrèle davantage avec les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) ( $r = 0,59$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 31$ ) et les *F. cupressoides* étudiés par Urrutia-Jalabert et al. (2015c) ( $r = 0,46$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 34$ ) qu'avec SAI ( $r = 0,37$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 38$ ) et les arbres étudiés par Lavergne et al. (2017a) ( $r = 0,09$ , ns,  $n = 35$  pour les *F. cupressoides* et  $r = 0,32$ , ns,  $n = 35$  pour les *N. pumilio*) (Fig. 7.10). A l'inverse, SAI, corrèle davantage avec les arbres étudiés par Lavergne et al. (2017a) ( $r = 0,53$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 38$  pour les *F. cupressoides* et  $r = 0,47$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 38$  pour les *N. pumilio*) qu'avec REM, les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) ( $r = 0,06$ , ns,  $n = 34$ ) et les *F. cupressoides* Urrutia-Jalabert et al. (2015c) ( $r = 0,10$ , ns,  $n = 37$ ).



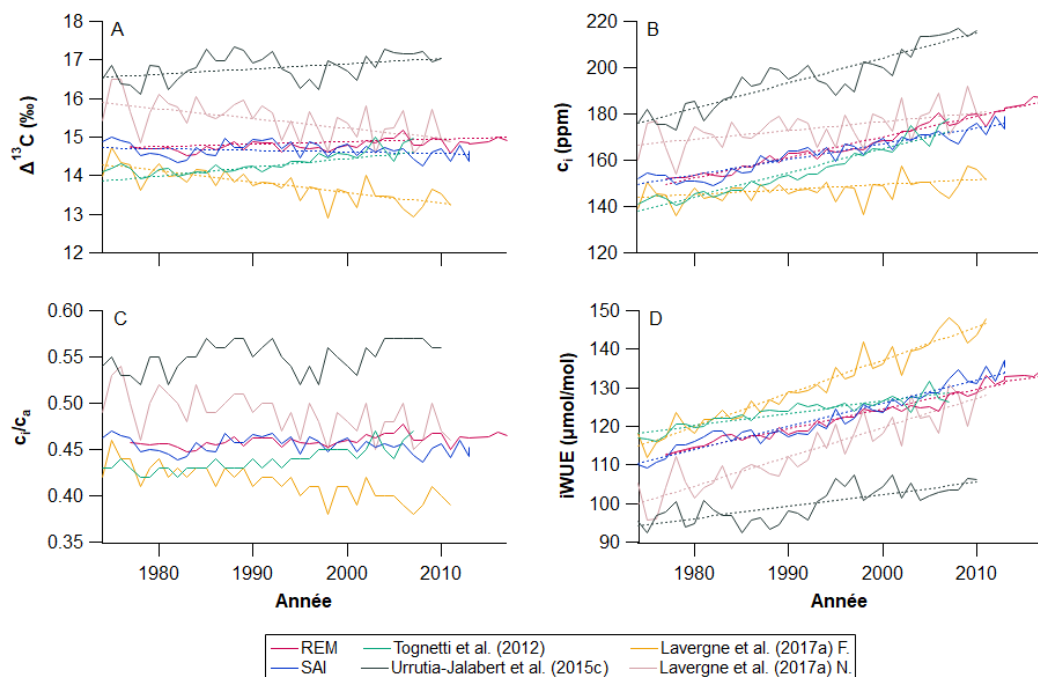
**Figure 7.10** – Corrélations entre les différentes chronologies de  $\delta^{13}\text{C}$ . Lavergne et al. (2017a) F. correspond aux *F. cupressoides* et Lavergne et al. (2017a) N. aux *N. pumilio*.

Les tendances du  $\delta^{13}\text{C}$  (Fig. 7.8) sont décroissantes pour REM (-0,36 ‰ entre 1977 et 2017), les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) (-0,72 ‰ entre 1974 et 2007) et les *F. cupressoides* étudiés par Urrutia-Jalabert et al. (2015c) (-0,47 ‰ entre 1974 et 2010), et légèrement croissantes pour SAI (+0,09 ‰ entre 1974 et 2014) et les arbres étudiés par Lavergne et al. (2017a), que ce soit pour les *F. cupressoides* (+0,17 ‰ entre 1974 et 2011) ou les *N. pumilio* (+0,07 ‰ entre 1974 et 2011), mais ces augmentations ne sont cependant pas significatives (Tableau 4). Les tendances de  $\Delta^{13}\text{C}$  sont de signe contraire à celles de  $\delta^{13}\text{C}$  (Fig. 7.11A ; Tableau 4).  $c_i$  augmente pour toutes les études, plus vite pour REM (+23 %), les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) (+25 %) et les *F. cupressoides* étudiés par Urrutia-Jalabert et al. (2015c) (+22 %) que pour SAI (+18 %) et les arbres étudiés par Lavergne et al. (2017a) (+5 % pour les *F. cupressoides* et +8 % pour les *N. pumilio*) (Fig. 7.11B). Inversement, le  $i\text{WUE}$  augmente plus vite pour SAI (+24,0  $\mu\text{mol/mol}$ ) et les arbres étudiés par Lavergne et al. (2017a) (+31,9  $\mu\text{mol/mol}$  pour les *F. cupressoides* et +28,1  $\mu\text{mol/mol}$  pour les *N. pumilio*)

que pour REM (+20,5  $\mu\text{mol/mol}$ ), les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) (+10,6  $\mu\text{mol/mol}$ ) et les *F. cupressoides* étudiés par Urrutia-Jalabert et al. (2015c) (+11,2  $\mu\text{mol/mol}$ ) (Fig. 7.11D). Toutes les tendances de  $c_i$  et iWUE sont significatives (Tableau 4)

**Tableau 4** – Récapitulatif des différentes tendances (Tend) des paramètres physiologiques et les seuils de significativité associés pour chaque site. Les tendances significatives à 95 % sont indiquées en rouge.

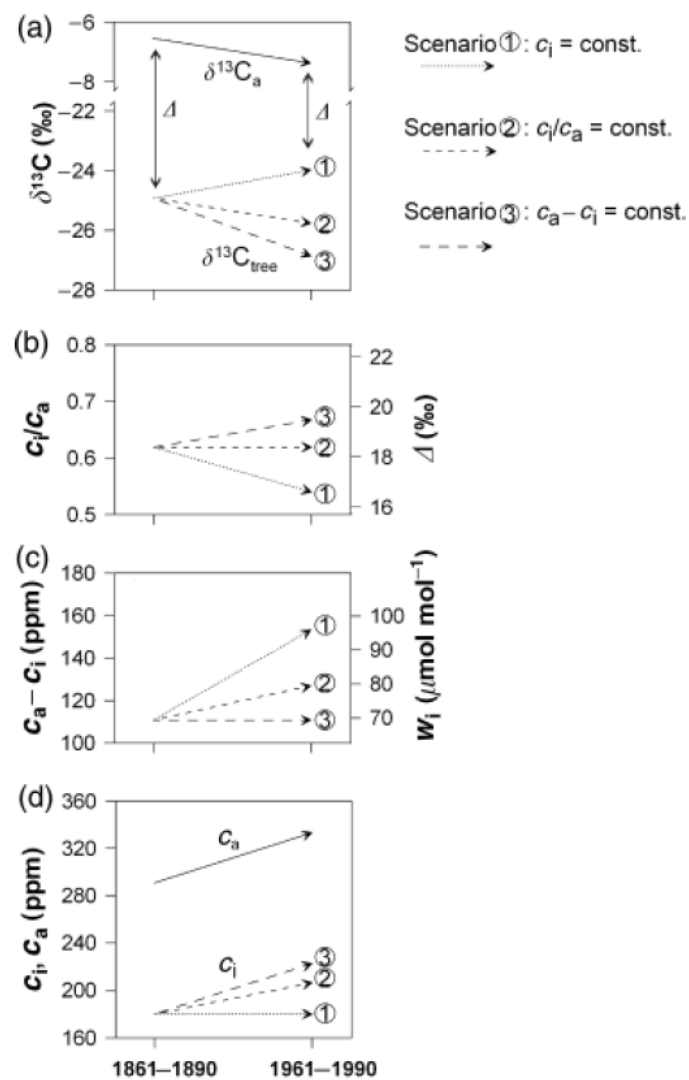
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\Delta^{13}\text{C}$ (‰)		$c_i$ (%)		iWUE ( $\mu\text{mol/mol}$ )	
	Seuil	Tend	Seuil	Tend	Seuil	Tend	Seuil	Tend
REM	$\pm 0,16$	-0,36	$\pm 0,14$	+0,26	$\pm 7$	+23	$\pm 6,3$	+20,5
SAI	$\pm 0,21$	+0,09	$\pm 0,20$	-0,17	$\pm 6$	+18	$\pm 7,5$	+24,0
Urrutia-Jalabert et al. (2015c)	$\pm 0,33$	-0,47	$\pm 0,34$	+0,49	$\pm 7$	+22	$\pm 4,4$	+11,2
Tognetti et al. (2012)	$\pm 0,27$	-0,72	$\pm 0,28$	+0,74	$\pm 8$	+25	$\pm 3,5$	+10,6
Lavergne et al. (2017a) F.	$\pm 0,25$	+0,17	$\pm 0,40$	-1,04	$\pm 3$	+5	$\pm 9,9$	+31,9
Lavergne et al. (2017a) N.	$\pm 0,38$	+0,07	$\pm 0,49$	-0,94	$\pm 5$	+8	$\pm 9,3$	+28,1



**Figure 7.11** – Variations temporelles pour REM, SAI, les *F. cupressoides* et *N. pumilio* étudiés par Lavergne et al. (2017a), les *F. cupressoides* étudiés par Urrutia-Jalabert et al. (2015c) et les *A. araucana* étudiés par Tognetti et al. (2012) de A)  $\Delta^{13}\text{C}$  (‰), B)  $c_i$  (ppm), C)  $c_i/c_a$  et D) iWUE ( $\mu\text{mol/mol}$ ). Les droites en pointillé correspondent aux tendances. Elles ne sont pas tracées sur le graphique C.

### 7.2.2.3 L'influence du climat et de l'augmentation de $c_a$ sur iWUE

Que ce soit à REM ou SAI, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  non corrigées de la tendance atmosphérique montrent un déclin en phase avec l'augmentation de  $c_a$  et le déclin de  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$ , tandis que  $c_i$  et iWUE augmentent. Ce qui diffère entre les deux sites ce sont les tendances de  $\delta^{13}\text{C}$  corrigé :  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  diminue,  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  augmente légèrement. L'inverse se produit si nous considérons  $\Delta^{13}\text{C}$ . Saurer et al. (2004) proposent trois scénarii théoriques pour mieux comprendre la réponse des arbres à l'augmentation de  $\text{CO}_2$  atmosphérique. Ces scénarii divergent principalement quant à la façon dont l'augmentation de  $c_i$  suit celle de  $c_a$  (Fig. 7.12).



**Figure 7.12** – La relation entre le rapport isotopique de la cellulose des cernes d'arbres et les paramètres physiologiques dérivés pour les trois scénarii proposés par Saurer et al. (2004).

- $c_i$  est constant :  $\delta^{13}\text{C}$  augmente,  $c_i/c_a$  diminue et  $i\text{WUE}$  augmente fortement. Dans ce cas, la sensibilité à l'augmentation de  $c_a$  est faible ou nulle (la régulation par l'arbre est forte), ce qui indique que d'autres facteurs, tels que la température et la sécheresse, renforcent la fermeture des stomates.
- $c_i$  augmente proportionnellement à  $c_a$ , donc  $c_i/c_a$  est constant :  $\delta^{13}\text{C}$  diminue parallèlement à  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$ , et  $i\text{WUE}$  augmente mais pas aussi fortement que dans le scénario 1. Ici, les arbres s'adaptent à l'augmentation de  $c_a$ , ce qui peut être obtenu par une diminution simultanée et proportionnelle de la conductance stomatique et du taux de photosynthèse.
- $c_i$  augmente au même rythme que  $c_a$ , donc  $c_a - c_i$  est constant :  $\delta^{13}\text{C}$  diminue plus fortement que  $\delta^{13}\text{C}_{atm}$ , et  $i\text{WUE}$  est constant, la réponse des arbres aux changements de  $c_a$  est passive.

A SAI, entre 1974 et 2014,  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ ,  $c_i$  et  $i\text{WUE}$  augmentent tandis que  $\Delta^{13}\text{C}_{SAI}$  diminue, une réponse qui se situe sur le continuum entre les scénarii 1 et 2. Bien que  $c_i$  ne soit pas constant comme le prévoit le scénario 1, il augmente à un taux légèrement plus faible que  $c_a$ , de sorte que  $c_i/c_a$  diminue. Cela indique que les arbres ne réagissent pas seulement au  $\text{CO}_2$ , mais que d'autres facteurs environnementaux influencent leur conductance stomatique et/ou leur taux de photosynthèse, ce qui entraîne une diminution de la discrimination sur ces sites (Andreu-Hayles et al., 2011). Ainsi, une baisse de l'humidité peut pousser les arbres à contrôler l'ouverture de leurs stomates pour limiter les pertes en eau, ce qui entraîne une réduction du flux de  $\text{CO}_2$  entrant et favorise la diminution de  $\Delta^{13}\text{C}$  dans le même temps (Farquhar et al., 1982). La diminution de  $g$  tend à augmenter  $\delta^{18}\text{O}$  (Scheidegger et al., 2000). Par conséquent, si la réduction stomatique était la cause principale de l'augmentation de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ , elle devrait s'accompagner d'une augmentation de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et les deux paramètres isotopiques devraient être corrélés.  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  augmente effectivement un peu sur la période, mais il n'est pas corrélé significativement à  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  ( $r = -0,23$ , ns,  $n = 41$ ). Cette absence de relation entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  peut indiquer que la diminution de  $g$  n'est pas seule responsable de l'augmentation du  $i\text{WUE}$ , dont l'augmentation peut également refléter celle du taux de photosynthèse. Le raisonnement présenté ici n'est toutefois valable que si la source de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  varie peu au cours du temps. Or comme nous le verrons (voir 8.2.2), la variabilité de  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  contrôle celle de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , au premier ordre. La corrélation faible et non significative entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  n'apporte donc pas des arguments définitifs pour identifier le processus contrôlant  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ .

Concernant REM,  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  diminue et  $\Delta^{13}\text{C}_{REM}$ ,  $c_i$  et  $i\text{WUE}$  augmentent. Cette fois, la réponse pourrait se situer sur le continuum entre les scénarii 2 et 3.  $c_i/c_a$  n'est pas constant comme le prévoit le scénario 2 car  $c_i$  augmente plus que  $c_a$ . Bien qu'il ne faille pas s'attendre à une amélioration du  $i\text{WUE}$  dans le cas du scénario 3 théoriquement, dans les faits,  $i\text{WUE}$  augmente souvent plus ou moins. Ces éléments suggèrent une plus faible réponse stomatique de  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  à l'augmentation de  $c_a$  (McCarroll et al., 2009). D'après la figure 4.17, les précipitations diminuent et le SPEI2 augmente à REM. Le site devient donc plus sec. Si les arbres sont habitués à leur environnement humide, une diminution de cette humidité pourrait les obliger à s'adapter et à fermer leurs stomates, entraînant une diminution de  $g$ .

Nous venons de comparer nos deux sites d'études entre eux et avec d'autres sites ayant été utilisés pour effectuer des études isotopiques. Si le niveau isotopique semble dépendre de l'espèce au premier ordre, les tendances, les variations interannuelles en  $\delta^{13}\text{C}$  et le comportement des arbres face à l'augmentation de  $\text{CO}_2$  atmosphérique paraissent davantage liés à l'humidité moyenne du site. En effet, les différents sites peuvent être répartis en deux groupes : d'un côté les sites chiliens et REM, de l'autre les sites argentins et SAI. La plus grande différence entre ces



deux groupes est leur localisation dans le gradient d'humidité perpendiculaire à la chaîne andine. REM et les sites chiliens sont plus humides que les sites argentins et semblent répondre un peu différemment à l'augmentation de la concentration de CO<sub>2</sub> atmosphérique. A l'échelle du XX<sup>ème</sup> siècle, [Urrutia-Jalabert et al. \(2015c\)](#) associent le site andin de leur étude aux scénarii 1 et 2 alors que nous le placerions plutôt dans le groupe de REM (scénarii 2 et 3) de par sa localisation et d'après les résultats de la partie 7.2.2.2. Notons toutefois que l'étude de [Urrutia-Jalabert et al. \(2015c\)](#) couvre la période 1800-2010 alors que la définition de nos groupes correspond aux quarante dernières années. Il est possible que l'évolution récente du climat ait modifié le comportement physiologique des arbres face à l'augmentation de  $c_a$ .

Nous avons donc deux sites qui réagissent un peu différemment à l'augmentation de CO<sub>2</sub> atmosphérique. La Patagonie est concernée par des tendances négatives des précipitations en été dans le Nord-Ouest, depuis 1960 environ. Selon [Bekessy et al. \(2002\)](#), les régions plus arides d'Argentine peuvent atteindre des valeurs de iWUE plus élevées que celles des régions plus méridionales du Chili. Des arbres stressés par la sécheresse ont un iWUE qui augmente plus vite, permettant de réduire l'épuisement de l'humidité des sols ([Peñuelas et al., 2008](#)), notamment pour les arbres d'espaces ouverts ([Silva and Anand, 2013](#)). Il n'est donc pas surprenant que le iWUE de SAI augmente plus vite que celui de REM. L'augmentation de la température, de la sécheresse, mais aussi la limitation des nutriments et/ou l'acclimatation des plantes, la salinité des sols, l'irradiance, les facteurs ontogéniques et la densité des forêts ont un impact sur le iWUE et agissent sur la croissance. Malgré les arguments écophysiologiques en faveur de la fertilisation au CO<sub>2</sub> ([Drake et al., 1997](#); [Soulé and Knapp, 2006](#)), la croissance des *A. araucana* a diminué d'après les chronologies TRW régionales depuis la fin des années 1970. Cette absence d'augmentation de la croissance des arbres avec l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique suggère que la fertilisation due à l'augmentation de  $c_a$  n'est pas effective ici. Cependant, une stimulation de A ne se traduit pas systématiquement par une augmentation de la croissance, en particulier dans les milieux où l'eau, mais également les apports en nutriments, sont limitants ([Giguère-Croteau et al., 2019](#)). L'absence de stimulation de croissance ne signifie pas forcément que la fertilisation n'est pas active car cette dernière agit au niveau de A, mais pas forcément au niveau des processus d'allocation des sucres au tronc.

Le contrôle stomatique qui conduit à la constance de  $c_i/c_a$  et qui constitue la stratégie la plus couramment observée dans le monde ([Andreu-Hayles et al., 2011](#); [Frank et al., 2015](#); [Huang et al., 2017b](#); [Martínez-Sancho et al., 2017](#); [Saurer et al., 2004](#); [Wang et al., 2012](#) en Eurasie) en réponse à la sécheresse, à l'échelle multi-décennale, est une preuve supplémentaire que les mécanismes physiologiques sous-jacents de la réponse du iWUE à l'augmentation de  $c_a$  sont modulés par le climat. Bien que le second scénario, qui suppose une régulation proportionnelle de  $c_i$  par la photosynthèse et la conductance stomatique traduite par un rapport constant  $c_i/c_a$ , soit le plus fréquent, il semble que les arbres s'adaptent de manières différentes à l'augmentation des niveaux de CO<sub>2</sub> atmosphérique selon les espèces et l'environnement ([Martínez-Sancho et al., 2017](#)). Il reste à vérifier si la réduction du taux d'augmentation du iWUE dans certaines régions telle que celle du Nord-Est des USA ([Belmecheri et al., 2021](#)) est un phénomène temporaire. Elle pourrait représenter un effet de saturation ([Cao and Woodward, 1998](#)), qui serait donc durable. Deux études à l'échelle mondiale ont conclu que la croissance des arbres n'a pas augmenté comme prévu en raison de l'augmentation du CO<sub>2</sub> au cours des 40 dernières années et que d'autres facteurs (par ex : le stress induit par le réchauffement, la limitation des nutriments, l'acclimatation à long terme) ont joué un rôle dans cette évolution ([Peñuelas et al., 2011](#); [Silva](#)

and Anand, 2013). L'effet à long terme de l'augmentation de  $c_a$  sur l'absorption et la séquestration du carbone pourrait être surestimé si les changements simultanés des autres conditions environnementales n'étaient pas pris en compte (Maxwell et al., 2019).

## 7.3 Conclusion

Le décalage temporel entre la température (année  $n-1$ ) et la croissance radiale (année  $n$ ) décrit dans le chapitre 6 n'est pas directement relié à la remobilisation de réserves mais au développement des organes (aiguilles, racines, etc...) qui sont les sites de production des hormones de croissance. Dans le cas présent, le carbone qui constitue les cernes est majoritairement assimilé pendant l'année en cours et utilisé pour former F3/4 et L1/4. La formation d'un cerne d'*A. araucana* à SAI ne requiert pas, ou peu, l'utilisation de réserves, même pour le bois formé au début de la saison de croissance (F3/4). D'un point de vue méthodologique, ces résultats montrent que la composition isotopique de la cellulose du cerne entier des *A. araucana* de Sainuco peut être utilisée pour réaliser une étude dendroclimatique puisque la contribution des sucres de réserves est très faible ou absente. La séparation du bois initial et du bois final n'est donc pas nécessaire, ce qui est avantageux en termes de charge de travail et de faisabilité. Comme certains cernes sont très fins et que le rendement est faible pour cette espèce (environ 65 % de perte de masse lors de l'extraction chimique), la production d'une quantité suffisante de cellulose pour les analyses isotopiques, qui est déjà un défi, serait très critique dans le cas où une séparation entre bois initial et bois final était nécessaire.

Dans ce chapitre, nous avons également comparé les chronologies isotopiques de REM et SAI entre elles, aussi bien pour le carbone que pour l'oxygène. Les niveaux isotopiques sont similaires et probablement propres à l'espèce, mais les tendances et les variations interannuelles sont différentes, vraisemblablement parce que les deux sites sont situés dans des zones contrastées en termes d'humidité. Cette observation semble se valider lorsque SAI et REM sont comparés avec d'autres études faites dans la même région de part et d'autre des Andes : le comportement des arbres de REM ressemble plus à ceux des sites chiliens humides, celui des arbres de SAI plus à ceux des sites argentins secs, toutes espèces confondues. Dans le chapitre suivant, nous déterminons les paramètres climatiques qui sont responsables des variations isotopiques du  $\delta^{13}\text{C}$  et du  $\delta^{18}\text{O}$  à SAI et REM.

## 8 | Relation isotopes-climat au cours des dernières décennies

### Objectifs :

- Tester si les rapports isotopiques C et O peuvent fournir de nouvelles informations climatiques à REM et SAI en plus de celles enregistrées par l'approche dendroclimatique conventionnelle basée sur la largeur des cernes d'arbres.
- Débattre de la force du signal climatique et de la représentativité spatiale des relations entre les compositions isotopiques des cernes et les paramètres climatiques.
- Mettre à profit le lien entre données isotopiques et climatiques au cours des dernières décennies pour établir une relation mathématique entre les deux afin de reconstruire les variations climatiques passées.

### Interprétations :

- La relation entre  $\delta^{13}C_{SAI}$  et  $T_{max}$  de décembre-janvier est positive et très forte ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) : la température contrôle  $\delta^{13}C_{SAI}$  via le VPD qui module la conductance stomatique.
- $T_{max}$  et  $VPD_{max}$  contrôlent le SPEI2, ce qui explique la forte relation entre l'indice de sécheresse et  $\delta^{13}C_{SAI}$  ( $r = -0,73$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ).
- Ces fortes relations permettent de calculer des équations de régression pour reconstruire les températures et le SPEI2 à partir du  $\delta^{13}C$ .
- $\delta^{18}O_{SAI}$  dépend du  $\delta^{18}O$  des précipitations et du sol dont la composition est acquise au cours de l'hiver pendant la période de recharge.
- Les relations trouvées à REM entre les données isotopiques et climatiques sont plus faibles qu'à SAI : REM est un site moins sensible aux variations du climat et est un moins bon candidat pour les reconstructions climatiques.

**English :****Objectives :**

- To test whether the use of C and O isotope ratios can provide new climatic information to REM and SAI in addition to that recorded by the conventional dendroclimatic approach based on tree-ring width.
- To discuss the strength of the climate signal and the spatial representativeness of the relationships between tree ring isotopic compositions and climate parameters.
- To use the link between isotopic and climatic data over the last decades to establish a mathematical relationship between the two in order to reconstruct past climate variations.

**Take Home message :**

- The relationship between  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  and  $T_{max}$  in December-January is positive and very strong ( $r = 0.82$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 41$ ) : temperature controls  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  via VPD which modulates the stomatal conductance.
- $T_{max}$  and  $\text{VPD}_{max}$  control SPEI2, which explains the strong relationship between drought index and  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  ( $r = -0.73$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 41$ ).
- These strong relationships allow us to calculate regression equations to reconstruct temperatures and SPEI2 from  $\delta^{13}\text{C}$ .
- $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  depends on the  $\delta^{18}\text{O}$  of precipitation and soil whose composition is acquired during the winter recharge period.
- The relationships between isotopic and climatic data are weaker at REM than at SAI : REM is a less sensitive site to climate variations and is a less good candidate for climate reconstructions.

**Español :****Objetivos :**

- Probar si el uso de las relaciones isotópicas de C y O pueden proporcionar nueva información climática a REM y a SAI, además de la registrada por el enfoque dendroclimático convencional basado en el ancho de los anillos de los árboles.
- Discutir la fuerza de la señal climática y la representatividad espacial de las relaciones entre las composiciones isotópicas de los anillos de los árboles y los parámetros climáticos.
- Utilizar el vínculo entre los datos isotópicos y climáticos de las últimas décadas para establecer una relación matemática entre ambos con el fin de reconstruir las variaciones climáticas del pasado.

**Para recordar :**

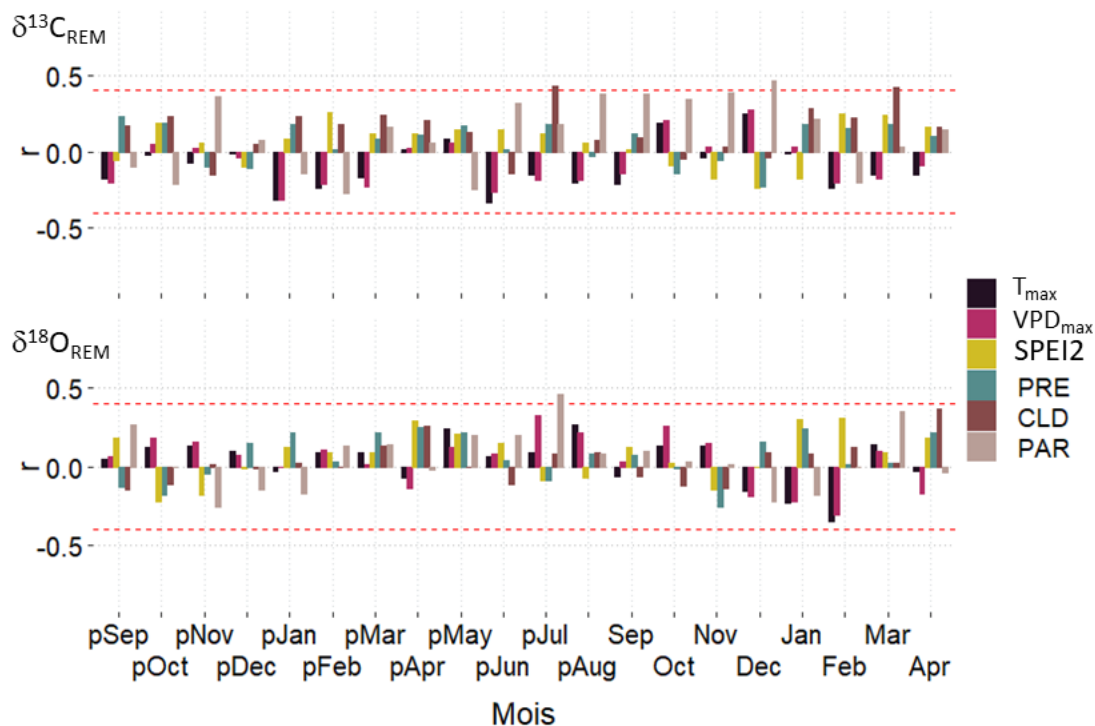
- La relación entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  y  $T_{max}$  en diciembre-enero es positiva y muy fuerte ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) : la temperatura controla  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  vía VPD que modula la conductancia estomática
- $T_{max}$  y  $\text{VPD}_{max}$  controlan SPEI2, lo que explica la fuerte relación entre el índice de sequía y  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  ( $r = -0,73$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ).
- Estas fuertes relaciones nos permiten calcular ecuaciones de regresión para reconstruir las temperaturas y el SPEI2 a partir de  $\delta^{13}\text{C}$ .
- $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  depende de  $\delta^{18}\text{O}$  de las precipitaciones y del suelo, cuya composición se adquiere durante el periodo de recarga invernal.
- Las relaciones encontradas en REM entre los datos isotópicos y climáticos son más débiles que en SAI : REM es un sitio menos sensible a las variaciones climáticas y no es tan buen candidato para las reconstrucciones climáticas.

## 8.1 Résultats analytiques

Dans ce chapitre, nous établissons comment les variations de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  sont influencées par les différents paramètres climatiques dans cette région de Patagonie, en lien avec les principaux modes climatiques du Sud de l'Amérique du Sud. Nos séries isotopiques ont donc été comparées aux données météorologiques de la région et aux réanalyses d'ECHAM6-wiso.

### 8.1.1 Remeco

Les corrélations mensuelles entre  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et  $T_{max}$ ,  $VPD_{max}$ , SPEI2, PRE, CLD et PAR sont présentées en figure 8.1.  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  est positivement corrélé avec PAR en septembre-décembre ( $r = 0,53$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 25$ ).  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  corrèle avec  $\delta^{18}\text{O}_{sol\_C2}$  en août-novembre ( $r = 0,42$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 39$ ).

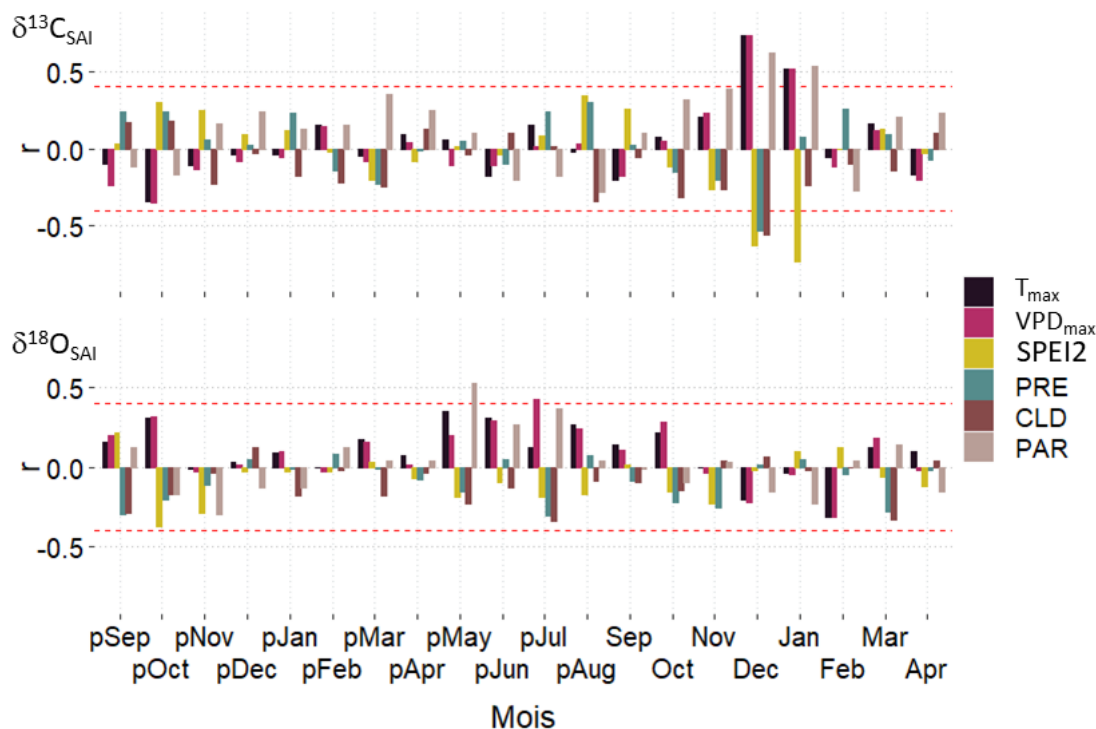


**Figure 8.1** – Coefficients de corrélation mensuels entre les chronologies  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{REM}$  et  $T_{max}$ ,  $VPD_{max}$ , SPEI2, PRE, CLD et PAR entre septembre de la saison de croissance précédente (pSep) et avril de la saison de croissance actuelle (Apr) de 1974 à 2014, soit  $n = 41$  (1983 et 2007 pour PAR, soit  $n = 25$ ). Les lignes pointillées rouges représentent les limites de significativité à 99 %.

### 8.1.2 Sainuco

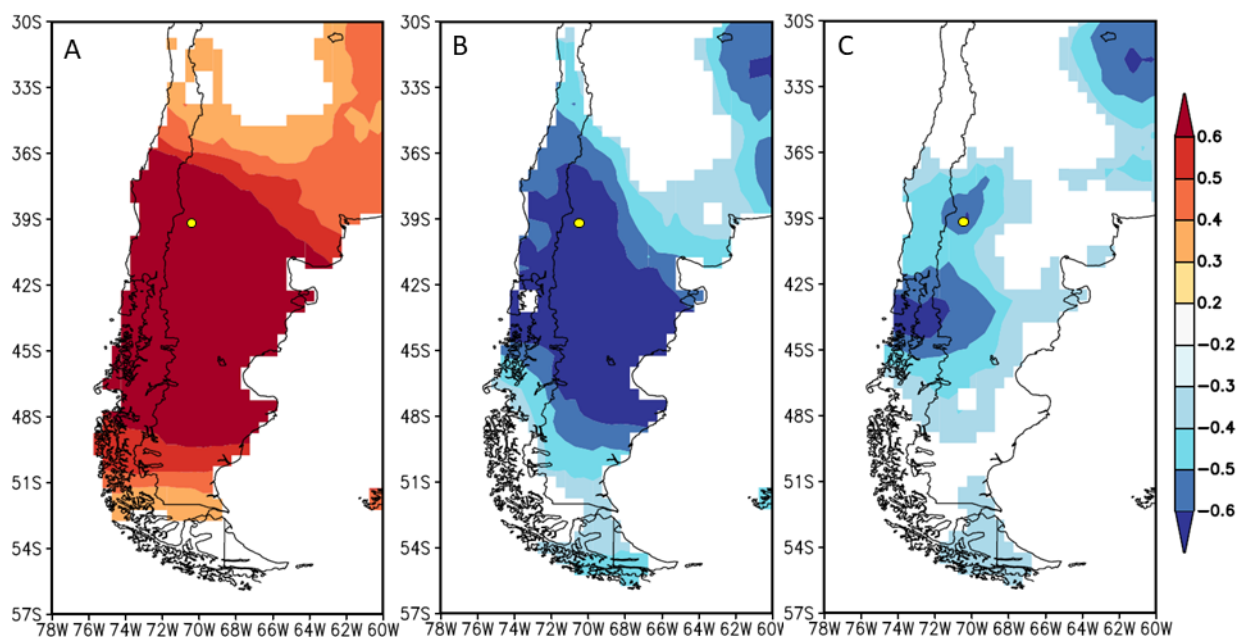
Les corrélations mensuelles entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $T_{max}$ ,  $VPD_{max}$ , SPEI2, PRE, CLD et PAR sont présentées en figure 8.2. La relation la plus significative entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et le climat est avec  $T_{max}$  de décembre-janvier pendant la saison de croissance en cours ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ). Il existe logiquement également une corrélation positive significative entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $VPD_{max}$  sur la même période ( $r = 0,79$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ). Une corrélation négative significative entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et SPEI2 de janvier (décembre et janvier combinés) ( $r = -0,73$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) est aussi trouvée. Des corrélations négatives ont également été mises en évidence entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et PRE, et  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et CLD de décembre ( $r = -0,53$  et  $r = -0,56$  respectivement,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ). Nous pouvons noter que des corrélations aussi fortes (en particulier celles avec  $T_{max}$  et  $VPD_{max}$ ) sont exceptionnelles en dendroclimatologie. Le  $\delta^{13}\text{C}$  des *A. araucaria* du site de SAI est donc un proxy très intéressant et prometteur pour réaliser des reconstitutions dendrochronologiques. Entre 1979 et 2014, la corrélation avec la série temporelle du SAM de ERA5 est de 0,39 (novembre-décembre ;  $p < 0,05$ ,  $n = 36$ ).

$\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  est positivement corrélé avec  $T_{max}$  de mai-juin ( $r = 0,42$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 41$ ) et  $VPD_{max}$  de juin-août ( $r = 0,45$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 41$ ), soit la période hivernale précédant la saison de croissance.

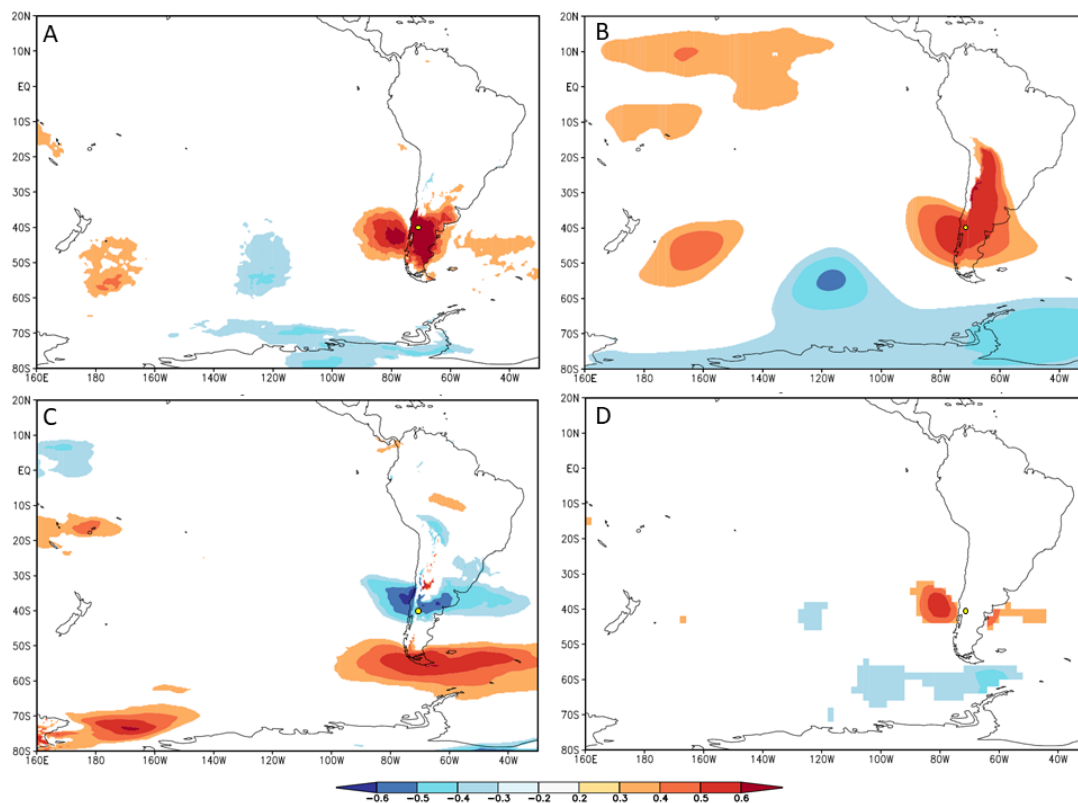


**Figure 8.2** – Coefficients de corrélation mensuels entre les chronologies  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $T_{max}$ ,  $VPD_{max}$ , SPEI2, PRE, CLD et PAR entre septembre de la saison de croissance précédente (pSep) et avril de la saison de croissance actuelle (Apr) de 1974 à 2014 (1983 et 2007 pour PAR). Les lignes pointillées rouges représentent les limites de significativité à 99 %.

Des corrélations spatiales ont été réalisées entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $T_{max}$ , PRE et SPEI2 (Fig. 8.3), mais aussi T2m, SLP, u et SST (Fig. 8.4). La corrélation entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $T_{max}$  s'étend à une large zone de la Patagonie, entre 36°S et 50°S. C'est aussi le cas pour la corrélation avec SPEI2 sur une zone légèrement plus petite. Concernant les précipitations, la zone est plus réduite et se concentre sur les montagnes, principalement entre 42°S et 45°S. Nous retrouvons une forte corrélation positive et étendue à une grande partie de la Patagonie entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et T2m, cohérente avec celle trouvée en utilisant  $T_{max}$  du CRU. La relation entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et SLP est également positive aux moyennes latitudes. C'est également le cas entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et SST, tandis qu'elle est négative avec u. Les relations entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et T2m, SLP et SST sont négatives autour de 60°S.



**Figure 8.3** – Corrélations spatiales entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et A)  $T_{max}$  en décembre-janvier, B) SPEI2 en janvier, C) PRE en décembre sur la période 1974 – 2014 avec 95 % de confiance. Le point jaune correspond à la localisation de SAI.



**Figure 8.4** – Corrélations spatiales entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et A) T2m en décembre-janvier, B) SLP 850 mb en décembre, C) u 850 mb en décembre-janvier et D) SST en décembre-février sur la période 1974-2014 à 95 % de confiance. Le point jaune correspond à la localisation de SAI.

Nous avons utilisé le  $\delta^{13}\text{C}$  pour reconstruire les variations de  $T_{max}$  et de SPEI2 passées.

La relation obtenue par régression linéaire entre  $\delta^{13}\text{C}$  et  $T_{max}$  (1951-2014) est :

$$T_{max} = 2,53 \pm 2,31 \times \delta^{13}\text{C} + 74,06 \pm 46,10 \quad (8.1)$$

Le modèle ci-dessus, comme tous les modèles statistiques linéaires, a tendance à réduire les amplitudes, si bien que les extrêmes sont un peu minimisés. L'erreur moyenne commise sur la reconstruction  $T_{max}$ , estimée par la méthode bootstrap (voir 5.4), est de  $\pm 0,9^\circ\text{C}$ . Pour vérifier la fiabilité de cette méthode, RE et CE ont été calculés en faisant la moyenne des 1000 RE et CE obtenus à chaque tirage. Nous obtenons RE = 0,63 et CE = 0,60 pour  $T_{max}$ . Les deux sont donc supérieurs à 0, ce qui indique la présence d'informations utiles dans la reconstruction. Le résidu (différence entre les signaux instrumentel et reconstruit) est calculé en valeur absolue sur la période 1951-2014. Nous obtenons un écart-type de  $0,8^\circ\text{C}$  et 95 % ( $2\sigma$ ) des résidus sont dans l'intervalle  $\pm 1,6^\circ\text{C}$ . Le coefficient de corrélation entre les données instrumentales et les données reconstruites étant de 0,66 ( $p < 0,001$ ,  $n = 65$ ), notre reconstruction permet donc d'expliquer 44 % de la variance pour la période 1951-2014.



Si la période de 41 ans (1974-2014) est conservée pour effectuer la reconstruction, nous obtenons l'équation suivante :

$$T_{max} = 4,06 \pm 2,31 \times \delta^{13}C + 104,48 \pm 46,10 \quad (8.2)$$

L'erreur moyenne commise sur la reconstruction  $T_{max}$  est alors de  $\pm 0,7^\circ\text{C}$  et nous obtenons  $RE = 0,60$  et  $CE = 0,56$ . Le coefficient de corrélation entre les données instrumentales et les données reconstruites étant de 0,82 ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ), notre reconstruction permet donc d'expliquer 67 % de la variance pour la période 1974-2014. En considérant une période plus courte, l'erreur sur le coefficient directeur et l'ordonnée à l'origine sont similaires.

La relation obtenue entre  $\delta^{13}C$  et SPEI2 (1951-2014) est :

$$SPEI2 = -2,58 \pm 1,63 \times \delta^{13}C - 51,62 \pm 32,72 \quad (8.3)$$

L'erreur moyenne commise sur la reconstruction SPEI2 est estimée à 1. Nous trouvons également des valeurs positives pour RE et CE, 0,49 et 0,45 respectivement, indiquant que le modèle est robuste et fiable, surpassant la prédiction basée sur la moyenne. Le coefficient de corrélation est de 0,61 ( $p < 0,001$ ,  $n = 65$ ) entre les données instrumentales et les données reconstruites, notre reconstruction permet donc d'expliquer 37 % de la variance pour la période 1951-2014.

Si la période de 41 ans (1974-2014) est conservée, nous obtenons l'équation suivante :

$$SPEI2 = -3,93 \pm 2,31 \times \delta^{13}C - 78,47 \pm 46,10 \quad (8.4)$$

L'erreur moyenne commise sur la reconstruction SPEI2 est alors de 0,9 et nous obtenons  $RE = 0,46$  et  $CE = 0,40$ . Le coefficient de corrélation entre les données instrumentales et les données reconstruites étant de 0,71 ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ), notre reconstruction permet donc d'expliquer 50 % de la variance pour la période 1974-2014. L'erreur sur le coefficient directeur et l'ordonnée à l'origine sont plus grands.

## 8.2 Interprétations

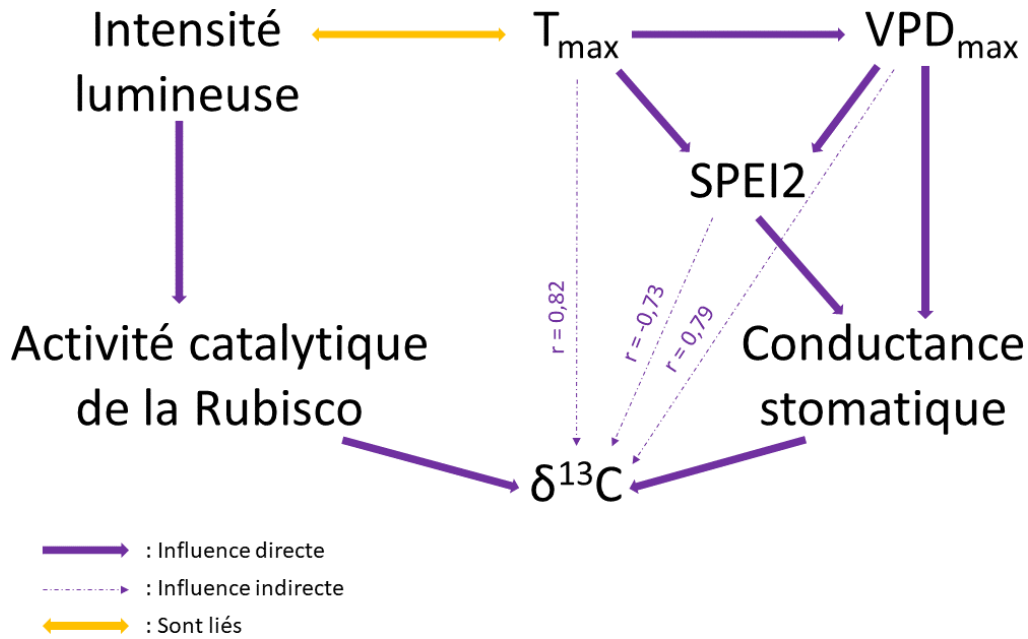
### 8.2.1 L'influence des paramètres climatiques sur le $\delta^{13}C$

Les différentes relations décrites dans les paragraphes suivants sont schématisées sur la figure 8.5. La forte relation entre  $\delta^{13}C_{SAI}$  et le  $VPD_{max}$  de l'été en cours (décembre-janvier,  $r = 0,79$ ) est probablement due au contrôle de la conductance stomatique au niveau des feuilles par le  $VPD_{max}$ . En effet, les arbres ajustent l'ouverture de leurs stomates en fonction du  $VPD_{max}$  et tentent d'éviter autant que possible une tension hydrique critique dans leur xylème (Running,

1976). La conductance stomatique régule non seulement la perte d'eau mais aussi le flux de CO<sub>2</sub> de l'air extérieur vers la chambre sous-stomatique. Par conséquent, avec l'activité de l'enzyme Rubisco, la conductance stomatique contrôle la concentration de CO<sub>2</sub> dans la chambre sous-stomatique, qui à son tour, contrôle la discrimination du carbone chez les plantes en C3. Plus le VPD<sub>max</sub> est élevé, plus la concentration sous-stomatique de CO<sub>2</sub> et la discrimination isotopique du carbone sont faibles. L'influence du VPD<sub>max</sub> peut également s'exercer par le biais de l'évaporation de l'eau des couches superficielles du sol, ce qui affecte le statut hydrique des arbres et, par conséquent, la conductance stomatique (Grossiord et al., 2020).

Le  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est également fortement lié à  $T_{max}$  estivale (décembre-janvier,  $r = 0,82$ ). Le signal de la température dans le  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  peut refléter l'influence de la température sur le VPD<sub>max</sub> et, à son tour, de cette variable sur la conductance stomatique. En effet, comme exprimé dans l'équation 5.7, AVP augmente exponentiellement avec la température. Comme AVP n'augmente généralement pas au même rythme que la température, des conditions plus chaudes induisent une augmentation de VPD<sub>max</sub>, et une diminution de la discrimination des isotopes du carbone. La discrimination est également affectée par l'activité de l'enzyme Rubisco. Plus l'enzyme est active, plus l'élimination du carbone de la chambre sous-stomatique est importante et plus la discrimination isotopique est faible. Chez les plantes en C3, le taux de photosynthèse ne dépend pas beaucoup de la température dans les conditions normales de leur milieu (Berry and Bjorkman, 1980). Cependant, l'activité catalytique de la Rubisco diminue (augmente) dans des conditions de faible (forte) intensité lumineuse (Mott and Woodrow, 2000). PAR présente une corrélation positive avec  $T_{max}$  estivale (décembre-janvier,  $r = 0,55$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 25$ ; non montré). Ainsi, le lien  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ -température peut être renforcé par l'activité de la Rubisco régulée par la lumière. La dépendance de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  à la température reflète une chaîne de causalités plutôt qu'un effet direct de la température sur la conductance stomatique et l'activité de la Rubisco.

Les relations négatives de  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  avec PRE (décembre,  $r = -0,53$ ) et SPEI2 (janvier,  $r = -0,73$ ) pendant la saison de croissance peuvent être indirectes et résulter de la dépendance de ces paramètres météorologiques à la saturation de l'air en eau. En effet, plus le VPD<sub>max</sub> est élevé, moins la condensation de l'eau est probable, donc la formation de précipitations, et plus SPEI2 est bas ( $r = 0,80$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$  entre PRE et SPEI2 en décembre-janvier).  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  peut également être lié à PRE d'été par l'effet de la teneur en eau du sol sur la conductance stomatique. Cependant, il est peu probable que les faibles précipitations de décembre contribue de manière significative à l'humidité du sol, et la relation entre PRE (de décembre ou annuel) et l'humidité du sol peut être complexe. Seule la surveillance de l'humidité du sol pourrait aider à clarifier la relation entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et PRE.



**Figure 8.5** – Les différentes relations entre les paramètres climatiques ayant une influence sur  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ .

Nos résultats indiquent également que  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  enregistre avec précision les variations de température et de SPEI2 sur une grande partie de la Patagonie, notamment entre 35°S et 50°S (Fig. 8.3A et B). Cette corrélation spatiale est néanmoins un peu moins homogène pour SPEI2, ce qui reflète la plus grande variabilité spatiale des précipitations par rapport à la température.  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est positivement corrélé avec T2m (Fig. 8.4A), ce qui est cohérent avec la forte corrélation trouvée entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et  $T_{max}$ . Sur les figures 8.4, nous pouvons voir un dipôle : le signe des corrélations entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et T2m, SLP, u et SST est contraire en Patagonie et sur l’océan Pacifique directement à l’Ouest du Chili (au Nord de 50°S), et sur l’océan Pacifique jusqu’en Antarctique (au Sud de 50°S). L’explication se trouve sur la figure 8.4B.  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est positivement corrélé à SLP en Patagonie et négativement en Antarctique. Or, cette différence entre les hautes et moyennes latitudes de l’hémisphère Sud correspond au motif spatial du SAM décrit dans la partie 4.2.3. Lors de SAM-, SLP augmente autour de 45°S et diminue autour de 65°S. Les vents d’Ouest se déplacent vers les moyennes latitudes et apportent de l’humidité à SAI. Quand l’air est humide, les arbres ont tendance à ouvrir leurs stomates, les échanges gazeux sont importants et le  $^{13}\text{C}$  est davantage discriminé :  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  diminue. Suivant ce raisonnement, des vents forts tendent à induire des valeurs basses de  $\delta^{13}\text{C}$  chez les *A. Araucana* de SAI, ce qui explique la corrélation négative avec u (Fig. 8.4C). Lors de SAM+, les vents d’Ouest sont resserrés autour de l’Antarctique, T2m et SST augmentent aux moyennes latitudes (autour de 45°S), l’humidité en Patagonie diminue et  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  augmente. Les échanges de chaleur entre les tropiques et les pôles sont moins importants, ce qui entraîne un refroidissement de l’Antarctique et des mers environnantes, ainsi qu’une zone de basse pression.  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est anti-corrélé avec la pression et les températures mesurées en Antarctique. Le SAM possède donc une influence sur le  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  via la température, mais aussi via le déplacement des vents d’Ouest porteurs d’humidité.

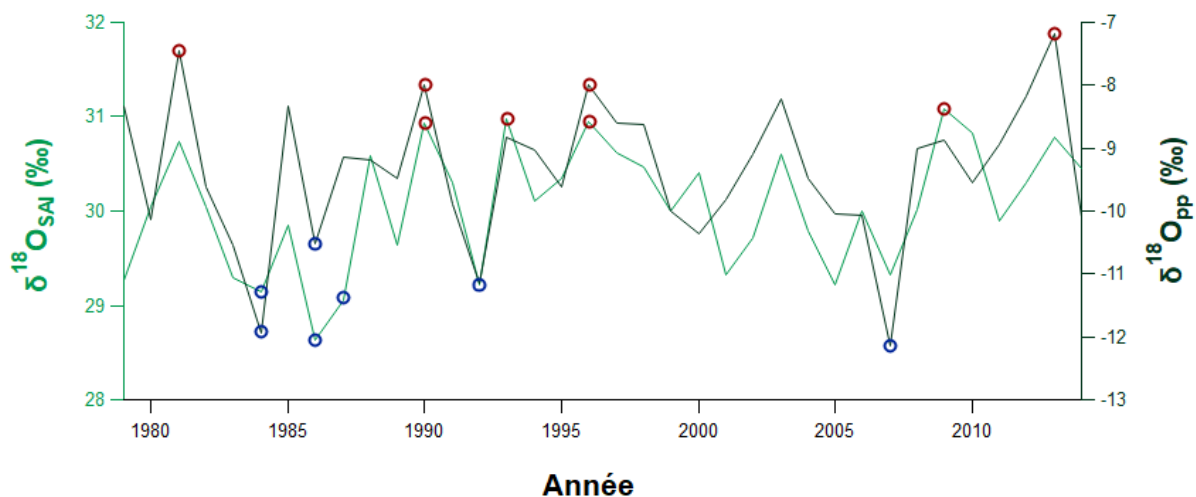
A REM, la relation positive entre  $\delta^{13}C_{REM}$  et PAR peut s'expliquer par le renforcement de l'activité de la Rubisco régulée par la lumière sur la discrimination (plus l'activité est forte, plus la discrimination est faible et donc plus  $\delta^{13}C$  est élevé). C'est la seule relation vraiment significative entre  $\delta^{13}C_{REM}$  et l'un des paramètres climatiques. Dans la partie 7.2.2.1, nous avons évoqué le lien éventuel entre la diminution de  $\delta^{13}C_{REM}$  et celle de PAR. Eliminer la tendance linéaire des deux variables ne change pas le coefficient de corrélation. La luminosité semble donc être le facteur principal influençant les variations de  $\delta^{13}C_{REM}$ . Quant aux relations non-significatives avec les autres paramètres, il est possible que l'environnement proche de chaque arbre soit en partie responsable de l'absence de variabilité commune entre les différentes séries, empêchant les arbres de ce site d'enregistrer les variations climatiques via la composition isotopique de la cellulose. Il est également possible que ce non-enregistrement (ou enregistrement masqué) soit dû au fait que le site soit humide. Cette absence de tendance commune entre le  $\delta^{13}C$  de la cellulose et les paramètres climatiques se retrouve également dans d'autres études chiliennes en prenant les données météorologiques de la région du site (Urrutia-Jalabert et al., 2015c pour les températures maximales et moyennes). Dans les sites d'*A. araucana* avec des précipitations élevées, le  $\delta^{13}C_{cell}$  peut être moins sensible aux variations climatiques. A nouveau, REM se rapproche plus des sites chiliens que des sites argentins de la région de Bariloche.

## 8.2.2 L'influence des paramètres climatiques sur le $\delta^{18}O$

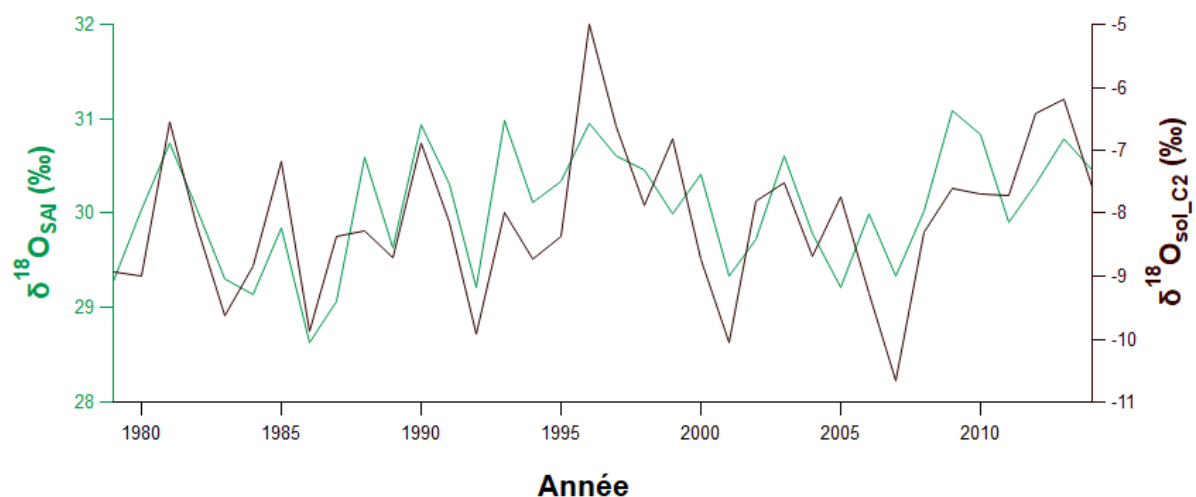
Le  $\delta^{18}O$  de l'eau du sol puisée par les arbres dépend de l'histoire des masses d'air humide qui apportent les précipitations et de l'évaporation au niveau du sol (Sprenger et al., 2016). Le pompage de l'eau par les racines se fait sans fractionnement isotopique (Bariac et al., 1990; Dawson and Ehleringer, 1993; Rothfuss and Javaux, 2017). Au niveau foliaire, le fractionnement évaporatif, processus dépendant de la température et du gradient d'humidité entre l'intérieur et l'extérieur de la feuille, induit l'enrichissement isotopique de l'eau foliaire et des sucres subséquents (Cernusak et al., 2016, Gonfiantini et al., 1965). Bien que des échanges d'oxygène entre l'eau du xylème et les molécules organiques aient lieu au moment de la formation de la cellulose, la composition isotopique de celle-ci, présente également ce caractère enrichi (par exemple, Barbour and Farquhar (2004)). Ainsi, la relation de  $\delta^{18}O_{SAI}$  avec  $T_{max}$  reflète, au premier ordre, le rôle de la température dans les processus qui déterminent le  $\delta^{18}O$  des précipitations et/ou induisent un fractionnement par évaporation. Comme la relation la plus forte est obtenue ici entre  $\delta^{18}O_{SAI}$  et la température de l'automne-hiver avant la saison de croissance,  $\delta^{18}O_{SAI}$  dépend probablement plus du  $\delta^{18}O$  des précipitations hivernales que du fractionnement par évaporation, plus susceptible d'induire des corrélations avec les conditions estivales. Une relation positive est trouvée entre  $\delta^{18}O_{SAI}$  et les valeurs modélisées de  $\delta^{18}O_{pp}$  ( $r = 0,69$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ; Fig. 8.6) de mai à octobre précédant la saison de croissance, et  $\delta^{18}O_{sol}$ , avec les coefficients les plus élevés pour le niveau C1 de 6,5 cm ( $r = 0,63$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ) de juillet à octobre et pour le niveau C2 de 31,9 cm ( $r = 0,67$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ; Fig. 8.7) de juillet à janvier de la saison de croissance en cours. Pour rappel,  $\delta^{18}O_{pp}$  et  $\delta^{18}O_{sol}$  sont issus des simulations d'ECHAM6-wiso entre 1979 et 2014. Les 10<sup>ème</sup> (P10) et 90<sup>ème</sup> (P90) percentiles pour  $\delta^{18}O_{SAI}$  et  $\delta^{18}O_{pp}$  ont été calculés afin d'extraire les années qui se démarquent par un  $\delta^{18}O$  élevé ou bas. La période d'étude étant de 36 ans (1979-2014), P10 et P90 correspondent à 3 ou 4 années par variables. Elles sont indiquées en bleu (P10) et en rouge (P90) sur la figure 8.6. Certaines années sont communes à  $\delta^{18}O_{SAI}$  et  $\delta^{18}O_{pp}$  et sont indiquées en violet dans le tableau 5.

**Tableau 5** – Liste des années pour lesquelles  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  sont inférieurs à P10 ou supérieurs à P90. Les années en violet sont les années communes entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ .

	P10	P90
$\delta^{18}\text{O}_{SAI}$	1984, 1986, 1987	1990, 1993, 1996, 2009
$\delta^{18}\text{O}_{pp}$	1984, 1986, 1992, 2007	1981, 1990, 1996, 2013



**Figure 8.6** – Variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI calculé avec ECHAM6-wiso moyenné de mai à octobre entre 1979 et 2014. Les cercles rouges correspondent aux années pour lesquelles  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  sont au-dessus de P90 et les cercles bleus, aux années pour lesquelles  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  sont en-dessous de P10.



**Figure 8.7** – Variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{sol\_C2}$  à SAI calculé avec ECHAM6-wiso de juillet à janvier entre 1979 et 2014.

La dépendance à l'égard des précipitations hivernales s'explique par le fait que la saison des pluies, et très probablement la période de recharge en eau du sol, est l'hiver comme c'est le cas généralement dans les régions tempérées et arides (Jasechko et al., 2013). La dépendance de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  aux paramètres climatiques de l'automne-hiver précédant la saison de croissance ne contredit pas le fait que les sucres utilisés pour synthétiser la cellulose soient ceux de la saison de croissance (printemps-été) en cours. En effet, dans des environnements avec une saisonnalité des précipitations marquée comme c'est le cas à SAI, les arbres peuvent dépendre en grande partie de l'eau interstitielle du sol, infiltrée pendant la période de recharge précédente (automne-hiver), pour leur approvisionnement en eau pendant la saison de croissance sèche. Malheureusement, aucune chronologie de  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  dans la région n'est suffisamment longue pour être comparée à nos résultats. Le réseau mondial de mesure des isotopes dans les précipitations (GNIP ; Global Network of Isotopes in Precipitation) de l'AIEA ne permet pas d'obtenir de séries assez longues, mais surtout continues, dans la région. La station la plus proche de notre site est celle de Temuco au Chili ( $38^{\circ}44'13''\text{S}$ ,  $72^{\circ}35'59''\text{O}$ ) dont les données isotopiques couvrent la période 1988-1991. En Argentine, la plus proche est celle de San Carlos de Bariloche ( $41^{\circ}08'00''\text{S}$ ,  $71^{\circ}18'37''\text{O}$ ) dont les données isotopiques couvrent la période 1996-2002 et 2020-2021 actuellement. A défaut de pouvoir le faire avec des données mesurées, nous avons comparé le  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  avec les  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations et de l'eau du sol issus de ECHAM6-wiso.

Dans les environnements secs, les arbres ont tendance à fermer leurs stomates pour éviter de perdre trop d'eau et d'être exposés à un risque d'embolie. La faible sensibilité du  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  au  $\text{VPD}_{max}$  estival observée à Sainuco pourrait donc refléter une forte réduction de la conductance stomatique en réponse à une faible humidité du sol. Cependant, cette conclusion n'est pas en accord avec les résultats obtenus avec le carbone qui ne sont pas en faveur d'une fermeture stomatique mais plutôt d'une modulation de la conductance stomatique (par le VPD). Cheesman and Cernusak (2017) ont comparé la  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  des feuilles et du tronc des arbres le long d'un gradient d'aridité. Ils ont constaté que la  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  foliaire démontrait un fort signal climatique tout au long du gradient alors que la  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  du tronc n'était pas influencée par les variables estivales sur les sites secs. Ils ont expliqué le découplage entre la composition isotopique des feuilles et du tronc par une augmentation, avec une humidité décroissante, du taux d'échange d'atomes d'oxygène entre les sucres et l'eau du xylème ( $p_{ex}$ ) pendant la synthèse de la cellulose. Szejner et al. (2020) ont également mis en évidence expérimentalement une augmentation de la proportion de l'oxygène échangé entre les sucres et l'eau de source avec la diminution de l'humidité relative. Sur le site sec de SAI, l'absence de relation significative entre les variables climatiques actuelles et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  peut être attribuée à un  $p_{ex}$  élevé renforçant le signal de la source et atténuant le signal climatique.

L'analyse combinée des compositions isotopiques du carbone et de l'oxygène peut être utilisée pour clarifier l'interprétation de la discrimination du carbone en supposant qu'une corrélation positive entre les deux rapports reflète une régulation du  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  par la conductance stomatique plutôt que par l'activité de la rubisco (Roden and Farquhar, 2012, Scheidegger et al., 2000). Cependant, cette approche à double isotope est pleinement valable si le  $\delta^{18}\text{O}$  de l'eau source des arbres est constant. Comme les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  semblent ici refléter celles de la source, peut-être parce que  $p_{ex}$  a une valeur élevée, l'approche à double isotope n'est pas applicable.

## 8.3 Conclusion

D'après nos résultats,  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  est sensible aux variations de température et d'humidité à l'échelle de la Patagonie contrairement à  $\delta^{13}\text{C}_{REM}$  qui dépend avant tout de la luminosité. Les reconstructions basées sur  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  seraient donc représentatives des variations de température, d'aridité et de déficit de pression de vapeur sur de vastes zones du Sud de l'Amérique du Sud, mais aussi potentiellement des variations du SAM via le lien entre SAM - température -  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ . Nous mettons à profit ces bonnes relations pour reconstruire les variations passées de température et d'aridité dans le chapitre 9. Les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  semblent être contrôlées principalement par les variations du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations et de l'eau du sol. Une meilleure compréhension des causes des variations du  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  pourrait nous renseigner sur les trajectoires des masses d'air qui précipitent à SAI. Nous explorons cette question dans le chapitre 10.

Les chapitres et parties 6, 7.2 et 8 ont fait l'objet d'un article (Annexe 2) : [Penchenat et al. \(2022\)](#)

T. Penchenat, V. Daux, I. Mundo, M. Pierre, M. Stievenard, A. Srur, L. Andreu-Hayles, and R. Villalba. Tree-ring isotopes from araucaria araucana as useful proxies for climate reconstructions. *Dendrochronologia*, 74 :125979, 2022.





## 9 | Reconstitution du climat sur 315 ans avec $\delta^{13}\text{C}$ à SAI

### Objectifs :

- Produire une série isotopique de  $\delta^{13}\text{C}$  à SAI longue de 315 ans (1700-2014).
- Reconstruire les variations de  $T_{max}$  et SPEI2 de décembre-janvier des 315 dernières années et identifier les tendances, les années extrêmes et les cycles.
- Expliquer les résultats à l'aide de nos connaissances des climats patagoniens et des modes climatiques qui les influencent (voir chapitre 4).

### Interprétations :

- Une augmentation significative de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (+0,46 ‰) et de  $T_{max}$  (+1°C) est observée entre 1780 et 1820, tandis que SPEI2 diminue, signe d'une plus forte aridité.
- Cette augmentation de température pourrait être liée à la fin du Petit Âge Glaciaire, une période majoritairement froide et humide observée dans plusieurs enregistrements paléoclimatiques d'Amérique du Sud, située entre le XVIII<sup>ème</sup> et le XIX<sup>ème</sup> siècle.
- Cette augmentation de température n'apparaît pas dans les autres reconstitutions, qui sont d'ailleurs assez différentes de celle basée sur  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ .
- Les variations de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  ont été modulées par des modes climatiques à des échelles interannuelles à multidécennales, liées principalement au SAM et à la position de la branche descendante de la cellule de Hadley.
- Au XX<sup>ème</sup>, et surtout depuis les années 1970, les reconstructions sont plus cohérentes entre elles. Cette homogénéisation est probablement due à l'augmentation de la température à l'échelle régionale dans le contexte du changement global.

**English :****Objectives :**

- To produce 315-year long (1700-2014)  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  isotope series.
- To reconstruct the variations of  $T_{max}$  and SPEI2 of December-January of the last 315 years and identify trends, extreme years and cycles.
- To explain the results using our knowledge of Patagonian climates and the climatic modes that influence them (see 4).

**Take Home message :**

- A significant increase in  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (+0.46 ‰) and  $T_{max}$  (+1°C) is observed between 1780 and 1820, while SPEI2 decreases, sign of a stronger aridity.
- This temperature increase could be linked to the end of the Little Ice Age, a period of predominantly cold and wet weather observed in several South American paleoclimate records, located between the 18th and the 19th centuries.
- This temperature increase is not observed in the other reconstructions which are quite different from ours before the 20th century.
- Variations in  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  were modulated by climate modes on interannual to multidecadal scales related mainly to the SAM and the position of the descending branch of the Hadley cell.
- During the 20th century, and especially since the 1970s, reconstructions are more consistent with each other. This homogenisation is probably due to the increase in temperature on a regional scale in the context of global change.

**Español :****Objetivos :**

- Producir series de isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de 315 años de duración (1700-2014).
- Reconstruir las variaciones de  $T_{max}$  y SPEI2 de diciembre-enero de los últimos 315 años e identificar tendencias, años extremos y ciclos.
- Explicar los resultados utilizando nuestros conocimientos sobre los climas patagónicos y los modos climáticos que influyen en ellos (véase 4).

**Para recordar :**

- Se observa un aumento significativo de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (+0,46 ‰) y  $T_{max}$  (+1°C) entre 1780 y 1820, mientras que SPEI2 disminuye, indicando una mayor aridez.
- Este aumento de temperatura podría estar relacionado con el final de la Pequeña Edad de Hielo, un período de clima predominantemente frío y húmedo observado en varios registros paleoclimáticos sudamericanos, entre el siglo 18 y el siglo 19.
- Este aumento de la temperatura no se observa en los demás registros, que son muy diferentes a los nuestros antes del siglo 20.
- Las variaciones en  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  fueron moduladas por modos de clima en escalas interanuales a multidecadales relacionadas principalmente con elSAM y la posición de la rama descendente de la célula Hadley.
- En el siglo 20, y sobre todo a partir de los años 70, las reconstrucciones son más coherentes entre sí. Esta homogeneización se debe probablemente, al aumento de la temperatura a escala regional en el contexto del cambio global.

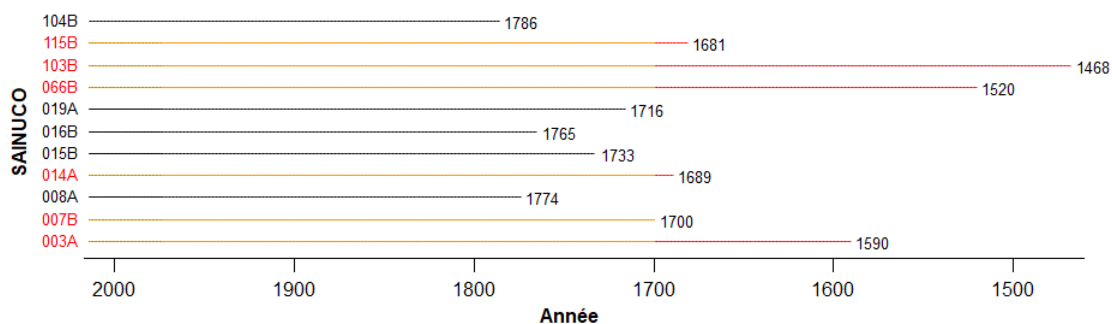
## 9.1 Résultats analytiques

### 9.1.1 Obtention de la longue série $\delta^{13}\text{C}_{315}$ à SAI

Parmi les dix arbres utilisés pour la calibration, seuls six dépassaient les 315 ans. Afin que chaque arbre ait le même poids dans la chronologie moyenne, et ce tout du long, nous avons les mêmes six arbres (les plus vieux donc) sur l'ensemble des 315 ans de la reconstruction. Ainsi, nous avons évité des variations qui seraient le résultat d'un changement d'échantillonnage avec le temps. Les arbres retenus apparaissent en rouge sur la figure 9.1.

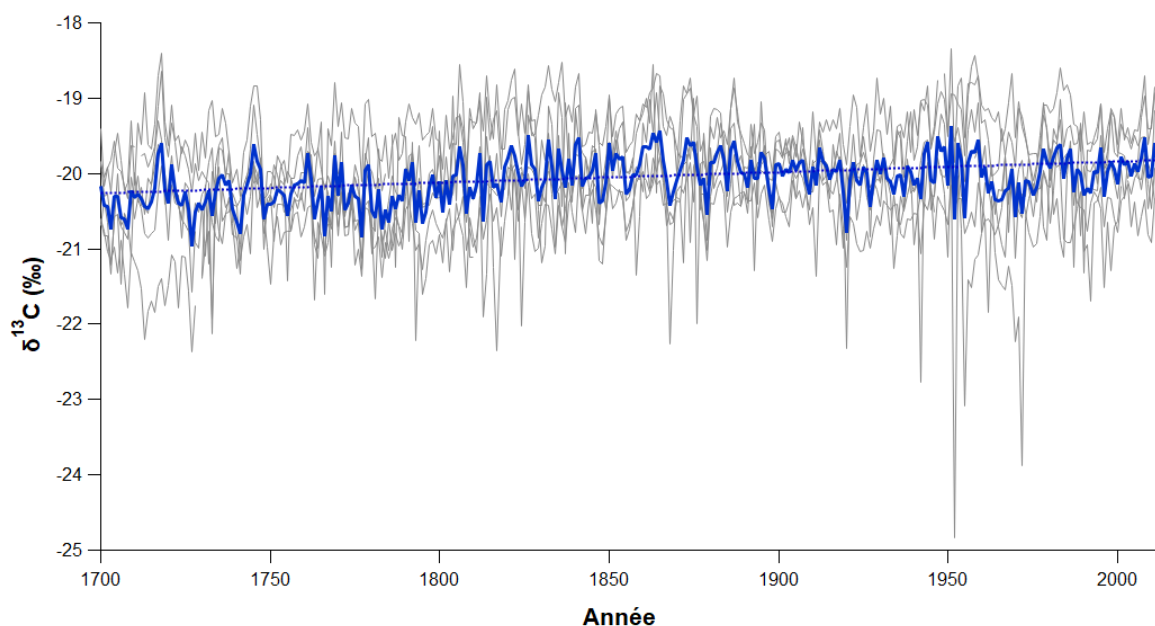
Avec cet échantillonnage réduit (par rapport à celui utilisé dans le chapitre 8), entre 1974 et 2014, la variabilité commune entre les séries de  $\delta^{13}\text{C}$  reste faible, avec un RBAR de 0,18 au lieu de 0,22 et un EPS de 0,57 au lieu de 0,74. Pour obtenir un IC moyen inférieur à 0,5 ‰, il faudrait deux arbres supplémentaires (IC = 0,49 ‰ pour 8 arbres).

La corrélation entre le  $\delta^{13}\text{C}$  moyen des six arbres les plus vieux sur la période 1974-2014 et  $T_{max}$  de décembre-janvier est de 0,83 ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ). Elle est donc semblable, voire meilleure, qu'avec dix arbres. Il en est de même pour la corrélation entre ce  $\delta^{13}\text{C}$  et le  $\text{VPD}_{max}$  ( $r = 0,78$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ),  $\text{SPEI2}$  ( $r = -0,71$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ),  $\text{CLD}$  ( $r = -0,50$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) et  $\text{PRE}$  ( $r = -0,46$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ). Des corrélations similaires sont également trouvées entre le  $\delta^{13}\text{C}$  moyen des six arbres les plus vieux et les variables de ERA5. Le fait de réduire le nombre d'arbres pour la partie qui suit ne porte donc pas préjudice à la qualité des résultats.



**Figure 9.1** – Les carottes sélectionnées pour réaliser les longues séries isotopiques sont en rouge. La période de 315 ans est tracée en jaune.

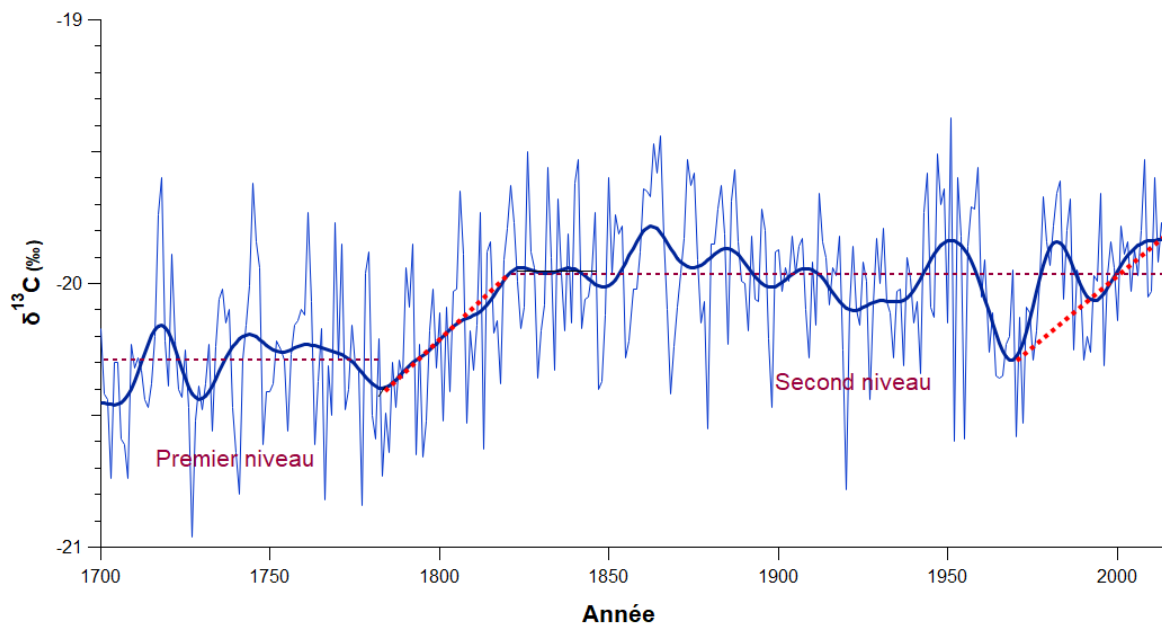
Pour les six séries longues de 315 ans (Fig. 9.2), le RBAR est de 0,24 et l'EPS est de 0,65. L'intervalle de confiance est de 0,59 ‰. Pour obtenir un IC en-dessous de 0,50 ‰, il faudrait deux arbres supplémentaires (IC = 0,48 ‰). Les six séries ont été moyennées en fonction des années pour obtenir une chronologie moyenne :  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Entre 1700 et 2014, le signal du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  varie entre -20,96 ‰ et -19,37 ‰ avec un niveau moyen de  $-20,08 \pm 0,31$  ‰. Le coefficient d'autocorrélation avec un décalage d'une année est de 0,42. Il est un peu plus élevé que celui trouvé pour la calibration. Les points extrêmes qui pourraient paraître aberrants ont été dupliqués et les valeurs ont été confirmées. Ils ont donc été conservés pour calculer les chronologies moyennes.



**Figure 9.2** – Variations temporelles des séries isotopiques en carbone des six arbres les plus vieux (gris) et de la chronologie moyenne  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (bleu) sur la période 1700-2014. La droite bleue en pointillés correspond à la tendance de la chronologie moyenne de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ .

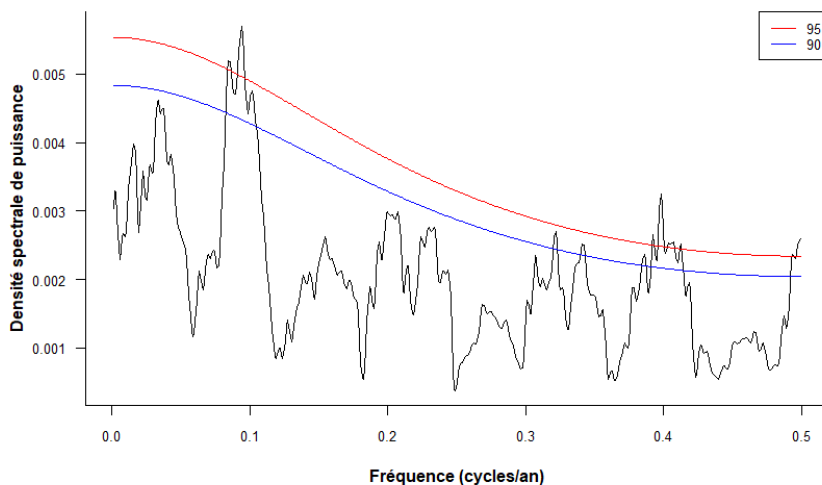
### 9.1.2 Tendances et analyses spectrales du signal isotopique

Plusieurs tendances sont visibles sur le profil isotopique (Fig. 9.3), dont une tendance à long terme positive (+0,0014 ‰/an,  $p < 0,01$ ). Un filtre passe-bas de 20 ans a été appliqué au signal pour mieux visualiser les moyennes fréquences (courbe en bleu foncé sur la figure 9.3). Une rupture significative à 95 % est détectée autour de 1803 dans le signal non-lissé. Un changement de niveau moyen est mis en avant : un premier niveau de 1700 à 1780 avec une valeur moyenne du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  d'environ -20,29 ‰ et un deuxième niveau de 1820 à 2014 avec un  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  moyen de -19,97 ‰. Entre 1780 et 1820,  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  présente une augmentation linéaire de 0,46 ‰ ( $p < 0,05$ ,  $n = 41$ ). Après 1820, des variations plus faibles du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  sont visibles. Le rapport isotopique diminue jusqu'en 1930, puis augmente dans les années 1940 et 1950 avant de rediminuer dans les années 1960. De 1970 à 2014, le  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  présente une augmentation linéaire de 0,27 ‰ ( $p < 0,05$ ,  $n = 45$ ). Il y a donc deux périodes d'augmentation mais qui correspondent à des situations différentes : la première au cours de laquelle il y a un changement de niveau moyen entre 1780 et 1820 et la deuxième qui correspond plutôt à un retour à la normale après un pic négatif dans les années 1970.

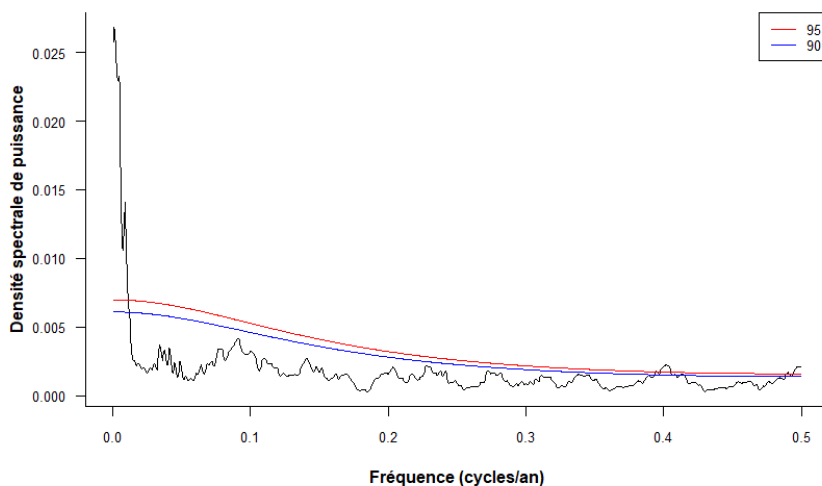


**Figure 9.3** – Chronologie du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et signal lissé (filtre passe-bas de 20 ans) associé. Les deux niveaux sont indiqués en magenta et les fortes augmentations en rouge.

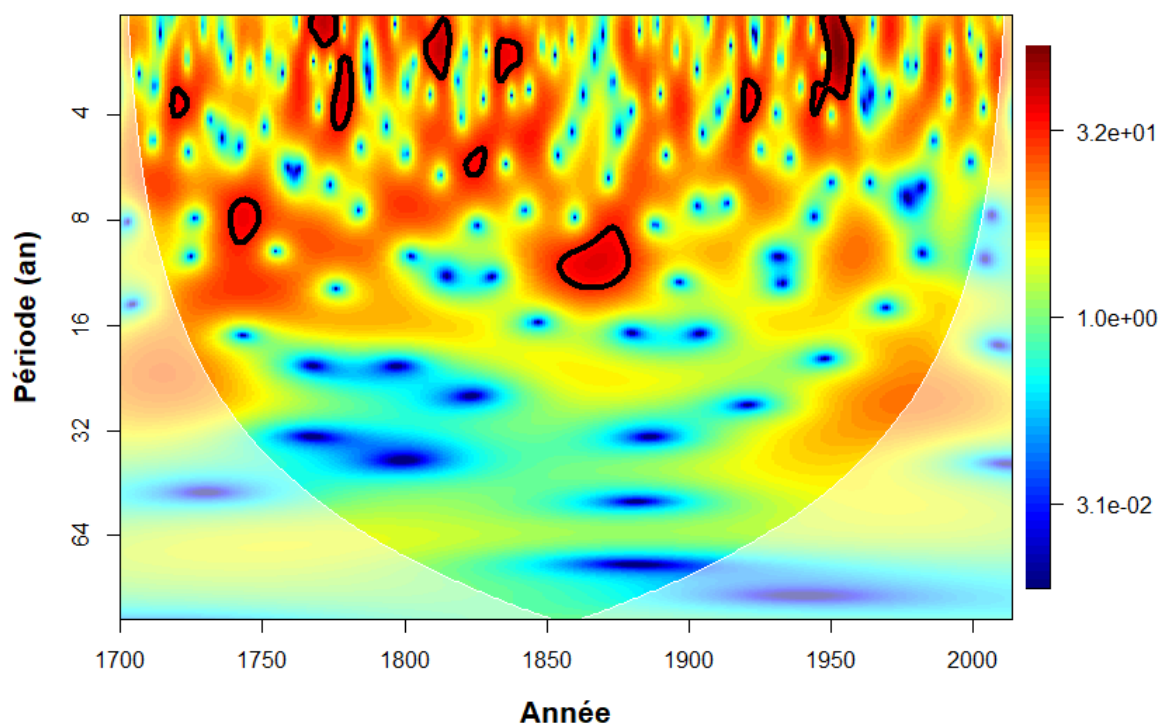
Les résultats de l'analyse spectrale MTM montrent que  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  présente une variabilité significative à l'échelle interannuelle au cours des 315 dernières années, avec des cycles principaux à 2,5 et 10 ans ( $p < 0,05$ ; fréquences à 0,4 et 0,1) entre 1800 et 2014 (Fig. 9.4). Sur une période plus grande, de 1700 à 2014, le cycle à 2,5 ans (fréquence à 0,4) est toujours significatif à 95 % (Fig. 9.5). Les résultats de l'analyse en ondelettes indiquent aussi que  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  présente une variabilité interannuelle à multi-décennale. Des périodicités significatives sont trouvées entre 8 et 16 ans ( $p < 0,05$ ; fréquences à 0,12 et 0,06) autour de 1850-1880, ainsi que des périodicités plus courtes dans l'intervalle 2 et 4 ans ( $p < 0,05$ ; fréquences à 0,25 et 0,5) (Fig. 9.6).



**Figure 9.4** – Analyse spectrale de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  entre 1800 et 2014. La densité spectrale de puissance d'un signal représente la répartition de la puissance sur l'axe des fréquences. Les valeurs au-dessus de la ligne bleue représentent les périodicités significatives à 90 % et celles au-dessus de la ligne rouge représentent les périodicités significatives à 95 %.

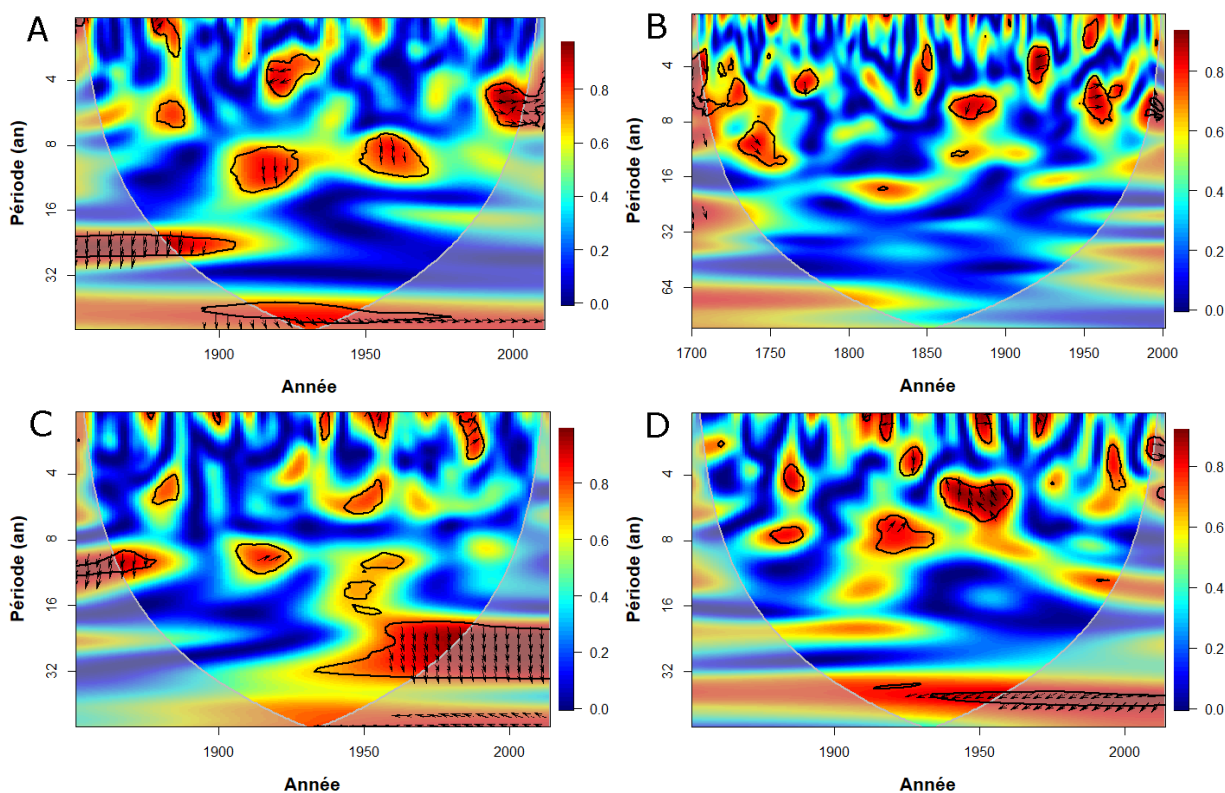


**Figure 9.5** – Analyse spectrale de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  entre 1700 et 2014. La densité spectrale de puissance d'un signal représente la répartition de la puissance sur l'axe des fréquences. Les valeurs au-dessus de la ligne bleue représentent les périodicités significatives à 90 % et celles au-dessus de la ligne rouge représentent les périodicités significatives à 95 %.



**Figure 9.6** – Analyse en ondelettes de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  sur la période 1700-2014. Les zones entourées représentent des périodicités significatives à 95 %.

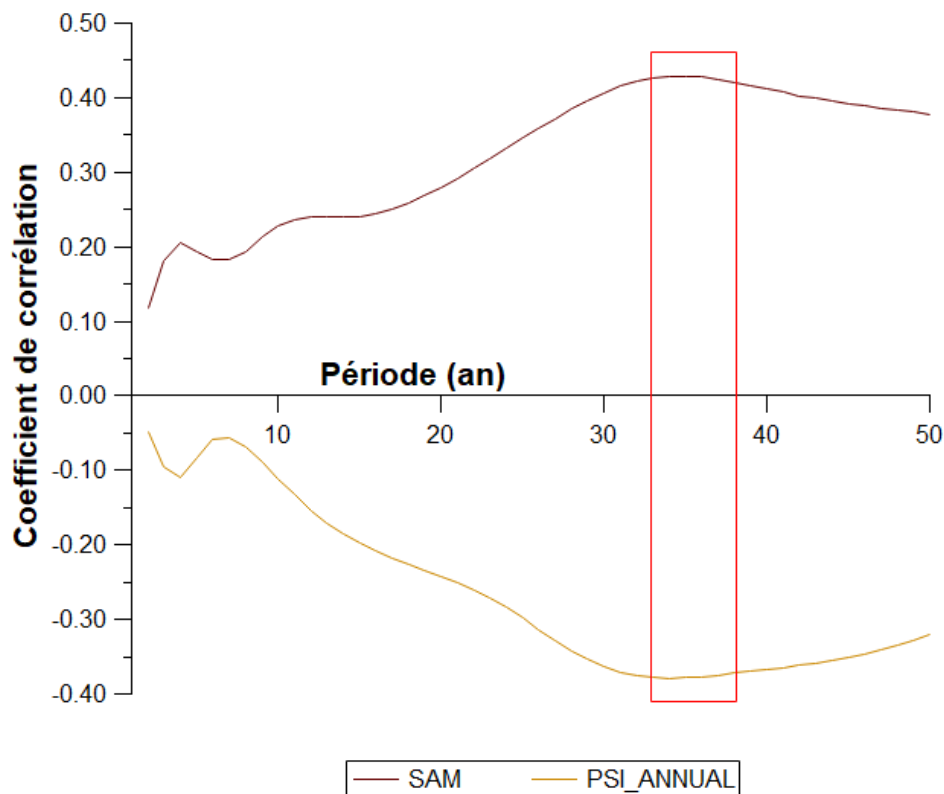
$\delta^{13}\text{C}_{315}$  a été comparé aux indices du SAM, de ENSO et de la cellule de Hadley. Des interrelations significatives entre  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et le SAM sont observées pour des périodes de 6 ans vers les années 2000 et pour des périodes de 4 ans au début des années 1920 (Fig. 9.7A). D'autres régions présentent des interrelations significatives, notamment pour des périodes de 10 ans entre 1920 et 1960. Concernant ENSO, plusieurs petites régions présentent des interrelations significatives pour des périodes comprises entre 4 et 16 ans sur l'ensemble de la période commune (1700-2002) (Fig. 9.7B). Pour PSI\_ANNUAL et P-E\_ANNUAL, indices annuels moyens de la cellule de Hadley, des interrelations existent avec PSI\_ANNUAL pour des périodes comprises entre 16 et 32 ans et des périodes inférieures à 2 ans après 1950 (Fig. 9.7C), et avec P-E\_ANNUAL pour des périodes inférieures à 8 ans, notamment autour de 1950 (Fig. 9.7D).



**Figure 9.7** – Analyse en ondelettes croisées entre  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et A) le SAM de décembre-janvier sur la période commune 1851-2011, B) ENSO sur la période commune 1700 – 2002, C) PSI\_ANNUAL sur la période commune 1851 – 2014 et D) P-E\_ANNUAL sur la période commune 1851-2014. Sur les figures, les couleurs plus chaudes (rouge) représentent les régions avec une interrelation significative, tandis que les couleurs plus froides (bleu) signifient une dépendance plus faible entre les séries. Les régions froides au-delà des zones significatives représentent le temps et les fréquences sans dépendance entre les séries. Les flèches pointent vers la droite (gauche) lorsque les séries temporelles sont en phase (anti-phase). Lorsque les deux séries sont en phase, cela indique qu’elles évoluent dans la même direction, et l’anti-phase signifie qu’elles évoluent dans la direction opposée.

La corrélation entre  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et l’indice du SAM à l’échelle annuelle n’est pas significative ( $r = 0,11$ , ns,  $n = 161$ ). Si nous appliquons un filtre passe-haut à l’indice du SAM et  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , la corrélation entre les deux diminue. Elle s’améliore si nous appliquons un filtre passe-bas dans la gamme 34-38 ans (Fig. 9.8) : nous obtenons un coefficient de corrélation de 0,44 ( $p < 0,001$ ,  $n = 161$ ). De même pour PSI\_ANNUAL, si nous appliquons un filtre passe-bas dans la gamme 33-38 ans (Fig. 9.8), nous obtenons un coefficient de corrélation de -0,38 ( $p < 0,01$ ,  $n = 164$ ). Après application d’un filtre passe-bas de 37 ans au  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et aux indices du SAM et de la cellule de Hadley, une régression linéaire multiparamétrique a été réalisée entre les trois variables ( $\delta^{13}\text{C}_{315}$  en fonction de l’indice du SAM et PSI\_ANNUAL). La solution retenue après un test AIC confirme que le SAM et la cellule de Hadley doivent être retenus pour expliquer les variations moyennes fréquences de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , le coefficient de corrélation étant alors de 0,60 ( $p < 0,001$ ,  $n = 161$ ). Si PSI\_ANNUAL est remplacé par P-E\_ANNUAL, la corrélation passe à 0,50 ( $p < 0,001$ ,  $n = 161$ ).



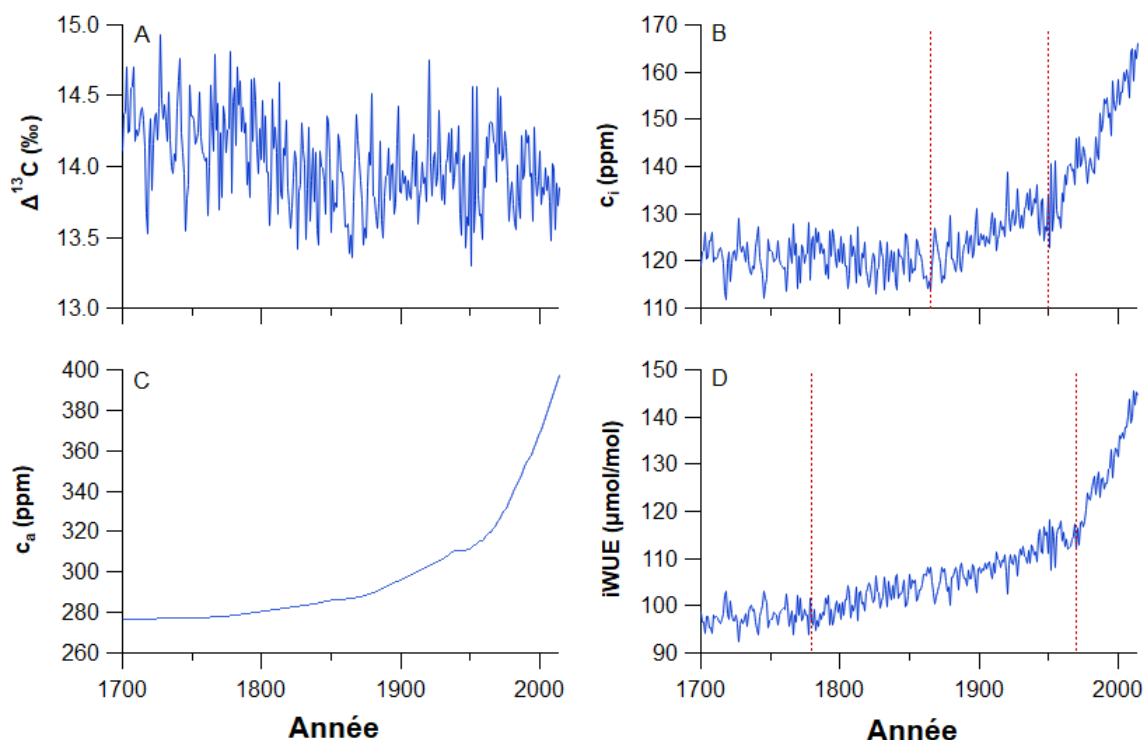


**Figure 9.8** – Evolution du coefficient de corrélation entre l'indice du SAM, PSI\_ANNUAL et  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  pour la période 1851-2011 en fonction du nombre d'années utilisées pour le filtre passe-bas. L'encadré rouge représente les années avec les meilleures corrélations : entre 32 et 38 ans.

### 9.1.3 Tendances des paramètres physiologiques

$c_a$  a peu augmenté entre 1700 et 1850 (+3 %), puis il a augmenté de 10 % entre 1851 et 1950, et enfin de 28 % entre 1951 et 2014 (Fig. 9.9C). Toutes les augmentations de  $c_a$  sont significatives à 95 %. Globalement, le iWUE a augmenté sur l'ensemble de la période. Il est de  $98,6 \mu\text{mol}/\text{mol}$  en 1700 et de  $144,6 \mu\text{mol}/\text{mol}$  en 2014, soit une augmentation de 47 % ( $p < 0,001$ ) en 315 ans (Fig. 9.9D). L'enregistrement peut être divisé en trois sous-périodes avec des pentes statistiquement distinctes. La première sous-période, de 1700 à 1780, est caractérisée par une faible pente de  $+0,02 \mu\text{mol}/\text{mol}/\text{an}$  (+2 %,  $p < 0,05$ ,  $n = 81$ ). La pente de la seconde sous-période devient plus forte,  $+0,09 \mu\text{mol}/\text{mol}/\text{an}$  (+17 %,  $p < 0,001$ ,  $n = 190$ ) entre 1781 et 1970. Au cours de la troisième sous-période, de 1971 à 2014, la pente augmente fortement,  $+0,64 \mu\text{mol}/\text{mol}/\text{an}$  (+24 %,  $p < 0,001$ ,  $n = 44$ ). Les valeurs de  $c_i$  n'ont pas augmenté parallèlement à celles du iWUE tout au long de l'enregistrement (Fig. 9.9B). Ici aussi la période peut être divisée en trois sous-périodes dont les deux premières sont différentes de celles du iWUE. La première sous-période dure de 1700 à 1865, avec une faible pente et une diminution de 2 % ( $p < 0,05$ ,  $n = 166$ ). La pente devient positive pendant la seconde sous-période de 1866 à 1950, +10

% ( $p < 0,001$ ,  $n = 85$ ). L'augmentation la plus forte est celle de la dernière sous-période allant de 1951 à 2014, +29 % ( $p < 0,001$ ,  $n = 54$ ). Quant au  $\Delta^{13}\text{C}$ , le profil est (logiquement) inversé par rapport à celui du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (Fig. 9.9A).



**Figure 9.9** – Variations temporelles de A)  $\Delta^{13}\text{C}$  (‰), B)  $c_i$  (ppm), C)  $c_a$  (ppm) et D)  $i\text{WUE}$  ( $\mu\text{mol/mol}$ ) les 315 dernières années. Les différentes sous-périodes citées pour le  $i\text{WUE}$  et  $c_i$  sont séparées par des droites en pointillés rouges.

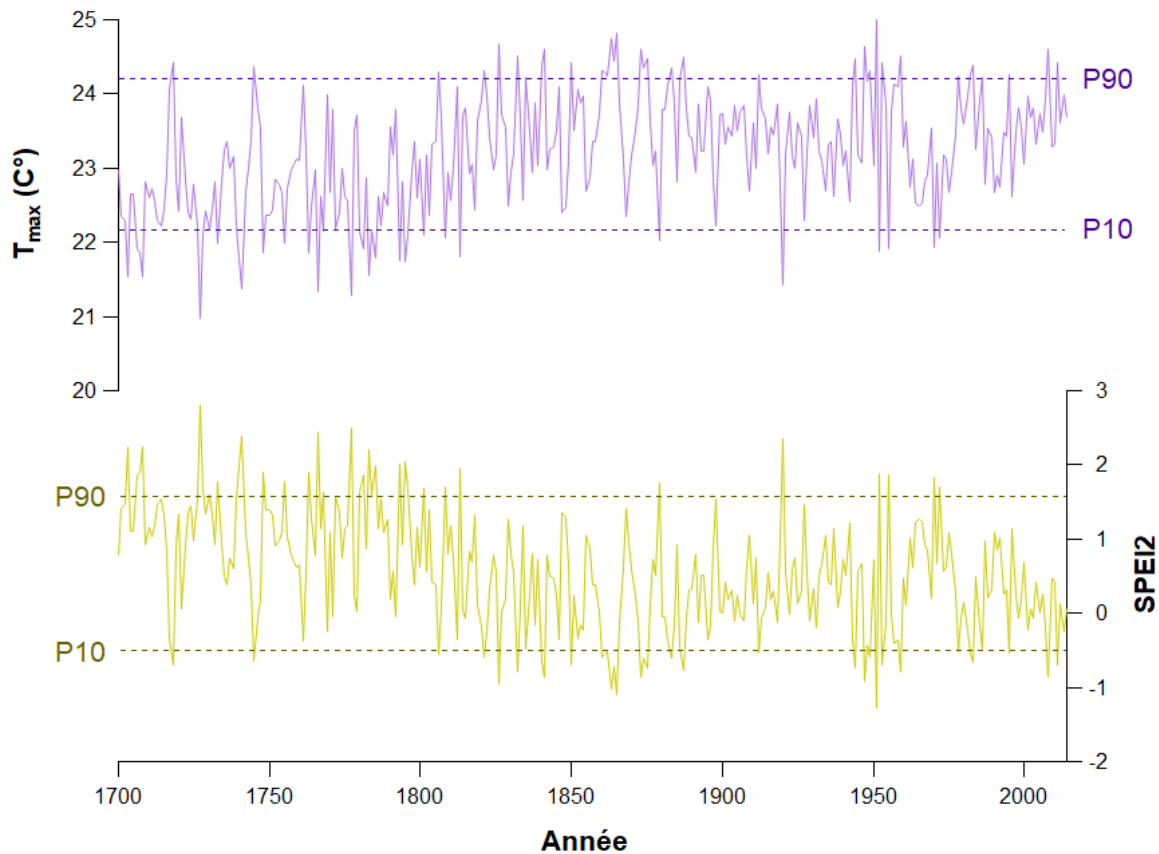
### 9.1.4 Reconstructions de la température et du SPEI en décembre-janvier

Les reconstructions sont faites à partir de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  en utilisant les équations 8.1 et 8.3. Nous détectons plusieurs périodes extrêmement froides (P10) ou chaudes (P90) durant deux ans ou plus dans la reconstruction de  $T_{max}$  (Fig. 9.10; Tableau 6). La majorité des années et périodes froides sont détectées au XVIII<sup>ème</sup> siècle (71 % des années < P10). La plupart des années et périodes chaudes sont détectées au XIX<sup>ème</sup> siècle (55 % des années > P90). L'année la plus chaude est 1951 (24,7 °C) et l'année la plus froide est 1727 (20,7 °C).

**Tableau 6** – Liste des années dont la température maximale enregistrée de décembre-janvier est inférieure à P10 ou supérieure à P90.

$T_{max} < P10$	$T_{max} > P90$
1703, 1706-1708, 1727-1728, 1733, 1740-1741, 1748, 1755, 1763, 1766, 1768, 1777, 1780-1781, 1783, 1785, 1793, 1795, 1796, 1801, 1868, 1813, 1879, 1920, 1952, 1955, 1970, 1972	1718, 1745, 1806, 1821, 1826, 1832, 1840, 1841, 1850, 1860-1861, 1863-1865, 1873-1875, 1883, 1887, 1912, 1944, 1947, 1949, 1951, 1953, 1959, 1982-1983, 1995, 2008, 2011

Ayant utilisé les mêmes données isotopiques et des modèles linéaires pour l'estimation de  $T_{max}$  et SPEI2, les deux reconstructions obtenues sont inversées l'une par rapport à l'autre. Par conséquent les années extrêmement sèches (SPEI2 < P10) ou humides (SPEI2 > P90) sont les mêmes que les années extrêmement chaudes ou froides (resp.) listées dans le tableau 6.



**Figure 9.10** – Reconstructions de  $T_{max}$  et SPEI2 entre 1700 et 2014. Les droites pointillées correspondent aux 10<sup>ème</sup> et 90<sup>ème</sup> percentiles.

## 9.2 Interprétations

### 9.2.1 Quelle est l'évolution du iWUE à Sainuco à l'échelle pluricentenaire ?

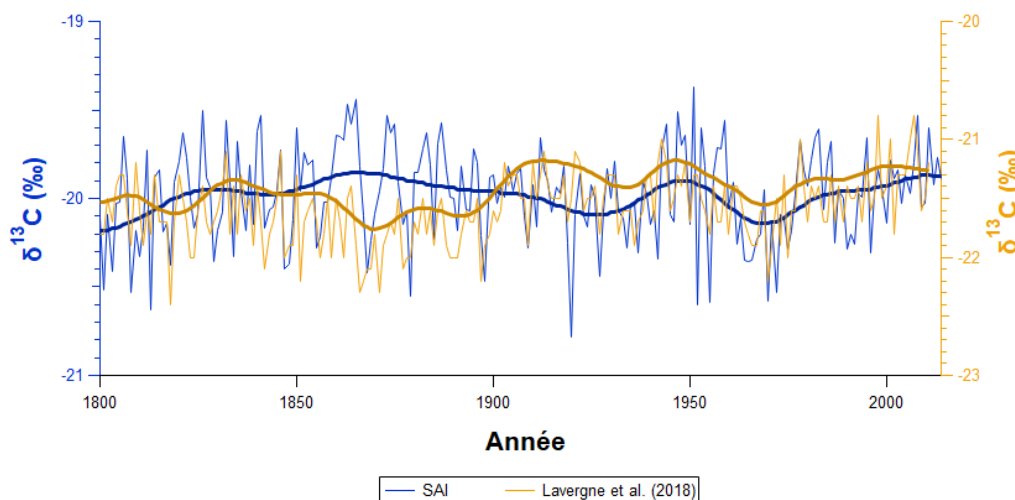
Le iWUE montre une augmentation globale significative de  $\sim 47\%$  depuis 1700. Il existe une période, entre 1780 et 1865, durant laquelle  $c_i$  n'augmente pas parallèlement au iWUE. Le iWUE commence à augmenter avant  $c_i$ , tandis que  $\Delta^{13}\text{C}$  diminue. De telles tendances pour  $c_i$  et  $\Delta^{13}\text{C}$  correspondent au scénario 1 de [Saurer et al. \(2004\)](#). Cependant,  $c_a$  augmente peu avant 1850 (+3 %), ce qui peut expliquer pourquoi  $c_i$  varie peu. Entre 1780 et 1865, le iWUE augmente de 9 % (sachant que l'augmentation est significative au-dessus de 3 %) tandis que  $c_i$  diminue de 4 % (significative en-dessous de 3 %). Une légère diminution de  $c_i$  alors que  $c_a$  est légèrement croissant peut résulter d'une petite diminution de  $g$  due aux conditions environnementales. Une telle diminution de  $g$  devrait s'accompagner d'une augmentation du iWUE, ce qui est vérifié. Une augmentation simultanée de  $A$  pourrait expliquer que le taux d'augmentation du iWUE soit plus important que le taux de diminution de  $c_i$  et, par extension, de  $g$ . À noter que cette période chevauche celle où nous observons la plus grosse augmentation du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Le scénario 1 signifie une faible sensibilité à l'augmentation de  $c_a$  due à des facteurs qui renforcent la fermeture des stomates. Le comportement des arbres durant cette période peut donc être rattaché à des changements environnementaux que nous développerons dans la suite du chapitre.

Entre 1866 et 1970,  $c_i$  et le iWUE augmentent, ainsi que  $\Delta^{13}\text{C}$  légèrement, ce qui correspond plus au second scénario. Un changement dans le comportement physiologique des arbres s'est donc opéré. Depuis 1970, la pente de  $\Delta^{13}\text{C}$  a changé et  $c_i$  et le iWUE continuent d'augmenter mais plus rapidement. Nos données montrent un fort accroissement de la réponse du iWUE à l'augmentation de  $c_a$ , ce qui coïncide avec  $c_a$  supérieur à 325 ppm et une période concernée par une augmentation de la température. La tendance se situe entre le scénario 1 ( $c_i$  constant) et le scénario 2 ( $c_i/c_a$  constant). L'augmentation du iWUE est vraisemblablement liée à celle de l'aridité (générée par une augmentation significative de la température accroissant la demande évaporative alors que les apports d'eau n'ont pas évolué à la hausse). L'augmentation du iWUE a atténué les effets de l'augmentation du stress hydrique. Globalement, sur la période étudiée, les arbres de SAI ont su s'adapter à l'augmentation de  $c_a$  tout en évitant la déshydratation.

### 9.2.2 Comparaison des variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}_{315}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ de [Lavergne et al. \(2018\)](#)

Nous avons vu que  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  corrèle avec celui des *F. cupressoides* étudiés par [Lavergne et al. \(2017a\)](#) sur la période commune 1974-2011 (Fig. 7.10). [Lavergne et al. \(2018\)](#) ont prolongé la série isotopique jusqu'en 1800, nous permettant de comparer nos résultats avec les leurs sur une plus longue période de temps. Le coefficient de corrélation entre les signaux est de 0,37 ( $p < 0,01$ ,  $n = 211$ ). Les profils tracés sur la figure 9.11 ne sont pas cohérents entre eux entre 1850 et 1890. Après 1910, les deux séries se ressemblent davantage : elles corrélaient significativement avec un coefficient de 0,64 ( $p < 0,01$ ,  $n = 101$ ) et les moyennes glissantes sur 20 ans évoluent parallèlement. Cette plus grande similarité laisse supposer une influence commune aux deux sites

à partir du XX<sup>ème</sup> siècle. La meilleure corrélation possible entre les deux signaux sur l'ensemble de la période commune est obtenue en éliminant toute fréquence supérieure à 8 ans ( $r = 0,50$ ;  $p < 0,001$ ,  $n = 212$ ). Même en effectuant ce traitement, la corrélation reste modérée et inférieure à celle obtenue sur XX<sup>ème</sup> siècle. La comparaison des signaux des deux sites laisse supposer que ces derniers étaient contrôlés climatiquement par des facteurs distincts avant 1910 environ, et par le même facteur dominant par la suite. Nous pouvons imaginer que le réchauffement général contribue largement à l'homogénéisation spatiale des tendances et de la variabilité climatique.



**Figure 9.11** – Variations temporelles du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (bleu) des *A. araucana* de Sainuco et du  $\delta^{13}\text{C}$  des *F. cupressoides* de la région de Bariloche (Lavergne et al., 2018 ; jaune), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 20 ans) associés.

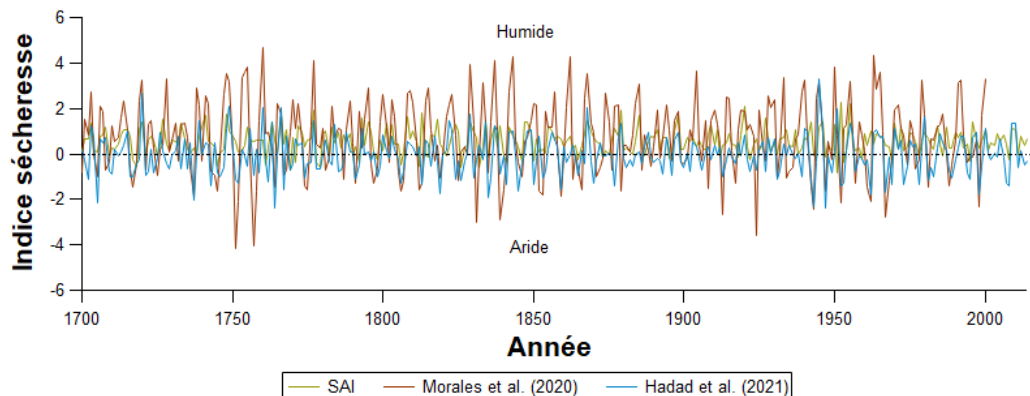
### 9.2.3 Comparaison de l'évolution du SPEI2 au cours des trois derniers siècles à SAI avec d'autres reconstructions climatiques

La courbe du SPEI2 reconstruite est très proche de la courbe du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (mais inversée) puisque le modèle de régression utilisé pour la reconstruction est un modèle linéaire. La plus grande différence entre les reconstructions et les données instrumentales est l'amplitude des variations interannuelles.

Notre reconstruction du SPEI2 a été comparée avec la valeur au point de grille correspondant à la localisation de SAI de l'indice de Palmer du SADA (South American Drought Atlas ;  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$ ), une reconstruction spatiale et temporelle du degré d'humidité basée sur les cernes de croissance des arbres en Amérique du Sud (valeur annuelle ; Morales et al., 2020). Elle a également été confrontée à la reconstruction du  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  produite par Hadad et al. (2021) à partir de séries TRW d'*A. chilensis*.  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$  et  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  sont significativement corrélés sur la période 1700-2000 ( $r = 0,48$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 301$ ). Cette corrélation diminue en éliminant les basses et moyennes fréquences ( $r = 0,34$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 301$ ). Le constat est le même pour les quatre dernières décennies avec  $r = 0,57$  ( $p < 0,001$ ,  $n = 41$ ) avec tendance et  $r = 0,34$  ( $p < 0,05$ ,  $n = 41$ ) sans tendance. Si nous considérons toute la période de reconstruction, 1700-2014,

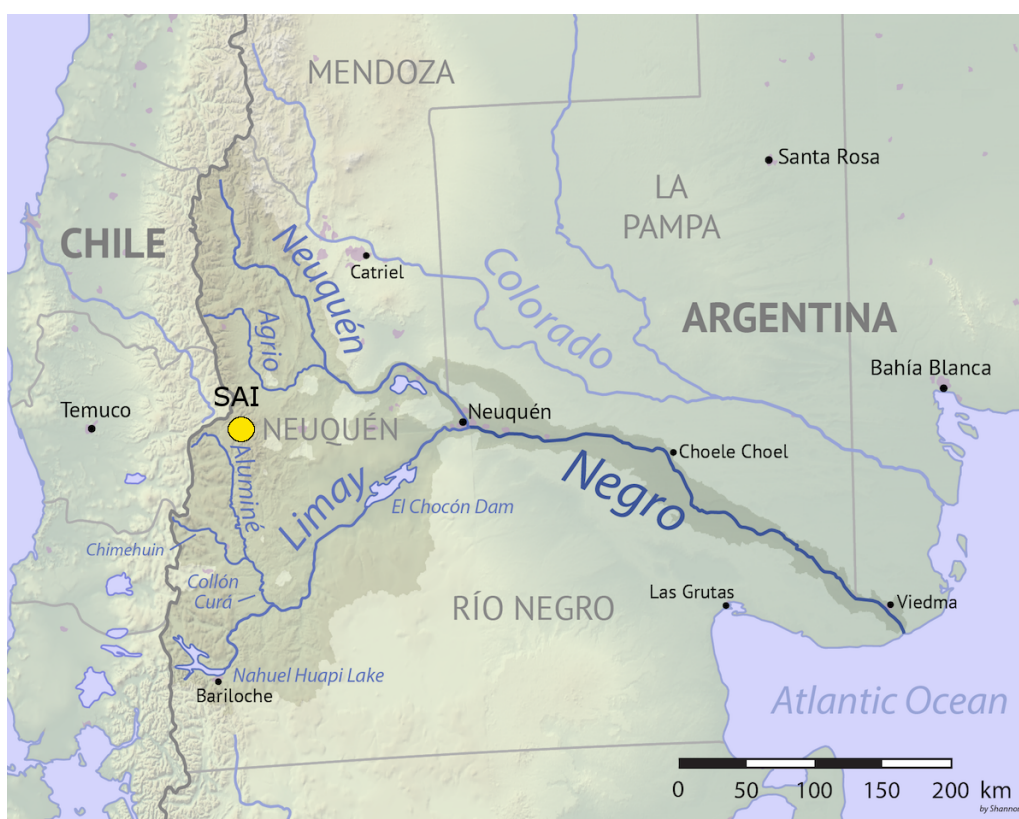
le coefficient de corrélation entre SPEI2 et  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  est de 0,26, et la relation entre les deux est significative à 95 % du fait de la longueur des séries. En appliquant un filtre passe-haut de 11 ans (Fig. 9.12B), nous obtenons une meilleure corrélation avec  $r = 0,38$  ( $p < 0,001$ ,  $n = 315$ ). La relation entre les deux s'améliore depuis 1970 ( $r = 0,41$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 45$ ), surtout si les basses fréquences sont éliminées ( $r = 0,53$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 45$ ). En prenant la période commune entière de 1700 à 2000, le coefficient de corrélation entre SPEI2 et  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$  est de 0,20 ( $p < 0,05$ ,  $n = 301$ ). Il n'y a pas d'amélioration en appliquant un filtre passe-haut et les corrélations ne sont pas significatives entre 1970 et 2000.

La diminution du SPEI2 autour de 1800 qui dure près de 40 ans n'apparaît pas dans les profils de  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  et  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$ . Il est possible que cette variation ait été effacée lors de la normalisation des signaux de TRW. L'avantage que possède une étude isotopique par rapport à une étude basée sur la largeur des cernes est la préservation des moyennes et basses fréquences du signal. Si la dendroclimatologie basée sur la dendrochronologie traditionnelle permet d'identifier correctement la variabilité interannuelle, elle est moins performante pour reproduire les fluctuations de moyenne et basse fréquences, ce qui n'est pas propice à l'identification des périodes de sécheresse à l'échelle pluridécennale. Un filtre passe-haut a donc été appliqué à nos données afin de pouvoir les comparer à des études basées sur des séries TRW. La relation entre SPEI2 et  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$  ne s'améliore pas avec l'application d'un filtre et celle entre  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  et  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$  se dégrade lorsque les moyennes et basses fréquences sont effacées, que ce soit pour une longue ou pour une courte période. Pour une raison que nous n'avons pas élucidée, l'évolution de  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$  au point de grille de SAI n'est pas cohérente avec la reconstruction de l'humidité que nous avons réalisées à partir de la composition isotopique du carbone. Après application du filtre passe-haut, la corrélation entre  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  et SPEI2 s'améliore un peu ( $r = 0,38$ ,  $p < 0,05$ ) entre 1700 et 2014. Il est difficile d'expliquer que cette corrélation, bien que significative, soit relativement basse, si ce n'est par le fait que SPEI2 corresponde à décembre-janvier et  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  à novembre-décembre. Il pourrait également s'agir d'une hétérogénéité spatiale de la température et de l'humidité, les sites de Hadad et al. (2021) étant situés entre 24 et 32 km au Sud-Ouest de SAI et à des altitudes plus basses (entre 1 085 m et 1 151 m contre 1 660 m pour SAI). Une homogénéisation climatique à l'échelle spatiale peut être à l'origine de l'amélioration de la relation entre les deux reconstructions de SPEI (la nôtre et celle de Hadad et al. (2021)) après 1970.



**Figure 9.12** – Reconstructions du SPEI2 à SAI (1700-2014), du  $\text{SPEI}_{\text{Nov-Dec}}$  par Hadad et al. (2021) (1700-2014) et du  $\text{PDSI}_{\text{SADA}}$  par Morales et al. (2020) (1700-2000). Un filtre passe haut de 11 ans est appliqué sur les reconstructions de SPEI et PDSI.

Des années de sécheresse ont été détectées dans la reconstruction du débit de la rivière Neuquén par [Mundo et al. \(2012b\)](#) avant le XX<sup>ème</sup> siècle : 1743-1745, 1805-1807, 1818-1821, 1839-1841, 1863-1867, 1889-1897. Ces périodes sont cohérentes avec les années de SPEI2 bas (P10) que nous identifions (Tableau 6). Toutefois, les quatre années de plus faible débit au XX<sup>ème</sup> siècle (1908, 1924, 1968, et 1998) n'apparaissent pas comme particulièrement chaudes ou arides dans nos reconstructions. Le débit de la rivière Neuquén dépend des conditions du bassin versant de la rivière qui recouvre la moitié Nord de la province homonyme. Or, SAI est situé à la limite entre le bassin de la rivière Neuquén au Nord et celui de la rivière Limay au Sud, les deux rivières finissant par confluer et former le fleuve río Negro (Fig. 9.13). Par conséquent, ce qui impacte le débit de la rivière, dont les principales sources sont situées entre 37°S et 38°S, n'atteint pas forcément SAI. De plus, le débit de la rivière dépend des précipitations d'hiver et de la fonte des neiges au printemps alors que SPEI2, qui découle du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , reflète les conditions d'humidité estivales (décembre-janvier). Nos résultats ne sont donc pas en contradiction avec ceux obtenus par [Mundo et al. \(2012b\)](#), mais plutôt complémentaires puisque les deux reconstructions renseignent sur l'évolution des conditions climatiques de deux saisons différentes.



**Figure 9.13** – Carte du bassin versant du Rio Negro. D'après "Map of the Rio Negro drainage basin, southern Argentina. Made using public domain Natural Earth and USGS data" par Shannon ©CC BY-SA 4.0 [24 avril 2022] Site : [https://en.wikipedia.org/wiki/Neuqu%C3%A9n\\_Basin/media/File:Rio\\_Negro\\_Argentina\\_map.png](https://en.wikipedia.org/wiki/Neuqu%C3%A9n_Basin/media/File:Rio_Negro_Argentina_map.png)

Pendant la période 1940-1945, de graves sécheresses ont favorisé le développement de grands incendies dans l'Ouest de la région de Neuquén, mais aussi de l'autre côté des Andes (González et al., 2005; Veblen et al., 2003). Des feux de forêt ont, par exemple, été enregistrés en 1944 sur quatre sites étudiés dans Mundo et al. (2012c) : Caviahue, Remeco, Rahue et Tromen. Ces incendies ont brûlé 44 855 ha dans les quatre parcs nationaux du Nord de la Patagonie (Veblen et al., 2008; Veblen et al., 2003). A SAI, l'année 1944 fait partie des années dont la température (SPEI2) est supérieure (inférieure) aux 90<sup>ème</sup> (10<sup>ème</sup>) percentile (Tableau 6). La sécheresse extrême de l'année 1944 a été enregistrée par les arbres de SAI comme l'une des plus chaudes et sèches des 315 dernières années.

SAI étant le site le plus à l'Est, le plus au Nord et le plus haut en altitude par rapport à ceux de Lavergne et al. (2018) et Hadad et al. (2021), il est potentiellement le plus sensible à l'augmentation de la température. La réponse physiologique des arbres qui y poussent doit y être d'autant plus marquée. Néanmoins, les variations de température et d'humidité, à l'échelle multi-décennale comme à l'échelle interannuelle, semblent s'homogénéiser spatialement au XX<sup>ème</sup>, et plus particulièrement depuis les années 1970. Le changement climatique des dernières décennies se manifeste notamment par une diminution d'humidité à l'échelle régionale, possiblement via des modifications de la circulation atmosphérique. Cette évolution est marquée par une augmentation de la cohérence spatiale des spectres de croissance et des signaux isotopiques des arbres.

#### 9.2.4 Enregistrement du Petit Âge Glaciaire par les *A. araucana*

Le niveau le plus bas de notre chronologie de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , les températures les plus basses et les années les plus humides sont rattachés au XVIII<sup>ème</sup> siècle. Vers 1780 nous observons une augmentation de la température et de l'aridité. Dans l'hémisphère Nord, la période s'étendant du XIV<sup>ème</sup> au XIX<sup>ème</sup> siècle, appelée Petit Age Glaciaire (PAG), est une période globalement plus froide (Glaser, 2001; Grove, 1988; Lamb, 1965; Matthews and Briffa, 2005; Slawinska and Robock, 2018) et marquée par une plus grande fréquence des inondations dues à des tempêtes autour de la mer du Nord, en raison des changements de la circulation atmosphérique (Lamb, 1984). Le PAG n'est certainement pas mondial, mais peut-être seulement régional et le froid pas forcément constant pendant toute la période (Neukom et al., 2019). La force et la durée exactes du PAG varient en fonction du site. Une étude en cours tend même à montrer que la baisse de la température ne concerne peut-être que les zones de montagne, en Europe (Corona et al., submitted).

Dans l'hémisphère Sud, nous ne disposons que de peu d'études sur le climat du dernier millénaire en comparaison avec l'hémisphère Nord. Une des raisons de cette différence est que l'essentiel de la surface de l'hémisphère Sud est recouverte par l'océan. La localisation des laboratoires scientifiques majoritairement dans l'hémisphère Nord en est une autre. Dans ce qui suit, des résultats dérivés de différents proxies ayant enregistré la variabilité climatique pendant la période du PAG sont présentés. Cette synthèse reprend la plupart des études déjà rassemblées par Daga et al. (2020). Les sites d'étude sont localisés sur la figure 9.14, SAI étant le numéro 2. Pour la Patagonie, l'occurrence de cette période climatique anormale a été notamment soutenue par des études dendroclimatologiques qui ont permis de reconstituer les changements de



la circulation atmosphérique dans cette région (Masiokas et al., 2010; Villalba, 1994). Plusieurs épisodes climatiques peuvent être distingués à l'aide des enregistrements contenus dans le bois qui ont révélé l'existence d'une longue période froide et humide de 1270 à 1700 (Boninsegna, 2020; Lara et al., 2020; Villalba, 1990), voire jusqu'au XIX<sup>ème</sup> siècle (Masiokas et al., 2010). Dans le centre du Chili, les variations des précipitations hivernales ont été reconstituées remontant à l'année 1220. Un intervalle froid et humide est observé de 1270 à 1670, avec un pic vers 1340 et 1640 (Daga et al., 2020). Plusieurs intervalles de sécheresse, comme celui de 1770 à 1820, sont aussi identifiés. C'est à cette période que nous observons une augmentation de l'aridité. Dans le Nord de la Patagonie, les dates obtenues à partir des datations radiocarbone sur du bois d'arbre ayant été recouverts par des glaciers et par dendrochronologie indiquent deux avancées glaciaires majeures dans les intervalles 1270-1380 et 1520-1670 (Villalba, 1994; 11). Une période froide de 1640 à 1850 est également trouvée par Villalba et al. (2003) (10). Le PAG a aussi été reconnu dans les séries TRW de Hadad et al. (2021) (3), qui décrivent notamment un pic prononcé dans le taux d'occurrence des événements humides extrêmes autour des années 1600. Lara et al. (2020) (13) trouvent plusieurs périodes froides au cours des 2000 dernières années dont une entre 1530 et 1670 qu'ils estiment contemporaine du PAG. Dans le Sud de la Patagonie, le début du PAG semble avoir eu lieu vers 1300 et le point culminant des avancées glaciaires entre la fin du XVII<sup>ème</sup> et le début du XIX<sup>ème</sup> siècle (Villalba, 1994). D'après les dates citées dans plusieurs études, la fin de cette période froide et humide se superpose au minimum de Maunder, une période froide entre 1645 et 1715 caractérisée par un minimum d'insolation. Les études dendroclimatologiques ne sont pas les seules à montrer des conditions plus humides pendant le PAG en Patagonie.

Des études lacustres et marines (morphosédimentaires, polliniques, biologiques, etc. . .) entre 38°S et 54°S dans les Andes indiquent également des conditions plus humides et des températures plus basses au moment du PAG. L'analyse des pollens et des charbons de bois du lac San Pedro révèle des changements dans la végétation, le climat, le régime des feux et l'accumulation de sédiments, impliquant un climat frais et humide entre 1225-1829 (Fletcher and Moreno, 2012; 1). Entre 1400 et 1750, le niveau du Lago El Torro était plus élevé avec une salinité plus faible (Coviaga et al., 2017; 4). Au lac Puyehue, Boës and Fagel (2008) (6) identifient des conditions plus humides par rapport à l'actuel entre 1510 et 1730. Les apports en particules terrigènes dans le même lac entre 1490 et 1700 suggèrent une période humide que Bertrand et al. (2005) (5) ont associée au début du PAG européen et interprétée comme sa signature locale. La présence élevée de certains bioproxies, tels que les diatomés planctoniques, dans le lac Nahuel Huapi, pourrait être associée à des périodes de fortes précipitations et à l'augmentation du ruissellement dans la zone entre 1393 et 1797 (Serra et al., 2016) (7). Cette période froide serait suivie d'une période plus chaude, notamment de 1839 à 1855. Au lac Frías, Ariztegui et al. (2007) (8) trouvent un changement dans l'épaisseur des varves et des couches laminées clairement discernable pendant le PAG, dans la seconde moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle. Une transition autour de 1760 d'une période froide et humide vers une période chaude et sèche est déterminée par des changements dans les assemblages de chironomes subfossiles dans le lac Moreno (Williams et al., 2016; 9). A partir de données sédimentologiques et géochimiques obtenues sur une carotte de sédiments prélevée dans le fjord Quitalco, Bertrand et al. (2014) (14) suggèrent des précipitations plus abondantes entre 1500 et 1950. D'après des études sédimentologiques, géochimiques et biologiques, la plus grande profondeur du lac Cháltel est probablement contemporaine du PAG (1890–1750) (Ohlendorf et al., 2014; 16). L'enregistrement au lac Las Vizcachas montre un changement important vers des conditions plus froides, comme l'indiquent les plus grandes proportions de taxons de diatomées benthiques avec un maximum atteint entre le milieu du XV<sup>ème</sup> siècle et le milieu du XVII<sup>ème</sup> siècle (Fey et al., 2009; 18). Au lac Potrok Aike, la présence d'une terrasse au-dessus du

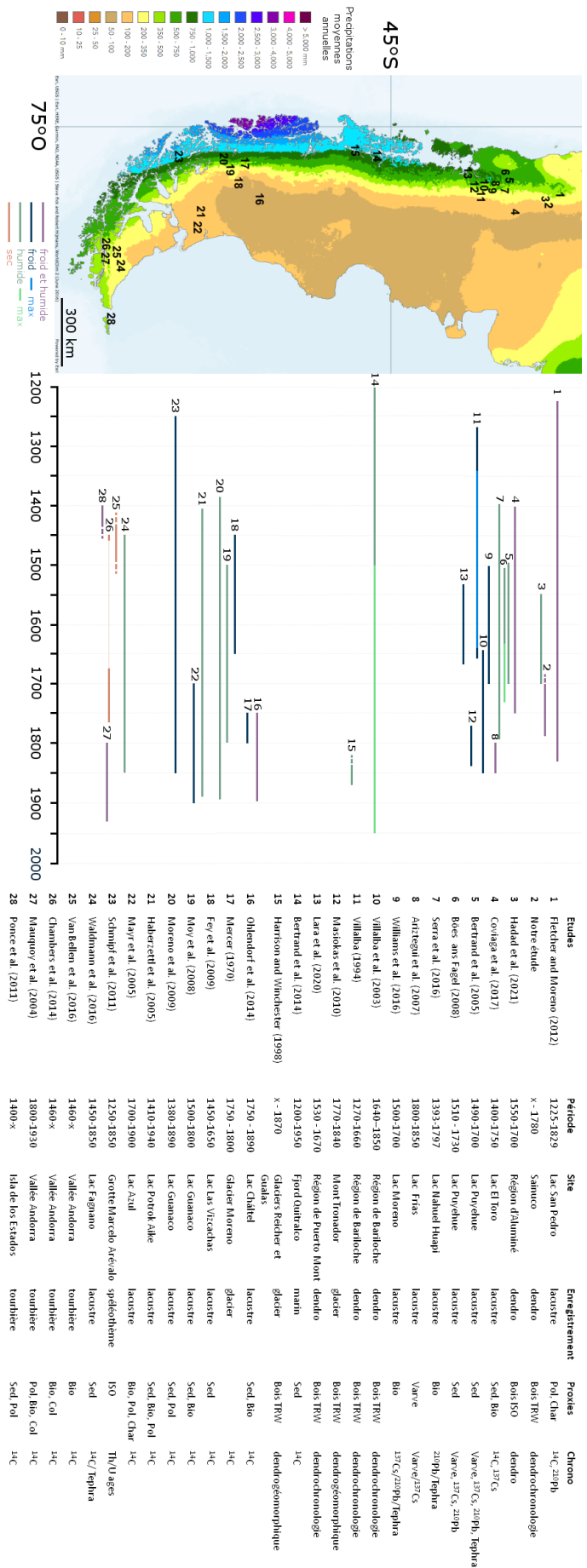
niveau actuel du lac indique des conditions plus humides que celles d'aujourd'hui avec le niveau du lac qui augmente dès le début du PAG situé vers 1410 (Haberzettl et al., 2005 ; 21). De plus, des études polliniques indiquent des changements de type de végétation, des espèces sèches aux espèces humides entre 1410 et 1770 (Haberzettl et al., 2005 ; 21). La végétation de la steppe patagonienne s'est développée plus rapidement en raison de précipitations plus abondantes. Le niveau reste haut tout au long du PAG mais aucune date de fin précise n'est donnée. Au lac Azul, Mayr et al. (2005) (22) trouvent des conditions climatiques plus fraîches accompagnées d'une augmentation simultanée du niveau du lac entre 1670 et 1860. Davantage de pollens d'origine patagonienne sont retrouvés dans le lac tandis que les taxons polliniques andins sont moins présents entre 1400 et 1700 (Mayr et al., 2005 ; 22). Des teneurs en fer relativement élevées liées à l'augmentation de l'humidité sont mesurées au lac Fagnano entre 1500 et 1900 (Waldmann et al., 2010 ; 24). À l'extrémité méridionale de l'Amérique du Sud, le rétablissement de la forêt de Nothofagus indique des conditions plus fraîches et plus humides qui coïncident avec le PAG sur Isla de los Estados (Ponce et al., 2011 ; 28). Il existe cependant des résultats contraires avec une augmentation des taxons polliniques andins dans les sédiments lacustres au lac Guanaco (Moy et al., 2008 ; 19). Néanmoins, ce lac est situé de l'autre côté des Andes au Chili. Moreno et al., 2009 (20) trouvent eux une augmentation des précipitations entre 1380-1890 pour ce même lac. Tout au Sud, vers la ville d'Ushuaïa, une diminution de la quantité de sphègues parmi les macrofossiles de plantes du marais résulterait d'une période sèche entre 1675 et 1770 (Chambers et al., 2014 ; 26). Une légère baisse du niveau des nappes phréatiques dans la région via l'étude de tourbières vers le début du PAG est aussi reconstruite par Van Bellen et al. (2016) (25). Une période plus fraîche et plus humide, estimée à environ 1800-1930, a ensuite été déduite des macrofossiles végétaux, du pollen, des spores fongiques, des amibes testées et de l'humification de la tourbe par Mauquoy et al. (2004) (27).

Les changements de température et de précipitations reconstitués par Schimpf et al. (2011) (23) à partir de l'étude isotopique de trois stalagmites prélevées à la "Marcelo Arévalo" cave indiquent que les phases froides sont caractérisées par des précipitations et des vents d'Ouest plus faibles dans cette région, en particulier pendant le PAG entre 1250 et 1850.

L'analyse géomorphologique des glaciers et des moraines en Patagonie indique également une extension de la glaciation au cours du PAG. Les fluctuations du glacier Río Manso, dans les Andes nord-patagoniennes, en Argentine, sont étudiées à l'aide d'informations provenant d'analyses dendrogéomorphologiques de bois vivants et subfossiles comparées à des travaux antérieurs (Masiokas et al., 2010 ; 12). L'expansion la plus importante du PAG s'est produite entre la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle et les années 1830-1840. La datation des trimlines et des moraines associées montre de manière cohérente que l'extension maximale des glaciers du champ de glace nord-patagonien au cours du PAG a eu lieu au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle. Dans Harrison and Winchester (1998) (15), l'extension maximale des glaciers est atteinte seulement vers 1870. Or, pour les glaciers du champ de glace sud-patagonien, leur extension maximale a généralement été datée plus tôt, d'un à trois siècles. Dans Mercer (1970) (17), l'extension maximale de la plupart des glaciers a eu lieu entre 1750 et 1800. Plusieurs hypothèses sont proposées par Masiokas et al. (2009) pour expliquer cette différence Nord-Sud : la position des glaciers du Nord entre deux régimes climatiques majeurs (Winchester and Harrison, 1996 ; Villalba et al., 2003), la manière et les méthodes de développement des enregistrements des glaciers, l'estimation de l'âge minimum des moraines (différent de l'âge précis obtenu par radiocarbone).

Concernant les autres continents de l'hémisphère Sud, les bornes du PAG sont aussi variables. En Nouvelle Zélande, [Lorrey et al. \(2014\)](#) considèrent pour leur étude dans les Alpes du Sud que le PAG couvre approximativement la période 1400-1850 tandis que [Carrivick et al. \(2020\)](#), dont l'étude s'intéresse à la même région, considèrent 1800 comme date de fin pour le PAG. [Winkler \(2000\)](#) indique un maximum du PAG au glacier Mueller vers 1725-1730 sans donner de fin au PAG. Dans [Tibby et al. \(2018\)](#), qui s'intéressent à l'assèchement de l'Est de l'Australie après le PAG, la période 1500-1850 est retenue. Dans le Nord-Ouest de l'Australie, [Rouillard et al. \(2016\)](#) reconstruisent les changements hydro-climatiques lors du PAG compris entre 1400 et 1850. Dans le Sud-Ouest du Pacifique, [Hendy et al. \(2002\)](#) observent une diminution des températures tropicales et de la salinité liée à la fin du PAG en 1870. Dans le Sud de l'Afrique, [Nash et al. \(2016\)](#), qui s'intéressent aux variations hydroclimatiques au cours des 2000 dernières années, considèrent que la fin du PAG a eu lieu entre 1750 et 1850, des dates reprises par [Hannaford and Beck \(2021\)](#) pour leur étude sur les variations des précipitations au Mozambique et en Angola. L'année 1850 est aussi retenue par [Du Plessis et al. \(2020\)](#) pour leur étude du climat passé à partir de pollens fossiles et micro charbons retrouvés dans les sédiments du lac de Bo Langvlei dans le Sud de l'Afrique du Sud. [Tyson et al. \(2000\)](#), qui utilisent les isotopes du carbone et de l'oxygène, ainsi que la couleur d'une stalagmite de Cold Air Cave située dans le Nord du pays pour étudier le PAG, arrondissent à 1800. Une autre étude réalisée au même endroit à partir du  $\delta^{18}\text{O}$  d'une stalagmite identifie une période froide entre 1690 et 1740 suivie d'une augmentation de température ([Sundqvist et al., 2013](#)). D'autres études sont citées dans [Lorrey et al. \(2014\)](#) sur l'enregistrement du PAG dans l'hémisphère Sud, notamment en Antarctique.

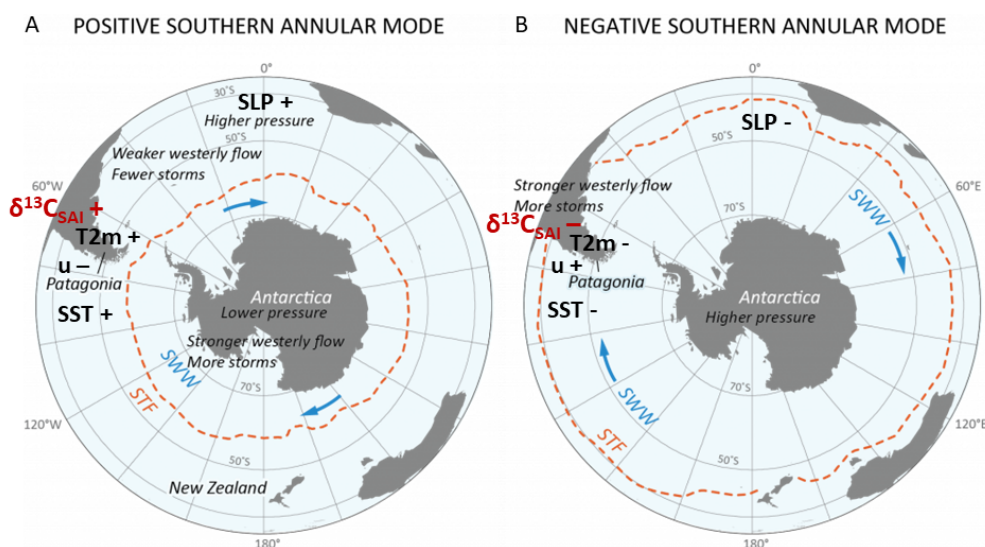
Le PAG a donc été observé dans les enregistrements paléoclimatiques des deux hémisphères, mais il n'existe pas de consensus sur sa période, son ampleur et sa nature pour l'Amérique du Sud ([Meyer and Wagner, 2009](#) ; [Moy et al., 2009](#)). Dans le Sud de l'Amérique du Sud, les variations latitudinales des vents d'Ouest à différentes échelles (annuelles à centennales) définissent des variations climatiques particulières (saisons des pluies et longues périodes climatiques froides et chaudes), avec un contraste entre la Patagonie occidentale humide et la Patagonie orientale sèche ([Toggweiler et al., 2006](#) ; [Garreaud et al., 2009](#)) et des enregistrements révélant des conditions opposées en fonction de la position des sites par rapport à la ceinture des vents sur des échelles plurimillénaires ([Lamy et al., 2010](#)). L'augmentation de température et d'aridité observées à SAI pourrait donc être une manifestation de la fin du PAG dans la région, possiblement liée à des changements de circulation atmosphérique. A plus grande échelle, le consortium PAGES 2k n'a pas identifié de périodes froides globalement synchrones qui définissent un PAG mondial, mais a identifié des modèles régionaux avec des similitudes intra-hémisphère, avec des conditions froides générales qui couvrent la période 1580-1880 ([Ahmed et al., 2013](#)). L'année 1850, qui correspond au début de l'ère industrielle, est considérée par plusieurs études comme la fin du PAG mais n'en est pas forcément précisément la fin. D'autres facteurs, tels que le volcanisme ou l'irradiance solaire, ont pu plus ou moins jouer sur l'intensité et la durée du PAG dans certaines régions. Il ne semble donc pas y avoir de fin commune à tout l'hémisphère Sud.



**Figure 9.14** – Localisations des différents états paléoclimatiques ayant observé des périodes froides/humides, ou au contraire sèches, contemporaines du PAQ. Lorsqu'un maximum est donné, il est indiqué dans une nuance plus claire sur la figure. Les périodes de temps sont dessinées sur le graphique central et listées dans le tableau. Dans la colonne proxies, Pol = pollen, Sed = sédiments (granulométrie, géochimie, minéralogie, etc.), Bio = bioproxies (assemblages de chironomes, de diatomées, d'ostracodes, de foraminifères, etc.), Char = charbons, Bois TRW = largeurs de cerne, Bois ISO = composition isotopique de la cellulose. Figure inspirée de la figure 7 de Daga et al. (2020). Le fond de carte correspond au gradient de précipitations par Steve Fick and Robert Hijmans, WorldClim 2, June 2016. [01 mai 2022] Site : [https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G\\_Climatology/Annual\\_Rainfall/ImageServer](https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G_Climatology/Annual_Rainfall/ImageServer)

## 9.2.5 Influence des modes climatiques sur la température et le SPEI2 lors de la saison estivale

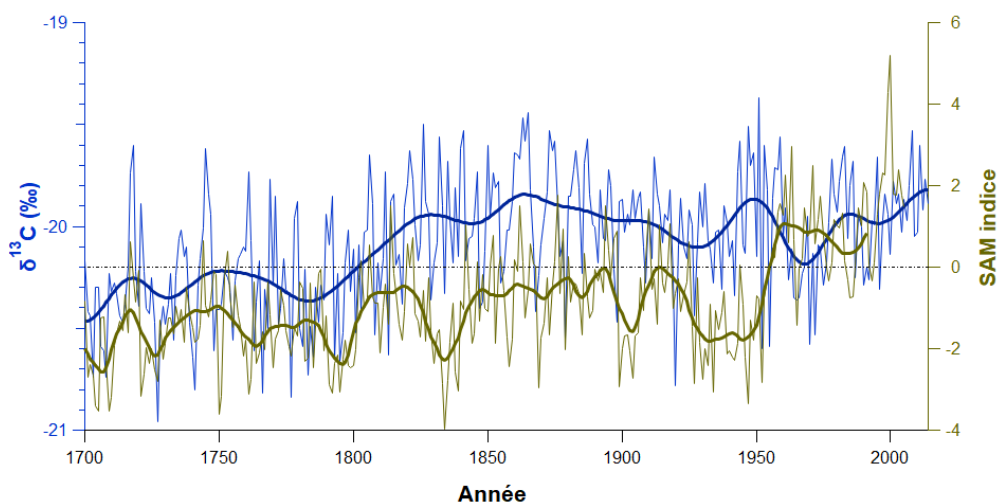
Nous avons constaté des relations significatives ( $p < 0,05$ ) entre  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  et SLP, SST et  $u$  pour la période 1979-2014 en deux zones : aux latitudes de SAI et à celles de l'Antarctique. Ce motif spatial est celui de la structure typique d'action du SAM (voir 4.2.3). Les relations discutées dans la partie 8.2.1 sont résumées sur la figure 9.15. Par ailleurs, nous observons un changement de pente du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , et par extension de la température qui augmente au début des années 1970. Une augmentation de l'indice du SAM qui devient majoritairement positif est aussi observée sur la figure 4.9 à la même période. L'augmentation de la température est donc très probablement liée à ce passage en phase positive prédominante du SAM. Le changement d'ampleur des phases positives du SAM, qui a débuté au milieu des années 1970, a été associé à la brusque augmentation de température observée le long de la côte Pacifique de l'Amérique du Sud (Garreaud et al., 2009; Villalba et al., 2011). D'après Villalba et al. (2012), 12 à 48 % des anomalies de croissance des arbres est imputable au SAM décembre-janvier durant la dernière partie du XX<sup>ème</sup> siècle. Nos résultats sont donc cohérents avec les études précédentes avec une rupture de pente depuis 1970.



**Figure 9.15** – Paramètres climatiques en fonction des deux phases du SAM : A) phase positive du SAM qui domine ces dernières décennies, B) phase négative du SAM. SWW (Southern Westerly Winds) sont les vents d'Ouest et STF (Subtropical Front) est le front subtropical correspondant à une zone de forts gradients méridiens de température et de salinité de surface de la mer. [22 mars 2022] Site : <https://www.antarcticglaciers.org/glaciers-and-climate/changing-antarctica/southern-annular-mode/>

Nous observons une augmentation de la température à la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle qui pourrait être associée à la fin du PAG à SAI. La température se maintient ensuite jusqu'en 1865 environ avant de commencer à diminuer légèrement.  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  a été comparé à la reconstruction des variations du SAM de décembre-février de Villalba et al. (2012) (Fig. 9.16). Bien que négatif, l'indice du SAM est relativement élevé au début des années 1400, suivi d'une phase fortement négative en 1470. Après quoi, l'indice augmente régulièrement jusqu'au début du XX<sup>ème</sup> siècle.

A partir du milieu du XX<sup>ème</sup> siècle, la tendance à la hausse s'accroît avec la phase positive du SAM de plus en plus présente, en particulier depuis le début des années 1990. Autour de 1800, l'indice du SAM augmente et dépasse les valeurs hautes du début du XV<sup>ème</sup> siècle. Il se maintient jusqu'au début des années 1820 puis diminue. A la fin des années 1840 il retrouve les valeurs atteintes avant cette diminution et, en moyenne, continue d'augmenter jusqu'à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle. L'augmentation qui a lieu autour de 1800 est assez importante et pourrait être une cause de l'augmentation de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Le fait que l'indice se maintienne haut peut également être associé aux températures élevées au XIX<sup>ème</sup> siècle. Cependant, l'indice du SAM diminue à plusieurs reprises après 1800 (dans les années 1830, 1900 et sur une plus longue période entre 1920 et 1950). Ces phases négatives bien marquées du SAM ne sont pas visibles sur la courbe de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ .



**Figure 9.16** – Variations temporelles du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (bleu) (1700-2014) et de l'indice du SAM reconstruit par Villalba et al. (2012) (kaki) (1700-2005), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 30 ans) associés. La ligne pointillée noire représente la valeur 0 de l'indice du SAM.

Zhang et al. (2010) ont également réalisé une reconstruction multi-proxies de l'indice AAO (Antarctic Oscillation, un indice du SAM) décembre-février des 500 dernières années. L'indice AAO est positif les années 1710, 1740, 1810, 1840-1850, 1890, 1910-1920, 1950 et 1990. Il est négatif les années 1730, 1755-1765, 1865-1885, 1900, 1930-1940 et 1960-1980. Les variations de température sur plusieurs décennies que nous observons peuvent être en partie liées au signe de AAO qui est majoritairement positif au début du XIX<sup>ème</sup> siècle et qui devient majoritairement négatif jusqu'au milieu du XX<sup>ème</sup> siècle. Après une analyse spectrale, Zhang et al. (2010) ont trouvé comme principaux cycles 2,4, 2,6, 6,3, 24,1 et 37,6 ans, tous significatifs à 95 %. Ils n'indiquent cependant pas si ces périodicités s'observent sur toute la période étudiée ou seulement à certains moments. De notre côté, nous trouvons des périodes d'interrelation entre le SAM et la température (ou  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ ) en-dessous de 4 ans et autour de 6 ans (Fig. 9.7A), ce qui est cohérent avec leurs résultats. Pour des moyennes fréquences (~4 décennies), il semble que le SAM et la cellule de Hadley agissent conjointement sur  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  via notamment  $T_{max}$  (Fig. 9.8). Dans la partie 9.2.2, nous avons vu que les variations moyennes fréquences du  $\delta^{13}\text{C}$  de Lavergne et al. (2018) étaient différentes de celles de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Cette différence peut être due aux influences plus ou moins marquées du SAM et de la cellule de Hadley sur les enregistrements isotopiques à SAI

et dans la région de Bariloche. En appliquant le même traitement (régression multiparamétrique et test AIC) aux données de [Lavergne et al. \(2018\)](#), nous trouvons que le signal isotopique des *F. cupressoides* de la région de Bariloche (250 km au Sud-Ouest de Sainuco) est principalement dépendant du SAM, sans influence significative de la cellule de Hadley. Il peut s'agir d'un effet de localisation, notre site étant plus au Nord et à l'Est que ceux de leur étude, à une altitude plus élevée (+ 600 m) et plus aride. Les arbres de SAI sont peut-être plus sensibles aux déplacements de la branche descendante de la cellule de Hadley que ne le sont les *F. cupressoides* de la région de Bariloche.

[Serrano-Notivoli et al. \(2021\)](#) ont signalé une corrélation positive entre le SPEI reconstruit pour le centre du Chili et El Nino 3,4. Leur zone d'étude est plus au Nord que SAI, ~50 km au Sud-Est de Santiago. Cela peut expliquer que, contrairement à eux, nous n'avons trouvé aucune relation à l'échelle annuelle entre  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et ENSO. Un constat également fait par [Hadad et al. \(2021\)](#) dont les sites sont situés entre 24 et 32 km au Sud-Ouest de SAI.

D'après les analyses en ondelettes, il existerait un lien entre les différentes variables climatiques à l'échelle pluriannuelles avec des périodicités communes ponctuelles au cours des trois derniers siècles. Nous pouvons supposer que la variabilité à court et long terme détectée dans nos reconstructions résulte de l'influence combinée du SAM et de la position de la branche descendante de la cellule de Hadley avec l'intervention ponctuelle de ENSO, tout en gardant à l'esprit qu'une perturbation d'origine humaine est aussi possible. L'aménagement du site par les locaux n'est pas à exclure, l'abattage de certains arbres permettant à ceux restant de profiter de plus de lumière, ce qui conduirait à une augmentation du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Si c'est le cas, le  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  ne devrait pas être affecté puisqu'il dépend avant tout de l'eau du sol.

### 9.3 Conclusion

Dans cette étude, nous avons développé une chronologie isotopique de  $\delta^{13}\text{C}$  longue de 315 ans à partir de la cellulose d'*A. araucana* vivants en Patagonie du Nord (39°S), Argentine. Une fois la chronologie isotopique corrigée de la tendance négative liée à l'augmentation des concentrations de  $\text{CO}_2$  atmosphérique, nous avons testé la possibilité de reconstruire les variations passées de la température maximales et du SPEI de décembre-janvier en utilisant un modèle de régression linéaire. La reconstruction basée sur les isotopes a de bonnes capacités prédictives, expliquant 44 % de la variance totale de la température estivale sur la période 1950-2014. Néanmoins, nos résultats sont un peu plus faibles que ceux de [Lavergne et al. \(2018\)](#) avec 62 % de la variance totale expliquée. La plus grande différence entre  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et le  $\delta^{13}\text{C}$  de [Lavergne et al. \(2018\)](#) s'observe au niveau des moyennes fréquences. Il en est de même avec le SPEI2, l'augmentation de l'aridité à la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle n'étant pas visible sur d'autres reconstructions localisées dans la même région. Les divergences entre les différents enregistrements semblent se réduire sur la période récente, probablement à cause de l'effet de l'augmentation de la température qui surpasse, et de ce fait masque, les effets locaux et ceux liés à la variabilité interne du climat.

Les changements qui ont lieu à la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle se produisent plus ou moins en même temps que la fin d'une période de froid ayant duré plusieurs siècles : le Petit Âge Glaciaire. N'existant pas de consensus sur la fin exacte de cette période à l'échelle de la Patagonie, voire de l'hémisphère Sud, nous pouvons supposer que la terminaison du PAG se situe entre 1780

et 1820 à SAI. Néanmoins, cette augmentation significative de la température et de l'aridité, ainsi que le reste des variations observées sur nos reconstructions, dépendent également des phénomènes touchant le système climatique du Sud de l'océan Pacifique. Les forçages climatiques des basses latitudes (ENSO) et des hautes latitudes (SAM) modulent les variations climatiques aux latitudes moyennes en Amérique du Sud. A ces modes climatiques nous pouvons ajouter les changements de latitude de la branche descendante de la cellule de Hadley. Si ENSO a peu d'influence sur l'enregistrement isotopique à SAI, du moins sur les longues échelles de temps, le SAM et la cellule de Hadley semblent agir conjointement sur les variations de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  via la température et l'aridité. Notre étude produit la première et la plus longue (315 ans) chronologie isotopique interannuelle d'*A. araucana* en Patagonie du Nord, mais également la première à évoquer l'influence des mouvements de la cellule de Hadley sur le  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose.



## 10 | Le $\delta^{18}\text{O}$ , traceur des masses d'air ?

### Objectifs :

- Déterminer si le  $\delta^{18}\text{O}$  des *A. araucana* à SAI peut être utilisé pour reconstruire les trajectoires de masses d'air humide précipitant au site d'étude.
- Produire une série isotopique de  $\delta^{18}\text{O}$  à SAI longue de 315 ans (1700-2014).
- Expliquer les résultats à l'aide de nos connaissances des climats patagoniens et des modes climatiques qui influencent le  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ .

### Interprétations :

- Les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  ne dépendent pas de l'origine des masses d'air humide.
- Le SAM, via la température, contrôle en partie  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  dont dépend majoritairement  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ .
- Les changements de position de la branche descendante de la cellule de Hadley (P-E ERAi), ayant par extension une incidence sur l'évaporation du sol avant 1994, auraient également une influence sur  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Après 1994, la cellule de Hadley s'est tant étendue que SAI n'est plus autant affecté par les déplacements de la branche descendante.
- Une diminution significative de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  est observée à la même période que l'augmentation de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Cela confirme qu'il ne s'agit pas d'une variation isotopique due à un aménagement du site par l'homme sur plusieurs décennies qui aurait pu affecter le  $\delta^{13}\text{C}$  mais d'une variation liée au climat.
- Nous faisons l'hypothèse que le SAM, dont l'indice est principalement positif entre 1740 et 1840, pourrait être responsable, du moins en partie, de ces variations isotopiques.
- La diminution du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  entre 1761 et 1824 pourrait être due au pompage d'une eau plus appauvrie en  $\delta^{18}\text{O}$  dans des couches du sol plus profondes et d'un accroissement du taux d'échange d'oxygène entre le saccharose et l'eau de xylème pendant la synthèse de la cellulose en lien avec l'augmentation de l'aridité.
- Les variations du  $\delta^{18}\text{O}$  des sites situés au Sud de la Patagonie ( $\sim 50^\circ\text{S}$ ) se rapprochent de celles des sites au Nord lorsque le SAM est dans sa phase négative et inversement lorsque le SAM est dans sa phase positive.

**English :****Objectives :**

- To determine if the  $\delta^{18}\text{O}$  of the *A. araucana* at SAI can be used to reconstruct the trajectories of precipitating moist air masses at the study site.
- To produce a 315-year (1700-2014) isotopic series of  $\delta^{18}\text{O}$  at SAI.
- To explain the results using our knowledge on the Patagonian climates and the climatic modes that influence them.

**Take Home message :**

- The variations of  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  do not depend on the origin of the humid air masses.
- The SAM, via the temperature, partly controls  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  on which  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  mainly depends.
- Changes in the position of the downward branch of the Hadley cell (P-E ERAi), affecting soil evaporation, would also influence  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  before 1994. After 1994, the Hadley cell has expanded so much that SAI is no longer affected as much by the displacements of the descending branch.
- A significant decrease in  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  is observed at the same time as the increase in  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . This confirms that the change in the carbon isotope signal is not due to human management of the site over several decades but a variation linked to climate.
- We hypothesize that the SAM, whose index is mainly positive between 1740 and 1840, could be responsible, at least in part, for these isotopic variations.

**Español :****Objetivos :**

- Determinar si la  $\delta^{18}\text{O}$  del *A. araucana* en SAI puede utilizarse para reconstruir las trayectorias de las masas de aire húmedo precipitantes en el sitio de estudio.
- Producir una serie isotópica de 315 años (1700-2014) de  $\delta^{18}\text{O}$  en SAI.
- Explicar los resultados utilizando nuestro conocimiento de los climas patagónicos y los modos climáticos que influyen en ellos.

**Para recordar :**

- Las variaciones de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  no dependen del origen de las masas de aire húmedo.
- La SAM, a través de la temperatura, controla en parte la  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  de la que depende principalmente la  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ .
- Los cambios en la posición de la rama descendente de la célula de Hadley (P-E ERAi), que por extensión afectan a la evaporación del suelo antes de 1994, también influirían en  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Después de 1994, la célula de Hadley se ha expandido tanto que el SAI ya no se ve tan afectado por los desplazamientos de la rama descendente.
- Se observa una disminución significativa de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  al mismo tiempo que el aumento de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ . Esto confirma que no es una variación isotópica debida al desarrollo humano del sitio a lo largo de varias décadas lo que podría haber afectado a la  $\delta^{13}\text{C}$ , sino una variación ligada al clima.
- Nuestra hipótesis es que la SAM, cuyo índice es principalmente positivo entre 1740 y 1840, podría ser responsable, al menos en parte, de estas variaciones isotópicas.

**English :**

- The decrease in  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  between 1761 and 1824 could be due to pumping of more  $\delta^{18}\text{O}$ -depleted water into deeper soil layers and a rate of exchange of oxygen atoms from sucrose with oxygen atoms from xylem water during cellulose synthesis due to increased aridity.
- The  $\delta^{18}\text{O}$  variations of the sites located in the south of Patagonia ( $\sim 50^\circ\text{S}$ ) are close to those of the sites in the north when the SAM is in its negative phase and conversely when the SAM is in its positive phase.

**Español :**

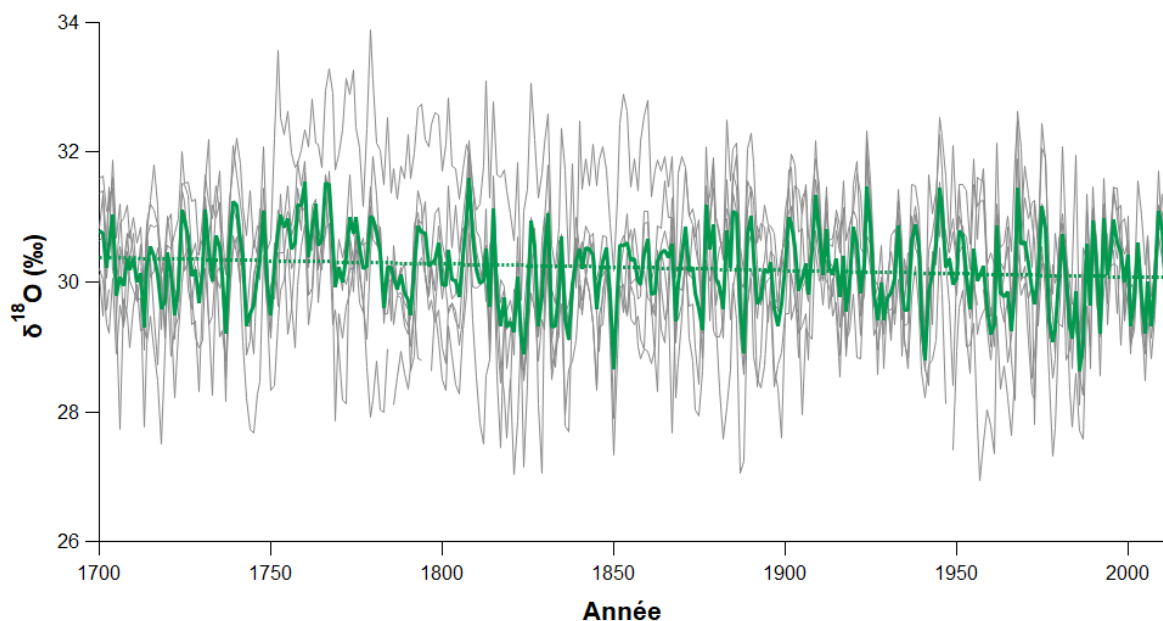
- La disminución de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  entre 1761 y 1824 podría deberse al bombeo de agua más empobrecida en  $\delta^{18}\text{O}$  desde las capas más profundas del suelo y a una tasa de intercambio de átomos de oxígeno de la sacarosa con átomos de oxígeno del agua del xilema durante la síntesis de la celulosa debido al aumento de la aridez.
- Las variaciones de  $\delta^{18}\text{O}$  de los sitios ubicados en el sur de la Patagonia ( $\sim 50^\circ\text{S}$ ) se acercan a las de los sitios del norte cuando la SAM está en su fase negativa e inversamente cuando la SAM está en su fase positiva.

## 10.1 Résultats analytiques

### 10.1.1 Obtention de la longue séries $\delta^{18}\text{O}_{315}$ à SAI

Avec six arbres, la variabilité commune est toujours meilleure entre les chronologies de  $\delta^{18}\text{O}$  qu'entre celles de  $\delta^{13}\text{C}$ , avec un RBAR identique de 0,54 et un EPS de 0,88 au lieu de 0,92 entre 1974 et 2014. Pour obtenir un IC moyen inférieur à 0,50 ‰, il faudrait un arbre supplémentaire (IC = 0,50 ‰ pour 6 arbres).  $\delta^{18}\text{O}$  moyen des 6 arbres les plus vieux conserve une bonne relation avec  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  ( $r = 0,64$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ),  $\delta^{18}\text{O}_{sol\_C1}$  ( $r = 0,64$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ) et  $\delta^{18}\text{O}_{sol\_C2}$  ( $r = 0,68$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ). L'utilisation de 6 arbres garantit donc une bonne fiabilité dans la perspective de la production et de l'interprétation d'une longue série de  $\delta^{18}\text{O}$ .

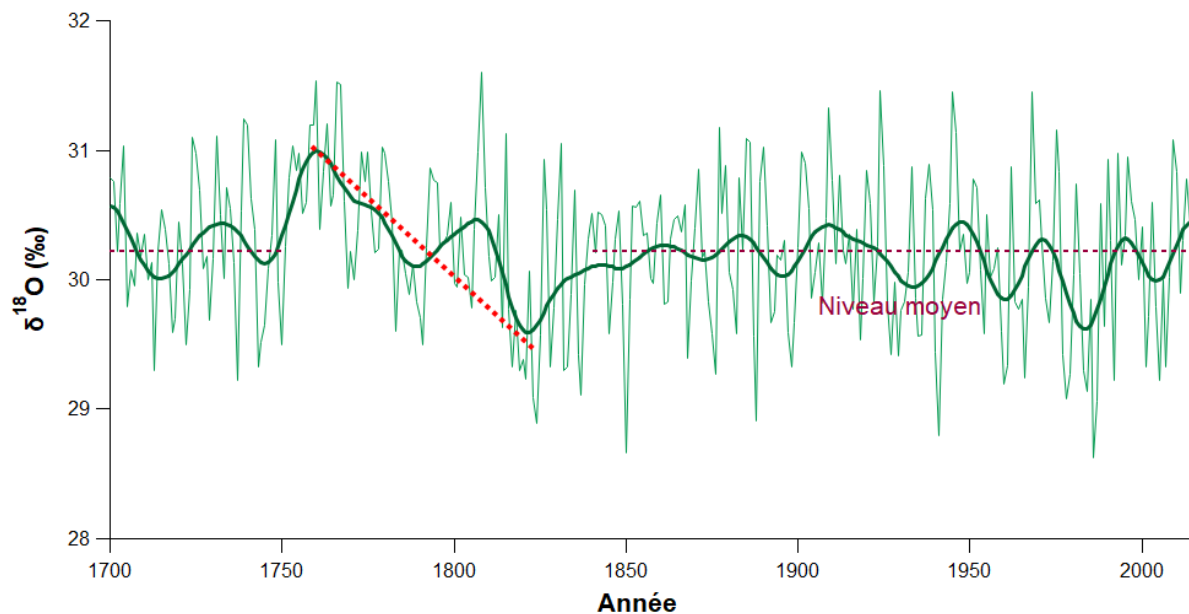
Le RBAR est de 0,29 et l'EPS est de 0,71 entre 1700 et 2014. L'intervalle de confiance est de 0,88 ‰. Pour obtenir un IC en-dessous de 0,50 ‰, il faudrait 15 arbres (IC = 0,48 ‰). A nouveau, les six séries ont été moyennées en fonction des années pour obtenir une chronologie moyenne :  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ . Entre 1700 et 2014, le signal du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  varie entre 28,63 ‰ et 31,60 ‰ avec un niveau moyen de  $30,21 \pm 0,88$  ‰ (Fig. 10.1). Le coefficient d'autocorrélation avec un décalage d'une année est de 0,39.



**Figure 10.1** – Variations temporelles des séries isotopiques en oxygène des six arbres les plus vieux (gris) et la chronologie moyenne  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  (vert) sur la période 1700-2014. La droite en pointillés verte correspond à la tendance de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ .

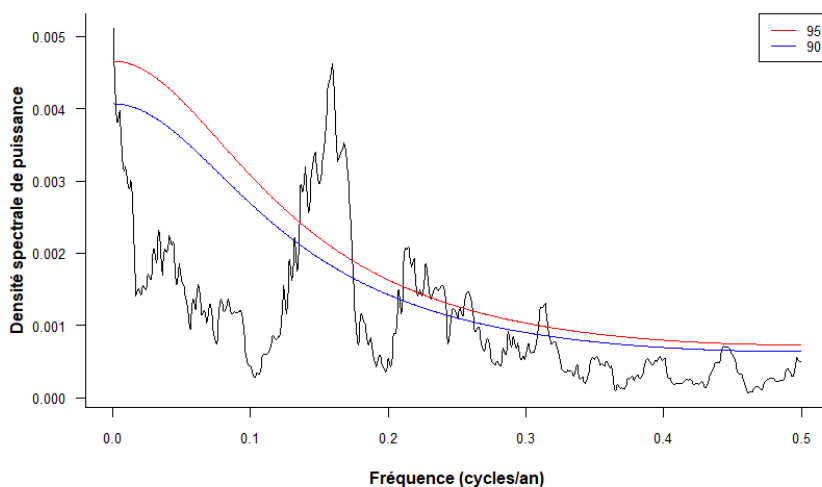
### 10.1.2 Tendances et analyses spectrales du signal isotopique

Des tendances sont aussi visibles sur le profil du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ . Un filtre passe-bas de 20 ans a été appliqué au signal pour mieux visualiser les moyennes fréquences. Il met en avant une diminution linéaire de 1,05 ‰ ( $p < 0,01$ ,  $n = 64$ ) entre 1761 et 1824 (Fig. 10.2). La petite augmentation qui suit, avant de se stabiliser vers 1840, n'est pas significative. Le niveau isotopique est plutôt stable depuis le milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle.

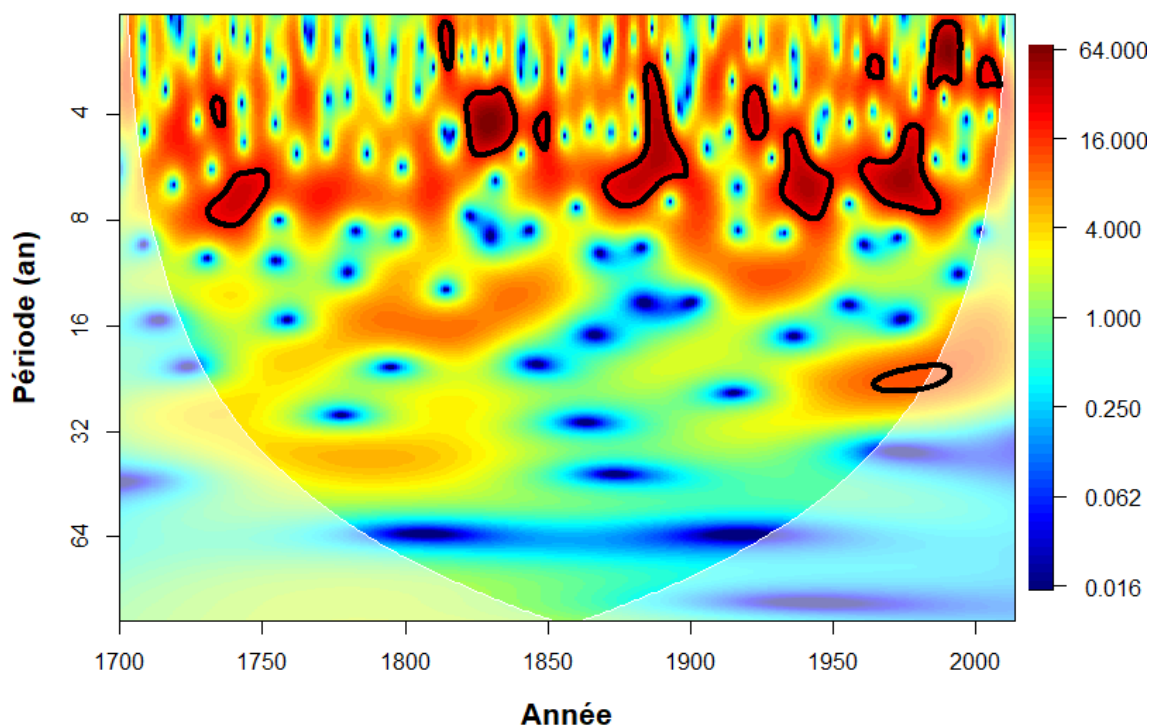


**Figure 10.2** – Chronologie du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et le signal lissé (filtre passe-bas de 20 ans) associé. Le niveau moyen est indiqué en magenta et la forte diminution en rouge.

Les résultats de l'analyse spectrale MTM montrent que  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  présente une variabilité significative à l'échelle interannuelle au cours des 315 dernières années, avec des cycles principaux autour de 7, 6, 4 et 3 ans ( $p < 0,05$ ; fréquences à 0,13, 0,15, 0,22 et 0,30) entre 1700 et 2014 (Fig. 10.3). D'après les résultats de l'analyse en ondelettes,  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  présente une variabilité interannuelle à multi-décennale. Des périodicités significatives sont trouvées en-dessous de 8 ans, notamment après 1825 ( $p < 0,05$ ) (Fig. 10.4).

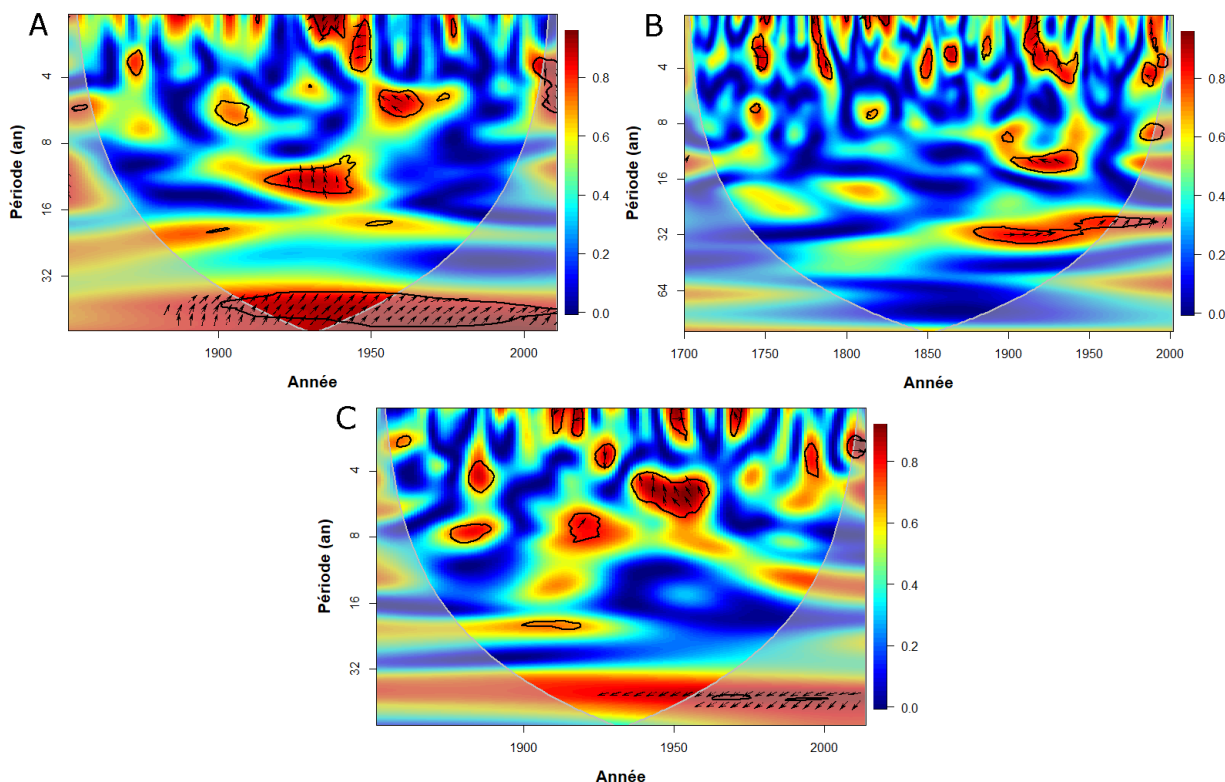


**Figure 10.3** – Analyse spectrale de la reconstruction de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  entre 1700 et 2014. La densité spectrale de puissance d'un signal représente la répartition de la puissance sur l'axe des fréquences. Les valeurs au-dessus de la ligne bleue représentent les périodicités significatives à 90 % et celles au-dessus de la ligne rouge représentent les périodicités significatives à 95 %.



**Figure 10.4** – Analyse en ondelettes de la reconstruction de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  sur la période 1700-2014, Les zones entourées représentent des périodicités significatives à 95 %.

$\delta^{18}\text{O}_{315}$  a été comparé aux indices du SAM, de ENSO et de la cellule de Hadley. Le SAM montre une interrelation avec  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  pour une périodicité centrée sur 12 ans au début des années 1920 (Fig. 10.5A). D'autres régions présentent des interrelations significatives entre 1940 et 1955 pour des périodes plus courtes (entre 6 et 2 ans). Enfin, une relation significative existe pour une période supérieure à 32 ans. Concernant ENSO, plusieurs petites régions présentent une interrelation significative pour des périodes inférieures à 6 ans sur l'ensemble de la période commune (1700-2002), mais également autour de 16 et 32 ans à partir de la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle (Fig. 10.5B). Des interrelations existent avec P-E juillet-octobre pour des périodes inférieures à 8 ans, notamment autour de 1950 (Fig. 10.5C).

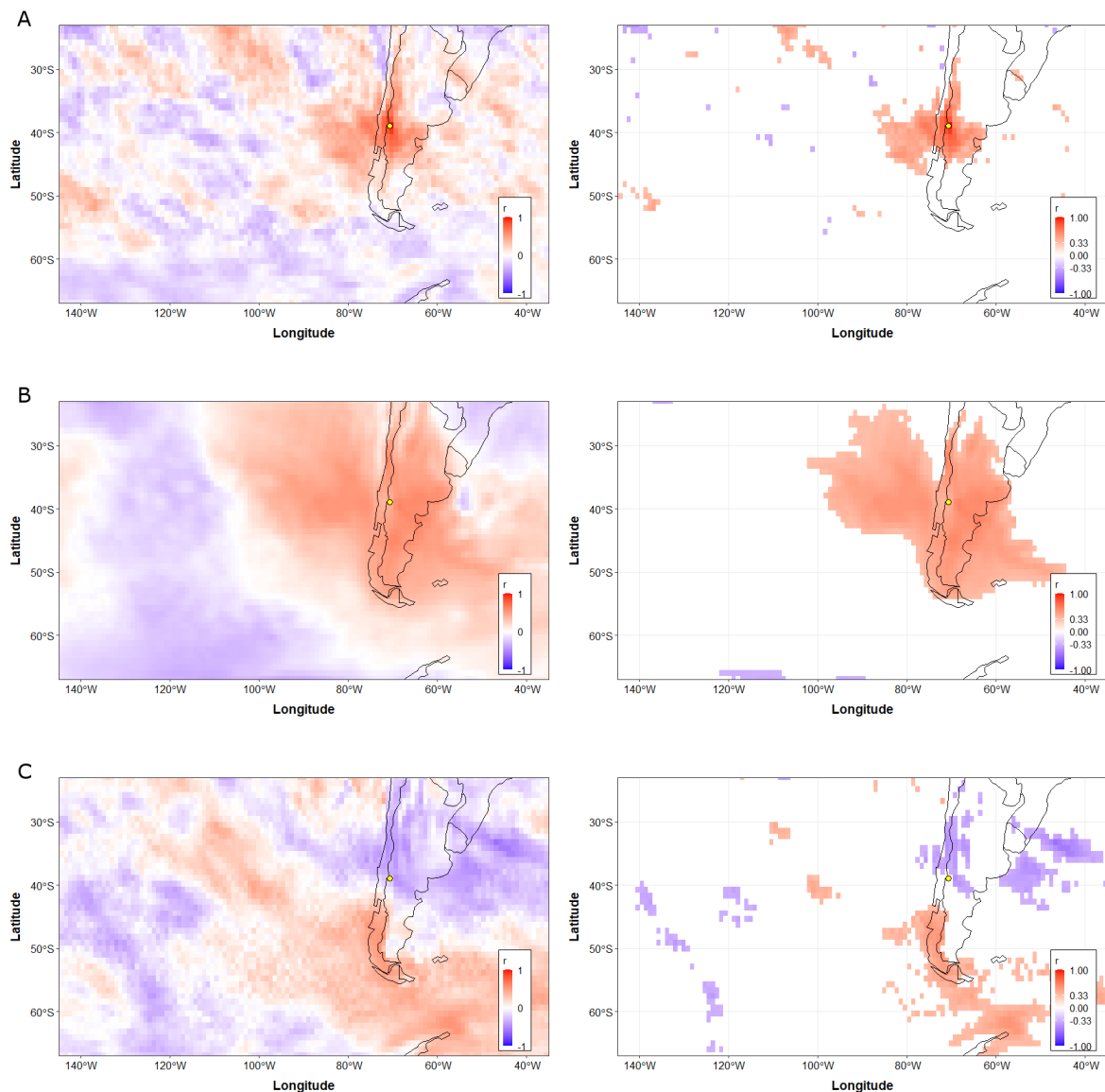


**Figure 10.5** – Analyse en ondelettes croisées entre  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et A) le SAM mai-octobre sur la période commune 1851-2011, B) ENSO sur la période commune 1700-2002, et C) P-E juillet-octobre sur la période commune 1851-2014. Sur les figures, les couleurs plus chaudes (rouge) représentent les régions avec une interrelation significative, tandis que les couleurs plus froides (bleu) signifient une dépendance plus faible entre les séries. Les régions froides au-delà des zones significatives représentent le temps et les fréquences sans dépendance entre les séries. Les flèches pointent vers la droite (gauche) lorsque les séries temporelles sont en phase (anti-phase). Lorsque les deux séries sont en phase, cela indique qu'elles évoluent dans la même direction, et l'anti-phase signifie qu'elles évoluent dans la direction opposée.

### 10.1.3 Modélisation de $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ et $\delta^{18}\text{O}_{sol}$ en utilisant le modèle ECHAM6-wiso (Cauquoin and Werner, 2021)

Les résultats de la modélisation de la composition isotopique des précipitations et de l'eau du sol ont été obtenus par Alexandre Cauquoin. Les corrélations spatiales entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  modélisé à SAI et aux autres points de grille dans l'espace des latitudes 20°S-70°S et longitudes 30°O-150°O ( $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  ci-après), T2m et la quantité de précipitations calculées avec ECHAM6-wiso en chaque point de grille sont représentées sur la figure 10.6.  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI est positivement corrélé à  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  entre 40°S et 45°S, aussi bien sur le continent que sur une petite portion du Pacifique à la même latitude que notre site et près de la côte chilienne, montrant la représentativité régionale de cette variable isotopique (Fig. 10.6A). La corrélation spatiale entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et T2m s'étend sur une plus large région, qui couvre plus des trois quarts de l'Argentine et du Chili, et déborde sur le Pacifique au Nord-Ouest et sur l'Atlantique au Sud-Est (Fig. 10.6B), suggérant que  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI reflète la température à l'échelle régionale de mai à octobre. Pour les pluies, le signe de la corrélation avec  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  change à la latitude de SAI : la corrélation est négative au Nord et positive au Sud.  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI ne montre pas de sensibilité à la quantité de précipitation : nous n'explorerons donc pas plus en détail ce lien dans la suite du manuscrit (Fig. 10.6C).

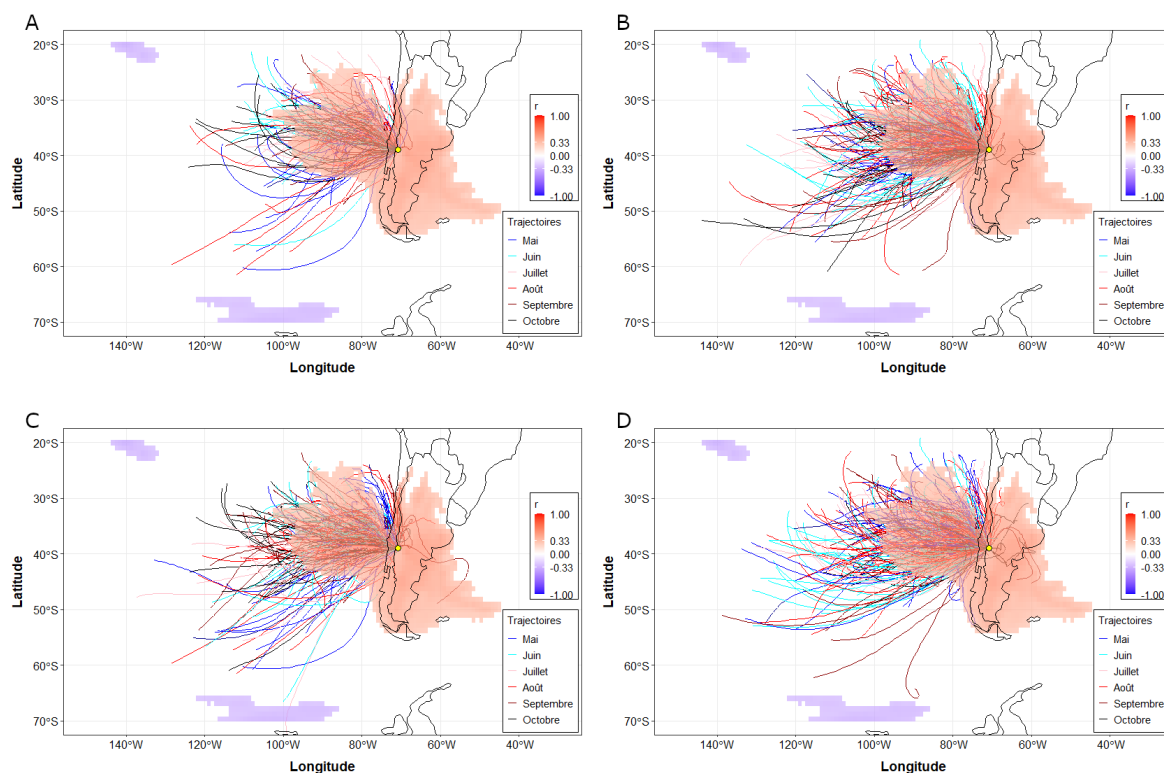




**Figure 10.6** – Corrélations spatiales entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et A)  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , B) T2m et C) les précipitations en chaque point de grille. Les variables sont moyennées sur la période de mai à octobre pour chaque année de 1979 à 2014 (soit  $n = 36$ ). La colonne de gauche correspond à des cartes sans seuil de significativité. La colonne de droite montre uniquement les corrélations significatives à plus de 95 % ( $r > 0,33$ ,  $p < 0,05$ ). Le point jaune correspond à la localisation de SAI.

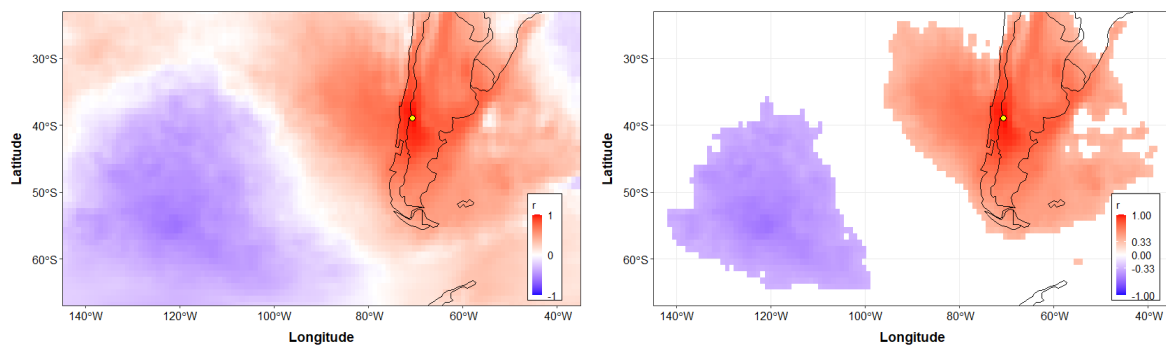
Pour déterminer si le  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  est contrôlé par la trajectoire des pluies, des retro-trajectoires de masses d'air humide ayant apporté des précipitations à SAI entre mai et octobre ont été calculées avec HYPPLIT en considérant les situations extrêmes (années P10 et P90 du tableau 5). Ces trajectoires ont été superposées à la carte de corrélation spatiale entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et T2m (Fig. 10.7). La source et la trajectoire des masses d'air humides précipitant à SAI sont cohérentes avec le motif spatial de corrélation sur le Pacifique avec lequel elles se superposent.

La corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et T2m s'étend toutefois vers l'Est beaucoup plus largement (du fait de la cohérence spatiale de la température) sans que cette zone soit impliquée dans l'origine des masses d'air qui alimentent SAI.



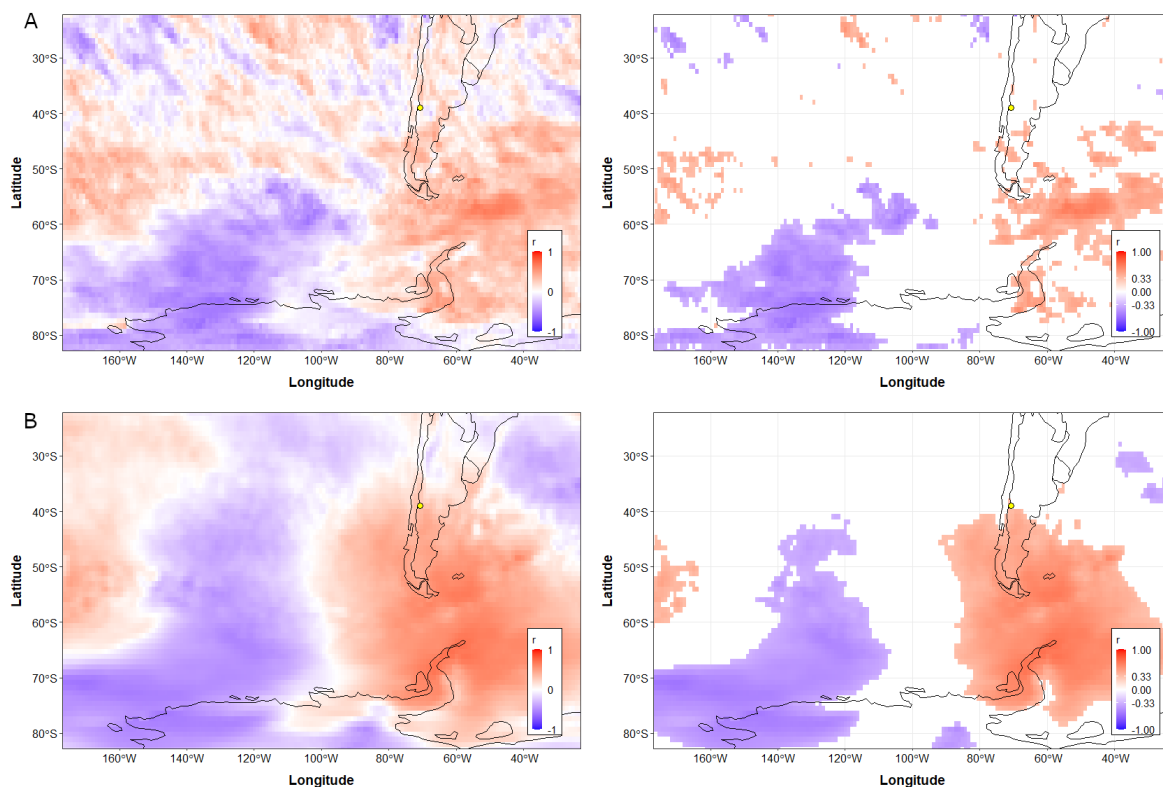
**Figure 10.7** – Trajectoires moyennes journalières des masses d'air humides ayant précipité à SAI obtenues avec HYSPLIT entre mai et octobre superposées à la corrélation spatiale entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et T2m : A) P10  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , B) P90  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , C) P10  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , et D) P90  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ .

Une corrélation spatiale a été calculée entre T2m à SAI et T2m en chaque point de grille (Fig. 10.8). La corrélation est positive et significative sur l'ensemble de l'Argentine et du Chili, mais aussi le long des côtes Pacifique et Atlantique et débordant sur les océans. Elle est négative dans l'océan Pacifique au Sud de 30°S et à partir de 80°O. Le motif spatial de la corrélation positive est très similaire à celui de la figure 10.6B entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et T2m suggérant fortement une relation intime entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et la température à l'échelle régionale ; et donc, étant donné la relation entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , une relation intime entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et la température régionale. La question se pose de savoir ce qui contrôle cette température à l'échelle régionale de mai à octobre. Pour cela, nous avons cherché à mettre en évidence les liens entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et T2m et le SAM.



**Figure 10.8** – Corrélations spatiales entre T2m à SAI et T2m en chaque point de grille. Les variables sont moyennées sur la période de mai à octobre pour chaque année de 1979 à 2014 (soit  $n = 36$ ). La carte de gauche est sans seuil de significativité. La carte de droite montre uniquement les corrélations significatives à plus de 95 % ( $r > 0,33$ ,  $p < 0,05$ ). Le point jaune correspond à la localisation de SAI.

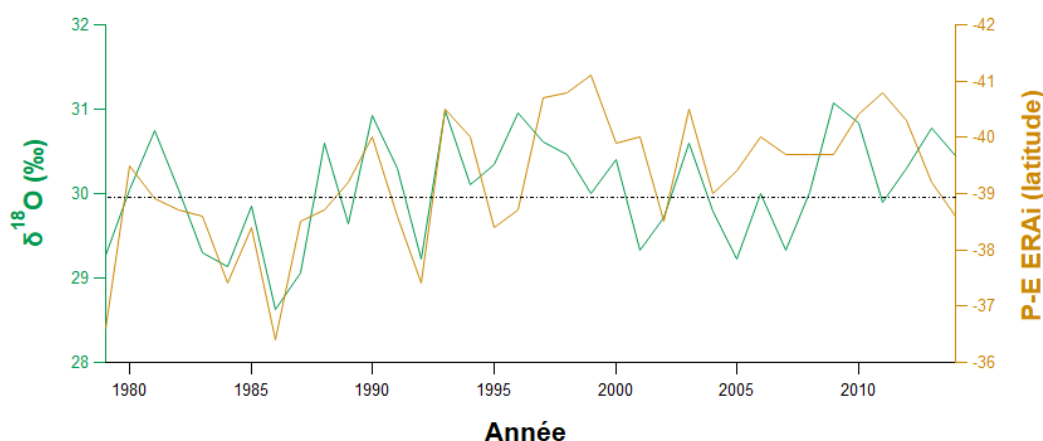
Les corrélations spatiales entre l'indice du SAM, calculé avec ECHAM6-wiso (différences de pression zonales mensuelles normalisées au niveau de la mer aux latitudes 40°S et 65°S), et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et T2m sont montrées en figure 10.9. Sur les deux cartes nous observons un dipôle avec des corrélations positives à l'Est de  $\sim 100^\circ\text{O}$  et négatives à l'Ouest dans le Pacifique au Sud de 55°S environ. Les corrélations spatiales du SAM avec  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et T2m s'étendent sur une large portion de la Patagonie mais ne sont significatives à 95 % que pour T2m dans cette région. La corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et le SAM au point de grille de SAI n'est pas significative ( $r = 0,10$ , ns,  $n = 36$ ). Il en est de même pour la corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et le SAM ( $r = 0,05$ , ns,  $n = 36$ ).



**Figure 10.9** – Corrélations spatiales entre l'indice du SAM calculé par ECHAM6-wiso et A)  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , B) T2m en chaque point de grille. Les variables sont moyennées sur la période de mai à octobre pour chaque année de 1979 à 2014 (soit  $n = 36$ ). La colonne de gauche correspond à des cartes sans seuil de significativité. La colonne de droite montre uniquement les corrélations significatives à plus de 95 % ( $r > 0,33$ ,  $p < 0,05$ ). Le point jaune correspond à la localisation de SAI.

#### 10.1.4 Comparaison entre $\delta^{18}\text{O}$ et les indices de la cellule de Hadley

Nous avons également comparé  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  aux différents indices de la cellule de Hadley mais nous n'avons pas mis en évidence de corrélation significative, sauf avec l'indice P-E (latitude à laquelle P (précipitations) - E (évaporation) est égal à 0).  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  corrèle négativement et significativement avec l'indice P-E de la cellule de Hadley : P-E ERA20C de mai à juillet ( $r = -0,45$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 37$ ) et P-E ERAi de juillet à octobre ( $r = -0,53$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ). Ce dernier est tracé avec  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  sur la figure 10.10.



**Figure 10.10** – Variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et P-E ERAi moyenné de juillet à octobre entre 1979 et 2014. L'axe de P-E ERAi est inversé. La latitude de SAI est indiquée par la ligne noire.

## 10.2 Interprétations

### 10.2.1 Qu'est ce qui influence le $\delta^{18}\text{O}$ de la cellulose ?

$\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  ne corrèle pas avec les paramètres climatiques pendant la saison de croissance (décembre-février) (voir 8.1.2). L'humidité locale à cette période de l'année a une plus forte influence sur le  $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$  que sur le  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Ce constat et la relation non significative entre les deux isotopes ( $r = -0,23$ , ns,  $n = 41$ ) nous amène à penser que la conductance stomatique au moment de la période estivale n'est pas ce qui contrôle en premier lieu le  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Par ailleurs,  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  sont positivement et significativement corrélés de l'automne au printemps (mai-octobre ;  $r = 0,69$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ). De même,  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{sol\_C2}$  sont corrélés de l'hiver à l'été (juillet-janvier ;  $r = 0,67$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 36$ ).  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  dépendrait donc davantage de la composition isotopique des pluies. Cette dernière peut varier si l'origine des masses d'air change au cours du temps. Or, les retro-trajectoires obtenues avec HYSPLIT (Fig. 10.7) montrent que la région de l'océan Pacifique à l'Ouest du Chili entre  $20^{\circ}\text{S}$  et  $60^{\circ}\text{S}$  et  $70^{\circ}\text{O}$  et  $140^{\circ}\text{O}$  (ce qui correspond à des trajectoires de 72h) est la principale région source d'humidité pour notre site et ce, que  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  soit élevé (Fig. 10.7C) ou bas (Fig.10.7D). L'origine des masses d'air au dessus du Pacifique à l'Ouest du site s'explique par la prédominance des vents d'Ouest, pourvoyeurs d'humidité, aux moyennes latitudes. La variabilité de  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  n'est donc pas contrôlée par l'origine géographique des pluies. La composition isotopique des précipitations peut aussi dépendre de la quantité de celles-ci (« amount effect » : plus il pleut et plus les pluies sont appauvries). Cependant, l'absence de corrélation avec la quantité de précipitations en hiver (période de recharge) à SAI (Fig. 8.2) et à plus grande échelle spatiale (Fig. 10.6C) montre que la quantité de précipitations ne contrôle pas  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI. Enfin,  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  peut dépendre de la température. D'après la figure 10.6A,  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI est plutôt représentatif du  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  régional, et également bien corrélé avec la température à l'échelle régionale (Fig. 10.6B). Le motif spatial de la corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et T2m en chaque point de grille est similaire à celui entre T2m à

SAI et T2m en chaque point de grille (Fig. 10.8). Cette constatation suggère qu'un même facteur contrôle le  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et la température à l'échelle régionale. Des corrélations spatiales significatives sont obtenues entre l'indice du SAM calculé par le modèle ECHAM6-wiso et le  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  et la température (Fig. 10.6A et B). Un dipôle est visible avec des corrélations positives du Sud de la Patagonie jusqu'en Antarctique et plus à l'Est, et des corrélations négatives sur le Pacifique à l'Ouest. Le motif spatial pour la corrélation SAM - température ressemble à celui pour la corrélation  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  - température. Nos investigations, à l'aide des simulations isotopiques du modèle ECHAM6-wiso, suggèrent donc que le SAM contrôlerait en partie la variabilité du  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI via le contrôle qu'il exerce sur la température à l'échelle régionale.

$\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  corréleraient significativement ensemble et avec la température et  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  corrélerait significativement avec P-E ERAi. Nous pourrions penser que cette dernière corrélation reflète l'influence de la cellule de Hadley sur la composition isotopique des précipitations, dont  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  découle. Toutefois, quelle que soit la période de temps considérée,  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  ne corrélerait pas significativement avec les indices de la cellule de Hadley.  $\delta^{18}\text{O}_{sol\_C2}$  ne corrélerait pas non plus significativement avec l'indice P-E ERAi sur la période 1979-2014 (juillet-octobre ;  $r = -0,18$ , ns,  $n = 36$ ), mais la corrélation, bien que toujours non-significative est meilleure sur la période avant 1994 (juillet-octobre ;  $r = -0,30$ , ns,  $n = 15$ ). D'après la figure (Fig. 10.10), la corrélation négative et significative entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et P-E ERAi est surtout vraie entre 1979 et 1994 ( $r = -0,78$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 15$ ) également. Lorsque la cellule s'étend vers le Sud (la latitude de la branche descendante plonge dans les valeurs négatives), les vents d'Ouest se déplacent vers le Sud, ainsi que les précipitations, et l'humidité à SAI diminue. La quantité de précipitations ne semble pas influencer la composition isotopique à SAI. En revanche, l'augmentation de l'évaporation, qui va jouer sur la teneur en eau de la partie superficielle du sol et sur sa composition isotopique est susceptible d'entraîner une augmentation de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . L'évaporation devrait avoir une incidence sur la conductance stomatique et, par conséquent, sur  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Néanmoins,  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  ne semble pas être régulé par la conductance stomatique au premier ordre (voir 8.2.2). La cellule de Hadley agirait donc sur  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  via la composition de l'eau du sol plutôt que par un effet plus direct sur celle des précipitations. Il est cependant à noter que  $\delta^{18}\text{O}_{sol}$  calculé par ECHAM6-wiso n'est peut-être pas non plus totalement représentatif de la réalité. Dans l'indice P-E, ce seraient donc les variations de E qui agiraient sur  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Or, après 1996, la latitude de P-E est majoritairement plus haute que celle de SAI. Nous faisons donc l'hypothèse qu'avant 1994, le  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  enregistrerait les changements de position de la branche descendante de la cellule de Hadley agissant par le biais de son effet sur l'évaporation du sol. Après cette date, la cellule se serait assez étendue vers les hautes latitudes pour que les arbres de SAI ne perçoivent plus ses mouvements de pulsation. Il serait donc intéressant de comparer  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  avec P-E sur une période plus longue et vérifier si les deux variables sont bien anti-corrélées avant 1979. Il est théoriquement possible de le faire en utilisant les données de P-E ERA20C. Toutefois, les variations de cet indice sont sensiblement différentes de celles de P-E ERAi et corrélerait de façon moins forte avec  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  ( $r = -0,36$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 36$ ). Il faudra donc attendre que P-E soit recalculé avec ERA5 (1950 à l'actuel) pour le vérifier.

En résumé, le SAM a une influence sur  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  via les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , qui sont contrôlées en partie par la température, de l'automne au printemps. La cellule de Hadley aurait une influence sur  $\delta^{18}\text{O}_{sol}$  via l'évaporation du sol en hiver et au printemps. A partir d'un ensemble de simulations du modèle climatique IPSL-CM6A-LR de la 6ème phase du projet d'intercomparaison des modèles couplés (CMIP6), Villamayor et al. (2021) ont montré qu'il existait un lien entre l'expansion de la cellule de Hadley et la phase positive du SAM devenue la phase dominante via les effets combinés des GES et de l'appauvrissement de la couche d'ozone. Ce

lien s'est renforcé dans les années 1970. La dégradation de la corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et P-E ERAi après 1994 pourrait être due à l'expansion de la cellule de Hadley concomitante avec la phase positive dominante du SAM (Marshall, 2003). Le fait que  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  n'aient pas les mêmes années P10 et P90 peut être dû à l'influence d'autres facteurs impactant la circulation atmosphérique, telle que l'augmentation de la SST dans le Pacifique tropical qui s'est produite à la fin des années 1970 (Meehl et al., 2009), ou à des variations du SAM et de la cellule de Hadley dissociées. Quant aux années P90 et P10 communes à  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , elles ne semblent pas toutes liées à une température moyenne régionale particulièrement élevée ou basse, ni à un événement ENSO particulier. Il pourrait d'agir d'une association SAM/cellule de Hadley (indice du SAM positif et P-E ERAi plus négatif pour les années P90 et inversement pour les années P10) mais ce n'est pas systématique.

## 10.2.2 Variations temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{315}$

Les profils de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  diffèrent l'un de l'autre, aussi bien à l'échelle interannuelle (haute fréquence) qu'à l'échelle (multi-)décennale (moyennes et basses fréquences). Nous supposons donc que le  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et le  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  ne sont pas influencés par les mêmes facteurs, ou du moins pas de la même manière et/ou qu'ils dépendent de périodes de l'année différentes (liés à des saisons différentes). Néanmoins,  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  et  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  connaissent une variation remarquable dans leur profil à peu près à la même période. En effet,  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  augmente significativement entre 1780 et 1820 tandis que  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  diminue significativement entre 1761 et 1824. Si nous n'avions que  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , nous aurions pu penser à une augmentation due à une modification des conditions environnementales par la population locale, comme la coupe de certains arbres permettant à ceux restant un meilleur accès à la lumière par exemple. Mais le fait que  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  connaisse une diminution sur presque la même longue période (plus de 40 ans), nous fait pencher vers une interprétation climatique.

Entre 1740 et 1840,  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  augmente un peu, puis diminue significativement avec des variations interannuelles d'une amplitude plus faible que celle observée pour le reste de la série, avant de ré-augmenter et de retrouver le niveau isotopique moyen qu'il avait avant 1740. Or, d'après la reconstruction de  $T_{max}$  à partir de  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (eq. 8.1), cette période qui chevauche la fin du XVIII<sup>ème</sup> et le début du XIX<sup>ème</sup> siècle est justement caractérisée par une augmentation de température en été. A moins que la température en hiver ne diminue ou que l'humidité augmente, l'évaporation du sol devrait au contraire augmenter, ainsi que  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ .

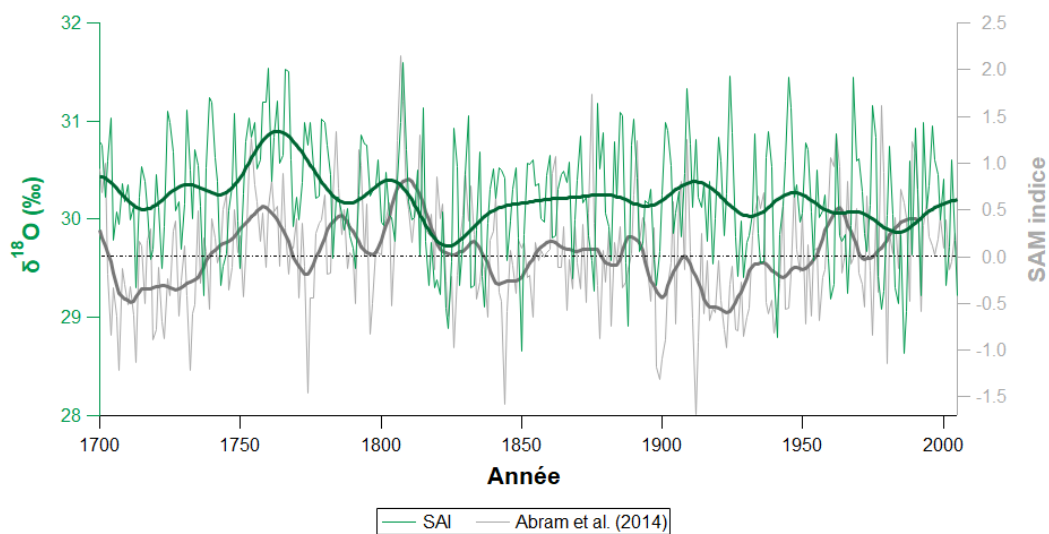
Des divergences entre les paramètres climatiques et  $\delta^{18}\text{O}$  peuvent être dues au fait que les arbres absorbent de l'eau en profondeur en cas de sécheresse et que les couches profondes du sol ont tendance à contenir de l'eau appauvrie en  $^{18}\text{O}$  par rapport aux couches superficielles affectées par l'évaporation. Le pompage de l'eau en profondeur serait une adaptation physiologique des arbres face à une diminution des précipitations ou à une augmentation de la température (Brunner et al., 2015). Le pompage en profondeur en période d'augmentation de température a été proposé comme le mécanisme responsable du déclin du  $\delta^{18}\text{O}$  des cernes de *Pinus halepensis subsp. brutia* en Grèce (Sarris et al., 2013). Il est possible qu'à SAI, les arbres aient commencé par prélever de l'eau en surface de plus en plus enrichie via l'évaporation (1745-1760), puis se soient adaptés en puisant de l'eau plus en profondeur, ce qui aurait entraîné le déclin du  $\delta^{18}\text{O}$

à long terme (1761-1824). Une fois la température stabilisée et diminuant au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle, les arbres ont pu à nouveau prélever de l'eau dans les couches superficielles, ce qui est moins coûteux en termes de dépense énergétique (Schenk, 2008).

Une diminution du  $\delta^{18}\text{O}$  quand l'aridité augmente peut également être due à l'augmentation des échanges ( $p_{ex}$ ) d'atomes d'oxygène du saccharose avec des atomes d'oxygène de l'eau de xylème pendant la synthèse de la cellulose (Cheesman and Cernusak, 2017). Pour les conifères,  $p_{ex}$  varie entre ~20 % et 62 % (Cheesman and Cernusak, 2017; Wang et al., 1998). Ces échanges modifieraient donc la contribution relative du signal d'évapotranspiration et du signal de l'eau de la source au  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  et compliqueraient donc son interprétation (Augusti and Schleucher, 2007). Cet effet peut être combiné à celui décrit précédemment. Si des échanges d'atomes se font avec une eau du xylème puisée en profondeur,  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  est d'autant plus appauvri. Une diminution du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  en même temps qu'une augmentation de température dans un contexte de plus en plus sec n'est donc pas incohérente.

Nous avons vu dans la partie 10.2.1 que  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  est indirectement lié au SAM. Si nous faisons l'hypothèse qu'il en a toujours été ainsi, alors des variations du SAM peuvent être en partie la cause des variations du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  entre 1740 et 1840. Pour le vérifier, nous avons comparé  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  avec la reconstruction annuelle du SAM de Abram et al. (2014) (Fig. 10.11) qui remonte jusqu'en 1000 et qui est centrée sur le passage de Drake. Leur reconstruction de l'indice du SAM est basée sur différents proxies (mesures des largeurs de cernes et sédiments lacustres en Amérique du Sud, mesures du  $\delta^{18}\text{O}$  et du  $\delta^2\text{H}$  de carottes de glace en Antarctique; voir références). La phase dominante du SAM au cours du dernier millénaire est la phase négative, avec un indice particulièrement bas au XV<sup>ème</sup> siècle. L'indice du SAM n'a ensuite fait qu'augmenter, passant même positif au milieu du XVIII<sup>ème</sup> siècle. Une telle augmentation générant, nous le rappelons, un climat plus sec et plus chaud en Patagonie du Nord. Or, c'est aussi à cette période que  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  commence à augmenter, ce qui peut s'expliquer par une augmentation du  $\delta^{18}\text{O}$  dans les niveaux superficiels du sol où les racines pompent préférentiellement l'eau. L'augmentation de  $\delta^{18}\text{O}$  peut aussi être due à une conductance stomatique plus faible. Si  $g$  diminue, l'eau des feuilles s'enrichit en  $\delta^{18}\text{O}$  et, par extension,  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  aussi si  $p_{ex}$  reste petit. Vers 1761,  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  commence à diminuer alors que le SAM reste positif. Nous pouvons faire l'hypothèse que la température et l'aridité ont suffisamment augmenté, atteignant des valeurs au-delà desquelles  $p_{ex}$  a aussi augmenté (entraînant une diminution de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ ). Vers 1825, le SAM repasse en phase négative et  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  ré-augmente suite à une diminution de  $p_{ex}$ . L'aridité et la température baissent, l'effet de la conductance stomatique reprend le dessus sur celui de la source avec  $p_{ex}$  qui diminue. Vers 1840,  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  retrouve le niveau moyen d'avant 1740. Les variations moyennes fréquences (30 ans) gagnent en amplitude au cours du temps et commencent à diminuer, notamment après les années 1900. Or, c'est à cette période que l'indice du SAM commence à ré-augmenter pour devenir majoritairement positif à partir des années 1970. Le SAM pourrait donc être responsable des variations à moyennes et longues fréquences de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ . N'ayant pas de reconstruction aussi longue de l'indice P-E ERAi, il est difficile de dire si les mouvements de la branche descendante de la cellule de Hadley ont également influencé les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ . Si c'était le cas, alors la cellule de Hadley se serait étendue vers les hautes latitudes entre le XVIII<sup>ème</sup> et le XIX<sup>ème</sup> siècle. L'influence d'ENSO n'est pas à exclure non plus, mais nous n'arrivons pas à la détecter ici. Cette interprétation tente d'expliquer les variations de  $\delta^{18}\text{O}$  en fonction de celles du SAM mais cette explication n'est pas totalement satisfaisante parce qu'elle est très spéculative. Il n'est pas non plus exclu que la reconstruction d'Abram et al. (2014) présente des erreurs.

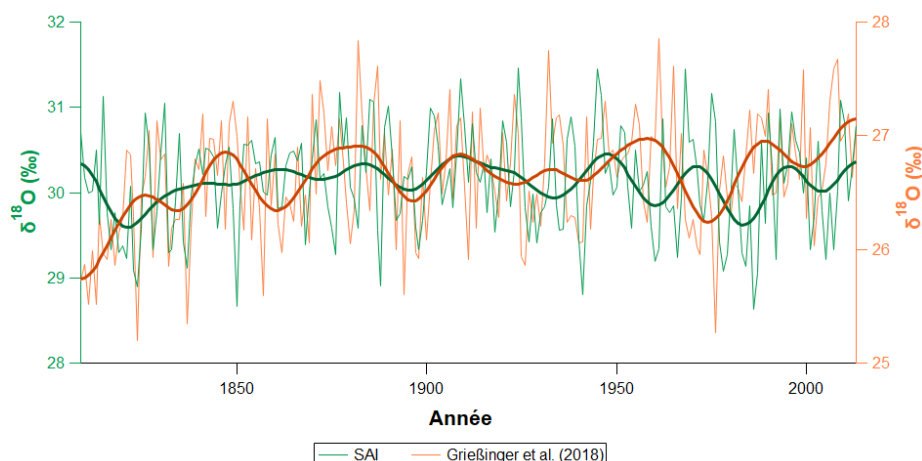




**Figure 10.11** – Variations temporelles du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  (vert) (1700-2014) et de l'indice du SAM reconstruit par [Abram et al. \(2014\)](#) (gris) (1700-2005), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 30 ans) associés. La ligne pointillée noire représente la valeur 0 de l'indice du SAM.

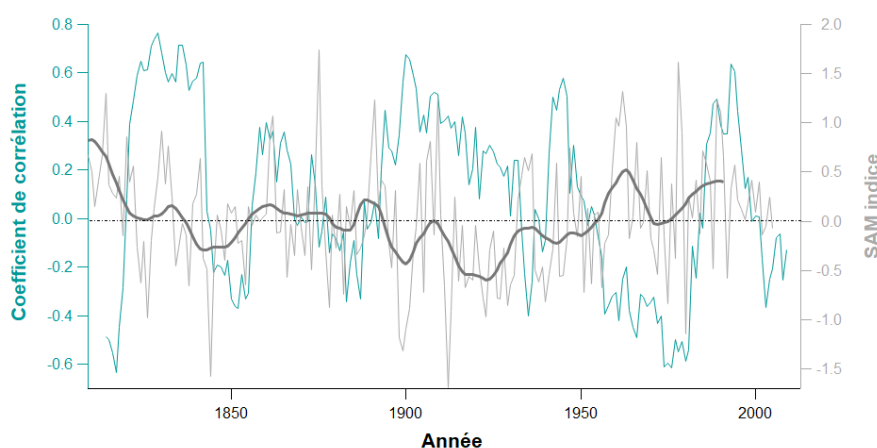
### 10.2.3 Comparaison des variations temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{315}$ et du $\delta^{18}\text{O}$ de [Grißinger et al. \(2018\)](#)

La seule série de  $\delta^{18}\text{O}$  longue de plusieurs siècles, hormis  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ , est celle de [Grißinger et al. \(2018\)](#) (Fig. 10.12). Les sites de *N. pumilio* qu'ils étudient sont beaucoup plus au Sud, autour de  $50^\circ\text{S}$ . Sur la période 1974-2013, la corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  n'est pas significative ( $r = 0,03$ , ns,  $n = 40$ ). Elle ne s'améliore pas en considérant toute la période 1809-2013 ( $r = 0,10$ , ns,  $n = 205$ ). La corrélation ne fait qu'augmenter avec le nombre d'années utilisées pour le filtre passe-bas. L'augmentation est d'abord rapide, puis elle ralentit vers 35 ans. Le coefficient de corrélation est alors de 0,55. Aucune relation significative n'est trouvée en appliquant un filtre passe-haut.



**Figure 10.12** – Variations temporelles du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  (vert) et du  $\delta^{18}\text{O}$  de *N. pumilio* du Sud de la Patagonie (50°S; Griebinger et al., 2018; orange), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 20 ans) associés.

En calculant un coefficient de corrélation glissant sur 10 ans entre  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$  des *N. pumilio* à 50°S et en le comparant à la reconstruction de l'indice SAM de Abram et al. (2014) (Fig. 10.13), nous obtenons deux courbes majoritairement en antiphas. Quand l'indice du SAM augmente, la corrélation entre les deux signaux isotopiques diminue et inversement. Lorsque le SAM est dans sa phase positive, la ceinture des vents d'Ouest porteurs d'humidité se resserrent autour de l'Antarctique. Le site de Griessinger est à 50°S qui est la zone "coeur" des vents d'Ouest. Ces derniers sont affaiblis au Nord quand le SAM est positif et affaiblis au Sud quand le SAM est négatif (Moreno et al., 2018). Il est possible que la zone de coeur soit finalement toujours suffisamment humide, quelle que soit la phase du SAM, et donc de ce point de vue moins contrastée. Lorsque le SAM est neutre, la corrélation entre les deux signaux n'est pas significative.



**Figure 10.13** – Variations temporelles du coefficient de corrélation entre  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  de Griebinger et al. (2018) (bleu) et de l'indice du SAM (gris) reconstruit par Abram et al. (2014), ainsi que du signal lissé (filtre passe-bas de 20 ans) associé. La ligne pointillée noire représente la valeur 0 de l'indice du SAM.

## 10.3 Conclusion

Dans ce chapitre, nous voulions tester la possibilité de retrouver les trajectoires de masses d'air à partir des variations du  $\delta^{18}\text{O}$  de la cellulose des *A. araucana* de SAI. Nous avons montré que les masses d'air humide qui précipitent à SAI sont, en grande majorité, originaires de la même zone du Pacifique (entre 20°S et 60°S et entre 70°O et 140°O) ces quatre dernières décennies. Les variations du  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  ne sont donc pas imputables à des changements de composition de la source dûs à des modifications de trajectoires ou d'origine des masses d'air humide au cours du temps. Pour qu'elles aient un effet significatif sur  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  via le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations, il faudrait que les trajectoires des masses d'air changent de façon beaucoup plus conséquente, et qu'elles puissent, par exemple, trouver leur origine dans une large gamme latitudinale dans le Pacifique.

Les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  dépendent de la composition isotopique des pluies pendant la période hivernale qui correspond également à la période de recharge.  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  est lui influencé par les conditions thermiques rencontrées par les masses d'air humides originaires du Pacifique avant de précipiter à SAI. La proximité des motifs spatiaux entre les corrélations température - SAM et température -  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  suggère que le SAM contrôlerait en partie la variabilité du  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI via le contrôle qu'il exerce sur la température du Sud de l'Amérique du Sud. Cependant, SAI est situé à la limite d'influence du SAM, si bien que les corrélations sont significatives mais faibles. Le SAM n'est donc pas le seul facteur à prendre en compte pour expliquer les variations de  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Les résultats trouvés pour P-E ERAi laissent supposer que  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$  était affecté par les déplacements de la branche descendante de la cellule de Hadley jusqu'au milieu de années 1990 avant que celle-ci ait dépassé SAI en s'étendant vers le Sud. Cependant, la courte période étudiée et le fait que les résultats soient un peu moins bons avec d'autres indices P-E nous obligent à rester prudents quant à cette interprétation. Il serait intéressant de vérifier si le  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  d'autres sites localisés à différentes latitudes enregistrent également une corrélation avec P-E ERAi qui se dégrade au cours du temps et s'il existe un gradient latitudinale de cette dégradation. Selon ce scénario, les sites plus au Nord enregistreraient une dégradation de la corrélation plus tôt que les sites plus au Sud.

A plus grande échelle temporelle, une diminution de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  significative est observée entre 1760 et 1825 environ, ce qui correspond à la période pour laquelle nous observons une augmentation du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , probablement liée à une augmentation de température. Cette augmentation peut potentiellement être liée au SAM qui est majoritairement dans sa phase positive à cette période. En faisant cette hypothèse, si la série de  $\delta^{18}\text{O}$  de Griebinger et al. (2018) était plus longue, alors, nous devrions avoir une corrélation négative entre  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et leur  $\delta^{18}\text{O}$  pour cette période.  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  n'augmentant pas comme  $\delta^{13}\text{C}_{315}$ , la conductance stomatique ne semble toujours pas être le principal facteur contrôlant le  $\delta^{18}\text{O}$  à SAI. Pour expliquer cette diminution, nous supposons que les arbres ont puisé une eau plus appauvrie dans des couches du sol plus profondes et/ou une augmentation de  $p_{ex}$ . Le signal isotopique de l'oxygène à SAI est donc plus ambigu que celui du carbone.



# 11 | Conclusion générale

Pour rappel, les principaux axes de recherche abordés dans ce manuscrit sont les suivants :

- Produire la première série isotopique interannuelle de la composition isotopique de la cellulose des *A. araucana* (carbone et oxygène) et la comparer aux séries de largeurs de cerne.

Au cours de cette thèse, les premières séries isotopiques en carbone et en oxygène de la cellulose d'*A. araucana* ont été produites pour deux sites : Remeco, un site situé à 8 km à l'Est des Andes plutôt humide, et Sainuco, un site situé à 57 km également à l'Est des Andes plus sec. Comparés entre eux pour les quatre dernières décennies, les deux sites ont montré des enregistrements isotopiques différents, notamment en carbone avec des comportements physiologiques différents face à l'augmentation de  $c_a$ . Plus généralement, les arbres de différents sites, situés dans le gradient d'humidité du flanc Ouest au flanc Est des Andes, semblent adopter des stratégies différentes : le comportement physiologique des arbres de Remeco se rapproche plus de ceux des sites chiliens très humides tandis que le comportement physiologique des arbres de Sainuco se rapproche plus de ceux des sites argentins. Pour l'oxygène, il existe une plus grande homogénéité des signaux isotopiques à l'échelle régionale. Les conditions environnementales propres à chaque site impactent moins le  $\delta^{18}\text{O}$  que le  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose.

Les séries isotopiques de Sainuco présentées dans cette thèse sont les plus longues séries isotopiques de Patagonie publiées à ce jour : 315 ans (1700-2014). Nous n'avons pas produit de longues séries pour Remeco car les relations entre les données isotopiques de ce site et les données climatiques sont moins fortes que celles trouvées pour Sainuco. Avant le XX<sup>ème</sup> siècle, la série produite présente des divergences avec d'autres séries de  $\delta^{13}\text{C}$  remontant jusqu'au XIX<sup>ème</sup> siècle, aussi bien à l'échelle interannuelle que multidécaennale. Au cours du XX<sup>ème</sup>, les signaux isotopiques sont beaucoup plus cohérents entre eux, particulièrement à partir de 1970. L'une de nos conclusions les plus importantes est la mise en évidence d'une homogénéisation climatique, probablement due au changement global en cours, qui masque la variabilité spatiale du climat qui elle-même résulte, en partie au moins, de la variabilité interne du celui-ci.

Enfin, nous avons comparé les séries de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  aux séries TRW. Nos résultats montrent que TRW, lié aux deux premières étapes de la xylogénèse, et le  $\delta^{13}\text{C}$ , lié à l'assimilation du carbone, sont contrôlés par des conditions climatiques de périodes différentes. Alors que la chronologie régionale TRW montre que la croissance radiale est principalement contrôlée par la température estivale précédente, le  $\delta^{13}\text{C}$  indique que la cellulose est principalement dérivée des GNS fraîchement produits avec une utilisation très limitée, voire nulle, des réserves. Ces deux

faits peuvent être conciliés si l'on considère que l'effet d'héritage, qui induit une corrélation décalée entre TRW et la température, n'est pas dû à l'utilisation directe des réserves pour la croissance, mais lié au développement d'organes formés dans le passé, contrôlant la production des hormones de croissance. Autrement dit, la formation de ces organes l'année n-1 est essentielle pour la croissance radiale des arbres l'année n. La corrélation du  $\delta^{13}\text{C}$  avec les conditions météorologiques de l'année en cours reflète le fait que la majorité de la biomasse, y compris la cellulose, soit contenue dans les parois cellulaires secondaires formées au cours de la deuxième étape de la xylogénèse, très probablement avec les GNS produits l'année n dans le cas de *A. araucana*.

- Déterminer les facteurs climatiques qui influencent cette composition isotopique.

Le  $\delta^{13}\text{C}$  à SAI se révèle être un proxy très intéressant pour étudier les variations de température ou d'aridité. La localisation de SAI est certainement l'une des cause de cette sensibilité. Ce site d'*A. araucana* est plus haut en altitude et plus à l'Est par rapport à REM, les arbres de SAI sont donc plus facilement impactés par les changements climatiques par rapport à leurs homologues qui se développent sur les contreforts des Andes. Les arbres de REM sont davantage sensibles aux variations de luminosité. A ces latitudes, le choix du site d'étude doit donc prendre en compte la position du sites par rapport aux Andes en fonction de la variable climatique à étudier à partir des variations du  $\delta^{13}\text{C}$ .

Les variations du  $\delta^{18}\text{O}$  à SAI sont principalement contrôlées par les variations du  $\delta^{18}\text{O}$  de la source, autrement dit du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations et de l'eau du sol. Ces derniers sont liés aux variations de température à l'échelle régionale pendant la période de recharge qui a lieu en hiver. Mais la relation entre le  $\delta^{18}\text{O}$  de la cellulose et la température, bien que significative, est faible. La température n'est donc le seul facteur à jouer sur le  $\delta^{18}\text{O}$ . Le pompage d'eau appauvrie en profondeur et les échanges d'atomes d'oxygène avec l'eau appauvrie du xylème contribuent à rendre le signal isotopique de l'oxygène ambigu. Par conséquent, le  $\delta^{13}\text{C}$  devrait être privilégié pour produire des reconstructions de température dans la région au  $\delta^{18}\text{O}$ .

- Déterminer si les relations entre les enregistrements isotopiques des cernes et les forçages climatiques locaux et à grande échelle sont stables dans le temps.

Le  $\delta^{13}\text{C}$  à SAI a permis de capturer les variations de la température estivale et du SPEI2 sur une large zone de la Patagonie, au Sud de  $\sim 33^\circ\text{S}$ . Or, ces différents paramètres climatiques sont principalement influencés par l'Oscillation Antarctique (SAM). Ce mode de variabilité décrit les mouvements Nord-Sud des vents d'Ouest et est lié aux anomalies de pression entre les moyennes et hautes latitudes dans l'hémisphère Sud. À la latitude de SAI, le SAM exerce donc un certain contrôle sur la température, la pression et l'humidité. Les corrélations entre le  $\delta^{13}\text{C}$  à SAI et l'indice du SAM trouvées dans le chapitre 9 sont plutôt faibles. D'après les résultats donnés dans le chapitre 10, les variations du  $\delta^{18}\text{O}$  sont aussi en partie reliées au SAM via la température. Or, SAI est situé à la limite d'influence du SAM, ce qui peut expliquer les corrélations significatives mais peu élevées que nous trouvons. Les analyses en ondelettes croisées montrent des interrelations à différentes périodes entre le SAM et les deux isotopes, notamment entre 1900 et 1960 pour des périodes de 10 ou 12 ans. L'influence du SAM sur la composition isotopique en carbone et oxygène de la cellulose n'est donc pas constante au cours du temps, potentiellement à cause de cette zone d'influence changeante.

Aux latitudes moyennes, les variations de température peuvent être influencées non seulement par le SAM, mais aussi par l'oscillation El Niño-Southern Oscillation (ENSO) située à des latitudes plus basses dans l'océan Pacifique (Garreaud et al., 2009). Lors d'un événement El Niño, les eaux de surface chaudes refluent vers l'Est en raison de l'affaiblissement des alizés, ce qui favorise l'augmentation de la température des eaux de surface le long des côtes sud-américaines. Ainsi, l'influence d'ENSO sur le climat régional de l'Amérique du Sud peut être évaluée par l'analyse des corrélations entre les enregistrements proxy et la température de surface de la mer (SST) dans le Pacifique équatorial. Ici, nous n'avons trouvé aucune association significative entre  $\delta^{13}\text{C}$  et SST, indiquant que l'influence d'ENSO sur le climat dans la zone d'étude est faible ou masquée par des effets locaux.

Pour cette étude, nous avons produit deux reconstitutions à partir de la même variable,  $\delta^{13}\text{C}$ . Néanmoins,  $T_{max}$  et SPEI2 diffèrent tant par leur signification que leur empreinte spatiale. Il serait intéressant de reconstituer la 1<sup>ère</sup> composante principale de toutes ces variables ( $T_{max}$ , SPEI2, mais aussi SLP) qui sont significativement corrélées entre elles.

### Perspective 1

SAI est un site intéressant pour étudier les variations de température mais peut-être pas le SAM car il est situé au Nord de la Patagnie, probablement à la limite de forte influence du SAM. Le choix d'un futur site d'étude pourrait se faire après l'analyse de cartes de corrélation entre un mode et une variable climatiques (ici le SAM et la température). Pour étudier le SAM, il vaudrait mieux se placer plus au Sud où son influence est sûrement plus constante, mais pas trop non plus pour éviter les zones humides peu contrastées. La zone de Bariloche pourrait être intéressante pour réaliser une longue chronologie, à condition que les sites ne soient pas trop humides. Par ailleurs, la comparaison de notre série avec une série plus au Sud pourrait permettre de comprendre et interpréter mieux les intermittences observées. A l'inverse, pour étudier le phénomène ENSO, il est préférable de choisir des sites plus au Nord.

- Faire le lien, s'il existe, avec l'expansion de la cellule de Hadley.

D'après nos résultats des chapitres 9 et 10, un lien existerait entre les déplacements de la branche descendante de la cellule de Hadley et la composition isotopique de la cellulose d'*A. araucana* à SAI. Le  $\delta^{18}\text{O}$  aurait enregistré les mouvements Nord-Sud de la branche descendante, puis son passage au-dessus de SAI au milieu des années 1990 et, enfin, son expansion au-delà marquée par une dégradation de la relation entre  $\delta^{18}\text{O}$  et P-E ERAi. Le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations n'étant apparemment pas lié à P-E ERAi, nous faisons l'hypothèse que le contrôle sur le  $\delta^{18}\text{O}$  se fait via l'évaporation du sol.

L'influence de la cellule de Hadley ne s'arrête pas à l'échelle interannuelle. Il existerait un lien entre l'expansion de la cellule de Hadley et la phase positive du SAM sur de plus longues périodes. Dans le chapitre 9, nous observons une action commune des deux sur le  $\delta^{13}\text{C}$  pour des moyennes fréquences autour 32-37 ans.

En supposant que la cellule de Hadley s'est étendue au-delà de SAI au milieu des années 1990, il serait intéressant d'étudier un site plus au Nord et un site plus au Sud pour voir si eux aussi ont enregistré ce déplacement vers le Sud mais à des périodes légèrement différentes. En théorie, le site le plus au Nord devrait avoir enregistré ce passage plus tôt et celui au Sud plus tard que SAI. Pour réaliser cette étude, il faut choisir une espèce d'arbre distribuée sur une zone plus grande latitudinalement. Les *A. chilensis* sont de bons candidats. Cette espèce de conifère occupe une aire de répartition plus grande que celle des *A. araucana*, de 32°39'S à 44°S (Veblen, 1995), et sa sensibilité aux variations climatiques, notamment à celles de l'humidité, a déjà été validée par plusieurs études basées sur les largeurs de cernes (Mundo et al., 2010; Villalba, 1995; Villalba et al., 1998). Par ailleurs, P-E sera recalculé d'ici quelques mois à partir des données ERA5. Les séries isotopiques obtenues à partir des *A. chilensis* pourront être comparées au nouveau P-E sur une période plus longue (1950 à l'actuel).

Pour conclure, il est nécessaire de continuer l'acquisition des données dans des sites variés afin de mieux cerner la variabilité spatio-temporelle des phénomènes pour en comprendre l'importance et les modes d'action. D'autres méthodes prometteuses comme la Blue Intensity (une mesure basée sur l'analyse d'images qui est interprétée comme une approximation de la densité des cernes d'arbres liée à la température de la fin de la saison de croissance) se développent dans la région et apportent la possibilité d'utiliser conjointement plusieurs marqueurs complémentaires pour reconstituer le climat des derniers siècles.



# Bibliographie

- H. Abe and T. Nakai. Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *cryptomeria japonica* d. don. *Trees*, 14(3) :124–129, 1999.
- H. Abe, T. Nakai, Y. Utsumi, and A. Kagawa. Temporal water deficit and wood formation in *cryptomeria japonica*. *Tree Physiology*, 23(12) :859–863, 2003.
- N. J. Abram, R. Mulvaney, F. Vimeux, S. J. Phipps, J. Turner, and M. H. England. Evolution of the southern annular mode during the past millennium. *Nature Climate Change*, 4(7) : 564–569, 2014.
- P. K. Aggarwal, O. A. Alduchov, K. O. Froehlich, L. J. Araguas-Araguas, N. C. Sturchio, and N. Kurita. Stable isotopes in global precipitation : A unified interpretation based on atmospheric moisture residence time. *Geophysical Research Letters*, 39(11), 2012.
- I. Aguilera-Betti, A. A. Muñoz, D. Stahle, G. Figueroa, F. Duarte, Á. González-Reyes, D. Christie, A. Lara, M. E. González, P. R. Sheppard, et al. The first millennium-age *araucaria araucana* in patagonia. *Tree-Ring Research*, 73(1) :53–56, 2017.
- M. Ahmed, K. Anchukaitis, B. M. Buckley, M. Braidia, H. P. Borgaonkar, A. Asrat, E. R. Cook, U. Büntgen, B. M. Chase, D. A. Christie, et al. Continental-scale temperature variability during the past two millennia : Supplementary information. 2013.
- H. Akaike. Theory and an extension of the maximum likelihood principal. In *International symposium on information theory. Budapest, Hungary : Akademiai Kiado*, 1973.
- R. J. Allen and O. Ajoku. Future aerosol reductions and widening of the northern tropical belt. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 121(12) :6765–6786, 2016.
- R. J. Allen and M. Kovilakam. The role of natural climate variability in recent tropical expansion. *Journal of Climate*, 30(16) :6329–6350, 2017.
- R. J. Allen, S. C. Sherwood, J. R. Norris, and C. S. Zender. Recent northern hemisphere tropical expansion primarily driven by black carbon and tropospheric ozone. *Nature*, 485(7398) : 350–354, 2012.
- R. J. Allen, J. R. Norris, and M. Kovilakam. Influence of anthropogenic aerosols and the pacific decadal oscillation on tropical belt width. *Nature Geoscience*, 7(4) :270–274, 2014.
- R. Aloni. Differentiation of vascular tissues. *Annual review of plant physiology*, 38(1) :179–204, 1987.
- R. Aloni. Foliar and axial aspects of vascular differentiation : Hypotheses and evidence. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20(1), 2001.
- R. Aloni, E. Aloni, M. Langhans, and C. I. Ullrich. Role of auxin in regulating *arabidopsis* flower development. *Planta*, 223(2) :315–328, 2006.

- D. M. Alonso, S. G. Wettstein, and J. A. Dumesic. Bimetallic catalysts for upgrading of biomass to fuels and chemicals. *Chemical Society Reviews*, 41(24) :8075–8098, 2012.
- F. Aloui, N. Ayadi, F. Charrier, and B. Charrier. Durability of european oak (*quercus petraea* and *quercus robur*) against white rot fungi (*coriolus versicolor*) : relations with phenol extractives. *Holz als Roh-und Werkstoff*, 62(4) :286–290, 2004.
- D. J. Amaya, N. Siler, S.-P. Xie, and A. J. Miller. The interplay of internal and forced modes of hadley cell expansion : Lessons from the global warming hiatus. *Climate dynamics*, 51(1) :305–319, 2018.
- J. Amigo and M. A. Rodríguez-Gutián. Bioclimatic and phytosociological diagnosis of the species of the nothofagus genus (nothofagaceae) in south america. *International Journal of Geobotanical Research*, 1(1) :1–20, 2011.
- L. Andreu-Hayles, O. Planells, E. Gutierrez, E. Muntan, G. Helle, K. J. Anchukaitis, and G. H. Schleser. Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five iberian pine forests. *Global Change Biology*, 17(6) :2095–2112, 2011.
- J. L. Araus and G. A. Slafer. *Crop stress management and global climate change*, volume 2. CABI, 2011.
- J. C. Aravena, A. Lara, A. Wolodarky-Franke, R. Villalba, and E. Cuq. Tree-ring growth patterns and temperature reconstruction from nohotfagus pumilio (*fagaceae*) forest at the upper tree line of southern chilean patagonia. 2002.
- J. M. Arblaster, G. A. Meehl, and D. J. Karoly. Future climate change in the southern hemisphere : Competing effects of ozone and greenhouse gases. *Geophysical Research Letters*, 38(2), 2011.
- C. L. Archer and K. Caldeira. Historical trends in the jet streams. *Geophysical Research Letters*, 35(8), 2008.
- J. G. Arco Molina, G. Helle, M. A. Hadad, and F. Roig. Variations in the intrinsic water-use efficiency of north patagonian forests under a present climate change scenario : tree age, site conditions and long-term environmental effects. *Tree Physiology*, 39(4) :661–678, 2019.
- D. Ariztegui, P. Bösch, and E. Davaud. Dominant enso frequencies during the little ice age in northern patagonia : the varved record of proglacial lago frías, argentina. *Quaternary International*, 161(1) :46–55, 2007.
- R. Arora, L. J. Rowland, and K. Tanino. Induction and release of bud dormancy in woody perennials : a science comes of age. *HortScience*, 38(5) :911–921, 2003.
- A. Aubréville. Les forets tropicales denses australiennes et leurs coniferes. 1965.
- A. Aubreville. Decline of tropical conifer genera in time and space. *Adansonia*, 1973.
- A. Augusti and J. Schleucher. The ins and outs of stable isotopes in plants. *New Phytologist*, pages 473–475, 2007.
- M. Barbour and G. Farquhar. Do pathways of water movement and leaf anatomical dimensions allow development of gradients in h218o between veins and the sites of evaporation within leaves? *Plant, Cell & Environment*, 27(1) :107–121, 2004.
- M. Barbour, A. Walcroft, and G. Farquhar. Seasonal variation in  $\delta^{13}c$  and  $\delta^{18}o$  of cellulose from growth rings of *pinus radiata*. *Plant, Cell & Environment*, 25(11) :1483–1499, 2002.
- M. M. Barbour, R. A. Fischer, K. D. Sayre, and G. D. Farquhar. Oxygen isotope ratio of leaf and grain material correlates with stomatal conductance and grain yield in irrigated wheat. *Functional Plant Biology*, 27(7) :625–637, 2000.

- M. M. Barbour, T. J. Andrews, and G. D. Farquhar. Correlations between oxygen isotope ratios of wood constituents of quercus and pinus samples from around the world. *Functional Plant Biology*, 28(5) :335–348, 2001.
- E. Bard and R. E. Rickaby. Migration of the subtropical front as a modulator of glacial climate. *Nature*, 460(7253) :380–383, 2009.
- T. Bariac, C. Jusserand, and A. Mariotti. Evolution spatio-temporelle de la composition isotopique de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 54(2) :413–424, 1990.
- H. E. Beck, N. E. Zimmermann, T. R. McVicar, N. Vergopolan, A. Berg, and E. F. Wood. Present and future köppen-geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific data*, 5(1) :1–12, 2018.
- M. Becker. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the vosges mountains of northeastern france. *Canadian journal of forest research*, 19(9) :1110–1117, 1989.
- S. Begum, S. Nakaba, Y. Oribe, T. Kubo, and R. Funada. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (populus sieboldii × p. grandidentata). *Annals of botany*, 100(3) :439–447, 2007.
- S. Begum, K. Kudo, M. H. Rahman, S. Nakaba, Y. Yamagishi, E. Nabeshima, W. D. Nugroho, Y. Oribe, P. Kitin, H.-O. Jin, et al. Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees*, 32(1) :3–15, 2018.
- S. Bekessy, M. Burgman, D. Sleep, A. Stott, and M. Menuccini. Adaptation of monkey puzzle to arid environments reflected by regional differences in stable carbon isotope ratio and allocation to root biomass. *International Journal of Forest Genetics*, 2002.
- M. F. Bekker. Spatial variation in the response of tree rings to normal faulting during the hebgen lake earthquake, southwestern montana, usa. *Dendrochronologia*, 22(1) :53–59, 2004.
- M. F. Bekker, D. P. Metcalf, and G. L. Harley. Hydrology and hillslope processes explain spatial variation in tree-ring responses to the 1983 earthquake at borah peak, idaho, usa. *Earth Surface Processes and Landforms*, 43(15) :3074–3085, 2018.
- S. Belmecheri, R. S. Maxwell, A. H. Taylor, K. J. Davis, R. Guerrieri, D. J. Moore, and S. A. Rayback. Precipitation alters the co2 effect on water-use efficiency of temperate forests. *Global change biology*, 27(8) :1560–1571, 2021.
- F. A. Bender, V. Ramanathan, and G. Tselioudis. Changes in extratropical storm track cloudiness 1983–2008 : Observational support for a poleward shift. *Climate Dynamics*, 38(9) : 2037–2053, 2012.
- A. Benson and M. Calvin. The path of carbon in photosynthesis : Vii. respiration and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, pages 63–68, 1950.
- V. Benz, O. Esper, R. Gersonde, F. Lamy, and R. Tiedemann. Last glacial maximum sea surface temperature and sea-ice extent in the pacific sector of the southern ocean. *Quaternary Science Reviews*, 146 :216–237, 2016.
- J. Berry and O. Bjorkman. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of plant physiology*, 31(1) :491–543, 1980.
- S. Bertrand, X. Boës, J. Castiaux, F. Charlet, R. Urrutia, C. Espinoza, G. Lepoint, B. Charlier, and N. Fagel. Temporal evolution of sediment supply in lago puyehue (southern chile) during the last 600 yr and its climatic significance. *Quaternary Research*, 64(2) :163–175, 2005.

- S. Bertrand, K. Hughen, J. Sepúlveda, and S. Pantoja. Late holocene covariability of the southern westerlies and sea surface temperature in northern chilean patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 105 :195–208, 2014.
- R. P. Bhalerao and U. Fischer. Auxin gradients across wood—instructive or incidental? *Physiologia plantarum*, 151(1) :43–51, 2014.
- R. P. Bhalerao and U. Fischer. Environmental and hormonal control of cambial stem cell dynamics. *Journal of experimental botany*, 68(1) :79–87, 2017.
- F. Biondi and F. Qeadan. Inequality in paleorecords. *Ecology*, 89(4) :1056–1067, 2008a.
- F. Biondi and F. Qeadan. A theory-driven approach to tree-ring standardization : defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 64(2) :81–96, 2008b.
- T. Birner, S. M. Davis, and D. J. Seidel. Earth’s tropical belt. *Phys. Today*, 67(12) :38–44, 2014.
- S. Björklund, H. Antti, I. Uddestrand, T. Moritz, and B. Sundberg. Cross-talk between gibberellin and auxin in development of populus wood : gibberellin stimulates polar auxin transport and has a common transcriptome with auxin. *The Plant Journal*, 52(3) :499–511, 2007.
- B. W. Blouet and O. M. Blouet. *Latin America and the Caribbean : A systematic and regional survey*. John Wiley & Sons, 2009.
- X. Boës and N. Fagel. Relationships between southern chilean varved lake sediments, precipitation and enso for the last 600 years. *Journal of Paleolimnology*, 39(2) :237–252, 2008.
- T. Boettger, M. Haupt, K. Knöller, S. M. Weise, J. S. Waterhouse, K. T. Rinne, N. J. Loader, E. Sonninen, H. Jungner, V. Masson-Delmotte, et al. Wood cellulose preparation methods and mass spectrometric analyses of  $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$ , and nonexchangeable  $\delta^2H$  values in cellulose, sugar, and starch : an interlaboratory comparison. *Analytical Chemistry*, 79(12) :4603–4612, 2007.
- J. A. Boninsegna. Santiago de chile winter rainfall since 1220 as being reconstructed by tree rings. In *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, pages 67–87. CRC Press, 2020.
- J.-D. Bontemps and J. Esper. Statistical modelling and res detrending methods provide similar estimates of long-term trend in radial growth of common beech in north-eastern france. *Dendrochronologia*, 29(2) :99–107, 2011.
- E. Brandes, J. Wenninger, P. Koeniger, D. Schindler, H. Rennenberg, C. Leibundgut, H. Mayer, and A. Gessler. Assessing environmental and physiological controls over water relations in a scots pine (*pinus sylvestris* l.) stand through analyses of stable isotope composition of water and organic matter. *Plant, Cell & Environment*, 30(1) :113–127, 2007.
- R. Brienen, E. Gloor, S. Clerici, R. Newton, L. Arppe, A. Boom, S. Bottrell, M. Callaghan, T. Heaton, S. Helama, et al. Tree height strongly affects estimates of water-use efficiency responses to climate and co2 using isotopes. *Nature Communications*, 8(1) :1–10, 2017.
- K. R. Briffa. Interpreting high-resolution proxy climate data—the example of dendroclimatology. In *Analysis of climate variability*, pages 77–94. Springer, 1999.
- K. R. Briffa, F. H. Schweingruber, P. Jones, T. Osborn, S. Shiyatov, and E. Vaganov. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*, 391 (6668) :678–682, 1998.
- A.-L. Brison, M. Philippe, and F. Thevenard. Are mesozoic wood growth rings climate-induced? *Paleobiology*, 27(3) :531–538, 2001.

- J. Brumos, L. M. Robles, J. Yun, T. C. Vu, S. Jackson, J. M. Alonso, and A. N. Stepanova. Local auxin biosynthesis is a key regulator of plant development. *Developmental cell*, 47(3) :306–318, 2018.
- I. Brunner, C. Herzog, M. A. Dawes, M. Arend, and C. Sperisen. How tree roots respond to drought. *Frontiers in plant science*, 6 :547, 2015.
- W. M. Buhay and T. W. Edwards. Climate in southwestern ontario, canada, between ad 1610 and 1885 inferred from oxygen and hydrogen isotopic measurements of wood cellulose from trees in different hydrologic settings. *Quaternary Research*, 44(3) :438–446, 1995.
- A. G. Bunn. A dendrochronology program library in r (dplr). *Dendrochronologia*, 26(2) :115–124, 2008.
- A. G. Bunn. Statistical and visual crossdating in r using the dplr library. *Dendrochronologia*, 28(4) :251–258, 2010.
- B. R. Burns. *The regeneration dynamics of Araucaria araucana*. PhD thesis, University of Colorado at Boulder, 1991.
- B. R. Burns. Fire-induced dynamics of araucaria araucana-nothofagus antarctica forest in the southern andes. *Journal of biogeography*, pages 669–685, 1993.
- V. Buttò, A. Deslauriers, S. Rossi, P. Rozenberg, V. Shishov, and H. Morin. The role of plant hormones in tree-ring formation. *Trees*, 34(2) :315–335, 2020.
- S. v. Caemmerer, O. Ghannoum, J. J. Pengelly, and A. B. Cousins. Carbon isotope discrimination as a tool to explore c4 photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 65(13) : 3459–3470, 2014.
- W. Cai and T. Cowan. Southeast australia autumn rainfall reduction : A climate-change-induced poleward shift of ocean–atmosphere circulation. *Journal of Climate*, 26(1) :189–205, 2013.
- W. Cai, P. H. Whetton, and D. J. Karoly. The response of the antarctic oscillation to increasing and stabilized atmospheric co<sub>2</sub>. *Journal of Climate*, 16(10) :1525–1538, 2003.
- W. Cai, M. J. McPhaden, A. M. Grimm, R. R. Rodrigues, A. S. Taschetto, R. D. Garreaud, B. Dewitte, G. Poveda, Y.-G. Ham, A. Santoso, et al. Climate impacts of the el niño–southern oscillation on south america. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(4) :215–231, 2020.
- J. G. Canadell, C. Le Quéré, M. R. Raupach, C. B. Field, E. T. Buitenhuis, P. Ciais, T. J. Conway, N. P. Gillett, R. Houghton, and G. Marland. Contributions to accelerating atmospheric co<sub>2</sub> growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 104(47) :18866–18870, 2007.
- M. Cao and F. I. Woodward. Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change. *Global Change Biology*, 4(2) : 185–198, 1998.
- J. L. Carrivick, W. H. James, M. Grimes, J. L. Sutherland, and A. M. Lorrey. Ice thickness and volume changes across the southern alps, new zealand, from the little ice age to present. *Scientific reports*, 10(1) :1–10, 2020.
- F. Cartenì, A. Deslauriers, S. Rossi, H. Morin, V. De Micco, S. Mazzoleni, and F. Giannino. The physiological mechanisms behind the earlywood-to-latewood transition : a process-based modeling approach. *Frontiers in Plant Science*, 9 :1053, 2018.
- L. Carter, B. Manighetti, G. Ganssen, and L. Northcote. Southwest pacific modulation of abrupt climate change during the antarctic cold reversal–younger dryas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 260(1-2) :284–298, 2008.

- L. M. Carvalho, C. Jones, and B. Liebmann. The south atlantic convergence zone : Intensity, form, persistence, and relationships with intraseasonal to interannual activity and extreme rainfall. *Journal of Climate*, 17(1) :88–108, 2004.
- A. Cauquoin and M. Werner. High-resolution nudged isotope modeling with echam6-wiso : Impacts of updated model physics and era5 reanalysis data. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 13(11) :e2021MS002532, 2021.
- L. A. Cernusak, G. Tcherkez, C. Keitel, W. K. Cornwell, L. S. Santiago, A. Knohl, M. M. Barbour, D. G. Williams, P. B. Reich, D. S. Ellsworth, et al. Why are non-photosynthetic tissues generally  $^{13}\text{C}$  enriched compared with leaves in  $\text{C}_3$  plants? review and synthesis of current hypotheses. *Functional Plant Biology*, 36(3) :199–213, 2009.
- L. A. Cernusak, M. M. Barbour, S. K. Arndt, A. W. Cheesman, N. B. English, T. S. Feild, B. R. Helliker, M. M. Holloway-Phillips, J. A. Holtum, A. Kahmen, et al. Stable isotopes in leaf water of terrestrial plants. *Plant, Cell & Environment*, 39(5) :1087–1102, 2016.
- L. A. Cernusak, V. Haverd, O. Brendel, D. Le Thiec, J.-M. Guehl, and M. Cuntz. Robust response of terrestrial plants to rising  $\text{CO}_2$ . *Trends in plant science*, 24(7) :578–586, 2019.
- F. M. Chambers, S. A. Brain, D. Mauquoy, J. McCarroll, and T. Daley. The ‘little ice age’ in the southern hemisphere in the context of the last 3000 years : Peat-based proxy-climate data from tierra del fuego. *The Holocene*, 24(12) :1649–1656, 2014.
- A. W. Cheesman and L. A. Cernusak. Infidelity in the outback : climate signal recorded in  $\delta^{18}\text{O}$  of leaf but not branch cellulose of eucalypts across an australian aridity gradient. *Tree Physiology*, 37(5) :554–564, 2017.
- G. Chen, J. Lu, and D. M. Frierson. Phase speed spectra and the latitude of surface westerlies : Interannual variability and global warming trend. *Journal of Climate*, 21(22) :5942–5959, 2008.
- H. Cochard, F. Froux, S. Mayr, and C. Coutand. Xylem wall collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiology*, 134(1) :401–408, 2004.
- M. B. Collantes and A. M. Faggi. Los humedales del sur de sudamérica. *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*, pages 15–25, 1999.
- E. R. Cook. *A time series analysis approach to tree ring standardization (dendrochronology, forestry, dendroclimatology, autoregressive process)*. The University of Arizona, 1985.
- E. R. Cook and L. A. Kairiukstis. *Methods of dendrochronology : applications in the environmental sciences*. Springer Science & Business Media, 2013.
- E. R. Cook and K. Peters. The smoothing spline : a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. 1981.
- E. R. Cook, K. R. Briffa, and P. D. Jones. Spatial regression methods in dendroclimatology : a review and comparison of two techniques. *International Journal of Climatology*, 14(4) :379–402, 1994.
- L. W. Cooper and M. J. DeNiro. Covariance of oxygen and hydrogen isotopic compositions in plant water : species effects. *Ecology*, 70(6) :1619–1628, 1989.
- T. Coplen. Reporting of stable carbon, hydrogen, and oxygen isotopic abundances. *Reference and intercomparison materials for stable isotopes of light elements*, 825 :31–34, 1995.
- T. B. Coplen. Guidelines and recommended terms for expression of stable-isotope-ratio and gas-ratio measurement results. *Rapid communications in mass spectrometry*, 25(17) :2538–2560, 2011.
- D. C. Cosgrove et al. Comparative structure and biomechanics of plant primary and secondary cell walls. *Frontiers in plant science*, 3 :204, 2012.

- C. Coviaga, A. Rizzo, P. Pérez, R. Daga, D. Poiré, G. Cusminsky, and S. R. Guevara. Reconstruction of the hydrologic history of a shallow patagonian steppe lake during the past 700 yr, using chemical, geologic, and biological proxies. *Quaternary Research*, 87(2) :208–226, 2017.
- H. Craig. Carbon-13 variations in sequoia rings and the atmosphere. *Science*, 119(3083) : 141–143, 1954.
- H. Craig, L. I. Gordon, et al. Deuterium and oxygen 18 variations in the ocean and the marine atmosphere. 1965.
- E. E. Crone and J. M. Rapp. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1322(1) :21–34, 2014.
- J. P. Cropper. Tree-ring skeleton plotting by computer. *Tree-Ring Bulletin*, 39(47) :e59, 1979.
- M. Cuntz, J. Ogee, G. D. Farquhar, P. Peylin, and L. A. Cernusak. Modelling advection and diffusion of water isotopologues in leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30(8) :892–909, 2007.
- H. E. Cuny and C. B. Rathgeber. Une synthèse sur le fonctionnement et la régulation des processus cellulaires de la formation du bois. *Revue Forestiere Francaise*, 2014.
- H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, D. Frank, P. Fonti, and M. Fournier. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytologist*, 203(4) :1231–1241, 2014.
- H. E. Cuny, P. Fonti, C. B. Rathgeber, G. von Arx, R. L. Peters, and D. C. Frank. Couplings in cell differentiation kinetics mitigate air temperature influence on conifer wood anatomy. *Plant, Cell & Environment*, 42(4) :1222–1232, 2019.
- R. Daga, S. R. Guevara, A. Rizzo, P. Vreča, S. Lojen, N. Williams, T. Musso, V. León, D. Poiré, M. Arcagni, et al. Geochemical and mineralogical characterization of sediments from lake futalaufquen (42.8 s, andean patagonia) to evaluate their potential as paleoclimatic proxies. *Quaternary Research*, 98 :1–18, 2020.
- R. Dajoz. *Précis d'écologie : 2e et 3e cycles universitaires*. Dunod, 1996.
- W. Dansgaard. Stable isotopes in precipitation. *tellus*, 16(4) :436–468, 1964.
- V. Daux, A. Michelot-Antalik, A. Lavergne, M. Pierre, M. Stievenard, N. Bréda, and C. Damesin. Comparisons of the performance of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  of *fagus sylvatica*, *pinus sylvestris*, and *quercus petraea* in the record of past climate variations. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 123(4) :1145–1160, 2018.
- P. J. Davies. The plant hormones : their nature, occurrence, and functions. In *Plant hormones*, pages 1–15. Springer, 2010.
- S. M. Davis and K. H. Rosenlof. A multidagnostic intercomparison of tropical-width time series using reanalyses and satellite observations. *Journal of Climate*, 25(4) :1061–1078, 2012.
- T. E. Dawson. Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition : perspectives on plant competition, distribution, and water relations. In *Stable isotopes and plant carbon-water relations*, pages 465–496. Elsevier, 1993.
- T. E. Dawson and J. R. Ehleringer. Isotopic enrichment of water in the “woody” tissues of plants : implications for plant water source, water uptake, and other studies which use the stable isotopic composition of cellulose. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 57(14) : 3487–3492, 1993.
- T. E. Dawson and J. S. Pate. Seasonal water uptake and movement in root systems of australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology : a stable isotope investigation. *Oecologia*, 107(1) :13–20, 1996.
- H. F. del Valle. Patagonian soils : a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8(2) :103–123, 1998.

- N. Delpierre, Y. Vitasse, I. Chuine, J. Guillemot, S. Bazot, and C. B. Rathgeber. Temperate and boreal forest tree phenology : from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73(1) :5–25, 2016.
- M. J. DeNiro and S. Epstein. Relationship between the oxygen isotope ratios of terrestrial plant cellulose, carbon dioxide, and water. *Science*, 204(4388) :51–53, 1979.
- M. Denne and R. Dodd. The environmental control of xylem differentiation. *Xylem cell development*, pages 236–255, 1981.
- C. Deser and A. S. Phillips. Atmospheric circulation trends, 1950–2000 : The relative roles of sea surface temperature forcing and direct atmospheric radiative forcing. *Journal of Climate*, 22(2) :396–413, 2009.
- H. F. Diaz, H. F. Diaz, H. F. Diaz, V. Markgraf, et al. *El Niño : historical and paleoclimatic aspects of the Southern Oscillation*. Cambridge University Press, 1992.
- D. Dickmann and T. Kozłowski. Mobilization and incorporation of photoassimilated  $^{14}\text{C}$  by growing vegetative and reproductive tissues of adult pinus resinosa ait. trees. *Plant Physiology*, 45(3) :284–288, 1970.
- V. Didi, P. Jackson, and J. Hejatko. Hormonal regulation of secondary cell wall formation. *Journal of Experimental Botany*, 66(16) :5015–5027, 2015.
- O. C. Doering III, J. Randolph, R. A. Pfeifer, and J. Southworth. *Effects of climate change and variability on agricultural production systems*. Springer Science & Business Media, 2002.
- J. Dombrosky. A  $\sim 1000$ -year  $^{13}\text{C}$  suess correction model for the study of past ecosystems. *The Holocene*, 30(3) :474–478, 2020.
- M. S. dos Reis, A. Ladio, and N. Peroni. Landscapes with araucaria in south america : evidence for a cultural dimension. *Ecology and Society*, 19(2), 2014.
- A. E. Douglass. Typical site of trees producing the best crossdating. 1939.
- B. G. Drake, M. A. Gonzalez-Meler, and S. P. Long. More efficient plants : a consequence of rising atmospheric  $\text{CO}_2$ ? *Annual review of plant biology*, 48(1) :609–639, 1997.
- P. Drake and P. Franks. Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest. *Oecologia*, 137(3) :321–329, 2003.
- N. Druart, A. Johansson, K. Baba, J. Schrader, A. Sjodin, R. R. Bhalerao, L. Resman, J. Trygg, T. Moritz, and R. P. Bhalerao. Environmental and hormonal regulation of the activity–dormancy cycle in the cambial meristem involves stage-specific modulation of transcriptional and metabolic networks. *The Plant Journal*, 50(4) :557–573, 2007.
- S. Du and F. Yamamoto. An overview of the biology of reaction wood formation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49(2) :131–143, 2007.
- N. Du Plessis, B. M. Chase, L. J. Quick, T. Haberzettl, T. Kasper, and M. E. Meadows. Vegetation and climate change during the medieval climate anomaly and the little ice age on the southern cape coast of south africa : Pollen evidence from bo langvlei. *The Holocene*, 30(12) :1716–1727, 2020.
- K. Dunser and J. Kleine-Vehn. Differential growth regulation in plants—the acid growth balloon theory. *Current opinion in plant biology*, 28 :55–59, 2015.
- J. R. Ehleringer et al.  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  fractionation and its utility in terrestrial plant studies. *Carbon isotope techniques*, 1 :187, 1991.
- J. Esper, E. R. Cook, P. J. Krusic, K. Peters, and F. H. Schweingruber. Tests of the rcs method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. 2003.



- R. F. Evert. *Esau's plant anatomy : meristems, cells, and tissues of the plant body : their structure, function, and development*. John Wiley & Sons, 2006.
- M. Fajstavr, Z. Paschová, K. Giagli, H. Vavřík, V. Gryc, and J. Urban. Auxin (iaa) and soluble carbohydrate seasonal dynamics monitored during xylogenesis and phloemogenesis in scots pine. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 11(5) :553, 2018.
- H. J. Falcon-Lang. The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 160(3-4) :317–328, 2000.
- J. G. Farmer and M. S. Baxter. Atmospheric carbon dioxide levels as indicated by the stable isotope record in wood. *Nature*, 247(5439) :273–275, 1974.
- G. Farquhar, K. Hubick, A. Condon, and R. Richards. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In *Stable isotopes in ecological research*, pages 21–40. Springer, 1989.
- G. Farquhar, M. Barbour, and B. Henry. Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. *Stable isotopes : integration of biological, ecological, and geochemical processes*, pages 27–48, 1998.
- G. D. Farquhar and J. Lloyd. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In *Stable isotopes and plant carbon-water relations*, pages 47–70. Elsevier, 1993.
- G. D. Farquhar, M. H. O'Leary, and J. A. Berry. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 9(2) :121–137, 1982.
- G. D. Farquhar, J. Lloyd, J. A. Taylor, L. B. Flanagan, J. P. Syvertsen, K. T. Hubick, S. C. Wong, and J. R. Ehleringer. Vegetation effects on the isotope composition of oxygen in atmospheric co<sub>2</sub>. *Nature*, 363(6428) :439–443, 1993.
- G. D. Farquhar, L. A. Cernusak, and B. Barnes. Heavy water fractionation during transpiration. *Plant physiology*, 143(1) :11–18, 2007.
- J. Felten, J. Vahala, J. Love, A. Gorzsás, M. Rüggeberg, N. Delhomme, J. Leśniewska, J. Kangasjärvi, T. R. Hvidsten, E. J. Mellerowicz, et al. Ethylene signaling induces gelatinous layers with typical features of tension wood in hybrid aspen. *New Phytologist*, 218(3) : 999–1014, 2018.
- O. A. Fernández and C. A. Busso. *Arid and semi-arid rangelands : two thirds of Argentina*. Citeseer, 1999.
- M. Fey, C. Korr, N. I. Maidana, M. L. Carrevedo, H. Corbella, S. Dietrich, T. Haberzettl, G. Kuhn, A. Lücke, C. Mayr, et al. Palaeoenvironmental changes during the last 1600 years inferred from the sediment record of a cirque lake in southern patagonia (laguna las vizcachas, argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3-4) :363–375, 2009.
- M.-S. Fletcher and P. I. Moreno. Vegetation, climate and fire regime changes in the andean region of southern chile (38 s) covaried with centennial-scale climate anomalies in the tropical pacific over the last 1500 years. *Quaternary Science Reviews*, 46 :46–56, 2012.
- R. L. Fogt and G. J. Marshall. The southern annular mode : variability, trends, and climate impacts across the southern hemisphere. *Wiley Interdisciplinary Reviews : Climate Change*, 11(4) :e652, 2020.
- D. C. Frank, B. Poulter, M. Saurer, J. Esper, C. Huntingford, G. Helle, K. Treydte, N. E. Zimmermann, G. Schleser, A. Ahlström, et al. Water-use efficiency and transpiration across european forests during the anthropocene. *Nature Climate Change*, 5(6) :579–583, 2015.

- H. Fritts. Tree rings and climate academic press. *New York*, 1976.
- P.-L. Fu, J. Griebinger, A. Gebrekirstos, Z.-X. Fan, and A. Bräuning. Earlywood and latewood stable carbon and oxygen isotope variations in two pine species in southwestern china during the recent decades. *Frontiers in plant science*, 7 :2050, 2017.
- Q. Fu, C. M. Johanson, J. M. Wallace, and T. Reichler. Enhanced mid-latitude tropospheric warming in satellite measurements. *Science*, 312(5777) :1179–1179, 2006.
- R. Fu. Global warming-accelerated drying in the tropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(12) :3593–3594, 2015.
- M. Fuentes, J. C. Aravena, A. Seim, and H. W. Linderholm. Assessing the dendroclimatic potential of nothofagus betuloides (magellan’s beech) forests in the southernmost chilean patagonia. *Trees*, 33(2) :557–575, 2019.
- H. A. Fuenzalida, R. Sánchez, and R. D. Garreaud. A climatology of cutoff lows in the southern hemisphere. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 110(D18), 2005.
- R. Funada, T. Kubo, M. Tabuchi, T. Sugiyama, and M. Fushitani. Seasonal variations in endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid in the cambial region of pinus densiflora sieb. et zucc. stems in relation to earlywood-latewood transition and cessation of tracheid production. 2001.
- R. Funada, T. Kubo, T. Sugiyama, and M. Fushitani. Changes in levels of endogenous plant hormones in cambial regions of stems of larix kaempferi at the onset of cambial activity in springtime. *Journal of Wood Science*, 48(1) :75–80, 2002.
- R. Funada, T. Miura, Y. Shimizu, T. Kinase, S. Nakaba, T. Kubo, and Y. Sano. Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees. *Planta*, 227(6) :1409–1414, 2008.
- R. Funada, Y. Yamagishi, S. Begum, K. Kudo, E. Nabeshima, W. D. Nugroho, R. Hasnat, Y. Oribe, and S. Nakaba. Xylogenesis in trees : from cambial cell division to cell death. In *Secondary xylem biology*, pages 25–43. Elsevier, 2016.
- J. Fyfe, G. Boer, and G. Flato. The arctic and antarctic oscillations and their projected changes under global warming. *Geophysical Research Letters*, 26(11) :1601–1604, 1999.
- R. Garreaud. The andes climate and weather. *Advances in geosciences*, 22 :3–11, 2009.
- R. D. Garreaud, M. Vuille, R. Compagnucci, and J. Marengo. Present-day south american climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3-4) :180–195, 2009.
- R. Gersonde, X. Crosta, A. Abelmann, and L. Armand. Sea-surface temperature and sea ice distribution of the southern ocean at the epilog last glacial maximum—a circum-antarctic view based on siliceous microfossil records. *Quaternary science reviews*, 24(7-9) :869–896, 2005.
- A. Gessler, E. Brandes, N. Buchmann, G. Helle, H. Rennenberg, and R. L. Barnard. Tracing carbon and oxygen isotope signals from newly assimilated sugars in the leaves to the tree-ring archive. *Plant, Cell & Environment*, 32(7) :780–795, 2009.
- A. Gessler, J. P. Ferrio, R. Hommel, K. Treydte, R. A. Werner, and R. K. Monson. Stable isotopes in tree rings : towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree physiology*, 34(8) :796–818, 2014.
- N. Gierlinger, D. Jacques, M. Grabner, R. Wimmer, M. Schwanninger, P. Rozenberg, and L. E. Pâques. Colour of larch heartwood and relationships to extractives and brown-rot decay resistance. *Trees*, 18(1) :102–108, 2004.
- C. Giguère-Croteau, É. Boucher, Y. Bergeron, M. P. Girardin, I. Drobyshev, L. C. Silva, J.-F. Hélie, and M. Garneau. North america’s oldest boreal trees are more efficient water users due to increased [co<sub>2</sub>], but do not grow faster. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(7) :2749–2754, 2019.

- N. P. Gillett and D. W. Thompson. Simulation of recent southern hemisphere climate change. *Science*, 302(5643) :273–275, 2003.
- N. P. Gillett, T. D. Kell, and P. Jones. Regional climate impacts of the southern annular mode. *Geophysical Research Letters*, 33(23), 2006.
- L. Gimeno, F. Dominguez, R. Nieto, R. Trigo, A. Drumond, C. J. Reason, A. S. Taschetto, A. M. Ramos, R. Kumar, and J. Marengo. Major mechanisms of atmospheric moisture transport and their role in extreme precipitation events. *Annual Review of Environment and Resources*, 41 :117–141, 2016.
- R. Glaser. *Klimageschichte Mitteleuropas : 1000 Jahre Wetter, Klima, Katastrophen*. Primus, 2001.
- C. Glerum et al. Food sinks and food reserves of trees in temperate climates. *NZJ For. Sci*, 10 (1) :176–85, 1980.
- W. Golte. *Araucaria : Verbreitung und Standortansprüche einer Coniferengattung in vergleichender Sicht*, volume 27. Franz Steiner Verlag Wiesbaden GmbH, 1993.
- R. Gonfiantini, S. Gratziu, and E. Tongiorgi. Oxygen isotopic composition of water in leaves. *Isotopes and Radiation in Soil-Plant Nutrition Studies*, 405 :410, 1965.
- M. E. González, T. T. Veblen, and J. S. Sibold. Fire history of araucaria–nothofagus forests in villarrica national park, chile. *Journal of Biogeography*, 32(7) :1187–1202, 2005.
- J. C. Gordon and P. R. Larson. Redistribution of <sup>14</sup>C-labeled reserve food in young red pines during shoot elongation. *Forest Science*, 16(1) :14–20, 1970.
- T. Gorgues. *Modélisation biogéochimique du pacifique équatorial*. PhD thesis, Paris 6, 2006.
- T. C. Gouhier, A. Grinsted, V. Simko, M. T. C. Gouhier, and L. Repp. Package ‘biwavelet’. *Spectrum*, 24 :2093–2102, 2013.
- B. Grassi, G. Redaelli, P. O. Canziani, and G. Visconti. Effects of the pdo phase on the tropical belt width. *Journal of Climate*, 25(9) :3282–3290, 2012.
- J. W. Green. Wood cellulose. *Methods in carbohydrate chemistry*, pages 9–12, 1963.
- J. Gričar, M. Zupančič, K. Čufar, G. Koch, U. Schmitt, and P. Oven. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of norway spruce (*picea abies*). *Annals of botany*, 97(6) :943–951, 2006.
- J. Gričar, L. Krže, and K. Čufar. Number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (*abies alba*), in trees of different vitality. *Iawa Journal*, 30(2) :121–133, 2009.
- J. Griebinger, L. Langhamer, C. Schneider, B.-L. Saß, D. Steger, P. Skvarca, M. H. Braun, W. J.-H. Meier, A. M. Srur, and P. Hochreuther. Imprints of climate signals in a 204 year  $\delta^{18}O$  tree-ring record of nothofagus pumilio from perito moreno glacier, southern patagonia (50° s). *Frontiers in Earth Science*, 6 :27, 2018.
- A. Grinsted, J. C. Moore, and S. Jevrejeva. Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. *Nonlinear processes in geophysics*, 11(5/6) : 561–566, 2004.
- K. M. Grise and L. M. Polvani. The response of midlatitude jets to increased co<sub>2</sub> : Distinguishing the roles of sea surface temperature and direct radiative forcing. *Geophysical Research Letters*, 41(19) :6863–6871, 2014.
- K. M. Grise, S. M. Davis, P. W. Staten, and O. Adam. Regional and seasonal characteristics of the recent expansion of the tropics. *Journal of Climate*, 31(17) :6839–6856, 2018.
- K. M. Grise, S. M. Davis, I. R. Simpson, D. W. Waugh, Q. Fu, R. J. Allen, K. H. Rosenlof, C. C. Ummenhofer, K. B. Karnauskas, A. C. Maycock, et al. Recent tropical expansion : natural variability or forced response? *Journal of Climate*, 32(5) :1551–1571, 2019.

- H. D. Grissino-Mayer. Evaluating crossdating accuracy : a manual and tutorial for the computer program covecha. 2001.
- C. Grossiord, T. N. Buckley, L. A. Cernusak, K. A. Novick, B. Poulter, R. T. Siegwolf, J. S. Sperry, and N. G. McDowell. Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226(6) :1550–1566, 2020.
- J. Grove. The little ice age methuen london, 1988.
- T. Haberzettl, M. Fey, A. Lücke, N. Maidana, C. Mayr, C. Ohlendorf, F. Schäbitz, G. H. Schleser, M. Wille, and B. Zolitschka. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as reflected in sediments of laguna potrok aike, southern patagonia (santa cruz, argentina). *Journal of Paleolimnology*, 33(3) :283–302, 2005.
- M. A. Hadad and J. F. Roig. Sex-related climate sensitivity of araucaria araucana patagonian forest-steppe ecotone. *Forest Ecology and Management*, 362 :130–141, 2016.
- M. A. Hadad, M. M. Amoroso, and F. A. Roig Junent. Frost ring distribution in araucaria araucana trees from the xeric forests of patagonia, argentina. 2012.
- M. A. Hadad, J. F. A. Roig, J. A. Boninsegna, and D. Patón. Age effects on the climatic signal in araucaria araucana from xeric sites in patagonia, argentina. *Plant Ecology & Diversity*, 8(3) :343–351, 2015.
- M. A. Hadad, Á. González-Reyes, F. A. Roig, V. Matskovsky, and P. Cherubini. Tree-ring-based hydroclimatic reconstruction for the northwest argentine patagonia since 1055 ce and its teleconnection to large-scale atmospheric circulation. *Global and Planetary Change*, 202 :103496, 2021.
- M. J. Hannaford and K. K. Beck. Rainfall variability in southeast and west-central africa during the little ice age : do documentary and proxy records agree? *Climatic Change*, 168(1) :1–22, 2021.
- J. Hansen and E. Beck. Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old scots pine (*pinus sylvestris* l.) trees. *Trees*, 8(4) :172–182, 1994.
- I. Harris, T. J. Osborn, P. Jones, and D. Lister. Version 4 of the cru ts monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Scientific data*, 7(1) :1–18, 2020.
- S. Harrison and V. Winchester. Historical fluctuations of the gualas and reicher glaciers, north patagonian icefield, chile. *The Holocene*, 8(4) :481–485, 1998.
- M. Haupt, M. Weigl, M. Grabner, and T. Boettger. A 400-year reconstruction of july relative air humidity for the vienna region (eastern austria) based on carbon and oxygen stable isotope ratios in tree-ring latewood cellulose of oaks (*quercus petraea* matt. Liebl.). *Climatic Change*, 105(1) :243–262, 2011.
- P. Hechenleitner and M. F. Gardner. *Plantas amenazadas del centro-sur de Chile*. Universidad Austral de Chile y Real Jardín Botánico de Edimburgo., 2005.
- P. Hedden and S. G. Thomas. *Annual plant reviews, the gibberellins*, volume 49. John Wiley & Sons, 2016.
- O. Heffernan. The mystery of the expanding tropics. *Nature*, 530(7588) :20, 2016.
- I. M. Held and A. Y. Hou. Nonlinear axially symmetric circulations in a nearly inviscid atmosphere. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 37(3) :515–533, 1980.
- G. Helle and G. Schleser. Beyond co<sub>2</sub>-fixation by rubisco—an interpretation of 13c/12c variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant, Cell & Environment*, 27(3) :367–380, 2004.
- G. Helle, G. Schleser, and A. Bräuning. Climate history of the tibetan plateau for the last 1500 years as inferred from stable carbon isotopes in three-rings. 2002.

- D. Hemming, V. Switsur, J. Waterhouse, T. Heaton, and A. Carter. Climate variation and the stable carbon isotope composition of tree ring cellulose : an intercomparison of quercus robur, fagus sylvatica and pinus silvestris. *Tellus B : Chemical and Physical Meteorology*, 50(1) :25–33, 1998.
- E. J. Hendy, M. K. Gagan, C. A. Alibert, M. T. McCulloch, J. M. Lough, and P. J. Isdale. Abrupt decrease in tropical pacific sea surface salinity at end of little ice age. *Science*, 295(5559) :1511–1514, 2002.
- H. Hersbach, B. Bell, P. Berrisford, S. Hirahara, A. Horányi, J. Muñoz-Sabater, J. Nicolas, C. Peubey, R. Radu, D. Schepers, et al. The era5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 146(730) :1999–2049, 2020.
- C. J. Heusser, J. Rabassa, A. Brandani, and R. Stuckenrath. Late-holocene vegetation of the andean araucaria region, province of neuquén, argentina. *Mountain Research and Development*, pages 53–63, 1988.
- E. Hiltunen and F. Berninger. Dependence of tree ring stable isotope abundances and ring width on climate in finnish oak. *Tree Physiology*, 30(5) :636–647, 2010.
- R. Hill and R. Scarisbrick. Production of oxygen by illuminated chloroplasts. *Nature*, 146(3689) :61–62, 1940.
- G. Hoch, A. Richter, and C. Körner. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26(7) :1067–1081, 2003.
- R. Holmes, C. Stockton, and V. LaMarche Jr. Extension of river flow records in argentina from long tree-ring chronologies 1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 15(4) :1081–1085, 1979.
- R. L. Holmes. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. 1983.
- J. D. Horel and A. G. Cornejo-Garrido. Convection along the coast of northern peru during 1983 : Spatial and temporal variation of clouds and rainfall. *Monthly Weather Review*, 114(11) :2091–2105, 1986.
- Z. Hossain, B. McGarvey, L. Amyot, M. Gruber, J. Jung, and A. Hannoufa. Diminuto 1 affects the lignin profile and secondary cell wall formation in arabidopsis. *Planta*, 235(3) :485–498, 2012.
- Y. Hu and Q. Fu. Observed poleward expansion of the hadley circulation since 1979. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 7(19) :5229–5236, 2007.
- Y. Hu, L. Tao, and J. Liu. Poleward expansion of the hadley circulation in cmip5 simulations. *Advances in Atmospheric Sciences*, 30(3) :790–795, 2013.
- Y. Hu, H. Huang, and C. Zhou. Widening and weakening of the hadley circulation under global warming. *Science Bulletin*, 63(10) :640–644, 2018.
- B. Huang, P. W. Thorne, V. F. Banzon, T. Boyer, G. Chepurin, J. H. Lawrimore, M. J. Menne, T. M. Smith, R. S. Vose, and H.-M. Zhang. Extended reconstructed sea surface temperature, version 5 (ersstv5) : upgrades, validations, and intercomparisons. *Journal of Climate*, 30(20) :8179–8205, 2017a.
- R. Huang, H. Zhu, X. Liu, E. Liang, J. Griesinger, G. Wu, X. Li, and A. Bräuning. Does increasing intrinsic water use efficiency (iwue) stimulate tree growth at natural alpine timberline on the southeastern tibetan plateau? *Global and Planetary Change*, 148 :217–226, 2017b.
- J. Hudgins, S. G. Ralph, V. R. Franceschi, and J. Bohlmann. Ethylene in induced conifer defense : cDNA cloning, protein expression, and cellular and subcellular localization of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase in resin duct and phenolic parenchyma cells. *Planta*, 224(4) :865–877, 2006.

- J. Immanen, K. Nieminen, O.-P. Smolander, M. Kojima, J. A. Serra, P. Koskinen, J. Zhang, A. Elo, A. P. Mähönen, N. Street, et al. Cytokinin and auxin display distinct but interconnected distribution and signaling profiles to stimulate cambial activity. *Current Biology*, 26(15) :1990–1997, 2016.
- B. S. Ingemarsson, E. Lundqvist, and L. Eliasson. Seasonal variation in ethylene concentration in the wood of *pinus sylvestris* l. *Tree physiology*, 8(3) :273–279, 1991.
- M. Israelsson, B. Sundberg, and T. Moritz. Tissue-specific localization of gibberellins and expression of gibberellin-biosynthetic and signaling genes in wood-forming tissues in aspen. *The Plant Journal*, 44(3) :494–504, 2005.
- S. D. Jackson. Plant responses to photoperiod. *New Phytologist*, 181(3) :517–531, 2009.
- G. C. Jacoby, D. E. Bunker, and B. E. Benson. Tree-ring evidence for an ad 1700 cascadia earthquake in washington and northern oregon. *Geology*, 25(11) :999–1002, 1997.
- S. Jasechko, Z. D. Sharp, J. J. Gibson, S. J. Birks, Y. Yi, and P. J. Fawcett. Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature*, 496(7445) :347–350, 2013.
- J. P. Jasper, B. J. Westenberger, J. Spencer, L. Buhse, and M. Nasr. Stable isotopic characterization of active pharmaceutical ingredients. *Journal of pharmaceutical and biomedical analysis*, 35(1) :21–30, 2004.
- C. M. Johanson and Q. Fu. Hadley cell widening : Model simulations versus observations. *Journal of Climate*, 22(10) :2713–2725, 2009.
- C. Johnsson, X. Jin, W. Xue, C. Dubreuil, L. Lezhneva, and U. Fischer. The plant hormone auxin directs timing of xylem development by inhibition of secondary cell wall deposition through repression of secondary wall nac-domain transcription factors. *Physiologia plantarum*, 165(4) :673–689, 2019.
- J. M. Jones and M. Widmann. Early peak in antarctic oscillation index. *Nature*, 432(7015) :290–291, 2004.
- U. Junghans, R. Langenfeld-Heyser, A. Polle, and T. Teichmann. Effect of auxin transport inhibitors and ethylene on the wood anatomy of poplar. *Plant Biology*, 7(01) :22–29, 2004.
- T. Jyske, T. Hölttä, H. Mäkinen, P. Nöjd, I. Lumme, and H. Spiecker. The effect of artificially induced drought on radial increment and wood properties of norway spruce. *Tree Physiology*, 30(1) :103–115, 2010.
- T. Jyske, H. Mäkinen, T. Kalliokoski, and P. Nöjd. Intra-annual tracheid production of norway spruce and scots pine across a latitudinal gradient in finland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 194 :241–254, 2014.
- N. Kalev and R. Aloni. Role of ethylene and auxin in regenerative differentiation and orientation of tracheids in *pinus pinea* seedlings. *The New Phytologist*, 142(2) :307–313, 1999.
- J. Kang, Y. Lee, H. Sakakibara, and E. Martinoia. Cytokinin transporters : Go and stop in signaling. *Trends in Plant Science*, 22(6) :455–461, 2017.
- S. M. Kang, L. Polvani, J. Fyfe, and M. Sigmond. Impact of polar ozone depletion on subtropical precipitation. *Science*, 332(6032) :951–954, 2011.
- K. Keegstra. Plant cell walls. *Plant physiology*, 154(2) :483–486, 2010.
- C. D. Keeling, S. C. Piper, R. B. Bacastow, M. Wahlen, T. P. Whorf, M. Heimann, and H. A. Meijer. Exchanges of atmospheric co<sub>2</sub> and 13co<sub>2</sub> with the terrestrial biosphere and oceans from 1978 to 2000. i. global aspects. 2001.
- M. W. Kendall. A jurassic member of the araucariaceae. *Annals of Botany*, 13(50) :151–161, 1949.

- S.-K. Kim, H. Abe, C. A. Little, and R. P. Pharis. Identification of two brassinosteroids from the cambial region of scots pine (*Pinus sylvestris*) by gas chromatography-mass spectrometry, after detection using a dwarf rice lamina inclination bioassay. *Plant Physiology*, 94(4) : 1709–1713, 1990.
- A. Kimak and M. Leuenberger. Are carbohydrate storage strategies of trees traceable by early–latewood carbon isotope differences? *Trees*, 29(3) :859–870, 2015.
- Y. Kitaya. Plant factory and space development, “space farm”. In *Plant Factory using Artificial Light*, pages 363–379. Elsevier, 2019.
- A. Klintborg, L. Eklund, and C. A. Little. Ethylene metabolism in scots pine (*Pinus sylvestris*) shoots during the year. *Tree Physiology*, 22(1) :59–66, 2002.
- K. Knöller, T. Boettger, S. M. Weise, and M. Gehre. Carbon isotope analyses of cellulose using two different on-line techniques (elemental analysis and high-temperature pyrolysis)—a comparison. *Rapid Communications in Mass Spectrometry : An International Journal Devoted to the Rapid Dissemination of Up-to-the-Minute Research in Mass Spectrometry*, 19(3) :343–348, 2005.
- N. Kodama, R. L. Barnard, Y. Salmon, C. Weston, J. P. Ferrio, J. Holst, R. A. Werner, M. Saurer, H. Rennenberg, N. Buchmann, et al. Temporal dynamics of the carbon isotope composition in a *Pinus sylvestris* stand : from newly assimilated organic carbon to respired carbon dioxide. *Oecologia*, 156(4) :737–750, 2008.
- M. J. Kohn. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo) climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46) :19691–19695, 2010.
- C. Körner. Carbon limitation in trees. *Journal of ecology*, 91(1) :4–17, 2003.
- M. Kovilakam and S. Mahajan. Black carbon aerosol-induced northern hemisphere tropical expansion. *Geophysical Research Letters*, 42(12) :4964–4972, 2015.
- T. Kozai, G. Niu, and M. Takagaki. Plant factory : An indoor vertical farming system for efficient quality food. *Acad. Press, Pittsburgh, PA*, 2015.
- T. Kozłowski. Effects of environmental stresses on deciduous trees. In *Response of plants to multiple stresses*, pages 391–411. Academic Press San Diego, CA, 1991.
- T. Kozłowski. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The botanical review*, 58(2) : 107–222, 1992.
- A. Kress, G. H. Young, M. Saurer, N. J. Loader, R. T. Siegwolf, and D. McCarroll. Stable isotope coherence in the earlywood and latewood of tree-line conifers. *Chemical Geology*, 268(1-2) :52–57, 2009.
- K. R. Krishna. *Agricultural Prairies : Natural Resources and Crop Productivity*. CRC Press, 2015.
- D. Krutul. The effect of extractive substances soluble in the alcohol-benzene mixture and in alkalis on some hygroscopic properties of birch wood. *Annals of Warsaw Agricultural University. Forestry and Wood Technology*, 43, 1992.
- M. Kumar, L. Campbell, and S. Turner. Secondary cell walls : biosynthesis and manipulation. *Journal of experimental botany*, 67(2) :515–531, 2016.
- I. Labuhn, V. Daux, M. Pierre, M. Stievenard, O. Girardclos, A. Féron, D. Genty, V. Masson-Delmotte, and O. Mestre. Tree age, site and climate controls on tree ring cellulose  $\delta^{18}\text{O}$  : A case study on oak trees from south-western France. *Dendrochronologia*, 32(1) :78–89, 2014.
- V. LaMarche Jr, R. Holmes, P. Dunwiddie, L. Drew, et al. Tree-ring chronologies of the southern hemisphere. *Tree-ring chronologies of the southern hemisphere.*, 1979.

- H. H. Lamb. The early medieval warm epoch and its sequel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1 :13–37, 1965.
- H. H. Lamb. Some studies of the little ice age of recent centuries and its great storms. In *Climatic changes on a yearly to millennial basis*, pages 309–329. Springer, 1984.
- F. Lamy, R. Kilian, H. W. Arz, J.-P. Francois, J. Kaiser, M. Prange, and T. Steinke. Holocene changes in the position and intensity of the southern westerly wind belt. *Nature Geoscience*, 3(10) :695–699, 2010.
- A. Lara, J. C. Aravena, R. Villalba, A. Wolodarsky-Franke, B. Luckman, and R. Wilson. Dendroclimatology of high-elevation nothofagus pumilio forests at their northern distribution limit in the central andes of chile. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(6) :925–936, 2001.
- A. Lara, R. Villalba, A. Wolodarsky-Franke, J. C. Aravena, B. H. Luckman, and E. Cuq. Spatial and temporal variation in nothofagus pumilio growth at tree line along its latitudinal range (35 40–55 s) in the chilean andes. *Journal of Biogeography*, 32(5) :879–893, 2005.
- A. Lara, R. Villalba, R. Urrutia-Jalabert, A. González-Reyes, J. C. Aravena, B. H. Luckman, E. Cuq, C. Rodríguez, and A. Wolodarsky-Franke. + a 5680-year tree-ring temperature record for southern south america. *Quaternary Science Reviews*, 228 :106087, 2020.
- A. Lavergne, V. Daux, R. Villalba, and J. Barichivich. Temporal changes in climatic limitation of tree-growth at upper treeline forests : Contrasted responses along the west-to-east humidity gradient in northern patagonia. *Dendrochronologia*, 36 :49–59, 2015.
- A. Lavergne, V. Daux, R. Villalba, M. Pierre, M. Stievenard, F. Vimeux, and A. M. Srur. Are the oxygen isotopic compositions of fitzroya cupressoides and nothofagus pumilio cellulose promising proxies for climate reconstructions in northern patagonia ? *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 121(3) :767–776, 2016.
- A. Lavergne, V. Daux, R. Villalba, M. Pierre, M. Stievenard, and A. M. Srur. Improvement of isotope-based climate reconstructions in patagonia through a better understanding of climate influences on isotopic fractionation in tree rings. *Earth and Planetary Science Letters*, 459 :372–380, 2017a.
- A. Lavergne, V. Daux, M. Pierre, M. Stievenard, A. M. Srur, and R. Villalba. Past summer temperatures inferred from dendrochronological records of fitzroya cupressoides on the eastern slope of the northern patagonian andes. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 123(1) :32–45, 2018.
- C. Le Quéré, C. Rodenbeck, E. T. Buitenhuis, T. J. Conway, R. Langenfelds, A. Gomez, C. Labuschagne, M. Ramonet, T. Nakazawa, N. Metzl, et al. Saturation of the southern ocean co2 sink due to recent climate change. *science*, 2007.
- S. W. Leavitt and S. R. Danzer. Method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry*, 65(1) :87–89, 1993.
- F. Lebourgeois and P. Mérian. *Principes et méthodes de la dendrochronologie*. PhD thesis, AgroParisTech, 2012.
- D. Y. Lee, M. R. Petersen, and W. Lin. The southern annular mode and southern ocean surface westerly winds in e3sm. *Earth and Space Science*, 6(12) :2624–2643, 2019.
- M. C. Leuenberger and M. S. Filot. Temperature dependencies of high-temperature reduction on conversion products and their isotopic signatures. *Rapid Communications in Mass Spectrometry : An International Journal Devoted to the Rapid Dissemination of Up-to-the-Minute Research in Mass Spectrometry*, 21(10) :1587–1598, 2007.



- Q. Li, T. Nakatsuka, K. Kawamura, Y. Liu, and H. Song. Hydroclimate variability in the north china plain and its link with el niño–southern oscillation since 1784 ad : Insights from tree-ring cellulose  $\delta^{18}O$ . *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 116(D22), 2011.
- L. M. Libby, L. J. Pandolfi, P. H. Payton, J. Marshall, B. Becker, and V. Giertz-Sienbenlist. Isotopic tree thermometers. *Nature*, 261(5558) :284–288, 1976.
- A. Lin and S.-j. Lin. Tree damage and surface displacement : The 1931 m 8.0 fuyun earthquake. *The Journal of geology*, 106(6) :751–758, 1998.
- A. Lindlöf. Interplay between low-temperature pathways and light reduction. *Plant signaling & behavior*, 5(7) :820–825, 2010.
- C. Little and P. Wareing. Control of cambial activity and dormancy in picea sitchensis by indol-3-ylacetic and abscisic acids. *Canadian Journal of Botany*, 59(8) :1480–1493, 1981.
- K. Ljung, A. K. Hull, J. Celenza, M. Yamada, M. Estelle, J. Normanly, and G. Sandberg. Sites and regulation of auxin biosynthesis in arabidopsis roots. *The Plant Cell*, 17(4) :1090–1104, 2005.
- E. N. Lorenz. *Empirical orthogonal functions and statistical weather prediction*, volume 1. Massachusetts Institute of Technology, Department of Meteorology Cambridge, 1956.
- A. Lorrey, N. Fauchereau, C. Stanton, P. Chappell, S. Phipps, A. Mackintosh, J. Renwick, I. Goodwin, and A. Fowler. The little ice age climate of new zealand reconstructed from southern alps cirque glaciers : a synoptic type approach. *Climate Dynamics*, 42(11) :3039–3060, 2014.
- N. S. Lovenduski, N. Gruber, S. C. Doney, and I. D. Lima. Enhanced  $CO_2$  outgassing in the southern ocean from a positive phase of the southern annular mode. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(2), 2007.
- J. Lu, C. Deser, and T. Reichler. Cause of the widening of the tropical belt since 1958. *Geophysical Research Letters*, 36(3), 2009.
- C. Lucas and H. Nguyen. Regional characteristics of tropical expansion and the role of climate variability. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 120(14) :6809–6824, 2015.
- C. Lucas, B. Timbal, and H. Nguyen. The expanding tropics : A critical assessment of the observational and modeling studies. *Wiley Interdisciplinary Reviews : Climate Change*, 5(1) :89–112, 2014.
- Y.-H. Luo and L. D. S. L. Sternberg. Hydrogen and oxygen isotopic fractionation during heterotrophic cellulose synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 43(1) :47–50, 1992.
- G. Magrin, J. Marengo, J.-P. Boulanger, M. S. Buckeridge, E. Castellano, G. Poveda, F. R. Scarano, S. Vicuña, E. Alfaro, F. Anthelme, et al. Central and south america, 2014.
- M. Majda and S. Robert. The role of auxin in cell wall expansion. *International journal of molecular sciences*, 19(4) :951, 2018.
- M. Majoube. Fractionnement en oxygène 18 et en deutérium entre l'eau et sa vapeur. *Journal de Chimie Physique*, 68 :1423–1436, 1971.
- S. Malardel. *Fondamentaux de météorologie*. Cépadués Editions, 2009.
- M. V. Mancini, A. R. Prieto, M. M. Paez, and F. Schäbitz. Late quaternary vegetation and climate of patagonia. *Developments in Quaternary Sciences*, 11 :351–367, 2008.
- M. E. Mann and J. M. Lees. Robust estimation of background noise and signal detection in climatic time series. *Climatic change*, 33(3) :409–445, 1996.
- D. F. Mantsis, S. Sherwood, R. Allen, and L. Shi. Natural variations of tropical width and recent trends. *Geophysical Research Letters*, 44(8) :3825–3832, 2017.

- N. J. Mantua, S. R. Hare, Y. Zhang, J. M. Wallace, and R. C. Francis. A pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78(6) :1069–1080, 1997.
- J. Marengo, B. Liebmann, A. Grimm, V. Misra, P. d. Silva Dias, I. Cavalcanti, L. Carvalho, E. Berbery, T. Ambrizzi, C. S. Vera, et al. Recent developments on the south american monsoon system. *International Journal of Climatology*, 32(1) :1–21, 2012.
- G. J. Marshall. Trends in the southern annular mode from observations and reanalyses. *Journal of climate*, 16(24) :4134–4143, 2003.
- J. D. Marshall and S. Linder. Mineral nutrition and elevated [co<sub>2</sub>] interact to modify  $\delta^{13}C$ , an index of gas exchange, in norway spruce. *Tree physiology*, 33(11) :1132–1144, 2013.
- E. Martínez-Sancho, I. Dorado-Liñán, E. Gutiérrez-Merino, M. Matiu, I. Heinrich, G. Helle, and A. Menzel. Distinct effects of water use efficiency increase on growth in scots pine and sessile oak in the mediterranean basin. In *EGU General Assembly Conference Abstracts*, page 13426, 2017.
- M. Masiokas and R. Villalba. Climatic significance of intra-annual bands in the wood of *Nothofagus pumilio* in southern patagonia. *Trees*, 18(6) :696–704, 2004.
- M. H. Masiokas, A. Rivera, L. E. Espizua, R. Villalba, S. Delgado, and J. C. Aravena. Glacier fluctuations in extratropical south america during the past 1000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3-4) :242–268, 2009.
- M. H. Masiokas, B. Luckman, R. Villalba, A. Ripalta, and J. Rabassa. Little ice age fluctuations of glacier río manso in the north patagonian andes of argentina. *Quaternary Research*, 73(1) :96–106, 2010.
- J. A. Matthews and K. R. Briffa. The ‘little ice age’ : re-evaluation of an evolving concept. *Geografiska Annaler : Series A, Physical Geography*, 87(1) :17–36, 2005.
- D. Mauquoy, M. Blaauw, B. van Geel, A. Borromei, M. Quattrocchio, F. M. Chambers, and G. Possnert. Late holocene climatic changes in tierra del fuego based on multiproxy analyses of peat deposits. *Quaternary Research*, 61(2) :148–158, 2004.
- J. T. Maxwell, G. L. Harley, T. E. Mandra, K. Yi, S. A. Kannenberg, T. F. Au, S. M. Roberson, N. Pederson, P. E. Sauer, and K. A. Novick. Higher co<sub>2</sub> concentrations and lower acidic deposition have not changed drought response in tree growth but do influence iwue in hardwood trees in the midwestern united states. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 124(12) :3798–3813, 2019.
- C. Mayr, M. Fey, T. Haberzettl, S. Janssen, A. Lücke, N. I. Maidana, C. Ohlendorf, F. Schäbitz, G. H. Schleser, U. Struck, et al. Palaeoenvironmental changes in southern patagonia during the last millennium recorded in lake sediments from laguna azul (argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 228(3-4) :203–227, 2005.
- D. McCarroll and N. J. Loader. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23(7-8) :771–801, 2004.
- D. McCarroll and F. Pawellek. Stable carbon isotope ratios of *Pinus sylvestris* from northern finland and the potential for extracting a climate signal from long fennoscandian chronologies. *The Holocene*, 11(5) :517–526, 2001.
- D. McCarroll, M. H. Gagen, N. J. Loader, I. Robertson, K. J. Anchukaitis, S. Los, G. H. Young, R. Jalkanen, A. Kirchhefer, and J. S. Waterhouse. Correction of tree ring stable carbon isotope chronologies for changes in the carbon dioxide content of the atmosphere. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 73(6) :1539–1547, 2009.

- N. McDowell, W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought : why do some plants survive while others succumb to drought? *New phytologist*, 178(4) :719–739, 2008.
- C. McLandress, T. G. Shepherd, J. F. Scinocca, D. A. Plummer, M. Sigmond, A. I. Jonsson, and M. C. Reader. Separating the dynamical effects of climate change and ozone depletion. part ii : Southern hemisphere troposphere. *Journal of Climate*, 24(6) :1850–1868, 2011.
- G. A. Meehl, A. Hu, and B. D. Santer. The mid-1970s climate shift in the pacific and the relative roles of forced versus inherent decadal variability. *Journal of Climate*, 22(3) :780–792, 2009.
- K. E. Meisling and K. E. Sieh. Disturbance of trees by the 1857 fort tejon earthquake, california. *Journal of Geophysical Research : Solid Earth*, 85(B6) :3225–3238, 1980.
- E. Mellerowicz, W. Coleman, R. Riding, and C. Little. Periodicity of cambial activity in abies balsamea. i. effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness. *Physiologia Plantarum*, 85(3) :515–525, 1992.
- E. J. Mellerowicz, M. Baucher, B. Sundberg, and W. Boerjan. Unravelling cell wall formation in the woody dicot stem. *Plant cell walls*, pages 239–274, 2001.
- T. M. Melvin and K. R. Briffa. A “signal-free” approach to dendroclimatic standardisation. *Dendrochronologia*, 26(2) :71–86, 2008.
- T. M. Melvin and K. R. Briffa. Crust : software for the implementation of regional chronology standardisation : part 1. signal-free rcs. *Dendrochronologia*, 32(1) :7–20, 2014.
- J. H. Mercer. Variations of some patagonian glaciers since the late-glacial ; ii. *American Journal of Science*, 269(1) :1–25, 1970.
- L. Merlivat. Molecular diffusivities of h<sub>2</sub> 16 o, hd 16 o, and h<sub>2</sub> 18 o in gases. *The Journal of Chemical Physics*, 69(6) :2864–2871, 1978.
- I. Meyer and S. Wagner. The little ice age in southern south america : proxy and model based evidence. In *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*, pages 395–412. Springer, 2009.
- S. Meyers. Astrochron : An r package for astrochronology, 2014.
- P. Miller, L. Eddleman, and S. Kramer. Allocation patterns of carbon and minerals in juvenile and small-adult juniperus occidentalis. *Forest Science*, 36(3) :734–747, 1990.
- R. Miller, G. Schmidt, and D. Shindell. Forced annular variations in the 20th century intergovernmental panel on climate change fourth assessment report models. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 111(D18), 2006.
- S.-K. Min and S.-W. Son. Multimodel attribution of the southern hemisphere hadley cell widening : Major role of ozone depletion. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 118(7) :3007–3015, 2013.
- C. H. Mohr, M. Manga, C.-y. Wang, J. W. Kirchner, and A. Bronstert. Shaking water out of soil. *Geology*, 43(3) :207–210, 2015.
- C. H. Mohr, M. Manga, G. Helle, I. Heinrich, L. Giese, and O. Korup. Trees talk tremor—wood anatomy and content reveal contrasting tree-growth responses to earthquakes. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 126(10) :e2021JG006385, 2021.
- J. G. A. Molina, M. A. Hadad, D. P. Domínguez, and F. A. Roig. Tree age and bark thickness as traits linked to frost ring probability on araucaria araucana trees in northern patagonia. *Dendrochronologia*, 37 :116–125, 2016.

- D. Montesinos, P. García-Fayos, and M. Verdú. Masting uncoupling : mast seeding does not follow all mast flowering episodes in a dioecious juniper tree. *Oikos*, 121(11) :1725–1736, 2012.
- M. S. Morales, E. R. Cook, J. Barichivich, D. A. Christie, R. Villalba, C. LeQuesne, A. M. Srur, M. E. Ferrero, Á. González-Reyes, F. Couvreur, et al. Six hundred years of south american tree rings reveal an increase in severe hydroclimatic events since mid-20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(29) :16816–16823, 2020.
- P. Moreno, J. P. François, R. Villa-Martínez, and C. Moy. Millennial-scale variability in southern hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in sw patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 28(1-2) :25–38, 2009.
- P. Moreno, I. Vilanova, R. Villa-Martínez, R. Dunbar, D. Mucciarone, M. Kaplan, R. Garreaud, M. Rojas, C. Moy, D. Pol-Holz, et al. Onset and evolution of southern annular mode-like changes at centennial timescale. *Scientific Reports*, 8(1) :1–9, 2018.
- K. A. Mott and I. E. Woodrow. Modelling the role of rubisco activase in limiting non-steady-state photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 51(suppl\_1) :399–406, 2000.
- C. M. Moy, R. B. Dunbar, P. I. Moreno, J.-P. Francois, R. Villa-Martínez, D. M. Mucciarone, T. P. Guilderson, and R. D. Garreaud. Isotopic evidence for hydrologic change related to the westerlies in sw patagonia, chile, during the last millennium. *Quaternary Science Reviews*, 27(13-14) :1335–1349, 2008.
- C. M. Moy, P. I. Moreno, R. B. Dunbar, M. R. Kaplan, J.-P. Francois, R. Villalba, and T. Haberzettl. Climate change in southern south america during the last two millennia. In *Past climate variability in South America and surrounding regions*, pages 353–393. Springer, 2009.
- I. A. Mundo, V. A. El Mujtar, M. H. Perdomo, L. A. Gallo, R. Villalba, and M. D. Barrera. Austrocedrus chilensis growth decline in relation to drought events in northern patagonia, argentina. *Trees*, 24(3) :561–570, 2010.
- I. A. Mundo, F. A. Roig Juñent, R. Villalba, T. Kitzberger, and M. D. Barrera. Araucaria araucana tree-ring chronologies in argentina : spatial growth variations and climate influences. *Trees*, 26(2) :443–458, 2012a.
- I. A. Mundo, M. H. Masiokas, R. Villalba, M. S. Morales, R. Neukom, C. Le Quesne, R. Urrutia, and A. Lara. Multi-century tree-ring based reconstruction of the neuquén river streamflow, northern patagonia, argentina. *Climate of the Past*, 8(2) :815–829, 2012b.
- I. A. Mundo, T. Kitzberger, F. R. Juñent, R. Villalba, and M. D. Barrera. Fire history in the araucaria araucana forests of argentina : human and climate influences. *International Journal of Wildland Fire*, 22(2) :194–206, 2012c.
- A. A. Muñoz, J. Barichivich, D. A. Christie, W. Dorigo, D. Sauchyn, Á. González-Reyes, R. Villalba, A. Lara, N. Riquelme, and M. E. González. Patterns and drivers of a raucaria araucana forest growth along a biophysical gradient in the northern patagonian andes : Linking tree rings with satellite observations of soil moisture. *Austral Ecology*, 39(2) :158–169, 2014.
- R. Muñoz Ibáñez. Análisis de la productividad de semillas de araucaria araucana (mol.) c. koch en el área de lonquimay-ix región. 1984.
- D. J. Nash, G. De Cort, B. M. Chase, D. Verschuren, S. E. Nicholson, T. M. Shanahan, A. Asrat, A.-M. Lezine, and S. W. Grab. African hydroclimatic variability during the last 2000 years. *Quaternary Science Reviews*, 154 :1–22, 2016.

- R. Neukom, N. Steiger, J. J. Gómez-Navarro, J. Wang, and J. P. Werner. No evidence for globally coherent warm and cold periods over the preindustrial common era. *Nature*, 571(7766) :550–554, 2019.
- H. Nguyen, A. Evans, C. Lucas, I. Smith, and B. Timbal. The hadley circulation in reanalyses : Climatology, variability, and change. *Journal of Climate*, 26(10) :3357–3376, 2013.
- H. Nguyen, C. Lucas, A. Evans, B. Timbal, and L. Hanson. Expansion of the southern hemisphere hadley cell in response to greenhouse gas forcing. *Journal of Climate*, 28(20) :8067–8077, 2015.
- K. Nieminen, J. Immanen, M. Laxell, L. Kauppinen, P. Tarkowski, K. Dolezal, S. Tähtiharju, A. Elo, M. Decourteix, K. Ljung, et al. Cytokinin signaling regulates cambial development in poplar. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(50) :20032–20037, 2008.
- J. R. Norris, R. J. Allen, A. T. Evan, M. D. Zelinka, C. W. O’Dell, and S. A. Klein. Evidence for climate change in the satellite cloud record. *Nature*, 536(7614) :72–75, 2016.
- O. Ntima. The araucarias. fast growing timber trees of the lowland tropics. no. 3. commonwealth forestry institute. In *Department of Forestry*, page 139. University of Oxford, 1968.
- W. D. Nugroho, S. Nakaba, Y. Yamagishi, S. Begum, S. N. Marsoem, J.-H. Ko, H.-O. Jin, and R. Funada. Gibberellin mediates the development of gelatinous fibres in the tension wood of inclined acacia mangium seedlings. *Annals of botany*, 112(7) :1321–1329, 2013.
- W. Oberhuber, I. Swidrak, D. Pirkebner, and A. Gruber. Temporal dynamics of nonstructural carbohydrates and xylem growth in pinus sylvestris exposed to drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(8) :1590–1597, 2011.
- N. Obroucheva. Cell elongation as an inseparable component of growth in terrestrial plants. *Russian journal of developmental biology*, 39(1) :13–24, 2008.
- C. Offermann, J. P. Ferrio, J. Holst, R. Grote, R. Siegwolf, Z. Kayler, and A. Gessler. The long way down—are carbon and oxygen isotope signals in the tree ring uncoupled from canopy physiological processes? *Tree Physiology*, 31(10) :1088–1102, 2011.
- C. Ohlendorf, M. Fey, J. Massaferrero, T. Habertzettl, C. Laprida, A. Lücke, N. Maidana, C. Mayr, M. Oehlerich, J. R. Mercau, et al. Late holocene hydrology inferred from lacustrine sediments of laguna cháltel (southeastern argentina). *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 411 :229–248, 2014.
- Y. Oribe, R. Funada, M. Shibagaki, and T. Kubo. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer abies sachalinensis (schmidt) masters. *Planta*, 212(5) :684–691, 2001.
- Y. Oribe, R. Funada, and T. Kubo. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of abies sachalinensis (schmidt) masters. *Trees*, 17(3) :185–192, 2003.
- R. Page. Dating episodes of faulting from tree rings : effects of the 1958 rupture of the fairweather fault on tree growth. *Geological Society of America Bulletin*, 81(10) :3085–3094, 1970.
- S. Payette and L. Filion. *La dendroécologie : Principes, méthodes et applications*. Presses de l’Université Laval, 2018.
- T. Penchenat, F. Vimeux, V. Daux, O. Cattani, M. Viale, R. Villalba, A. Srur, and C. Outrequin. Isotopic equilibrium between precipitation and water vapor in northern patagonia and its consequences on  $\delta^{18}\text{O}$  cellulose estimate. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 125(3) :e2019JG005418, 2020.
- T. Penchenat, V. Daux, I. Mundo, M. Pierre, M. Stievenard, A. Srur, L. Andreu-Hayles, and R. Villalba. Tree-ring isotopes from araucaria araucana as useful proxies for climate reconstructions. *Dendrochronologia*, 74 :125979, 2022.

- J. Peñuelas, J. Hunt, R. Ogaya, and A. Jump. Twentieth century changes of tree-ring  $\delta^{13}C$  at the southern range-edge of *fagus sylvatica* : increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology*, 14(5) : 1076–1088, 2008.
- J. Peñuelas, J. G. Canadell, and R. Ogaya. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4) :597–608, 2011.
- A. Perone, F. Lombardi, M. Marchetti, R. Tognetti, and B. Lasserre. Evidence of solar activity and el niño signals in tree rings of *araucaria araucana* and *a. angustifolia* in south america. *Global and Planetary Change*, 145 :1–10, 2016.
- R. C. Pettersen. The chemical composition of wood. *The chemistry of solid wood*, 207 :57–126, 1984.
- P. E. Pinto, J.-D. Bontemps, J.-C. Pierrat, T. Franceschini, P. Gellhaye, J.-C. Gégout, and J.-M. Leban. Investigating the possible impact of atmospheric  $CO_2$  increase on *araucaria araucana* wood density. *European journal of forest research*, 135(2) :389–401, 2016.
- P. J. Polissar and K. H. Freeman. Effects of aridity and vegetation on plant-wax  $\delta d$  in modern lake sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74(20) :5785–5797, 2010.
- L. M. Polvani, D. W. Waugh, G. J. Correa, and S.-W. Son. Stratospheric ozone depletion : The main driver of twentieth-century atmospheric circulation changes in the southern hemisphere. *Journal of Climate*, 24(3) :795–812, 2011.
- F. J. Ponce, B. A. María, R. J. Oscar, and M. Oscar. Late quaternary palaeoenvironmental change in western staaten island (54.5 s, 64 w), fuegian archipelago. *Quaternary International*, 233(2) :89–100, 2011.
- G. Poveda, P. R. Waylen, and R. S. Pulwarty. Annual and inter-annual variability of the present climate in northern south america and southern mesoamerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 234(1) :3–27, 2006.
- P. Prislan, U. Schmitt, G. Koch, J. Gričar, and K. Čufar. Seasonal ultrastructural changes in the cambial zone of beech (*fagus sylvatica*) grown at two different altitudes. *Iawa Journal*, 32(4) :443–459, 2011.
- W. J. Randel and F. Wu. Cooling of the arctic and antarctic polar stratospheres due to ozone depletion. *Journal of Climate*, 12(5) :1467–1479, 1999.
- C. Rathgeber. *ECOPHYSIOLOGY OF TREE-RING FORMATION : CONCEPTS, METHODS AND APPLICATIONS*. PhD thesis, Université de Lorraine (Nancy), 2019.
- D. Reisen, N. Leborgne-Castel, C. Özalp, F. Chaumont, and F. Marty. Expression of a cauliflower tonoplast aquaporin tagged with gfp in tobacco suspension cells correlates with an increase in cell size. *Plant molecular biology*, 52(2) :387–400, 2003.
- P. Ren, S. Rossi, J. Gricar, E. Liang, and K. Cufar. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *juniperus przewalskii* on the north-eastern tibetan plateau? *Annals of Botany*, 115(4) :629–639, 2015.
- L. Resman, G. Howe, D. Jonsen, M. Englund, N. Druart, J. Schrader, H. Antti, J. Skinner, A. Sjödin, T. Chen, et al. Components acting downstream of short day perception regulate differential cessation of cambial activity and associated responses in early and late clones of hybrid poplar. *Plant Physiology*, 154(3) :1294–1303, 2010.
- E. Rignot, J. Mouginot, B. Scheuchl, M. Van Den Broeke, M. J. Van Wessem, and M. Morlighem. Four decades of antarctic ice sheet mass balance from 1979–2017. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(4) :1095–1103, 2019.

- K. T. Rinne, N. J. Loader, V. R. Switsur, and J. S. Waterhouse. 400-year may–august precipitation reconstruction for southern england using oxygen isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 60 :13–25, 2013.
- J. S. Roden and G. D. Farquhar. A controlled test of the dual-isotope approach for the interpretation of stable carbon and oxygen isotope ratio variation in tree rings. *Tree Physiology*, 32(4) :490–503, 2012.
- M. Rodríguez-Catón, R. Villalba, M. Morales, and A. Srur. Influence of droughts on nothofagus pumilio forest decline across northern patagonia, argentina. *Ecosphere*, 7(7) :e01390, 2016.
- S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, H. Morin, A. Saracino, R. Motta, and M. Borghetti. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New phytologist*, 170(2) :301–310, 2006.
- S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, and V. Carraro. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152(1) :1–12, 2007.
- S. Rossi, A. Deslauriers, J. Gričar, J.-W. Seo, C. B. Rathgeber, T. Anfodillo, H. Morin, T. Levanić, P. Oven, and R. Jalkanen. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6) :696–707, 2008.
- S. Rossi, M.-J. Girard, and H. Morin. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global change biology*, 20(7) :2261–2271, 2014.
- S. Rossi, T. Anfodillo, K. Čufar, H. E. Cuny, A. Deslauriers, P. Fonti, D. Frank, J. Gričar, A. Gruber, J.-G. Huang, et al. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the northern hemisphere. *Global Change Biology*, 22(11) :3804–3813, 2016.
- A. Rossmann, M. Butzenlechner, and H.-L. Schmidt. Evidence for a nonstatistical carbon isotope distribution in natural glucose. *Plant Physiology*, 96(2) :609–614, 1991.
- Y. Rothfuss and M. Javaux. Reviews and syntheses : Isotopic approaches to quantify root water uptake : a review and comparison of methods. *Biogeosciences*, 14(8) :2199–2224, 2017.
- A. Rouillard, G. Skrzypek, C. Turney, S. Dogramaci, Q. Hua, A. Zawadzki, J. Reeves, P. Greenwood, A. O'Donnell, and P. Grierson. Evidence for extreme floods in arid subtropical north-west australia during the little ice age chronozone (ce 1400–1850). *Quaternary Science Reviews*, 144 :107–122, 2016.
- R. M. Rowell, R. Pettersen, J. S. Han, J. S. Rowell, and M. A. Tshabalala. Cell wall chemistry. *Handbook of wood chemistry and wood composites*, 2 :33–72, 2005.
- V. Rozas, C. Le Quesne, M. Rojas-Badilla, Á. González-Reyes, S. Donoso, and J. M. Olano. Climatic cues for secondary growth and cone production are sex-dependent in the long-lived dioecious conifer *araucaria araucana*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 274 :132–143, 2019.
- M. Rubino, D. Etheridge, C. Trudinger, C. Allison, M. Battle, R. Langenfelds, L. Steele, M. Curran, M. Bender, J. White, et al. A revised 1000 year atmospheric  $\delta^{13}\text{C}$ -co<sub>2</sub> record from law dome and south pole, antarctica. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 118(15) : 8482–8499, 2013.
- S. W. Running. Environmental control of leaf water conductance in conifers. *Canadian Journal of Forest Research*, 6(1) :104–112, 1976.
- R. Salmon, I. M. Held, J. Fields, and J.-L. Thiffeault. The general circulation of the atmosphere : 2000 program in geophysical fluid dynamics. 2001.
- G. Sangüesa-Barreda, R. Villalba, V. Rozas, D. A. Christie, and J. M. Olano. Detecting nothofagus pumilio growth reductions induced by past spring frosts at the northern patagonian andes. *Frontiers in plant science*, page 1413, 2019.

- B. D. Santer, R. Sausen, T. Wigley, J. S. Boyle, K. AchutaRao, C. Doutriaux, J. Hansen, G. Meehl, E. Roeckner, R. Ruedy, et al. Behavior of tropopause height and atmospheric temperature in models, reanalyses, and observations : Decadal changes. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 108(D1) :ACL-1, 2003.
- K. V. Sarkanen and C. H. Ludwig. *Lignins. Occurrence, formation, structure, and reactions*. 1971.
- D. Sarris, R. Siegwolf, and C. Körner. Inter-and intra-annual stable carbon and oxygen isotope signals in response to drought in mediterranean pines. *Agricultural and Forest Meteorology*, 168 :59–68, 2013.
- M. Saurer, K. Aellen, and R. Siegwolf. Correlating  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  in cellulose of trees. *Plant, Cell & Environment*, 20(12) :1543–1550, 1997a.
- M. Saurer, S. Borella, and M. Leuenberger.  $\delta^{18}\text{O}$  of tree rings of beech (*fagus silvatica*) as a record of  $\delta^{18}\text{O}$  of the growing season precipitation. *Tellus B : Chemical and Physical Meteorology*, 49(1) :80–92, 1997b.
- M. Saurer, R. T. Siegwolf, and F. H. Schweingruber. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*, 10(12) :2109–2120, 2004.
- J. Scheff and D. Frierson. Twenty-first-century multimodel subtropical precipitation declines are mostly midlatitude shifts. *Journal of Climate*, 25(12) :4330–4347, 2012.
- Y. Scheidegger, M. Saurer, M. Bahn, and R. Siegwolf. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity : a conceptual model. *Oecologia*, 125(3) :350–357, 2000.
- H. V. Scheller and P. Ulvskov. Hemicelluloses. *Annual review of plant biology*, 61 :263–289, 2010.
- H. J. Schenk. The shallowest possible water extraction profile : a null model for global root distributions. *Vadose Zone Journal*, 7(3) :1119–1124, 2008.
- D. Scheuring, C. Löffke, F. Krüger, M. Kittelmann, A. Eisa, L. Hughes, R. S. Smith, C. Hawes, K. Schumacher, and J. Kleine-Vehn. Actin-dependent vacuolar occupancy of the cell determines auxin-induced growth repression. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(2) :452–457, 2016.
- D. Schimpf, R. Kilian, A. Kronz, K. Simon, C. Spötl, G. Wörner, M. Deininger, and A. Mangini. The significance of chemical, isotopic, and detrital components in three coeval stalagmites from the superhumid southernmost andes (53 s) as high-resolution palaeo-climate proxies. *Quaternary Science Reviews*, 30(3-4) :443–459, 2011.
- P. Schopfer. Biomechanics of plant growth. *American journal of botany*, 93(10) :1415–1425, 2006.
- J. Schrader, K. Baba, S. May, K. Palme, M. Bennett, R. Bhalerao, and G. Sandberg. Polar auxin transport in the wood-forming tissues of hybrid aspen is under simultaneous control of developmental and environmental signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(17) :10096–10101, 2003.
- E. Schulman. *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, 1956.
- F. H. Schweingruber. Abrupt growth changes in conifers. *IAWA Journal*, 7(4) :277–283, 1986.
- F. H. Schweingruber. *Tree rings and environment dendroecology*. Paul Haupt, 1996.
- F. H. Schweingruber. *Tree rings : basics and applications of dendrochronology*. Springer Science & Business Media, 2012.



- F. H. Schweingruber, D. Eckstein, F. Serre-Bachet, O. U. Bräker, et al. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 8 :9–38, 1990.
- D. J. Seidel and W. J. Randel. Recent widening of the tropical belt : Evidence from tropopause observations. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 112(D20), 2007.
- D. J. Seidel, Q. Fu, W. J. Randel, and T. J. Reichler. Widening of the tropical belt in a changing climate. *Nature geoscience*, 1(1) :21–24, 2008.
- M. N. Serra, M. L. García, N. Maidana, G. Villarosa, A. Lami, and J. Massaferrero. Little ice age to present paleoenvironmental reconstruction based on multiproxy analyses from nahuel huapi lake (patagonia, argentina). *Ameghiniana*, 53(1) :58–73, 2016.
- R. Serrano-Notivoli, E. Tejedor, P. Sarricolea, O. Meseguer-Ruiz, M. Vuille, M. Fuentealba, and M. de Luis. Hydroclimatic variability in santiago (chile) since the 16th century. *International Journal of Climatology*, 41 :E2015–E2030, 2021.
- H. Setoguchi, T. Asakawa Osawa, J.-C. Pintaud, T. Jaffré, and J.-M. Veillon. Phylogenetic relationships within araucariaceae based on rbcl gene sequences. *American journal of botany*, 85(11) :1507–1516, 1998.
- C. Shi, V. Masson-Delmotte, C. Risi, T. Eglin, M. Stievenard, M. Pierre, X. Wang, J. Gao, F.-M. Breon, Q.-B. Zhang, et al. Sampling strategy and climatic implications of tree-ring stable isotopes on the southeast tibetan plateau. *Earth and Planetary Science Letters*, 301 (1-2) :307–316, 2011.
- L. C. Silva and M. Anand. Probing for the influence of atmospheric co2 and climate change on forest ecosystems across biomes. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1) :83–92, 2013.
- S. Simard, A. Giovannelli, K. Treydte, M. L. Traversi, G. M. King, D. Frank, and P. Fonti. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. *Tree Physiology*, 33(9) :913–923, 2013.
- A. Simic, R. Fernandes, and S. Wang. Assessing the impact of leaf area index on evapotranspiration and groundwater recharge across a shallow water region for diverse land cover and soil properties. *J. Water Resour. Hydraul. Eng.*, 3 :60–73, 2014.
- F. Sitbon, S. Hennion, C. A. Little, and B. Sundberg. Enhanced ethylene production and peroxidase activity in iaa-overproducing transgenic tobacco plants is associated with increased lignin content and altered lignin composition. *Plant Science*, 141(2) :165–173, 1999.
- J. Slawinska and A. Robock. Impact of volcanic eruptions on decadal to centennial fluctuations of arctic sea ice extent during the last millennium and on initiation of the little ice age. *Journal of Climate*, 31(6) :2145–2167, 2018.
- R. B. Smith and J. P. Evans. Orographic precipitation and water vapor fractionation over the southern andes. *Journal of Hydrometeorology*, 8(1) :3–19, 2007.
- C. Somerville. Cellulose synthesis in higher plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 22 :53–78, 2006.
- S.-W. Son, E. Gerber, J. Perlwitz, L. M. Polvani, N. Gillett, K.-H. Seo, V. Eyring, T. Shepherd, D. Waugh, H. Akiyoshi, et al. Impact of stratospheric ozone on southern hemisphere circulation change : A multimodel assessment. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 115(D3), 2010.
- C. Sorce, A. Giovannelli, L. Sebastiani, and T. Anfodillo. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. *Plant cell reports*, 32(6) :885–898, 2013.
- P. T. Soulé and P. A. Knapp. Radial growth rate increases in naturally occurring ponderosa pine trees : a late-20th century co2 fertilization effect? *New Phytologist*, 171(2) :379–390, 2006.

- T. Speck and I. Burgert. Plant stems : functional design and mechanics. *Annual review of materials research*, 41 :169–193, 2011.
- J. S. Sperry, U. G. Hacke, and J. Pittermann. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American journal of botany*, 93(10) :1490–1500, 2006.
- M. Sprenger, H. Leistert, K. Gimbel, and M. Weiler. Illuminating hydrological processes at the soil-vegetation-atmosphere interface with water stable isotopes. *Reviews of Geophysics*, 54 (3) :674–704, 2016.
- P. W. Staten, J. J. Rutz, T. Reichler, and J. Lu. Breaking down the tropospheric circulation response by forcing. *Climate dynamics*, 39(9) :2361–2375, 2012.
- P. W. Staten, J. Lu, K. M. Grise, S. M. Davis, and T. Birner. Re-examining tropical expansion. *Nature Climate Change*, 8(9) :768–775, 2018.
- V. Stefenon, O. Gailing, and R. Finkeldey. Phylogenetic relationship within genus araucaria (araucariaceae) assessed by means of aflp fingerprints. *Silvae Genetica*, 55(2) :45–51, 2006.
- L. A. Stern and P. M. Blisniuk. Stable isotope composition of precipitation across the southern patagonian andes. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 107(D23) :ACL–3, 2002.
- L. Sternberg and P. F. V. Ellsworth. Divergent biochemical fractionation, not convergent temperature, explains cellulose oxygen isotope enrichment across latitudes. *PloS one*, 6(11) : e28040, 2011.
- L. D. S. Sternberg, M. J. Deniro, and R. A. Savidge. Oxygen isotope exchange between metabolites and water during biochemical reactions leading to cellulose synthesis. *Plant Physiology*, 82(2) :423–427, 1986.
- R. A. Stockey. Jurassic araucarian cone from southern england. *Palaeontology*, 23 :657–666, 1980.
- R. A. Stockey. Antarctic and gondwana conifers. In *Antarctic paleobiology*, pages 179–191. Springer, 1990.
- M. L. Suarez, R. Villalba, I. A. Mundo, and N. Schroeder. Sensitivity of nothofagus dombeyi tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern patagonia, argentina. *Trees*, 29(4) :1053–1067, 2015.
- B. Sundberg and C. Uggla. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in pinus sylvestris. *Physiologia Plantarum*, 104(1) :22–29, 1998.
- H. S. Sundqvist, K. Holmgren, J. Fohlmeister, Q. Zhang, M. B. Matthews, C. Spötl, and H. Körnich. Evidence of a large cooling between 1690 and 1740 ad in southern africa. *Scientific Reports*, 3(1) :1–6, 2013.
- J. M. Suttie, S. G. Reynolds, and C. Batello. *Grasslands of the World*, volume 34. Food & Agriculture Org., 2005.
- P. Szejner, T. Clute, E. Anderson, M. N. Evans, and J. Hu. Reduction in lumen area is associated with the  $\delta^{18}\text{O}$  exchange between sugars and source water during cellulose synthesis. *New Phytologist*, 226(6) :1583–1593, 2020.
- L. Taiz and E. Zeiger. Plant physiology, 2nd. Ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pages 111–143, 1998.
- L. Taiz, E. Zeiger, I. M. Møller, A. Murphy, et al. *Plant physiology and development*. Number Ed. 6. Sinauer Associates Incorporated, 2015.
- N. F. Tandon and M. A. Cane. Which way will the circulation shift in a changing climate? possible nonlinearity of extratropical cloud feedbacks. *Climate Dynamics*, 48(11) :3759–3777, 2017.

- L. Tao, Y. Hu, and J. Liu. Anthropogenic forcing on the hadley circulation in cmip5 simulations. *Climate dynamics*, 46(9) :3337–3350, 2016.
- G. Tcherkez, G. Farquhar, F. Badeck, and J. Ghashghaie. Theoretical considerations about carbon isotope distribution in glucose of c3 plants. *Functional Plant Biology*, 31(9) :857–877, 2004.
- G. Tcherkez, J. Ghashghaie, and H. Griffiths. Methods for improving the visualization and deconvolution of isotopic signals. *Plant, Cell & Environment*, 30(8) :887–891, 2007.
- O. Tetens. Uber einige meteorologische begriffe. *Z. geophys*, 6 :297–309, 1930.
- D. W. Thompson and S. Solomon. Interpretation of recent southern hemisphere climate change. *Science*, 296(5569) :895–899, 2002.
- D. W. Thompson, J. M. Wallace, and G. C. Hegerl. Annular modes in the extratropical circulation. part ii : Trends. *Journal of climate*, 13(5) :1018–1036, 2000.
- D. W. Thompson, S. Solomon, P. J. Kushner, M. H. England, K. M. Grise, and D. J. Karoly. Signatures of the antarctic ozone hole in southern hemisphere surface climate change. *Nature geoscience*, 4(11) :741–749, 2011.
- J. Tibby, J. Tyler, and C. Barr. Post little ice age drying of eastern australia conflates understanding of early settlement impacts. *Quaternary Science Reviews*, 202 :45–52, 2018.
- J. R. Toggweiler and J. Russell. Ocean circulation in a warming climate. *Nature*, 451(7176) :286–288, 2008.
- J. R. Toggweiler, J. L. Russell, and S. R. Carson. Midlatitude westerlies, atmospheric co2, and climate change during the ice ages. *Paleoceanography*, 21(2), 2006.
- R. Tognetti, F. Lombardi, B. Lasserre, G. Battipaglia, M. Saurer, P. Cherubini, and M. Marchetti. Tree-ring responses in araucaria araucana to two major eruptions of lonquimay volcano (chile). *Trees*, 26(6) :1805–1819, 2012.
- K. E. Trenberth, P. D. Jones, P. Ambenje, R. Bojariu, D. Easterling, A. K. Tank, D. Parker, F. Rahimzadeh, J. A. Renwick, M. Rusticucci, et al. Observations : surface and atmospheric climate change. In *Climate Change 2007 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group 1 to the 4th Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 2007.
- H. Tuominen, L. Puech, S. Fink, and B. Sundberg. A radial concentration gradient of indole-3-acetic acid is related to secondary xylem development in hybrid aspen. *Plant Physiology*, 115(2) :577–585, 1997.
- P. Tyson, W. Karlen, K. Holmgren, and G. Heiss. The little ice age and medieval warming in south africa. *South African Journal of Science*, 96(3), 2000.
- C. Ugglá, T. Moritz, G. Sandberg, and B. Sundberg. Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proceedings of the national academy of sciences*, 93(17) :9282–9286, 1996.
- C. Ugglá, E. J. Mellerowicz, and B. Sundberg. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in scots pine by positional signaling. *Plant Physiology*, 117(1) :113–121, 1998.
- C. Ugglá, E. Magel, T. Moritz, and B. Sundberg. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in scots pine. *Plant physiology*, 125(4) :2029–2039, 2001.
- R. Urrutia-Jalabert, Y. Malhi, J. Barichivich, A. Lara, A. Delgado-Huertas, C. G. Rodríguez, and E. Cuq. Increased water use efficiency but contrasting tree growth patterns in fitz-roya cupressoides forests of southern chile during recent decades. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 120(12) :2505–2524, 2015c.

- R. Ursache, K. Nieminen, and Y. Helariutta. Genetic and hormonal regulation of cambial development. *Physiologia Plantarum*, 147(1) :36–45, 2013.
- G. K. Vallis, P. Zurita-Gotor, C. Cairns, and J. Kidston. Response of the large-scale structure of the atmosphere to global warming. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 141(690) :1479–1501, 2015.
- A. J. van Bel. Transport phloem : low profile, high impact, 2003.
- S. Van Bellen, D. Mauquoy, P. D. Hughes, T. P. Roland, T. J. Daley, N. J. Loader, F. A. Street-Perrott, E. M. Rice, V. A. Pancotto, and R. J. Payne. Late-holocene climate dynamics recorded in the peat bogs of tierra del fuego, south america. *The Holocene*, 26(3) :489–501, 2016.
- T. T. Veblen. Regeneration patterns in araucaria araucana forests in chile. *Journal of Biogeography*, pages 11–28, 1982.
- T. T. Veblen. The ecology of the conifers of southern south america. *Ecology of the southern conifers*, pages 120–155, 1995.
- T. T. Veblen, T. Kitzberger, E. Raffaele, and D. C. Lorenz. Fire history and vegetation changes in northern patagonia, argentina. In *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*, pages 265–295. Springer, 2003.
- T. T. Veblen, T. Kitzberger, E. Raffaele, M. Mermoz, M. E. González, J. S. Sibold, and A. Holz. The historical range of variability of fires in the andean–patagonian nothofagus forest region. *International Journal of Wildland Fire*, 17(6) :724–741, 2008.
- J.-M. Veillon. Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre araucaria. *Candollea*, 35(2) :609–640, 1980.
- E. S. Vettese, R. Villalba, I. A. O. Ibáñez, and P. L. Peri. Tree-growth variations of nothofagus antarctica related to climate and land use changes in southern patagonia, argentina. In *Latin American Dendroecology*, pages 331–354. Springer, 2020.
- M. Viale, E. Bianchi, L. Cara, L. E. Ruiz, R. Villalba, P. Pitte, M. Masiokas, J. Rivera, and L. Zalazar. Contrasting climates at both sides of the andes in argentina and chile. *Frontiers in Environmental Science*, 7 :69, 2019.
- S. M. Vicente-Serrano, S. Beguería, and J. I. López-Moreno. A multiscalar drought index sensitive to global warming : the standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of climate*, 23(7) :1696–1718, 2010.
- I. Vilanova, P. Moreno, C. Miranda, and R. Villa-Martínez. The last glacial termination in the coyhaique sector of central patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 224 :105976, 2019.
- R. Villalba. Climatic fluctuations in northern patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quaternary Research*, 34(3) :346–360, 1990.
- R. Villalba. Tree-ring and glacial evidence for the medieval warm epoch and the little ice age in southern south america. In *The Medieval Warm Period*, pages 183–197. Springer, 1994.
- R. Villalba. Geographical variations in tree-growth responses to climate in the southern andes. *Los climas cuaternarios en América del Sur*, pages 307–318, 1995.
- R. Villalba and T. T. Veblen. A tree-ring record of dry spring-wet summer events in the forest-steppe ecotone, northern patagonia, argentina. *Tree Rings, Environment and Humanity*, 107 :116, 1996.
- R. Villalba, J. Boninsegna, and D. Cobos. A tree-ring reconstruction of summer temperature between ad 1500 and 1974 in western argentina. In *Third International Conference of the Southern Hemisphere Meteorology and Oceanography*, Buenos Aires, 1989.

- R. Villalba, J. C. Leiva, S. Rubulls, J. Suarez, and L. Lenzano. Climate, tree-ring, and glacial fluctuations in the rio frias valley, rio negro, argentina. *Arctic and Alpine Research*, 22(3) : 215–232, 1990.
- R. Villalba, J. A. Boninsegna, A. Lara, T. T. Veblen, F. A. Roig, J.-C. Aravena, and A. Ripalta. Interdecadal climatic variations in millennial temperature reconstructions from southern south america. In *Climatic variations and forcing mechanisms of the last 2000 years*, pages 161–189. Springer, 1996.
- R. Villalba, J. A. Boninsegna, T. T. Veblen, A. Schmelter, and S. Rubulis. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the andes of northern patagonia. In *Climatic change at high elevation sites*, pages 193–222. Springer, 1997.
- R. Villalba, E. R. Cook, G. C. Jacoby, R. D. D’Arrigo, T. T. Veblen, and P. D. Jones. Tree-ring based reconstructions of northern patagonia precipitation since ad 1600. *The Holocene*, 8 (6) :659–674, 1998.
- R. Villalba, A. Lara, J. A. Boninsegna, M. Masiokas, S. Delgado, J. C. Aravena, F. A. Roig, A. Schmelter, A. Wolodarsky, and A. Ripalta. Large-scale temperature changes across the southern andes : 20th-century variations in the context of the past 400 years. In *Climate variability and change in high elevation regions : Past, present & future*, pages 177–232. Springer, 2003.
- R. Villalba, B. H. Luckman, J. Boninsegna, R. D. D’Arrigo, A. Lara, J. Villanueva-Diaz, M. Masiokas, J. Argollo, C. Soliz, C. LeQuesne, et al. Dendroclimatology from regional to continental scales : Understanding regional processes to reconstruct large-scale climatic variations across the western americas. In *Dendroclimatology*, pages 175–227. Springer, 2011.
- R. Villalba, A. Lara, M. H. Masiokas, R. Urrutia, B. H. Luckman, G. J. Marshall, I. A. Mundo, D. A. Christie, E. R. Cook, R. Neukom, et al. Unusual southern hemisphere tree growth patterns induced by changes in the southern annular mode. *Nature geoscience*, 5(11) : 793–798, 2012.
- J. Villamayor, M. Khodri, R. Villalba, and V. Daux. Causes of the long-term variability of southwestern south america precipitation in the ips1-cm6a-lr model. *Climate Dynamics*, 57 (9) :2391–2414, 2021.
- F. Vimeux, R. Gallaire, S. Bony, G. Hoffmann, and J. C. Chiang. What are the climate controls on  $\delta d$  in precipitation in the zongo valley (bolivia)? implications for the illimani ice core interpretation. *Earth and Planetary Science Letters*, 240(2) :205–220, 2005.
- F. Vimeux, G. Tremoy, C. Risi, and R. Gallaire. A strong control of the south american seesaw on the intra-seasonal variability of the isotopic composition of precipitation in the bolivian andes. *Earth and Planetary Science Letters*, 307(1-2) :47–58, 2011.
- Y. Vitasse, A. Lenz, and C. Körner. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. *Frontiers in Plant Science*, 5 :541, 2014.
- N. Waldmann, D. Ariztegui, F. S. Anselmetti, J. A. Austin Jr, C. M. Moy, C. Stern, C. Recasens, and R. B. Dunbar. Holocene climatic fluctuations and positioning of the southern hemisphere westerlies in tierra del fuego (54 s), patagonia. *Journal of Quaternary Science*, 25(7) :1063–1075, 2010.
- C. Wang, C. Deser, J.-Y. Yu, P. DiNezio, and A. Clement. El niño and southern oscillation (enso) : a review. *Coral reefs of the eastern tropical Pacific*, pages 85–106, 2017.
- W. Wang, X. Liu, W. An, G. Xu, and X. Zeng. Increased intrinsic water-use efficiency during a period with persistent decreased tree radial growth in northwestern china : Causes and implications. *Forest Ecology and Management*, 275 :14–22, 2012.

- X.-F. Wang, D. Yakir, and M. Avishai. Non-climatic variations in the oxygen isotopic compositions of plants. *Global Change Biology*, 4(8) :835–849, 1998.
- D. W. Waugh, W. J. Randel, S. Pawson, P. A. Newman, and E. R. Nash. Persistence of the lower stratospheric polar vortices. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 104(D22) : 27191–27201, 1999.
- M. Wegehenkel. Estimating of the impact of land use changes using the conceptual hydrological model theseus—a case study. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, 27(9-10) : 631–640, 2002.
- S. E. Weise, A. P. Weber, and T. D. Sharkey. Maltose is the major form of carbon exported from the chloroplast at night. *Planta*, 218(3) :474–482, 2004.
- A. Weitner, J.-L. Dupouey, Y. Lefevre, N. Bréda, V. Badeau, A. Ferhi, A. Duquesnay, and A. Thimonier. Roles of soil chemistry and water availability in site-related  $\delta^{13}\text{C}$  variations in french beech forests. *Tree physiology*, 27(7) :1043–1051, 2007.
- R. Wershaw, I. Friedman, S. Heller, and P. Frank. Hydrogen isotopic fractionation of water passing through trees. *Advanced in Organic Geochemistry*, pages 55–67, 1966.
- T. M. Wigley, K. R. Briffa, and P. D. Jones. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 23(2) :201–213, 1984.
- N. Williams, M. Rieradevall, D. A. Suárez, A. Rizzo, R. Daga, S. R. Guevara, and M. A. Arribère. Chironomids as indicators of natural and human impacts in a 700-yr record from the northern patagonian andes. *Quaternary research*, 86(2) :120–132, 2016.
- A. Wilson and M. Grinsted.  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  in cellulose and lignin as palaeothermometers. *Nature*, 265 (5590) :133–135, 1977.
- B. F. Wilson. *The Growing Tree*. University of Massachusetts Press, 1970.
- B. F. Wilson. *The Growing Tree*. University of Massachusetts Press, 1984.
- V. Winchester and S. Harrison. Recent oscillations of the san quintin and san rafael glaciers, patagonian chile. *Geografiska Annaler : Series A, Physical Geography*, 78(1) :35–49, 1996.
- S. Winkler. The ‘little ice age’ maximum in the southern alps, new zealand : preliminary results at mueller glacier. *The Holocene*, 10(5) :643–647, 2000.
- C. A. Woodhouse. Artificial neural networks and dendroclimatic reconstructions : an example from the front range, colorado, usa. *The Holocene*, 9(5) :521–529, 1999.
- E. J. Woodley, N. J. Loader, D. McCarroll, G. H. Young, I. Robertson, T. H. Heaton, M. H. Gagen, and J. O. Warham. High-temperature pyrolysis/gas chromatography/isotope ratio mass spectrometry : simultaneous measurement of the stable isotopes of oxygen and carbon in cellulose. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 26(2) :109–114, 2012.
- D. Yakir and M. J. DeNiro. Oxygen and hydrogen isotope fractionation during cellulose metabolism in lemna gibba l. *Plant Physiology*, 93(1) :325–332, 1990.
- R. Yamamoto, S. Fujioka, T. Demura, S. Takatsuto, S. Yoshida, and H. Fukuda. Brassinosteroid levels increase drastically prior to morphogenesis of tracheary elements. *Plant Physiology*, 125(2) :556–563, 2001.
- H. Yang, G. Lohmann, W. Wei, M. Dima, M. Ionita, and J. Liu. Intensification and poleward shift of subtropical western boundary currents in a warming climate. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 121(7) :4928–4945, 2016.
- H. Yang, G. Lohmann, J. Lu, E. J. Gowan, X. Shi, J. Liu, and Q. Wang. Tropical expansion driven by poleward advancing midlatitude meridional temperature gradients. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 125(16) :e2020JD033158, 2020.

- J. H. Yin. A consistent poleward shift of the storm tracks in simulations of 21st century climate. *Geophysical Research Letters*, 32(18), 2005.
- G. H. Young, N. J. Loader, and D. McCarroll. A large scale comparative study of stable carbon isotope ratios determined using on-line combustion and low-temperature pyrolysis techniques. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 300(1-4) :23–28, 2011.
- Y. Yurtsever. Worldwide survey of stable isotopes in precipitation. *Rep. Sect. Isotope Hydrol., IAEA*, 1975.
- A. Zeileis, F. Leisch, K. Hornik, and C. Kleiber. strucchange : An r package for testing for structural change in linear regression models. *Journal of statistical software*, 7 :1–38, 2002.
- A. Zeileis, C. Kleiber, W. Krämer, and K. Hornik. Testing and dating of structural changes in practice. *Computational Statistics & Data Analysis*, 44(1-2) :109–123, 2003.
- Z.-Y. Zhang, D.-Y. Gong, X.-Z. He, Y.-N. Lei, and S.-H. Feng. Statistical reconstruction of the antarctic oscillation index based on multiple proxies. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, 3(5) :283–287, 2010.
- Y. Zhao. Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annual review of plant biology*, 61 :49–64, 2010.
- R. Zhong and Z.-H. Ye. Secondary cell walls : biosynthesis, patterned deposition and transcriptional regulation. *Plant and cell physiology*, 56(2) :195–214, 2015.
- R. Zweifel and F. Sterck. A conceptual tree model explaining legacy effects on stem growth. *Frontiers in Forests and Global Change*, 1 :9, 2018.





# Table des figures

1.1	L'existence des saisons résulte de l'inclinaison ( $23^{\circ}26'$ ) de l'axe de rotation de la Terre par rapport à la perpendiculaire au plan de l'écliptique. « Le mécanisme des saisons », Larousse. [22 janvier 2022] Site : <a href="https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/M%C3%A9canisme-des-saisons">https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/M%C3%A9canisme-des-saisons</a>	
1.2	Circulation atmosphérique de l'hémisphère Sud. [22 janvier 2022] Site : <a href="http://www.astrosurf.com/luxmassesdair.htm">http://www.astrosurf.com/luxmassesdair.htm</a>	16
1.3	Redistribution de l'énergie perçue à l'équateur via la circulation atmosphérique. « La diversité des biotopes mondiaux ». [22 janvier 2022] Site : <a href="http://www.innoverensvt.com/archives/2011/01/01/la-diversite-des-biotopes-mondiaux/">http://www.innoverensvt.com/archives/2011/01/01/la-diversite-des-biotopes-mondiaux/</a>	
1.4	Amplitudes maximales des mouvements de la zone de convergence intertropicale. Document de l'université du Texas, adapté par Gorgues (2006).	18
1.5	Illustration proposée par Fu (2015) de la dynamique de la cellule de Hadley et de sa relation avec les tourbillons dus aux perturbations du champ de pression aux moyennes latitudes : A) en conditions climatiques actuelles et dans le cas d'un réchauffement climatique avec B) un affaiblissement et une expansion de la cellule de Hadley selon de nombreux modèles CMIP3 et CMIP5. La couleur orange illustre le réchauffement dû à l'effet de serre qui augmente la stabilité statique de l'atmosphère et affaiblit le gradient de température de surface entre l'équateur et le pôle.	20
1.6	Déplacement de la branche descendante de la cellule de Hadley vers les pôles, ce qui provoque un déplacement des vents d'Ouest et, par conséquent, des précipitations vers de plus hautes latitudes (Figure par Ricardo Villalba).	21
2.1	Section de feuille. « Coupe d'une feuille », Le dictionnaire visuel. [22 août 2021] Site : <a href="https://infovisual.info/fr/biologie-vegetale/coupe-dune-feuille">https://infovisual.info/fr/biologie-vegetale/coupe-dune-feuille</a>	28
2.2	Représentation schématique d'un chloroplaste. A) Intérieur d'un chloroplaste avec un réseau de thylakoïdes. « La photosynthèse », figure par Chantal Proulx pour Cours Pharmacie. B) Positions des photosystèmes à l'intérieur des membranes des thylakoïdes. « La photosynthèse », Cours Pharmacie. [22 août 2021] Site : <a href="https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html">https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html</a>	28
2.3	Phase claire de la photosynthèse. « La photosynthèse », Cours Pharmacie. [22 août 2021] Site : <a href="https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html">https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html</a>	29

2.4	Phase sombre de la photosynthèse. « La photosynthèse », Cours Pharmacie. [22 août 2021] Site : <a href="https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html">https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/la-photosynthese.html</a> . . . . .	30
2.5	A) Deux monomères de glucose formant un cellobiose. B) Polymère de cellulose. « Structure de la molécule », Polysaccharides alimentaires, cours de Stéphane Bouquet. [14 février 2022] Site : <a href="https://biochim-agro.univ-lille.fr/polysaccharides/co/Contenu11.html">https://biochim-agro.univ-lille.fr/polysaccharides/co/Contenu11.html</a> . . . . .	31
2.6	La théorie de la tension-cohésion de Henry Horatio Dixon (1896). Image retouchée pour le cours « L'architecture hydraulique, la cavitation et l'embolie des plantes » donné par Hervé Cochard et André Granier. [22 août 2021] Site : <a href="https://www.plantes-et-eau.fr/documentation/etats-et-transferts-hydriques-dans-et-a-travers-la-plante/24-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes/58-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes">https://www.plantes-et-eau.fr/documentation/etats-et-transferts-hydriques-dans-et-a-travers-la-plante/24-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes/58-l-architecture-hydraulique-la-cavitation-et-l-embolie-des-plantes</a> . . . . .	33
2.7	Illustration d'une coupe transversale d'un tronc d'arbre. D'après « Le site de référence des passionnés du bois ». [22 août 2021] Site : <a href="https://www.blb-bois.com/dossiers/dico-du-bois/bois-parfait">https://www.blb-bois.com/dossiers/dico-du-bois/bois-parfait</a> . . . . .	35
2.8	Cellules initiales du cambium. D'après « Sciences de la vie pour le CAPES et l'agrégation », 2008, p. 301, Dunod Paris. . . . .	36
2.9	Schématisation de plusieurs divisions cellulaires, les cellules initiales fusiformes du cambium étant représentées par les carrés blancs. A) Avant la division cellulaire. B) Deux divisions périclinales, l'une vers le xylème, l'autre vers le phloème. C) Apparition de deux cellules filles, l'une reste une cellule initiale, l'autre devient une cellule mère du xylème ou du phloème. D) Division anticlinale, les deux cellules filles restent des cellules initiales. . . . .	36
2.10	Structure d'un xylème de résineux. A) Vue au microscope électronique à balayage. « Caractérisation de la morphologie des fibres de bois », par Raphaël Passas, 2008. [22 août 2021] Site : <a href="http://cerig.pagora.grenoble-inp.fr/tutoriel/morphologie-fibres-bois/page04.htm">http://cerig.pagora.grenoble-inp.fr/tutoriel/morphologie-fibres-bois/page04.htm</a> . B) Schéma d'un bois homoxylé. D'après « Tree rings and environment dendroecology », par Schweingruber (1996). . . . .	37
2.11	Structure de la biomasse lignocellulosique (Alonso et al. (2012)) . . . . .	38
2.12	Les différentes étapes de la xylogénèse suivies par une trachéide d'après Cuny and Rathgeber (2014). Les cellules du parenchyme connaissent le même développement excepté l'apoptose dans un premier temps. . . . .	40
2.13	Représentation schématique des différentes cellules du phloème. D'après « Atlas of plant and animal histology », Dpt. of Functional Biology and Health Sciences, Faculty of Biology, University of Vigo. Spain. (22 août 2021). Site : <a href="https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/1-vegetal/guiada_v_conductores.php">https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/1-vegetal/guiada_v_conductores.php</a> . . . . .	40

2.14	Modèle proposé par <a href="#">Buttò et al. (2020)</a> de distribution relative des auxines (ici IAA) cytokinines (CKs), gibbérellines (GAs) à travers les zones de développement, ainsi que les étapes pendant lesquelles chaque hormone végétale est impliquée (BRs : brassinostéroïdes, SLs : strigolactones, ABA : acide ascorbique, PAs : polyamines). Les cellules cambiales (DCCs) se divisent et se différencient en une cellule mère du phloème (PM) ou une cellule mère du xylème (XM). La cellule mère du phloème se différencie en cellules du phloème (Ps), tandis que la cellule mère du xylème se différencie en cellules du xylème (XM). Ces dernières s'agrandissent (XE), subissent un dépôt de paroi secondaire et une lignification (XSWD), pour enfin devenir des cellules matures (X). Chaque maximum hormonal est indiqué par la ligne pointillée rouge. L'image est une simplification des modèles spatiaux observés ( <a href="#">Björklund et al., 2007</a> ; <a href="#">Immanen et al., 2016</a> ; <a href="#">Israelsson et al., 2005</a> ; <a href="#">Schrader et al., 2003</a> ; <a href="#">Uggla et al., 2001, 1998, 1996</a> ). . . . .	42
2.15	Structure typique des cernes de croissance généralement observée chez les conifères avec une diminution de la taille des cellules et une augmentation de la densité au cours de la période estivale ( <a href="#">Cuny et al., 2014</a> ). . . . .	45
3.1	Concentration de CO <sub>2</sub> atmosphérique et valeurs atmosphériques de $\delta^{13}\text{C}$ A) entre 1000 et 2012 et B) entre 1840 et 2012 ( <a href="#">Rubino et al., 2013</a> ). . . . .	50
3.2	Fractionnements des isotopes du carbone au niveau des feuilles et les différents facteurs environnementaux influençant ces fractionnements ( <a href="#">McCarroll and Loader, 2004</a> ). . . . .	52
3.3	Synthèse de l'amidon et du saccharose A) le jour, B) la nuit. [16 février 2022] Site : <a href="https://rnbio.sorbonne-universite.fr/physio_veg_photosynthese_20_cellule_3">https://rnbio.sorbonne-universite.fr/physio_veg_photosynthese_20_cellule_3</a> .	53
3.4	Fractionnements des isotopes de l'oxygène avant leur fixation dans la cellulose ( <a href="#">McCarroll and Loader, 2004</a> ). . . . .	56
4.1	Représentation de l'écoulement atmosphérique de basse altitude (à environ 1,5 km d'altitude de la surface) autour de la cordillère des Andes, ainsi que les principales caractéristiques climatiques de l'Amérique du Sud ( <a href="#">Garreaud, 2009</a> ). . . . .	64
4.2	Carte de la classification climatique de Köppen-Geiger à une résolution de 1 km pour l'Amérique du Sud ( <a href="#">Beck et al., 2018</a> ). . . . .	64

4.3	A) Carte topographique d'Argentine. [14 novembre 2021] Site : <a href="https://us-atlas.com/argentina-topographic-map.html">https://us-atlas.com/argentina-topographic-map.html</a> . B) Gran Chaco. [15 novembre 2021] Site : <a href="https://www.nature.org/en-us/about-us/where-we-work/latin-america/argentina/gran-chaco/">https://www.nature.org/en-us/about-us/where-we-work/latin-america/argentina/gran-chaco/</a> . C) Département de Conhelo, province de La Pampa par Maximiliano Alba, avril 2007. [15 novembre 2021] Site : <a href="https://fr.wikipedia.org/wiki/Pampa/media/Fichier:Camp.jpg">https://fr.wikipedia.org/wiki/Pampa/media/Fichier:Camp.jpg</a> . D) Steppes de Patagonie. [15 février 2022] Site : <a href="https://www.voyageursdumonde.be/voyage-sur-mesure/Img/voyages/Config/destination/LR-Destination-patagonie-argentine-terre-de-feu.jpg">https://www.voyageursdumonde.be/voyage-sur-mesure/Img/voyages/Config/destination/LR-Destination-patagonie-argentine-terre-de-feu.jpg</a> . E) Mont Fitz Roy, Cordillère des Andes, par Caroline Laurent. [15 novembre 2021] Site : <a href="https://www.pinterest.fr/pin/698198748460437274/">https://www.pinterest.fr/pin/698198748460437274/</a> . . . . .	66
4.4	Cartes actuelles de la classification climatique de Köppen-Geiger à une résolution de 1 km pour l'Argentine (Beck et al., 2018). . . . .	68
4.5	Différentes phases du phénomène ENSO : El Niño, Neutre et La Niña. Bureau de projet NOAA / PMEL / TAO, Michael J. McPhaden, directeur. [14 novembre 2021] Site : <a href="https://reefresilience.org/fr/stressors/climate-and-ocean-change/el-nino-southern-oscillation/">https://reefresilience.org/fr/stressors/climate-and-ocean-change/el-nino-southern-oscillation/</a> . . . . .	68
4.6	Anomalie de la température de surface de l'océan lors de l'évènement El Niño en décembre 1997. Carte par NOAA Climate.gov, basée sur les données venant de NOAA View. Site : <a href="https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic_ENSO_elNino1rg.jpg">https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic_ENSO_elNino1rg.jpg</a>	69
4.7	Anomalie de la température de surface de l'océan lors de l'évènement La Niña en décembre 1988. Carte par NOAA Climate.gov, basée sur les données venant de NOAA View. Site : <a href="https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic_ENSO_laNina_1rg.jpg">https://www.climate.gov/sites/default/files/iconic_ENSO_laNina_1rg.jpg</a> )	70
4.8	Phases positive et négative du SAM. Les zones de pression supérieure à la normale sont indiquées en rouge, tandis que les zones de pression inférieure à la normale sont indiquées en bleu. [14 novembre 2021] Site : <a href="https://niwa.co.nz/climate/information-and-resources/southern-annular-mode">https://niwa.co.nz/climate/information-and-resources/southern-annular-mode</a> . . . . .	71
4.9	Variations saisonnières de l'indice SAM. La courbe noire montre les variations décennales. Cette figure est une mise à jour de la figure 3.32 de Trenberth et al., 2007) (contribution de G. Marshall). . . . .	72
4.10	Fossile d'Araucaria provenant des fouilles du site paléontologique d'Angeac en 2021 (fossile trouvé par Valérie Daux). Il daterait de 140 Ma. . . . .	73
4.11	Distribution géographique naturelle de l'espèce <i>Agathis robusta</i> et de plusieurs espèces d'Araucaria : <i>A. angustifolia</i> (Brésil, Argentine et Paraguay), <i>A. araucana</i> (Chili et Argentine), <i>A. bidwillii</i> (Australie), <i>A. cunninghamii</i> (Australie et Nouvelle-Guinée), <i>A. heterophylla</i> (île Norfolk), <i>A. rulei</i> (Nouvelle-Calédonie), <i>A. scopulorum</i> (Nouvelle-Calédonie) et <i>A. robusta</i> (Australie). D'après Setoguchi et al. (1998), Golte (1993), in : Stefenon et al. (2006) . . . . .	73
4.12	Les aires de répartition de Araucaria sud-américains : <i>A. araucana</i> en Argentine et au Chili et <i>A. angustifolia</i> en Argentine et au Brésil (dos Reis et al., 2014). . . . .	74

4.13	Dans le parc national Lanin, 49 % de la forêt d' <i>A. araucana</i> est associée à des <i>N. pumilio</i> et <i>N. dombeyi</i> (Veblen, 1982) qui forment une barrière protectrice difficilement pénétrable (Photo par Tiphaine Penchenat). . . . .	75
4.14	A) Ecorce d' <i>A. araucana</i> en forme d'écailles de tortue. B) Individus ayant perdu leurs branches inférieures, ne laissant qu'un chapiteau au sommet. C) A gauche, un arbre femelle, à droite, un arbre mâle. Chacun porte des cônes différents. D) Graines (photo par Edouard Regnier). . . . .	76
4.15	A) Carte de l'Argentine. Le point jaune correspond à la localisation des sites de Remeco et Sainuco. B) Localisation des deux sites d'étude. Google Earth, Argentine, (Sainuco, 38°55'S, 70°44'O, Remeco, 39°5'S, 71°0'O), alt 101 km. Images Landsat/Copernicus. [29 septembre 2019] Site : <a href="https://earth.google.com/web/">https://earth.google.com/web/</a>	78
4.16	Site de Remeco. A) Au sommet de colonnes basaltiques poussent une forêt d' <i>A. araucana</i> associée à des <i>N. pumilio</i> et <i>N. Antarctica</i> . B) Environnement mésique où certains individus poussent directement sur la roche (photo par Edouard Regnier). . . . .	79
4.17	Variations de $T_{max}$ et $VPD_{max}$ de décembre-janvier et variations annuelles de SPEI2, PRE, CLD de 1977 à 2017. Variations de PAR de septembre-décembre de 1983 à 2007. Les lignes pointillées grises représentent les tendances. . . . .	80
4.18	Site de Sainuco. A) Forêt ouverte associée à une prairie steppique. B) Environnement xérique avec une végétation basse et sèche dans l'ensemble selon une pente orientée Sud-Est. . . . .	81
4.19	Variations de $T_{max}$ et $VPD_{max}$ de décembre-janvier et variations annuelles de SPEI2, PRE, CLD de 1974 à 2014. Variations de PAR de décembre-janvier de 1983 à 2007. Les lignes pointillées grises représentent les tendances. . . . .	82
4.20	Distribution spatiale du $\delta^{18}O$ des précipitations par Waterisotopes Database (2022). [09 mai 2022] Site : <a href="https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/media/IsoMaps/jpegs/o_SAmer">https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/media/IsoMaps/jpegs/o_SAmer</a>	
5.1	A) Carottage à hauteur de buste : Rob Wilson à gauche, Tiphaine Penchenat à droite. B) Carotte prélevée à l'aide d'un carottier manuel Pressler d'un diamètre de 5 mm et d'une longueur de 50 cm (photos par Edouard Regnier). . . . .	87
5.2	Carotte montée sur un support en bois est polie mécaniquement. . . . .	88
5.3	Illustration d'une interdatation à l'aide de séquences caractéristiques communes à plusieurs carottes (Schweingruber, 2012) . . . . .	89
5.4	Trois fréquences de signal (haute, moyenne, basse) sur une chronologie de <i>Quercus petraea</i> carotté en 2009 dans le Massif des Vosges (Lebourgeois and Mérian, 2012). . . . .	90


5.5	Carottes d'arbre utilisées pour cette thèse. Le dernier cerne des dix carottes provenant de REM correspond à 2017. Le dernier cerne des dix carottes provenant de SAI correspond à 2014. Les périodes de calibration de 41 ans sont indiquées en jaune. . . . .	91
5.6	A) Découpe des cernes à la binoculaire. B) Prédécoupe en petit copeaux pour le broyage à billes ou pour la mise en sachet directement. . . . .	92
5.7	Subdivision des cernes en portions F3/4 et L1/4. La direction de la croissance est indiquée par la flèche blanche et l'échelle est présentée dans le coin inférieur droit. . . . .	93
5.8	A) Soxhlets contenant 30 échantillons chacun. B) Sacs de Téflon dans un erlenmeyer contenant de l'eau permutée. C) Sacs de Téflon dans un erlenmeyer contenant de l'eau permutée, du chlorite de sodium ( $\text{NaClO}_2$ ) et de l'acide acétique glacial (Photos par Juliette Taieb). . . . .	94
5.9	A) Schéma d'une colonne de pyrolyse. B) Schéma d'un analyseur élémentaire à conversion thermique/spectromètre de masse Finnigan (Jasper et al., 2004). . .	96
5.10	Ionisation par impact électronique. [22 août 2021] Site : <a href="http://www.bonne-mesure.com/spectrometrie_de_masse.php">http://www.bonne-mesure.com/spectrometrie_de_masse.php</a> . . . . .	97
5.11	Principe d'un Spectromètre de Masse à Rapport Isotopique ou IRMS (Court 2018).	98
6.1	Chronologies standardisées des largeurs de cernes d' <i>A. araucana</i> pour REM et SAI. . . . .	111
6.2	Carte montrant le signe des corrélations entre TRW des <i>A. araucana</i> , <i>F. cupressoides</i> , <i>A. chilensis</i> et plusieurs espèces de <i>Nothofagus</i> de Patagonie et A) la température de la saison de croissance précédente, B) la température de la saison de croissance en cours. Corrélation positive : rouge, corrélation négative : bleu. Une différence est faite entre les angiospermes (points) et les gymnospermes (triangles). . . . .	113
7.1	Variations temporelles des séries isotopiques obtenues pour REM sur la période 1977 - 2017. A) Séries isotopiques du carbone. B) Séries isotopiques de l'oxygène des mêmes arbres. Les courbes grises correspondent aux dix séries et les courbes colorées aux chronologies moyennes : rose pour $\delta^{13}\text{C}_{REM}$ et orange pour $\delta^{18}\text{O}_{REM}$ . Les droites en pointillés correspondent aux tendances sur 41 ans de $\delta^{13}\text{C}_{REM}$ et $\delta^{18}\text{O}_{REM}$ . . . . .	120
7.2	Variations temporelles des séries isotopiques obtenues pour SAI sur la période 1974 - 2014. A) Séries isotopiques du carbone. B) Séries isotopiques de l'oxygène. Les courbes grises correspondent aux dix séries et les courbes colorées aux chronologies moyennes : bleue pour $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ et verte pour $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . Les droites en pointillés correspondent aux tendances sur 41 ans de $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ et $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . . . . .	121

7.3	Variations temporelles pour REM et SAI de A) $\Delta^{13}\text{C}$ (‰), B) $c_i$ (ppm), C) $c_i/c_a$ et D) iWUE ( $\mu\text{mol/mol}$ ). Les droites en pointillées correspondent aux tendances. . . . .	123
7.4	A) Variations annuelles de $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ de 1974 à 2014, $\delta^{13}\text{C}_{F3/4}$ , $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$ et $\delta^{13}\text{C}_{WR}$ de 1950 à 2014. B) Variations annuelles de $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ de 1974 à 2014, $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$ , $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$ et $\delta^{18}\text{O}_{WR}$ de 1950 à 2014. Les droites en pointillées représentent les tendances pour $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ et $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ . . . . .	124
7.5	Résumé des relations inter- et intra-chronologies. Les nombres représentent les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ). La partie supérieure correspond aux chronologies du site de SAI ( $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ et $\delta^{13}\text{C}_{SAI}$ ) et la partie inférieure aux séries de la carotte test (ici Test-core). . . . .	125
7.6	A) Variations annuelles de $\delta^{13}\text{C}_{F3/4}$ et $\delta^{13}\text{C}_{L1/4}$ de 1950 à 2014. B) Variations annuelles de $\delta^{18}\text{O}_{F3/4}$ et $\delta^{18}\text{O}_{L1/4}$ de 1950 à 2014. Les périodes encadrées correspondent aux périodes citées dans le texte lorsque F3/4 est supérieur à L1/4 et inversement. . . . .	128
7.7	Localisations de SAI, REM, ainsi que des sites étudiés dans <a href="#">Tognetti et al. (2012)</a> , <a href="#">Lavergne et al. (2017a)</a> à proximité de la ville de San Carlos de Bariloche et <a href="#">Urrutia-Jalabert et al. (2015c)</a> . Le fond de carte correspond au gradient de précipitations par Steve Fick and Robert Hijmans, WorldClim 2, June 2016. [01 mai 2022] Site : <a href="https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G_Climatology/Annual_Rainfall/ImageS">https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G_Climatology/Annual_Rainfall/ImageS</a>	
7.8	Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}$ corrigé de l'effet Suess pour REM, SAI, les <i>F. cupressoides</i> et <i>N.pumilio</i> étudiés par <a href="#">Lavergne et al. (2017a)</a> , les <i>F. cupressoides</i> étudiés par <a href="#">Urrutia-Jalabert et al. (2015c)</a> et les <i>A. araucana</i> étudiés par <a href="#">Tognetti et al. (2012)</a> . Les droites en pointillées correspondent aux tendances. . . . .	132
7.9	Comparaison des niveaux isotopiques entre trois espèces sud-américaines : <i>A. araucana</i> , <i>F. cupressoides</i> et <i>N.pumilio</i> (Daux et al. in prep). . . . .	132
7.10	Corrélations entre les différentes chronologies de $\delta^{13}\text{C}$ . <a href="#">Lavergne et al. (2017a)</a> F. correspond aux <i>F. cupressoides</i> et <a href="#">Lavergne et al. (2017a)</a> N. aux <i>N. pumilio</i> . . .	133
7.11	Variations temporelles pour REM, SAI, les <i>F. cupressoides</i> et <i>N.pumilio</i> étudiés par <a href="#">Lavergne et al. (2017a)</a> , les <i>F. cupressoides</i> étudiés par <a href="#">Urrutia-Jalabert et al. (2015c)</a> et les <i>A. araucana</i> étudiés par <a href="#">Tognetti et al. (2012)</a> de A) $\Delta^{13}\text{C}$ (‰), B) $c_i$ (ppm), C) $c_i/c_a$ et D) iWUE ( $\mu\text{mol/mol}$ ). Les droites en pointillé correspondent aux tendances. Elles ne sont pas tracées sur le graphique C. . . .	134
7.12	La relation entre le rapport isotopique de la cellulose des cernes d'arbres et les paramètres physiologiques dérivés pour les trois scénarii proposés par <a href="#">Saurer et al. (2004)</a> . . . . .	135

8.1	Coefficients de corrélation mensuels entre les chronologies $\delta^{13}C_{REM}$ et $\delta^{18}O_{REM}$ et $T_{max}$ , $VPD_{max}$ , SPEI2, PRE, CLD et PAR entre septembre de la saison de croissance précédente (pSep) et avril de la saison de croissance actuelle (Apr) de 1974 à 2014, soit $n = 41$ (1983 et 2007 pour PAR, soit $n = 25$ ). Les lignes pointillées rouges représentent les limites de significativité à 99 %. . . . .	141
8.2	Coefficients de corrélation mensuels entre les chronologies $\delta^{13}C_{SAI}$ et $\delta^{18}O_{SAI}$ et $T_{max}$ , $VPD_{max}$ , SPEI2, PRE, CLD et PAR entre septembre de la saison de croissance précédente (pSep) et avril de la saison de croissance actuelle (Apr) de 1974 à 2014 (1983 et 2007 pour PAR). Les lignes pointillées rouges représentent les limites de significativité à 99 %. . . . .	142
8.3	Corrélations spatiales entre $\delta^{13}C_{SAI}$ et A) $T_{max}$ en décembre-janvier, B) SPEI2 en janvier, C) PRE en décembre sur la période 1974 – 2014 avec 95 % de confiance. Le point jaune correspond à la localisation de SAI. . . . .	143
8.4	Corrélations spatiales entre $\delta^{13}C_{SAI}$ et A) T2m en décembre-janvier, B) SLP 850 mb en décembre, C) u 850 mb en décembre-janvier et D) SST en décembre-février sur la période 1974-2014 à 95 % de confiance. Le point jaune correspond à la localisation de SAI. . . . .	144
8.5	Les différentes relations entre les paramètres climatiques ayant une influence sur $\delta^{13}C_{SAI}$ . . . . .	147
8.6	Variations de $\delta^{18}O_{SAI}$ et $\delta^{18}O_{pp}$ à SAI calculé avec ECHAM6-wiso moyenné de mai à octobre entre 1979 et 2014. Les cercles rouges correspondent aux années pour lesquelles $\delta^{18}O_{SAI}$ et $\delta^{18}O_{pp}$ sont au-dessus de P90 et les cercles bleus, aux années pour lesquelles $\delta^{18}O_{SAI}$ et $\delta^{18}O_{pp}$ sont en-dessous de P10. . . . .	149
8.7	Variations de $\delta^{18}O_{SAI}$ et $\delta^{18}O_{sol\_C2}$ à SAI calculé avec ECHAM6-wiso de juillet à janvier entre 1979 et 2014. . . . .	149
9.1	Les carottes sélectionnées pour réaliser les longues séries isotopiques sont en rouge. La période de 315 ans est tracée en jaune. . . . .	155
9.2	Variations temporelles des séries isotopiques en carbone des six arbres les plus vieux (gris) et de la chronologie moyenne $\delta^{13}C_{315}$ (bleu) sur la période 1700-2014. La droite bleue en pointillés correspond à la tendance de la chronologie moyenne de $\delta^{13}C_{315}$ . . . . .	156
9.3	Chronologie du $\delta^{13}C_{315}$ et signal lissé (filtre passe-bas de 20 ans) associé. Les deux niveaux sont indiqués en magenta et les fortes augmentations en rouge. . .	157



9.4	Analyse spectrale de $\delta^{13}\text{C}_{315}$ entre 1800 et 2014. La densité spectrale de puissance d'un signal représente la répartition de la puissance sur l'axe des fréquences. Les valeurs au-dessus de la ligne bleue représentent les périodicités significatives à 90 % et celles au-dessus de la ligne rouge représentent les périodicités significatives à 95 %. . . . .	158
9.5	Analyse spectrale de $\delta^{13}\text{C}_{315}$ entre 1700 et 2014. La densité spectrale de puissance d'un signal représente la répartition de la puissance sur l'axe des fréquences. Les valeurs au-dessus de la ligne bleue représentent les périodicités significatives à 90 % et celles au-dessus de la ligne rouge représentent les périodicités significatives à 95 %. . . . .	158
9.6	Analyse en ondelettes de $\delta^{13}\text{C}_{315}$ sur la période 1700-2014. Les zones entourées représentent des périodicités significatives à 95 %. . . . .	159
9.7	Analyse en ondelettes croisées entre $\delta^{13}\text{C}_{315}$ et A) le SAM de décembre-janvier sur la période commune 1851-2011, B) ENSO sur la période commune 1700 – 2002, C) PSI_ANNUAL sur la période commune 1851 – 2014 et D) P-E_ANNUAL sur la période commune 1851-2014. Sur les figures, les couleurs plus chaudes (rouge) représentent les régions avec une interrelation significative, tandis que les couleurs plus froides (bleu) signifient une dépendance plus faible entre les séries. Les régions froides au-delà des zones significatives représentent le temps et les fréquences sans dépendance entre les séries. Les flèches pointent vers la droite (gauche) lorsque les séries temporelles sont en phase (anti-phase). Lorsque les deux séries sont en phase, cela indique qu'elles évoluent dans la même direction, et l'anti-phase signifie qu'elles évoluent dans la direction opposée. . . . .	160
9.8	Evolution du coefficient de corrélation entre l'indice du SAM, PSI_ANNUAL et $\delta^{13}\text{C}_{315}$ pour la période 1851-2011 en fonction du nombre d'années utilisées pour le filtre passe-bas. L'encadré rouge représente les années avec les meilleures corrélations : entre 32 et 38 ans. . . . .	161
9.9	Variations temporelles de A) $\Delta^{13}\text{C}$ (‰), B) $c_i$ (ppm), C) $c_a$ (ppm) et D) iWUE ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ) les 315 dernières années. Les différentes sous-périodes citées pour le iWUE et $c_i$ sont séparées par des droites en pointillés rouges. . . . .	162
9.10	Reconstructions de $T_{max}$ et SPEI2 entre 1700 et 2014. Les droites pointillées correspondent aux 10 <sup>ème</sup> et 90 <sup>ème</sup> percentiles. . . . .	163
9.11	Variations temporelles du $\delta^{13}\text{C}_{315}$ (bleu) des <i>A. araucana</i> de Sainuco et du $\delta^{13}\text{C}$ des <i>F. cupressoides</i> de la région de Bariloche (Lavergne et al., 2018 ; jaune), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 20 ans) associés. . . . .	165
9.12	Reconstructions du SPEI2 à SAI (1700-2014), du SPEI <sub>Nov-Dec</sub> par Hadad et al. (2021) (1700-2014) et du PDSI <sub>SADA</sub> par Morales et al. (2020) (1700-2000). Un filtre passe haut de 11 ans est appliqué sur les reconstructions de SPEI et PDSI. . . . .	166

- 9.13 Carte du bassin versant du Rio Negro. D'après "Map of the Rio Negro drainage basin, southern Argentina. Made using public domain Natural Earth and USGS data" par Shannon  CC BY-SA 4.0 [24 avril 2022] Site : <https://en.wikipedia.org/wiki/Neuqu%C3%A9n>  
na\_map.png . . . . . 167
- 9.14 Localisations des différents études paléoclimatiques ayant observé des périodes froides/humides, ou au contraire sèches, contemporaines du PAG. Lorsqu'un maximum est donné, il est indiqué dans une nuance plus claire sur la figure. Les périodes de temps sont dessinées sur le graphique central et listées dans le tableau. Dans la colonne proxies, Pol = pollen, Sed = sédiments (granulométrie, géochimie, minéralogie, etc.), Bio = bioproxies (assemblages de chironomes, de diatomées, d'ostracodes, tests d'organismes, etc...), Char = charbons, Bois TRW = largeurs de cernes, Bois ISO = composition isotopique de la cellulose, ISO = étude isotopique. Chrono correspond aux méthodes utilisées pour obtenir les modèles d'âge. Figure inspirée de la figure 7 de [Daga et al. \(2020\)](#). Le fond de carte correspond au gradient de précipitations par Steve Fick and Robert Hijmans, WorldClim 2, June 2016. [01 mai 2022] Site : [https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G\\_Climatology/Annual\\_Rainfall/ImageServer172](https://geo.fas.usda.gov/arcgis2/rest/services/G_Climatology/Annual_Rainfall/ImageServer172)
- 9.15 Paramètres climatiques en fonction des deux phases du SAM : A) phase positive du SAM qui domine ces dernières décennies, B) phase négative du SAM. SWW (Southern Westerly Winds) sont les vents d'Ouest et STF (Subtropical Front) est le front subtropical correspondant à une zone de forts gradients méridiens de température et de salinité de surface de la mer. [22 mars 2022] Site : <https://www.antarcticglaciers.org/glaciers-and-climate/changing-antarctica/southern-annular-mode/> . . . . . 173
- 9.16 Variations temporelles du  $\delta^{13}\text{C}_{315}$  (bleu) (1700-2014) et de l'indice du SAM reconstruit par [Villalba et al. \(2012\)](#) (kaki) (1700-2005), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 30 ans) associés. La ligne pointillée noire représente la valeur 0 de l'indice du SAM. . . . . 174
- 10.1 Variations temporelles des séries isotopiques en oxygène des six arbres les plus vieux (gris) et la chronologie moyenne  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  (vert) sur la période 1700-2014. La droite en pointillés verte correspond à la tendance de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$ . . . . . 180
- 10.2 Chronologie du  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et le signal lissé (filtre passe-bas de 20 ans) associé. Le niveau moyen est indiqué en magenta et la forte diminution en rouge. . . . . 181

- 10.3 Analyse spectrale de la reconstruction de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  entre 1700 et 2014. La densité spectrale de puissance d'un signal représente la répartition de la puissance sur l'axe des fréquences. Les valeurs au-dessus de la ligne bleue représentent les périodicités significatives à 90 % et celles au-dessus de la ligne rouge représentent les périodicités significatives à 95 %. . . . . 182
- 10.4 Analyse en ondelettes de la reconstruction de  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  sur la période 1700-2014, Les zones entourées représentent des périodicités significatives à 95 %. . . . . 182
- 10.5 Analyse en ondelettes croisées entre  $\delta^{18}\text{O}_{315}$  et A) le SAM mai-octobre sur la période commune 1851-2011, B) ENSO sur la période commune 1700-2002, et C) P-E juillet-octobre sur la période commune 1851-2014. Sur les figures, les couleurs plus chaudes (rouge) représentent les régions avec une interrelation significative, tandis que les couleurs plus froides (bleu) signifient une dépendance plus faible entre les séries. Les régions froides au-delà des zones significatives représentent le temps et les fréquences sans dépendance entre les séries. Les flèches pointent vers la droite (gauche) lorsque les séries temporelles sont en phase (anti-phase). Lorsque les deux séries sont en phase, cela indique qu'elles évoluent dans la même direction, et l'anti-phase signifie qu'elles évoluent dans la direction opposée. . . . 183
- 10.6 Corrélations spatiales entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et A)  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , B) T2m et C) les précipitations en chaque point de grille. Les variables sont moyennées sur la période de mai à octobre pour chaque année de 1979 à 2014 (soit  $n = 36$ ). La colonne de gauche correspond à des cartes sans seuil de significativité. La colonne de droite montre uniquement les corrélations significatives à plus de 95 % ( $r > 0,33$ ,  $p < 0,05$ ). Le point jaune correspond à la localisation de SAI. . . . . 185
- 10.7 Trajectoires moyennes journalières des masses d'air humides ayant précipité à SAI obtenues avec HYSPLIT entre mai et octobre superposées à la corrélation spatiale entre  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$  à SAI et T2m : A) P10  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , B) P90  $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ , C) P10  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , et D) P90  $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ . . . . . 186
- 10.8 Corrélations spatiales entre T2m à SAI et T2m en chaque point de grille. Les variables sont moyennées sur la période de mai à octobre pour chaque année de 1979 à 2014 (soit  $n = 36$ ). La carte de gauche est sans seuil de significativité. La carte de droite montre uniquement les corrélations significatives à plus de 95 % ( $r > 0,33$ ,  $p < 0,05$ ). Le point jaune correspond à la localisation de SAI. . . . . 187

10.9	Corrélations spatiales entre l'indice du SAM calculé par ECHAM6-wiso et A) $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ , B) T2m en chaque point de grille. Les variables sont moyennées sur la période de mai à octobre pour chaque année de 1979 à 2014 (soit $n = 36$ ). La colonne de gauche correspond à des cartes sans seuil de significativité. La colonne de droite montre uniquement les corrélations significatives à plus de 95 % ( $r > 0,33$ , $p < 0,05$ ). Le point jaune correspond à la localisation de SAI. . . . .	188
10.10	Variations de $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ et P-E ERAi moyenné de juillet à octobre entre 1979 et 2014. L'axe de P-E ERAi est inversé. La latitude de SAI est indiquée par la ligne noire. . . . .	189
10.11	Variations temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{315}$ (vert) (1700-2014) et de l'indice du SAM reconstruit par <a href="#">Abram et al. (2014)</a> (gris) (1700-2005), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 30 ans) associés. La ligne pointillée noire représente la valeur 0 de l'indice du SAM. . . . .	193
10.12	Variations temporelles du $\delta^{18}\text{O}_{315}$ (vert) et du $\delta^{18}\text{O}$ de <i>N. pumilio</i> du Sud de la Patagonie (50°S; <a href="#">Grießinger et al., 2018</a> ; orange), ainsi que des signaux lissés (filtre passe-bas de 20 ans) associés. . . . .	194
10.13	Variations temporelles du coefficient de corrélation entre $\delta^{18}\text{O}_{315}$ et $\delta^{18}\text{O}$ de <a href="#">Grießinger et al. (2018)</a> (bleu) et de l'indice du SAM (gris) reconstruit par <a href="#">Abram et al. (2014)</a> , ainsi que du signal lissé (filtre passe-bas de 20 ans) associé. La ligne pointillée noire représente la valeur 0 de l'indice du SAM. . . . .	194

# Liste des tableaux

1	Chronologies des différents incidents et problèmes techniques rencontrés lors des mesures isotopiques au cours des trois années de thèse. . . . .	101
2	Temps que requiert chaque étape expérimentale. . . . .	102
3	Tableau récapitulatif des résultats obtenus pour les différentes statistiques descriptives. . . . .	122
4	Récapitulatif des différentes tendances (Tend) des paramètres physiologiques et les seuils de significativité associés pour chaque site. Les tendances significatives à 95 % sont indiquées en rouge. . . . .	134
5	Liste des années pour lesquelles $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ et $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ sont inférieurs à P10 ou supérieurs à P90. Les années en violet sont les années communes entre $\delta^{18}\text{O}_{SAI}$ et $\delta^{18}\text{O}_{pp}$ . . . . .	149
6	Liste des années dont la température maximale enregistrée de décembre-janvier est inférieure à P10 ou supérieure à P90. . . . .	163



# Annexes

## Annexe 1 - Article : *Isotopic Equilibrium Between Precipitation and Water Vapor in Northern Patagonia and Its Consequences on $\delta^{18}\text{O}_{cellulose}$ Estimate*

### Résumé en français

Les travaux de modélisation sur la composition isotopique de la cellulose des cernes d'arbres ( $\delta^{18}\text{O}_{cell}$ ) reposent sur l'hypothèse d'équilibre isotopique entre la vapeur d'eau atmosphérique et l'eau de la source, fréquemment assimilée aux précipitations intégrées. Ici, nous explorons la véracité de cette hypothèse à partir d'observations recueillies lors d'une campagne de terrain dans la province de Río Negro (Argentine) en février-mars 2017. Nous examinons comment la composition isotopique observée de la vapeur d'eau s'écarte de l'équilibre avec les précipitations. Cet écart, nommé déséquilibre isotopique ( $\Delta^{18}\text{O}_{vap\_eq}$ ), est faible (entre -2,0 ‰ et 4,1 ‰) et une relation significative est observée entre la composition isotopique de la vapeur d'eau et sa valeur attendue à l'équilibre. Un  $\Delta^{18}\text{O}_{vap\_eq}$  négatif peut être expliqué par l'évaporation de petites gouttes de pluie (de 1 % à 5 % de la masse initiale des gouttes). Un  $\Delta^{18}\text{O}_{vap\_eq}$  positif peut résulter de la transpiration de la végétation, l'eau transpirée représentant 14 % à 29 % à la vapeur d'eau ambiante. Le faible  $\Delta^{18}\text{O}_{vap\_eq}$  sur le site d'étude peut être dû au niveau élevé d'humidité relative (de 70 % à 96 %) favorisant les échanges diffusifs isotopiques entre les deux phases de l'eau et favorisant ainsi l'équilibre isotopique. Nous examinons l'impact de l'hypothèse de l'équilibre isotopique sur le calcul du  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$ . Un accord parfait est montré entre les  $\delta^{18}\text{O}_{cell}$  observés et calculés à condition que la composition isotopique de l'eau source soit significativement plus élevée que la composition isotopique moyenne attendue des précipitations sur la période de croissance de l'arbre.

Lien vers l'article : <https://doi.org/10.1029/2019JG005418>





## Annexe 2 - Article : *Tree-ring isotopes from Araucaria araucana as useful proxies for climate reconstructions*

### Résumé en français

Les chronologies de largeurs de cernes d'arbres (TRW) ont été largement et longtemps utilisées pour reconstruire les variations climatiques passées dans les Andes en Amérique du Sud. L'utilisation des chronologies isotopiques des cernes n'est pas encore très répandue dans cette région, bien qu'elles se soient révélées être des indicateurs climatiques très efficaces. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch est une espèce de conifère dont certains individus sont âgés de plusieurs siècles et qui offre une excellente opportunité de mesurer les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) dans la cellulose à partir de longs enregistrements de cernes d'arbres. Ici, nous cherchons quels sont les hydrates de carbone utilisés (nouvellement produits ou issus des réserves) pour la croissance radiale des *A. araucana* et nous évaluons le potentiel d'un enregistrement isotopique de cernes d'arbres pour étudier la variabilité climatique passée. Onze carottes d'*A. araucana* provenant d'une forêt sèche et de haute altitude à la frontière Nord de la Patagonie, Argentine (38°55'S, 70°44'W) ont été sélectionnées pour des analyses d'isotopes stables. La forte corrélation entre la composition isotopique de la première et de la deuxième partie d'un même cerne, mais aussi les fortes relations entre les enregistrements de  $\delta^{13}\text{C}$  et de  $\delta^{18}\text{O}$  avec les paramètres climatiques de la saison de croissance en cours tels que la température, montrent que les cernes d'arbres sont formés principalement avec des hydrates de carbone produits pendant la saison de croissance en cours avec peu ou pas d'approvisionnement à partir des réserves. Cette découverte conduit à reconsidérer l'interprétation de l'effet d'héritage (c'est-à-dire les effets de mémoire écologique) basé sur la forte corrélation négative précédemment décrite entre les chronologies TRW d'*A. araucana* et la température de la saison de croissance précédente et suggère une dépendance de la croissance radiale de l'arbre sur le niveau de développement des organes. En ce qui concerne la sensibilité climatique, la chronologie de  $\delta^{13}\text{C}$  des cernes d'*A. araucana* est fortement liée à la température estivale actuelle ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,001$ ), au déficit de pression de vapeur (VPD ;  $r = 0,79$ ,  $p < 0,001$ ), aux précipitations ( $r = -0,53$ ,  $p < 0,001$ ) et à SPEI2 ( $r = -0,73$ ,  $p < 0,001$ ). Ces relations fortes soutiennent l'utilisation du  $\delta^{13}\text{C}$  de la cellulose des cernes d'arbres des *A. araucana* pour reconstruire les variations de température passées à l'échelle régionale en relation avec les facteurs atmosphériques importants de la variabilité climatique tels que l'Oscillation Austral. La chronologie de  $\delta^{18}\text{O}$  des cernes d'*A. araucana* est également corrélée avec la température ( $r = 0,42$ ,  $p < 0,01$ ) et le VPD ( $r = 0,45$ ,  $p < 0,01$ ) de l'hiver précédant la saison de croissance. Cela suggère que les arbres utilisent l'eau des précipitations infiltrée dans le sol pendant la période de recharge précédente (automne-hiver). Les faibles corrélations entre le  $\delta^{18}\text{O}$  avec les conditions atmosphériques actuelles de l'été et le découplage entre le  $\delta^{18}\text{O}$  et le  $\delta^{13}\text{C}$ , peuvent être dus à un taux élevé d'échange d'oxygène entre les sucres et l'eau du xylème ( $P_{ex}$ ) pendant la synthèse de la cellulose, ce qui atténue le fractionnement isotopique évaporatif.

Lien vers l'article : <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2022.125979>

