

Montpellier le 14 avril 2004

Rapport final d'activité

**Titre du projet :**

ICCARE : Impact des changements climatiques sur la phénologie et l'évolution des aires de répartition d'espèces végétales ligneuses et herbacées.

Mots clés : température, précipitations, phénologie, croissance, reproduction, aires de répartition, modélisation

Thème de l'APR concerné :

3.5 Forêt

3.4. la conservation de la biodiversité et la gestion des espaces protégés

**Responsables scientifiques :**

**Roy Jacques et, Chuine Isabelle**, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive et GDR Biodiversité stabilité et fonctionnement des écosystème, CNRS

Adresse :

CEFE-CNRS

34293 Montpellier cedex 5

Tél. 04 67 61 32 39 ; Fax : 04 67 41 21 38 ; [roy@cefe.cnrs-mop.fr](mailto:roy@cefe.cnrs-mop.fr) ,  
[chuine@cefe.cnrs-mop.fr](mailto:chuine@cefe.cnrs-mop.fr)

Organisme responsable des crédits : CNRS DR 13

Budget attribué : 53 000 Euro TTC

Durée (24 mois maximum) : Mars 2002-Mars 2004 (déblocage des crédits 22 février 2002)

## 1. Objectifs et justification du projet

La domination des écosystèmes terrestres par l'homme conduit à une altération majeure de l'environnement abiotique du globe et de la diversité biotique des écosystèmes. Parmi les interactions entre ces altérations abiotiques et biotiques, nous proposons d'analyser les conséquences de l'augmentation de température et de la diminution du régime des précipitations sur la phénologie, la croissance et la reproduction d'espèces ligneuses et herbacées afin de modéliser l'évolution de leur aire de répartition.

Plusieurs études ont montré que l'impact du changement climatique global était déjà perceptible, notamment au niveau de la répartition géographique des espèces animales et végétales et de leur phénologie, i.e. de l'apparition de certains événements biologiques cycliques en relation avec les variations saisonnières du climat (ex : période de floraison, de migration, etc) (Walther et al. 2002, Parmesan et Yohe 2003). La méta-analyse de Parmesan et Yohe (2003), basées sur des études menées ces dernières années sur 1600 espèces animales ou végétales, montre qu'au cours du dernier siècle les répartitions géographiques des espèces (animales et végétales) se sont déplacées en moyenne de 6.1 km/décennie vers le nord ou de 6.1 m/décennie en altitude et que les événements phénologiques printaniers ont avancés de 2.3 j/décennies. La phénologie est donc un caractère qui est très affecté par le changement climatique et l'on peut se poser la question de savoir jusqu'à quel point sa plasticité lui permet de s'adapter à ce changement et quelles conséquences ce la peut avoir sur les aires de répartition des espèces puisqu'il s'agit d'un caractère hautement adaptatif impliqué dans la limitation des aires de répartition [Chuine, 2001 #883].

Pour étudier les facteurs et les caractères impliqués dans les aires de répartition des espèces, deux types d'approche sont nécessaires : l'approche écologique et l'approche évolutive (Hoffman et Blows 1994). La biogéographie ne peut maintenant se concevoir sans étudier expérimentalement la réponse des espèces aux conditions environnementales, la structuration génétique des caractères impliqués dans cette réponse et l'évolution de ces caractères. Deux grands types de modèles d'aire de répartition des espèces / écosystèmes existent : les modèles statistiques, type « enveloppe climatique » (Higgins et Richardson 1998; Higgins et al. 1996; Higgins et al. 1998; Iverson et Prasad 1998) et les modèles mécanistes (*process-based*). Les modèles de type enveloppe climatique ne permettent pas d'établir des relations de cause à effet entre les variables environnementales identifiées et les présences/absences de l'espèce ou densité de populations. Ils ne permettent donc pas non plus de tester les facteurs abiotiques qui définissent l'aire de répartition potentielle. Les prédictions d'aire de répartition potentielle issues de ces modèles sont de ce fait beaucoup moins robustes (Davis et al. 1998). En revanche ce genre de modèle est beaucoup plus facile à obtenir et ce pour n'importe quel organisme dont la répartition est connue. Les modèles de type mécaniste, dont la plupart sont développés pour des écosystèmes ou des types fonctionnels de plantes (TFP) et non des espèces, sont au moins en partie ajustés sur l'aire de répartition de ces écosystèmes ou TFP. A l'heure actuelle, un seul modèle, à notre connaissance, est capable de prédire les aires de répartition d'espèces végétales sans avoir été au préalable ajusté sur celles-ci, le modèle PHENOFIT (Chuine et Beaubien 2001). L'intérêt du modèle PHENOFIT, outre le fait qu'il travaille à l'échelle spécifique, est de pouvoir être testé de façon robuste en comparant ses prédictions aux aires actuelles de répartition des espèces et ainsi de pouvoir l'utiliser de façon fiable pour réaliser des prédictions pour tout type de scénario climatique.

Une approche intégrée est particulièrement nécessaire dans le contexte des changements globaux. Nous proposons donc dans ce programme

- d'étudier expérimentalement les changements de phénologie de différentes populations de couples d'espèces proches du même genre, ligneuses et herbacées, à des augmentations de température et une diminution du régime des précipitations ;
- de mesurer expérimentalement les conséquences de ces changements de phénologie sur la survie, la croissance et le succès reproducteur des espèces et populations ;
- à l'aide de ces résultats expérimentaux, poursuivre le développement du modèle d'aire de répartition, PHENOFIT, pour simuler l'aire de répartition potentielle d'espèces ligneuses d'Europe, dans les conditions de climat actuel et celles prévues pour le prochain siècle et de l'adapter pour des espèces herbacées.

## 2. Résumé du projet de recherche

### Impact des changements climatiques sur la phénologie et l'évolution des aires de répartition d'espèces végétales ligneuses et herbacées

L'objectif de ce projet était d'analyser les conséquences de l'augmentation de température et du changement des régimes de précipitations annoncés pour l'Europe sur la phénologie, la croissance et la reproduction d'espèces végétales ligneuses et herbacées et d'en estimer les conséquences sur l'évolution de leur aire de répartition. Ce projet s'est décliné en deux volets principaux :

- 1/ déterminer expérimentalement les effets d'une augmentation de la température et d'une diminution du régime des précipitations sur la phénologie, la croissance et la fécondité de plusieurs espèces représentant des types fonctionnels majeurs: type photosynthétique C3/C4, mono/dicotylédone, annuelle/pérenne, herbacées/ligneux ;
- 2/ développer des modèles mécanistes d'aire de répartition géographique pour les espèces étudiées afin de pouvoir par la suite prédire l'évolution de leur aire de répartition.

Un dispositif expérimental in situ a été construit pendant l'hiver et le printemps 2002 sur le terrain d'expérience du CEFÉ par l'équipe participante. Ce dispositif permet d'imposer des augmentations de températures in situ de +1,5 °C et + 3 °C combinées ou non avec une réduction de 30 % des précipitations. Ces niveaux de température et de précipitation choisis sont ceux prévus pour 2100 par les modèles climatiques pour le sud de l'Europe.

Du fait de la mise en place tardive des communautés végétales par rapport au cycle normal de la végétation au printemps 2002, la première (demi) année d'expérimentation n'a pas fourni les résultats escomptés à quelque exceptions près. En revanche, les mesures réalisées sur la saison automne 2002- automne 2003 ont montré des différences importantes de phénologie dues à l'augmentation de température, ayant pour conséquence des changements importants de croissance et de fécondité. L'impact de la température sur la phénologie va dans le sens d'un avancement des stades de développement chez toutes les espèces mais plus ou moins prononcé selon celles-ci (de -1.5 j/°C à -35.2 j/°C), les espèces réagissant le plus étant les graminées C4 (*Setaria*) et celles réagissant le moins étant les graminées C3 (*Lolium*). Les meta-analyses réalisées sur les changements de phénologie au cours du dernier siècle ont montré que les stades phénologiques, notamment printaniers, avançaient en moyenne sur l'ensemble du globe de 2.3 j/décennie. La température ayant augmenté de 0.6° depuis 1950, cela donne une réponse de -19.2 j/°C de la phénologie au réchauffement climatique. Nos résultats expérimentaux sont donc bien en accord avec les données historiques et nous montrons ici que la variabilité de réponse autour de cette moyenne peut être très importante en fonction des espèces.

L'augmentation de température provoque également soit un raccourcissement de la durée du cycle de végétation chez les espèces annuelles (ex : *Lolium rigidum*), soit un allongement de la période de végétation chez les espèces pérennes (ex : chênes). Il semble que la phénologie soit capable de s'adapter à des augmentations de +12° pour les populations les plus nordiques, ce qui est considérable. En effet il existe déjà une différence importante de température entre le lieu d'expérimentation (Montpellier) et les lieux de provenance des populations (-9.2°C en Estonie, -6.5° en Bohême, -5.2° à Lille, -3.9 à Orléans et 1.7° en Vendée).

Néanmoins, les conséquences de ces changements de phénologie sur la croissance et la fécondité sont très variables entre les espèces. Une seule espèce (*Setaria parviflora* graminée pérenne C4) a été très significativement avantagée par l'augmentation de température en terme de croissance et fécondité et très peu affectée par la diminution de précipitations. En revanche les espèces en C3, monocotylédone (*Lolium*) ou dicotylédone (*Artemisia*) sont plus ou moins affectées par l'augmentation de température selon l'origine géographique des populations mais présentent globalement une diminution (non significative) de leur biomasse et fécondité avec l'augmentation de température. Ces résultats doivent être confirmés avec les données de l'année 2004.

Les modifications de précipitation ont eu très peu d'effet significatif, mais l'année 2003 a connu un régime de précipitations très particulier.

Les différences de réponse à la température entre espèces et entre populations sont très importantes quelque soient les caractères mesurés, ce qui montre que l'échantillonnage de la diversité génétique présente au sein de l'aire de répartition des espèces a été pertinente.

Le modèle PHENOFIT permettant de modéliser les aires de répartition des espèces à partir de ces données expérimentales a été amélioré pour mieux prendre en compte certains aspects de la biologie des espèces. Il est également en cours d'adaptation pour les espèces ligneuses et herbacées européennes grâce aux résultats expérimentaux. Une analyse de sensibilité aux caractéristiques des données climatiques utilisées en entrée du modèle a été réalisée. Elle a montré l'importance de l'utilisation de données journalières de température, et le biais introduit par les techniques de désagrégation spatiale et temporelle des données, et ainsi souligné l'importance d'utiliser des données climatiques journalières de scénarios. Des simulations d'évolution d'aires de répartition de deux espèces d'arbres à l'aide des données climatiques de HadCm3 et pour deux scénarios différents (A2 et B2) ont également montré que la répartition géographique des espèces de la zone tempérée sera très fortement réduite dans leur partie méridionale et ne pourront coloniser que très faiblement les régions au nord de leur aire actuelle de répartition. En revanche, les espèces plus boréales ne seront pas très affectées par le changement climatique et connaîtront une extension de leur aire de répartition vers le Nord pour le scénario B2 (+2.5°C), toute fois plus faible pour le scénario A2 (+5-6°C).

## **Composition de l'équipe participante**

**Equipe BIOFLUX propre (Biodiversité, Flux et Changement Globaux)  
Département Fonctionnement des Ecosystèmes  
CEFE/CNRS Montpellier**

Jacques Roy, Directeur de recherche, 50 %  
Isabelle Chuine, Chargé de recherche, 75 %  
Jean-Louis Salager, Ingénieur de recherche, 25 %  
Jacques Fabreguettes, Ingénieur d'étude, 15 %  
Laurette Sonié, Assistant ingénieur, 50 %

### 3. Matériel et Méthodes

#### 3.1. Protocole expérimental mis en place

##### 3.1.1. Dispositif expérimental

Le plan d'expérience initialement proposé dans notre projet a été respecté. L'objectif était de déterminer l'impact de deux composantes majeures du changement climatique, température et précipitation, sur la phénologie, croissance, survie et fécondité d'espèces végétales représentatives de types fonctionnels majeurs et largement représentées en Europe, y compris dans le milieu méditerranéen. Les espèces initialement choisies pour conduire l'expérience ont été celles effectivement utilisées à savoir celles listées dans le tableau 1.

Tableau 1. Liste des espèces étudiées dans le projet avec leurs caractéristiques

| Ligneux                       |                |    |          |               |
|-------------------------------|----------------|----|----------|---------------|
| <i>Quercus robur</i>          | caducifolié    |    |          |               |
| <i>Quercus pubescens</i>      | caducifolié    |    |          |               |
| <i>Quercus ilex</i>           | sempervirent   |    |          |               |
| Herbacées                     |                |    |          |               |
| <i>Amaranthus deflexus</i>    | dicotylédone   | C4 | pérenne  | Amaranthaceae |
| <i>Amaranthus retroflexus</i> | dicotylédone   | C4 | annuelle | Amaranthaceae |
| <i>Artemisia vulgaris</i>     | dicotylédone   | C3 | pérenne  | Compositae    |
| <i>Artemisia annua</i>        | dicotylédone   | C3 | annuelle | Compositae    |
| <i>Setaria parviflora</i>     | monocotylédone | C4 | pérenne  | Graminae      |
| <i>Setaria viridis</i>        | monocotylédone | C4 | annuelle | Graminae      |
| <i>Lolium perenne</i>         | monocotylédone | C3 | pérenne  | Graminae      |
| <i>Lolium rigidum</i>         | monocotylédone | C3 | annuelle | Graminae      |

Toutes ces espèces ont été échantillonnées au stade graine durant l'été et l'automne 2001. Deux à quatre populations ont été échantillonnées pour chaque espèce. L'origine géographique de ces populations est détaillée dans le tableau 2. L'échantillonnage a été fait de manière à disposer de populations d'origine géographique très contrastées d'un point de vue climatique (autant que possible par rapport à l'aire de répartition de l'espèce de manière à prendre en compte la variabilité génétique présente au sein de l'aire pour les caractères mesurés.

L'année 2002 a principalement été dédiée à la mise en place du dispositif expérimental et l'établissement des espèces par semis direct sur placette. Il faut souligner que le dispositif expérimental a demandé une longue phase de conception, de mise en place, de test et

d'ajustement du fait de son originalité et de l'utilisation de technologies innovantes. Le plan expérimental a consisté en 30 placettes de 1.25m x 1.25m réparties sur 5 répétitions sur le terrain expérimental du CEFE (Fig. 1).



Fig. 1. Vu d'ensemble de l'expérience mise en place sur le terrain d'expérience du CEFE à partir d'octobre 2002.

Tableau 2. Provenance des populations échantillonnées pour chaque espèce.

|                       | Population 1              | Population 2             | Population 3              | Population 4             |
|-----------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Q. robur</i>       | Estonie<br>(Tartu)        | Rép. Tchèque<br>(Bohème) | France<br>(Nord)          |                          |
| <i>Q. pubescens</i>   | France<br>(Loire et Cher) | France<br>(Hérault)      |                           |                          |
| <i>Q. ilex</i>        | France<br>(Hérault)       | Portugal<br>(Lisboa)     | France<br>(Vendée)        |                          |
| <i>A. deflexus</i>    | France<br>(Vendée)        | France<br>(Hérault)      | France<br>(Lozère)        |                          |
| <i>A. retroflexus</i> | France<br>(Hérault)       | France<br>(Nord)         | Espagne<br>(Alicanthe)    |                          |
| <i>A. vulgaris</i>    | France<br>(Nord)          | Italie<br>(Campanie)     | Estonie<br>(Tartu)        | Rép. Tchèque<br>(Bohème) |
| <i>A. annua</i>       | France<br>(Hérault)       | Italie<br>(Campanie)     |                           |                          |
| <i>S. parviflora</i>  | France<br>(Corse 1)       | France<br>(Corse 2)      | France<br>(Corse 3)       |                          |
| <i>S. viridis</i>     | France<br>(Hérault)       | France<br>(Vendée)       | France<br>(Loire et Cher) | France<br>(PACA)         |
| <i>L. perenne</i>     | France<br>(Hérault)       | France<br>(Nord)         |                           |                          |
| <i>L. rigidum</i>     | France<br>(Hérault)       | Espagne<br>(Catalogne)   |                           |                          |

Dans chaque répétition, six placettes correspondaient à six traitements différents :

- 1- témoin
- 2- témoin +1.5°C
- 3- témoin +3°C
- 4- témoin -30% de précipitation
- 5- témoin +1.5°C, -30% de précipitation
- 6- témoin +3°C, -30% de précipitation

Ces conditions d'expérimentation ont été choisies en fonction des prédictions climatiques annoncées pour le XXI<sup>e</sup> siècle en méditerranée (IPCC 3rd Assessment Report 2001). Les niveaux de réchauffement avaient été initialement prévus à + 2°C et + 4°C mais ont été réajustés à +1.5 et + 3 °C, ce qui correspond aux nouveaux résultats de simulation récemment publiés (Michaels et al. 2003), et permet de réduire la consommation électrique du dispositif expérimental. Ces deux niveaux de température correspondent aux scénarios type B2 (+1.5°C) et A2 (+3°C) définis par l'IPCC.

| 1           | 2             | 3           | 4             | 5           | 6             |          |
|-------------|---------------|-------------|---------------|-------------|---------------|----------|
| +1.5°C / 0% | +3°C / -30%   | +0°C / -30% | +3°C / 0%     | +0°C / 0%   | +1.5°C / -30% | <b>A</b> |
| +0°C / 0%   | +1.5°C / -30% | +3°C / -30% | +1.5°C / 0%   | +0°C / -30% | +3°C / 0%     | <b>B</b> |
| +0°C / -30% | +3°C / 0%     | +0°C / 0%   | +3°C / -30%   | +1.5°C / 0% | +1.5°C / -30% | <b>C</b> |
| +3°C / -30% | +3°C / -30%   | +1.5°C / 0% | 0°C / -30%    | +3°C / 0%   | +0°C / 0%     | <b>D</b> |
| +1.5°C / 0% | +0°C / 0%     | +3°C / 0%   | +1.5°C / -30% | +3°C / -30% | +0°C / -30%   | <b>E</b> |

Fig. 2. Plan d'expérience utilisé.

*L'augmentation de température* est obtenue par rayonnement infrarouge à ciel ouvert (système FATI, Free Air Temperature Increase tel que décrit par Harte et al. 1995 et Nijs et al. 1996) à l'aide de deux radiateurs linéaires par placette (Vulcanic Paris, 80 cm, 800 W chacun, munis de réflecteurs) (Fig. 2). Ces radiateurs sont placés à 90 cm du sol, à l'aplomb de deux côtés opposés du carré de 1,25 m de côté délimitant chaque placette. Cette disposition des radiateurs est le résultat d'essais préliminaires, elle permet d'obtenir un réchauffement homogène sur la placette mesurée. L'intensité du réchauffement est déterminée par le pourcentage de temps pendant lequel le courant électrique circule dans les résistances. Il est de 90 % pour le traitement T+3 et de 50 % pour le traitement T+1,5 °C. La période des séquences on/off est de 5 s. L'ensemble des placettes ont été dotées de capteurs de température infrarouge miniature (Raytek, Thermalert MID MIC Allemagne) placés au centre de la parcelle à 80 cm au dessus de la hauteur moyenne de la canopée. Ces capteurs mesurent

la température des objets (la canopée, éventuellement partiellement le sol) se trouvant dans son champ de vision (cercle de 40 cm de diamètre à 80 cm de distance). Deux des cinq répétitions ont également été équipées en capteurs de température PT100 pour des mesures dans le sol à -5 cm et -15 cm.

*La réduction de 30 % des précipitations* est effectuée à l'aide d'un intercepteur partiel de pluie, dispositif conçu et testé au laboratoire. Il consiste à déployer automatiquement en cas de pluie un rideau de gouttières espacées de telle façon que la surface d'interception représente 30 % de la surface totale (Fig. 3). Un système un peu similaire a été développé simultanément par Yahdjian et Sala (2002) mais avec des gouttières translucides fixes qui ne pouvaient pas être utilisées dans notre cas du fait de l'encombrement qui aurait gêné les interventions quasi permanentes pour les mesures. Toutes les placettes ont été équipées de sondes permanentes pour mesurer l'humidité volumique du sol par réflectométrie (Time Domain Reflectometry) sur les profondeurs de 0-15 cm et de 0-30 cm.



**Parapluie évacuant 30% des précipitations**

**Radiateurs**

Fig. 3. Installation du dispositif expérimental (mars 2002). Chaque individu est repéré par un bâtonnet à deux codes couleur (espèce et population).

L'ensemble du dispositif est piloté par des relais Datascan V4.52E 1998 eux-mêmes pilotés par un programme écrit sous DasyLab 6.0 2001 (Fig. 4) qui tourne sur un ordinateur dédié à cet effet depuis le début de l'expérience.



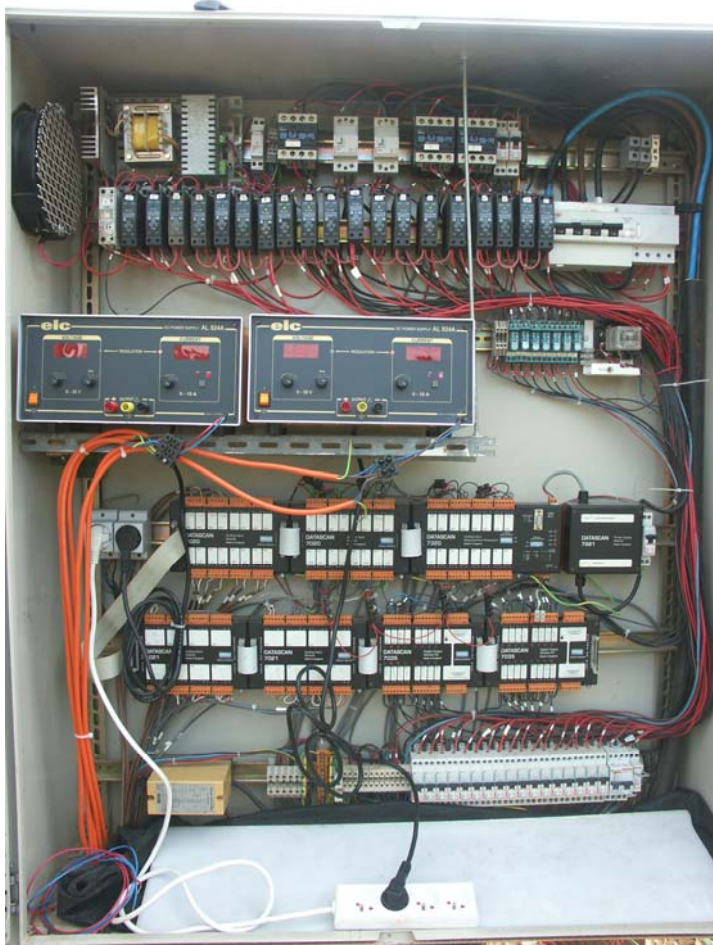


Fig. 4. Armoire électrique installée sur le terrain comportant les modules DatanScan, alimentations électriques et relais servant à l'acquisition des données et au pilotage des lampes IR et parapluies

Dans chaque placette ont été implantées sur un carré central de 0.75 m x 0.75 m, l'ensemble des populations chacune représentée par quatre individus pour les espèces herbacées et un individu pour les espèces ligneuses. L'implantation s'est faite en semis direct et la disposition des individus les uns par rapport aux autres a été faite de façon à ce que chaque individu soit entouré par un individu de toutes les autres espèces (Fig. 5). Le restant de chaque placette a été semé avec les mêmes espèces et selon le même patron de semis de manière à constituer une bordure. Seules les individus de la placette centrale étaient mesurés.

Chaque automne la biomasse morte de chaque espèce est récoltée, pesée et remise sous forme de litière broyée sur les placettes et les espèces annuelles sont réinstallées sous forme de nouveaux semis.

### 3.1.2. Travaux et Mesures réalisés

La mise en place de l'expérience a nécessité de nombreux travaux récapitulés dans le tableau 3. Le déblocage des crédits a eu lieu au moment où les plantes auraient dû être introduites dans le dispositif expérimental et malgré tous nos efforts pour que le système soit opérationnel en Mars 2002 les espèces n'ont pu être implantés que fin Avril 2002 ce qui a perturbé l'ensemble de leur cycle de développement et leur réponse au changement

climatique. Les glands de chênes ont notamment très mal germé, les espèces à germination automnale ont eu un cycle de développement complètement perturbé, seul *Setaria parviflora*, espèce à germination printanière tardive a connu un développement normal.

Tableau 3. Liste des travaux réalisés pour la mise en place de l'expérience de simulation de changement climatique

|  |   |
|--|---|
| Echantillonnages de graines pour les 11 espèces et leurs 3 ou 4 populations à travers l'Europe*  | Juillet 2001 à Octobre 2001<br>Juillet 2002 à Octobre 2002<br>Juillet 2003 à Octobre 2003 |
| Semis in situ  | Avril 2002<br>Septembre 2002 + Mars 20003<br>Septembre 2003 + Mars 2004                   |
| Construction des armatures de soutien des lampes et des parapluies   | Janvier à avril 2002  |
| Construction et mise en place des parapluies   | mai à décembre 2002   |
| Mise en place d'un système d'évacuation de l'eau interceptée   | Mars 2003   |
| Installation d'une ligne électrique et des câbles électriques alimentant chaque placette   | Février 2001  |
| Installation des différents appareils de mesure (sondes TDR, capteurs IR, thermocouples, PT100)  | Avril 2002  |
| Installation de l'armoire électrique contenant le système de pilotage des lampes, parapluies et d'acquisition des appareils de mesure en continu | Janvier-avril 2002  |
| Mise au point du programme DasyLab de pilotage automatique de l'ensemble du dispositif   | Novembre 2001-mars 2002   |
| Test et affinement du dispositif   | Mai 2002 à juillet 2003   |

\*l'échantillonnage de graines se refait tous les ans pour les espèces annuelles et a du se refaire en 2002 pour les chênes qui avaient très mal germer en 2001.

*Mesures physiques (en continu depuis avril 2002 sur chaque placette):*

- mesures hebdomadaires de la teneur en eau sol (méthode Time Domain Reflectometry),
- mesures instantanées de la température du couvert végétal et du sol (5 cm et 15 cm de profondeur sur une répétition).

Les intempéries de l'hiver 2002-2003 ont provoqué de graves problèmes au niveau des appareils de mesures, notamment des capteurs IR de températures qui nous ont obligé à mettre au point des systèmes de protection de ces capteurs, une étude approfondie de leurs performances, et la mise en place d'un système de mesure provisoire à l'aide de thermocouples et de PT100 disposés sur deux répétitions (janvier 2003 à janvier 2004).

*Mesures biologiques*

Mesures sur chaque individu/population (2002, 2003, 2004) :

- phénologie : dates de germination, date de floraison (date d'apparition des inflorescences, date de pollinisation), date de maturation des fruits, dates de sénescence ;
- biomasse végétative et reproductive,
- dynamique de maturation des fruits au cours de la saison.

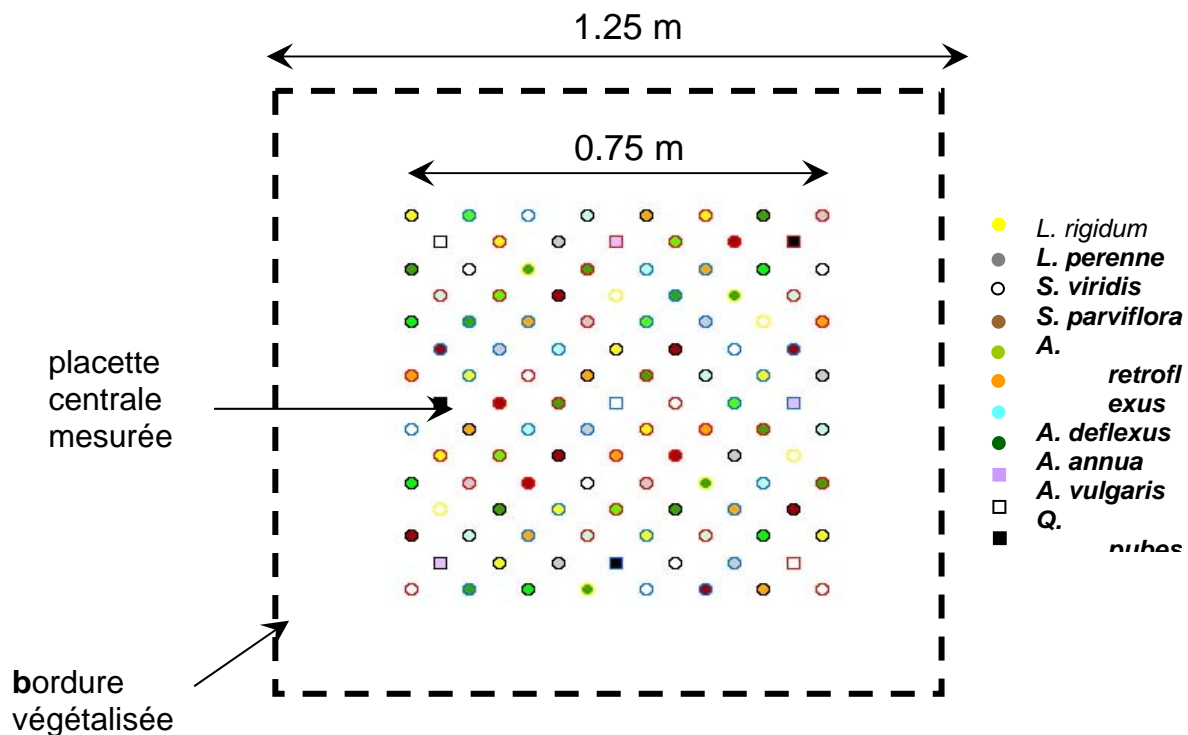


Fig. 5. Schéma du plan de semis d'une parcelle. Les trois ou quatre couleurs de bord des symboles représentent les différentes populations.

Mesures à l'échelle de la placette (2003, 2004) :

- surface spécifique de recouvrement au sol (notation qualitative),
- LAI.

En 2002 des mesures d'activité photosynthétique, conductance, transpiration à l'échelle de l'individu, ainsi qu'à l'échelle de la placette ont également été réalisées ; ainsi que des mesures de surface spécifique foliaire, densité des tissus, et de teneur en eau, en azote et en carbone des feuilles.

Au cours de l'hiver 2003-2004 des mesures de résistance au gel sur les trois espèces de chênes ont été réalisées sur des rameaux d'individus adultes prélevés dans des populations étudiées dans l'expérience. Des tests de germination des quatre espèces de graminées ont également été réalisés afin de déterminer les conditions thermiques optimales de germination.

L'année 2003, seule une espèce annuelle (*Lolium rigidum*) a réussi à s'installer sur les placettes par exclusion compétitive des espèces pérennes. Pour remédier à ce problème, les espèces pérennes ont été enlevées sur trois des quatre quarts de chaque placette en novembre 2003 et re-semées pour l'année 2004.

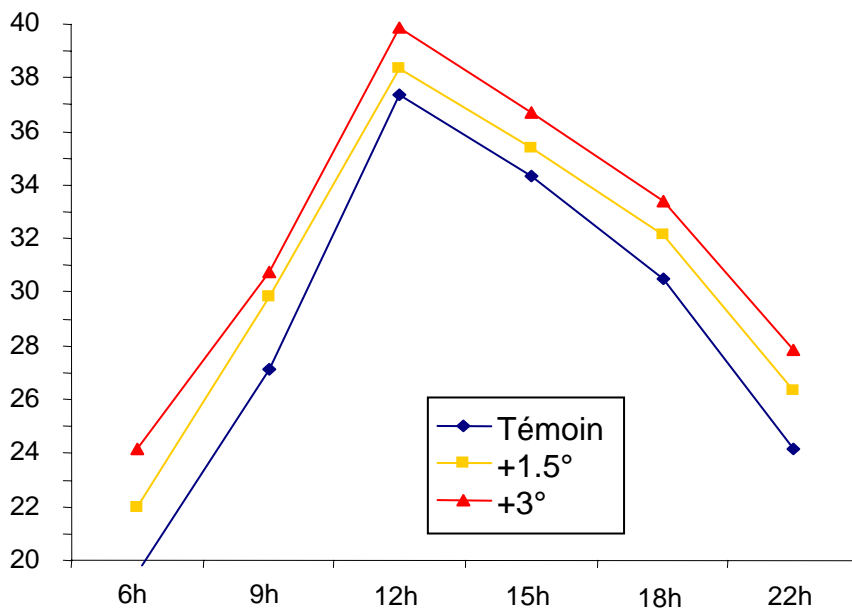
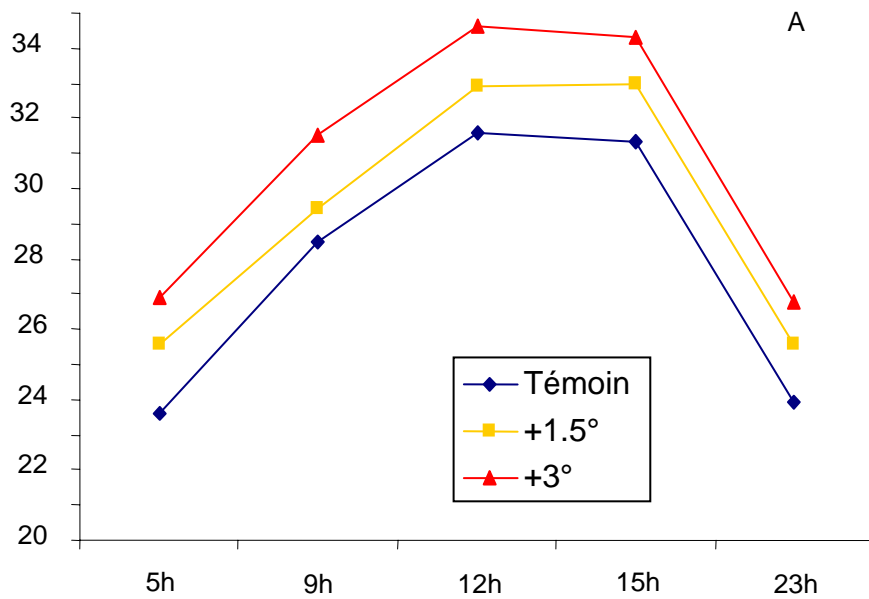


Fig. 6. Evolution de la température moyenne au cours de deux journées (A, 17 juin 2003 ; B, 12 août 2003) entre placettes témoin, +1.5°C et +3°C.

#### Mesure de la résistance au gel des chênes

Les mesures de résistance au gel ont été réalisées selon la méthode du LT50 [Zhang, 1986 #1357] sur des échantillons de rameaux des trois espèces de chêne provenant des trois populations échantillonnées au stade graines et présentes dans l'expérience (sauf population de Lille *Q. robur* remplacée par Nancy et la population manquante au stade graine de *Q. pubescens* représentée par Firenze). Des rameaux de l'année 2003 ont été échantillonnés à trois moments différents dans chaque population : 10 octobre 2003, 16 janvier 2004, 27 février 2004 (*Q. pubescens* et *Q. ilex*) et 2 avril 2004 (*Q. robur* + populations Montpellier *Q. pubescens*). Ces rameaux conditionnés dans du papier humide entouré de plastic ont été

acheminés par courrier rapide (24H) à l'INRA Clermont Ferrand, unité PIAF (T. Ameglio) en octobre 2003 pour apprendre la méthode de mesure puis à Montpellier les fois suivantes. Le protocole suivi est donné en Annexe 1. Le principe de la méthode du LT50 repose sur la plus forte conductivité des tissus en solution après passage au gel du fait de la destruction des cellules. Les mesures sont relatives à un échantillon témoin resté à 5°C et à la conductance maximale de l'échantillon après destruction totale des cellules à 95°C.

### 3.2. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel SAS® V.8e à l'aide de la procédure GLM.

Deux types d'analyses ont été réalisés

- (1) analyse des mesures faites à l'échelle de la placette
- (2) analyse des mesures faites sur chaque individu

Les analyses de type 1, ont été réalisées selon une ANOVA à deux facteurs (température et humidité). Ce type d'analyse concerne les variables humidité du sol, biomasse totale, LAI global, surface de recouvrement au sol.

Les analyses de type 2, ont été réalisées selon un split plot factoriel à deux facteurs (température et humidité) sur blocs complets randomisés. Ce type d'analyse concerne les variables de phénologie, surface foliaire des chênes, fécondité, biomasse spécifique. L'analyse est conduite par espèce avec le modèle suivant :

$$Y = Y + \text{population} + \text{bloc} + \text{température} + \text{humidité} + \\ \text{bloc} \times \text{température} + \text{bloc} \times \text{humidité} + \text{température} \times \text{humidité} + \text{population} \times \\ \text{humidité} + \text{population} \times \text{température} + \text{bloc} \times \text{population} \\ \text{température} \times \text{humidité} \times \text{bloc} + \text{population} \times \text{humidité} \times \text{température} + \\ \text{bloc} \times \text{population} \times \text{humidité} \times \text{température} + \\ \varepsilon ;$$

ou sur l'ensemble des espèces en remplaçant l'effet population par l'effet C3/C4 ou annuelle/pérenne ou monocotylédone/dicotylédone.

Les effets température et humidité ainsi que leur interaction sont testés par rapport à leur interaction avec l'effet bloc.

### 3.3. Modélisation des aires de répartition

#### 3.3.1 Le modèle utilisé

Le modèle utilisé dans ce projet est le modèle PHENOFIT. Ce modèle calcule la valeur sélective d'un individu moyen d'une espèce en intégrant sur plusieurs années le produit de sa survie et de son succès reproducteur. La survie annuelle est calculée à l'aide de deux modèles mécanistes, l'un calculant la probabilité de mortalité due au gel, l'autre la probabilité de mortalité due à la sécheresse. Le succès reproducteur, jusqu'à présent estimé par le pourcentage de fruits qui arrivent à maturité, dépend du pourcentage de fleurs et jeunes fruits qui ont échappées au gel, du pourcentage de feuilles qui ont échappées au gel et qui grâce à leur photosynthèse participeront à l'accumulation des réserves des fruits. L'ensemble de ces paramètres dépend des dates de débourrement, de floraison et de maturation calculés pour des conditions météorologiques données à l'aide des modèles phénologiques.

PHENOFIT simule le comportement d'un individu, ou s'il est ajusté sur la réponse moyenne de plusieurs individus, le comportement moyen d'une population. Une fois ajustés sur des séries d'observations phénologiques, la validation des modèles phénologiques se fait par validation croisée, c'est à dire en prédisant la phénologie d'une espèce donné en un lieu

donnée sur une série d'années qui n'ont pas été utilisées pour ajuster le modèle et en comparant ces prédictions aux dates observées pendant cette période en ce lieu.

L'ajustement de PHENOFIT étant totalement indépendante statistiquement de l'aire de répartition de l'espèce, sa validation se fait par simple comparaison de la répartition prédite par le modèle pour la période actuelle à l'aire de répartition observée de l'espèce. PHENOFIT étant un modèle mécaniste (*process-based*), les problèmes de changements d'échelle rencontrés avec les modèles de types statistiques ne se posent pas. En effet le changement d'échelle se fait simplement en intégrant les prédictions du modèle dans le temps et dans l'espace (sur plusieurs années, décennies, siècles et sur une région, un pays, un continent) et il suffit pour cela de disposer des données climatiques correspondantes. Le seul problème qui apparaît lorsque l'on passe de l'échelle locale à l'échelle globale est la différenciation génétique des populations. En effet si la réponse d'une population est génétiquement différente d'une autre population et que le modèle a été ajusté pour une seule de ces populations, les prédictions en dehors de cette population seront biaisées et cela d'autant plus que la différenciation génétique est forte. Cette différenciation peut être mesurées à l'aide des modèles (Chuine et al. 2000) et prise en compte (Chuine et Beaubien 2001), moyennant des observations phénologiques pour plusieurs populations dans l'aire de répartition.

### 3.3.2. Développements réalisés

Les résultats expérimentaux en cours d'acquisition étant nécessaires au développement d'une version de PHENOFIT pour les types d'espèces étudiées, le travail de modélisation a pour le moment consisté à améliorer la version « arbre » de PHENOFIT, à mettre au point les programmes nécessaires pour conduire les simulations à partir des scénarios climatiques et à conceptualiser une version du modèle pour des espèces herbacées à partir d'une synthèse bibliographique sur les traits biologiques à prendre en compte.

## 3.4. Modèles climatiques et scénarios utilisés pour les projections

Le modèle PHENOFIT, version arbre ou herbacées, sera utilisé avec les sorties climatiques de différents modèles climatiques pour deux scénarios d'évolution, A2 et B2 afin de déterminer l'évolution de la répartition géographiques des espèces sous réchauffement climatique en tenant compte de leur potentiel de migration. Le scénario A2 correspond à un scénario de non control des émissions de gaz à effet de serre, provoquant un réchauffement moyen de 4°C d'ici à 2100. Le scénario B2 correspond à un scénario de control partiel des émissions de gaz à effet de serre, provoquant un réchauffement plus modéré de l'ordre de 2°C d'ici à 2100 [Parry, 2000 #1074]. Les données de température et précipitation de trois modèles climatiques, correspondant à ces deux scénarios seront utilisés pour établir des projections : LMD, ARPEGE, HadCM3. Les données journalières sur une période de 10 à 50 ans seront utilisées pour faire tourner PHENOFIT afin de s'affranchir du biais lié à la génération de données journalières à partir de données mensuelles (Morin et Chuine, soumis). La résolution spatiale des modèles climatiques étant trop grossière pour pouvoir étudier l'évolution de la répartition géographique des espèces, une désagrégation des données de température en fonction de l'altitude est faite à la résolution 0.5° x 0.5°. Ce sont en faite les anomalies de température et précipitations qui seront utilisées, appliquées aux données historiques du XX<sup>e</sup> siècle de CRU (New et al. 1999). La migration prise en compte dans les simulations est 1 km / an pour *Acer saccharum* et 5 km / an pour *Populus tremuloides*, d'après Burns et Honkala (1990). Cependant ces vitesses peuvent être discutées, et d'autres simulations utilisant de plus fortes valeurs devraient être réalisées en complément.

## 4. Résultats

### 4.1. Expertise technique du dispositif

La puissance de chauffe installée (1600 W par parcelle) permet d'atteindre le réchauffement souhaité de +1,5 et + 3°C (Fig. 6) tout au long de la journée. Des mesures effectuées en rapprochant le capteur de façon à n'avoir dans son champ de visée que le feuillage d'une seule espèce montre des différences interspécifiques importantes qui dépendent principalement de la conductance stomatique des espèces et sa régulation, notamment par le potentiel hydrique. Par exemple fin juin, la température des feuilles d'*Artemisia vulgaris* est plus faible de 2.1°C en moyenne que celle de *Lolium perenne*. Pour éviter les effets de feedback entre la réponse, notamment en terme de transpiration, de la végétation aux traitements et l'intensité du traitement température, nous avons décidé de ne pas réguler l'intensité de la chauffe en fonction de la température mesurée sur la parcelle comme cela avait été initialement prévu.

Les thermomètres infra-rouge utilisés (Rayteck) ont été choisis suite à leurs caractéristiques techniques intéressantes (précision, réglage possible de l'émissivité, dimension du cône de visée favorable) et meilleures que celle du thermomètre infra-rouge concurrent de chez Omega. Nous avons cependant eu de nombreux problèmes de détérioration de ces capteurs par l'eau. Ces capteurs étant caractérisés par la norme IP65 (résistance à des jets d'eau), il semble que le problème résulte de la condensation de la vapeur d'eau à l'intérieur du capteur lors de changements important de température au cours de périodes très pluvieuses. Nous avons essayé de résoudre ce problème en insérant le capteur et son boîtier électronique dans un manchon en PVC muni d'une résistance chauffante pour maintenir la température du capteur au-dessus de la température de point de rosée. Néanmoins ces capteurs ont continué à montrer des signes de défaillance, certaines placettes du dispositif étant privé de mesure continue de la température de mars à décembre 2004.

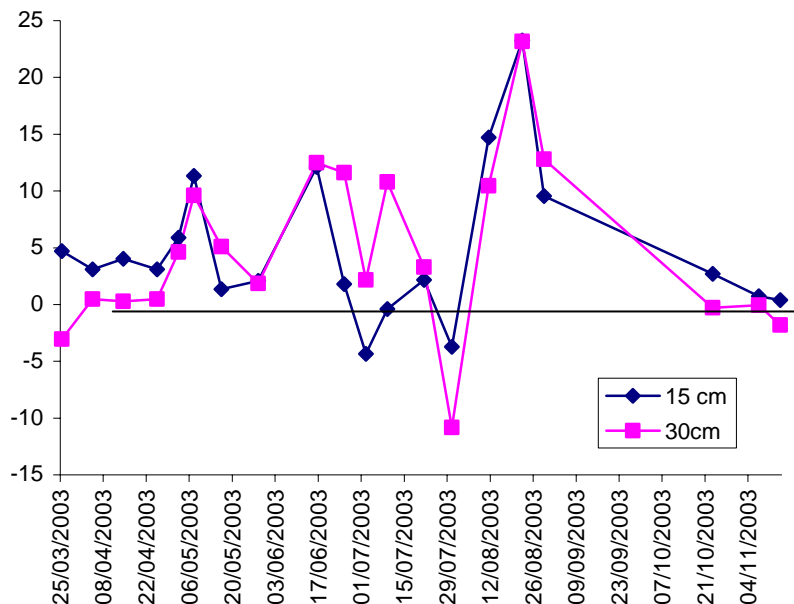


Fig. 7. Evolution au cours de l'année 2003 de la différence d'humidité entre traitement témoin et traitement -30% de précipitations, exprimée en pourcentage de l'humidité du

traitement témoin, à 15 cm de profondeur et 30 cm de profondeur.

L'intercepteur partiel de pluie donne satisfaction, en particulier depuis que le système d'entraînement du rideau, initialement par poulies et câbles a été remplacé par des roues dentées et chaînes. Néanmoins, les conditions très particulières de l'année 2003 quant au régime des précipitations n'a pas permis d'obtenir des différences importantes d'humidité du sol entre parcelles témoin et parcelles ave -30% de précipitations. Ces différences ont en effet varié au cours de l'année entre 0 (en été) et -25% (en automne) d'humidité dans le traitement -30% de précipitation, et en moyenne -4.7% au cours de la saison de végétation (Fig. 7).

## 4.2. Résultats expérimentaux

Parmi les 11 espèces sélectionnées pour l'expérience, seule *Amaranthus deflexus* (dicotylédone C4 pérenne) n'a pu s'installer de façon satisfaisante sur les placettes, essentiellement du à un taux de germination extrêmement faible (même en germination en étuve). Ceci est probablement lié au fait que cette espèce se reproduit essentiellement végétativement et produit en grande majorité des graines non viables. Nous n'avons donc pas pu tirer d'information pour cette espèce, mais il est à noter que son type fonctionnel (dicotylédone C4 pérenne) est en fait très rarement rencontré dans la végétation.

### Année 2002

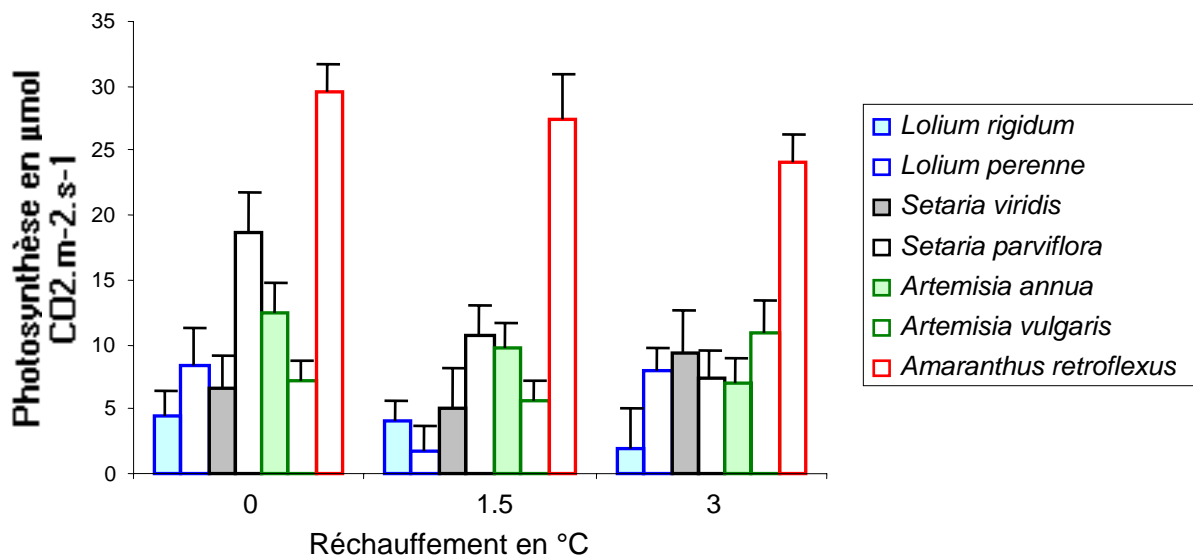


Fig. 8. Mesures de la photosynthèse à l'échelle de la feuille chez les espèces herbacées en fonction du réchauffement (juillet 2002).

Nous n'avons pas pu mettre en évidence l'effet de nos traitements sur la plupart des mesures réalisées en 2002 du fait de l'introduction tardive dans la saison des espèces sur les placettes. Néanmoins, certaines espèces ont répondu au réchauffement pour plusieurs caractères. Au niveau des échanges gazeux, en juillet l'activité photosynthétique de *Artemisia vulgaris* ( $p=0.012$ ) et *Amaranthus retroflexus* ( $p=0.0277$ ) a répondu significativement à l'augmentation de température et dans une moindre mesure celle d'*Artemisia annua* et ( $p=0.098$ ) *Setaria parviflora* ( $p=0.057$ ) (Fig. 8). L'augmentation de température provoque une diminution de l'activité photosynthétique, qui est sans doute liée au niveau de stress hydrique



accrue sur les placettes chauffées. En août les différences entre traitements n'étaient plus significatives, peut-être du fait d'une plus faible différence de teneur en eau du sol entre les traitements (-5.7% par rapport au témoin en août contre -7.7% en juillet) mais également d'une très forte diminution des échanges gazeux afin de limiter les pertes en eau (Fig. 9).

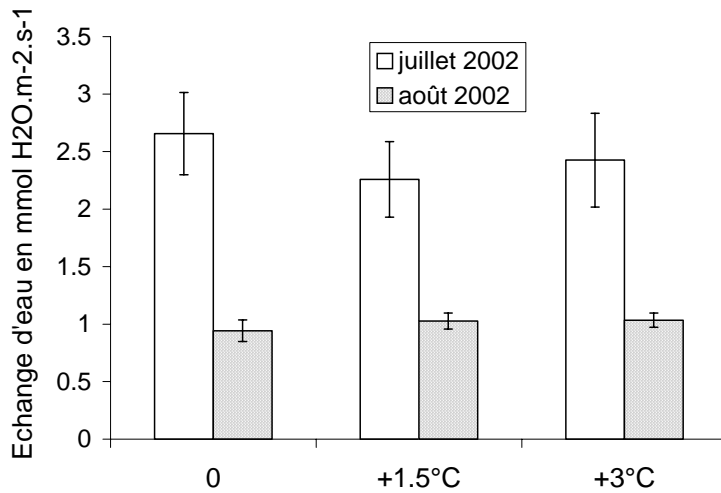


Fig. 9. Mesures des échanges d'eau à l'échelle de la placette en fonction du réchauffement en 2002.

A l'échelle de la parcelle l'effet température n'a pas été significatif en 2002. L'effet principal obtenu a été celui de la saison avec une très forte diminution de l'activité photosynthétique en juillet et août due à une diminution des échanges gazeux pour limiter la perte en eau (Fig. 10).

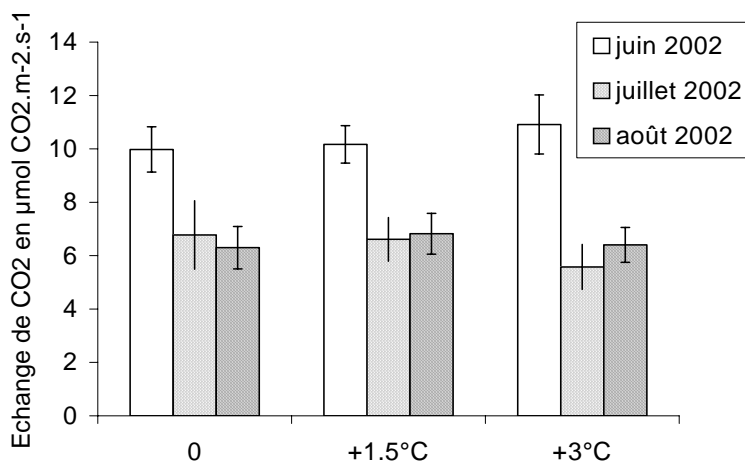


Fig. 10. Mesures des échanges de CO<sub>2</sub> à l'échelle de la placette en fonction du réchauffement.

La phénologie a montré des différences significatives entre les populations étudiées. Il est à noter que les temps de développement (tous les stades depuis la germination) sont très significativement différents entre les populations de *Lolium rigidum*, *Setaria viridis* et *Amaranthus retroflexus*. Ce n'est pas le cas en revanche pour *Setaria parviflora* dont les trois populations sont toutes Corses (espèce en cours d'invasion dont l'aire de répartition en Méditerranée très limitée pour le moment).

Seule *Setaria parviflora*, l'espèce envahissante pérenne, a montré dès 2002 une réponse très significative de la phénologie à l'augmentation de température ( $p < 0.001$  pour tous les stades). Cet effet sur le développement s'est également traduit par une augmentation significative de sa fécondité ( $p = 0.02$ ) (Fig. 11).

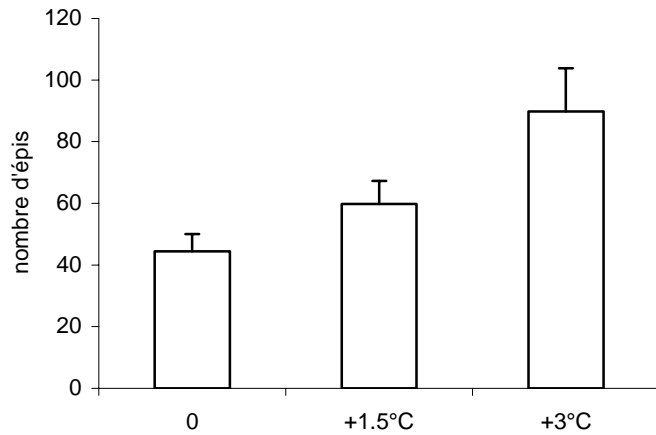


Fig. 11. Fécondité de *Setaria parviflora* en 2002 en fonction du réchauffement.

## Année 2003

### Phénologie

Les résultats des analyses statistiques sont résumés dans le Tableau 4.

Seule la température a globalement eu un effet sur la phénologie de l'ensemble des espèces au stade floraison ( $p < 0.0001$ ) et maturation ( $p < 0.0001$ ). La diminution du régime des précipitations n'a eu aucun effet en 2003 sur la phénologie des espèces. L'effet de la température se traduit par un avancement moyen de 30.9 j de la floraison et de 27.4 j de la maturation entre le traitement témoin et le traitement +1.5°C. Très peu de différences apparaissent entre le traitement +1.5°C et +3°C (-2.4 j pour la floraison et +3.5 j pour la maturation en moyenne sur toutes les espèces). Cet effet de la température sur la phénologie est significativement différent ( $p < 0.0001$ ) entre les plantes en C3 et celles en C4. Il est en effet beaucoup plus prononcé chez les C4 (54.9 j pour la floraison ; 49.1 j pour la maturation) que chez les C3 (-7.0 j pour la floraison ; -5.7 j pour la maturation) (Fig. 12). Ce résultat devra toute fois être confirmé en 2004 car une seule espèce en C4 était présente sur les placettes en 2003, *S. parviflora*, espèce qui a le plus répondu au réchauffement. De même l'effet non significatif du facteur annuel/pérenne devra être confirmé en 2004 car une seule espèce annuelle (*L. rigidum*) était présente en 2003 sur les placettes.

Les différences entre populations d'une même espèce sont toujours significatives en ce qui concerne les variables phénologiques, excepté pour la date de germination des chênes verts. En particulier, les différences observées entre les trois populations de *S. parviflora* (ce qui n'était pas encore visible en 2002), espèce envahissant le Bassin Méditerranéen, originaire d'Amérique du Sud, laisse à penser que plusieurs introductions depuis le continent d'origine ont pu avoir lieu.

Tableau 4. Résumé des résultats des analyses statistiques sur les variables phénologiques. Pour des raisons d'encombrement, seules les valeurs des probabilités associés aux tests sont indiquées et uniquement pour les facteurs ayant eu un effet significatif sur les variables testées. TEMP, température ; MONDIC, facteur monocotylédone/dicotylédone ; ANPER, facteur annuel/pérenne ; C3C4, facteur C3/C4 ; POP, facteur population ; HUM, facteur réduction des précipitations.

| TOUTES ESPECES               | TEMP        | C3C4       | MONDIC     | ANPER           | TEMP*C3C4           |
|------------------------------|-------------|------------|------------|-----------------|---------------------|
| germination/feuillaison      |             | <.0001     | <.0001     |                 |                     |
| floraison                    | .0011       | .0027      | <.0001     | <.0001          | <.0001              |
| maturation                   | <.0001      | <.0001     | <.0001     | <.0001          | <.0001              |
| sénescence                   |             |            | .0014      |                 |                     |
| délai germination-floraison  | .0305       | <.0001     | <.0001     |                 | .0005               |
| délai germination-maturation | .0191       | <.0001     | <.0001     |                 |                     |
| <b>A. vulgaris</b>           | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> | <b>HUM</b> | <b>TEMP*POP</b> | <b>TEMP*HUM*POP</b> |
| feuillaison                  |             | <.0001     |            |                 |                     |
| floraison                    | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| maturation                   | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| délai germination-floraison  | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| délai germination-maturation | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| délai floraison- maturation  |             | <.0001     |            |                 |                     |
| <b>L. rigidum</b>            | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> | <b>HUM</b> | <b>TEMP*POP</b> | <b>TEMP*HUM*POP</b> |
| germination                  |             | .0226      |            |                 |                     |
| floraison                    | <.0001      | .0014      |            |                 | .0116               |
| maturation                   | .0025       | <.0001     |            |                 |                     |
| sénescence                   | <.0001      | .0221      |            |                 | .0013               |
| délai germination-sénescence | .0184       | .0039      |            | .0354           |                     |
| délai germination-floraison  |             | .0002      |            |                 |                     |
| délai floraison-maturation   |             |            |            | .0286           |                     |
| <b>L. perenne</b>            | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> | <b>HUM</b> | <b>TEMP*POP</b> | <b>TEMP*HUM*POP</b> |
| floraison                    | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| maturation                   | .0003       | <.0001     | .0196      |                 | .0056               |
| délai floraison-maturation   | .0471       | <.0001     | .0275      | .0079           |                     |
| <b>S. parviflora</b>         | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> | <b>HUM</b> | <b>TEMP*POP</b> | <b>TEMP*HUM*POP</b> |
| feuillaison                  | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| floraison                    | <.0001      | <.0001     |            |                 |                     |
| maturation                   | .0003       |            |            |                 |                     |
| délai germination-floraison  | .0003       |            |            |                 |                     |
| délai germination-maturation | .0002       | <.0001     |            |                 |                     |
| <b>Q. pubescens</b>          | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> |            |                 |                     |
| germination                  | .0178       | <.0001     |            |                 |                     |
| <b>Q. robur</b>              | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> |            |                 |                     |
| germination                  | .0042       | .001       |            |                 |                     |
| <b>Q. ilex</b>               | <b>TEMP</b> | <b>POP</b> |            |                 |                     |
| germination                  | <.0001      |            |            |                 |                     |

Le traitement température a toujours un effet significatif sur la phénologie des espèces, excepté sur la germination automnale de *Lolium rigidum* (graminée annuelle C3). Cet effet va dans le sens d'un avancement des stades phénologiques, mais la réponse est plus ou moins prononcée selon les espèces. Par ordre décroissant, les espèces se classent de la façon suivante pour leur réponse à la température (comparaison au stade floraison sauf *Quercus*, stade germination) : *S. parviflora* (-35.2 j/°C), *Q. ilex* (-11.4 j/°C), *Q. pubescens* (-10.8 j/°C), *Q. robur* (-10.6 j/°C), *A. vulgaris* (-8.8 j/°C), *L. rigidum* (-4.4 j/°C), *L. perenne* (-1.5 j/°C) (Fig. 13). Ces résultats devront être vérifiés et complétés en 2004 mais il semble que les graminées C4 soient les plus réactives au réchauffement et les graminées C3 les moins réactives, qu'elles soient annuelles ou pérennes.

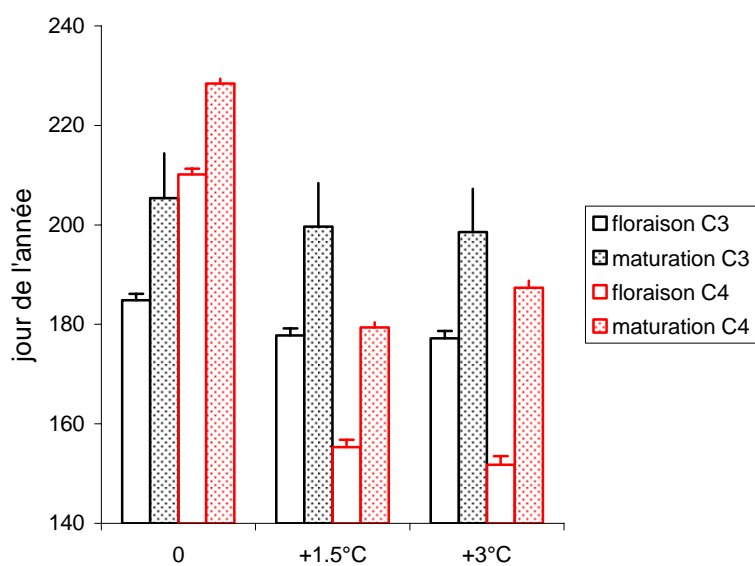


Fig. 12. Dates de floraison et de maturation des espèces en C3 et en C4 en fonction du réchauffement.

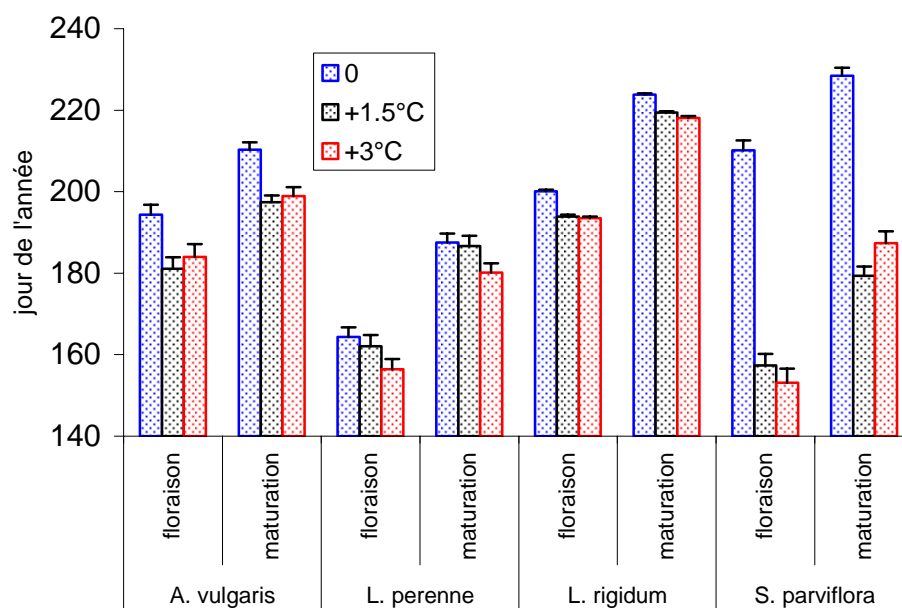


Fig. 13. Dates de floraison et de maturation des espèces herbacées présentes en 2003 en fonction du réchauffement.

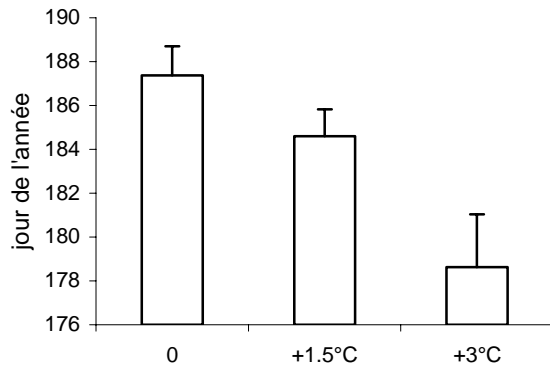


Fig. 14. Durée du cycle de végétation de *Lolium rigidum* en fonction du réchauffement.

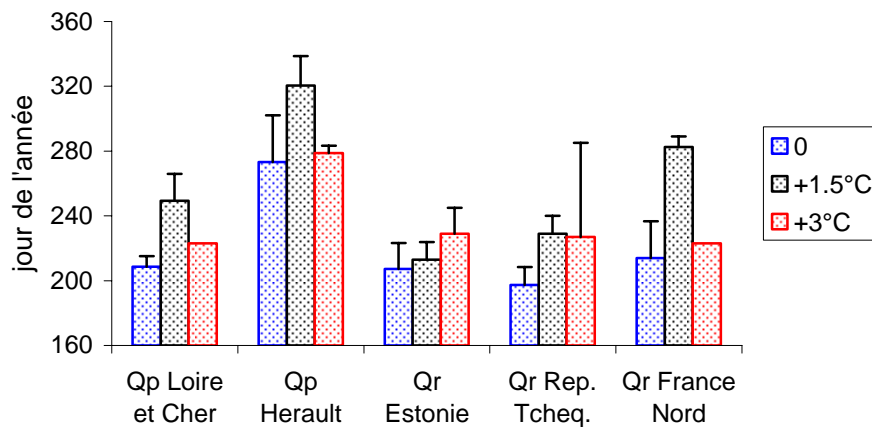


Fig. 15. Durée de la saison de végétation (date de coloration des feuilles - date de germination) chez les chênes à feuilles caduques en fonction du réchauffement.

Un autre effet de la température est de modifier la durée du cycle végétatif en le raccourcissant chez les espèces annuelles (ex *Lolium rigidum*) (Fig. 14), mais en l'augmentant chez les espèces pérennes entre le traitement témoin et le traitement +1.5°C (ex chênes, *S. parviflora*, *A. vulgaris*) (Fig. 15). La température modifie également la durée du cycle reproductif qui est lui toujours raccourci quelque soit l'espèce (délai germination-maturation plus court) (Fig. 16).

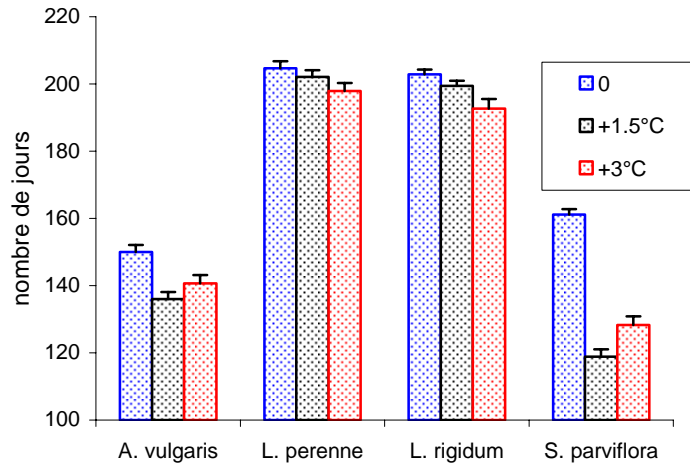


Fig. 16. Délai entre la date de germination et la date de maturation en fonction de la température en 2003 en fonction du réchauffement.

Seules les graminées C3 (*Lolium*) ont montré des réponses à la température significativement différentes entre leurs populations en fin de cycle (maturation, sénescence). Le délai floraison-maturation chez *L. perenne* augmente avec la température pour le population de Lille alors qu'il présente un maximum à +1.5°C pour les populations du Loire et Cher et de l'Hérault (Fig. 17). De la même façon le délai sénescence-germination diminue avec le température chez *L. rigidum* pour la population de Catalogne alors qu'il présente un maximum à +1.5°C pour la population de l'Hérault (Fig. 18).

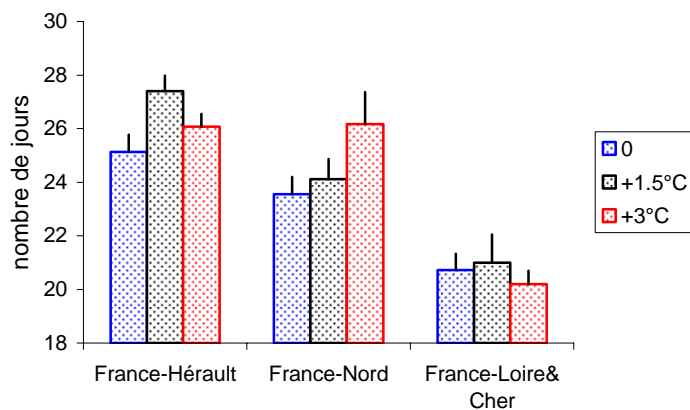


Fig. 17. Délai entre floraison et maturation chez les trois populations de *Lolium perenne* en fonction du réchauffement.

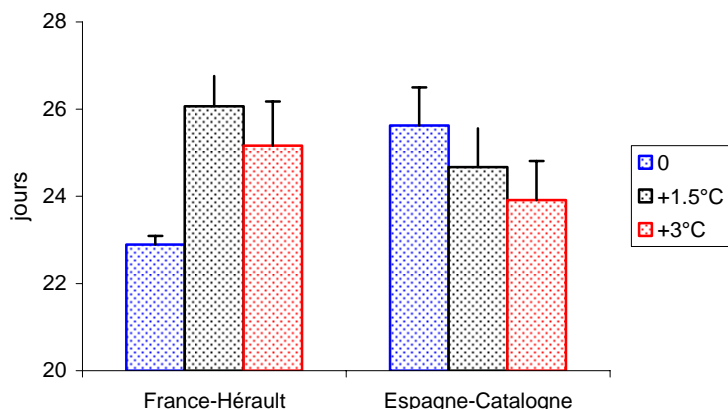


Fig. 18. Délai floraison-maturation chez les deux populations de *Lolium rigidum* en fonction du réchauffement.

En revanche le traitement précipitation n'a jamais d'effet significatif sur la phénologie excepté sur le délai floraison-maturation de *Lolium perenne* (graminée pérenne C3) qui augmente d'un jour sur le traitement -30% de pluie mais ce résultat reste à confirmer en 2004.

Enfin, l'interaction précipitation/population n'apparaît significative que chez *Lolium perenne* en phase maturation et l'interaction triple température/humidité/population apparaît significative chez les deux graminées C3.

#### *Biomasse végétative et fécondité*

Les résultats des analyses statistiques sont résumés dans le Tableau 5.

La diminution du régime des précipitations n'a jamais eu d'effet significatif sur la biomasse et la fécondité des espèces en 2003.

Quelque soit l'espèce, les populations diffèrent très significativement pour leur biomasse végétative et leur fécondité.

Seule *S. parviflora* (graminée pérenne C4) répond significativement à la température par une augmentation très forte de sa fécondité (nombre d'épis +53.5%/°C et masse des épis +52.5%/°C) et de sa biomasse végétative (+43.6%/°C) (Fig. 19). Néanmoins, même si les variations ne sont pas significatives pour les autres espèces, il est à noter que leur fécondité et leur biomasse végétative ont en général tendance à diminuer avec l'augmentation de température, et pour quelques populations à présenter un maximum à +1.5°C (Fig. 20 et 21).

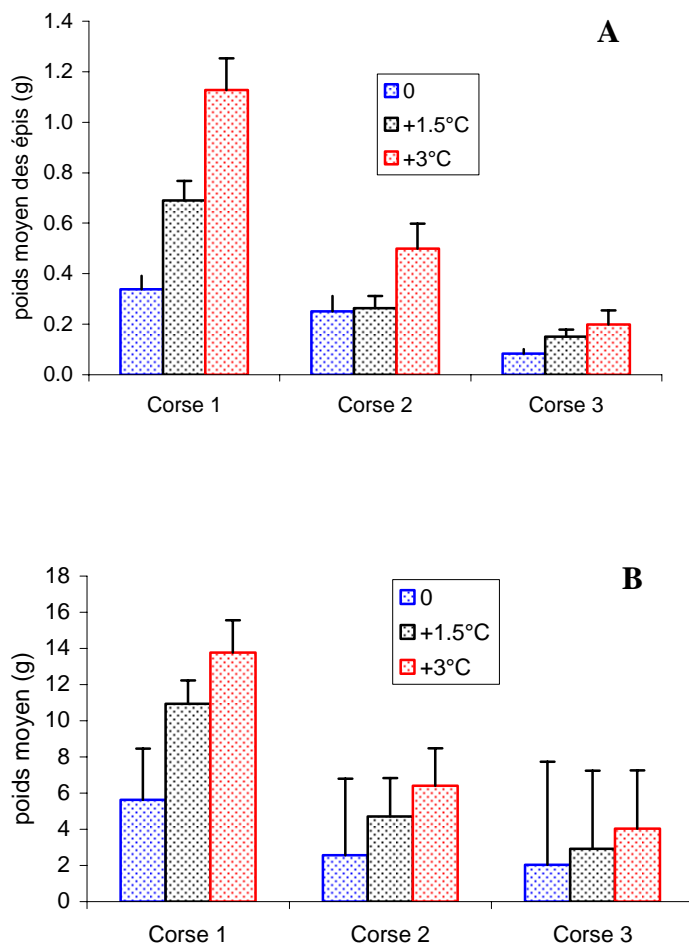


Fig. 19. Fécondité (A) et biomasse végétative (B) des trois populations de *Setaria parviflora* en fonction du réchauffement.

En ce qui concerne la fécondité, la différence de réponse à la température (non significative) notée entre les populations semble liée à leur position géographique par rapport aux limites d'aire de répartition de l'espèce. Les populations qui montrent une diminution de leur fécondité sont des populations qui se trouvent plutôt à la périphérie sud de l'aire de répartition, telle que la population de l'Hérault de *L. perenne*, ou celle de Campanie d'*A. vulgaris* ; ou bien des espèces dont l'aire de répartition est déjà limitée au bassin Méditerranéen (*L. rigidum*). Ces régions étant peu différentes de Montpellier d'un point de vue climatique, nous devons donc nous attendre, pour ces populations à une diminution de leur valeur sélective globale par une réduction de leur fécondité.

Ces résultats sont en accord avec certains travaux de modélisation réalisés sur les espèces cultivées par l'INRA, notamment le blé à Avignon qui montrent une diminution des rendements avec le réchauffement (Brisson 2004) ; et par des travaux anglo-saxons sur le blé d'hiver montrant une diminution des rendements avec l'augmentation de température et une diminution de la biomasse végétative (Harrison et al. 1995 ; Downing et al. 2000).



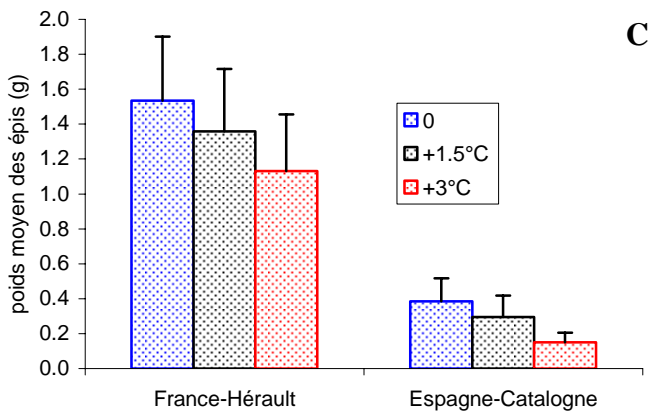
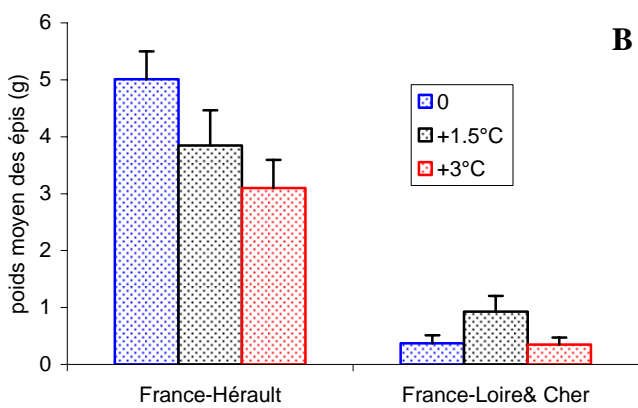
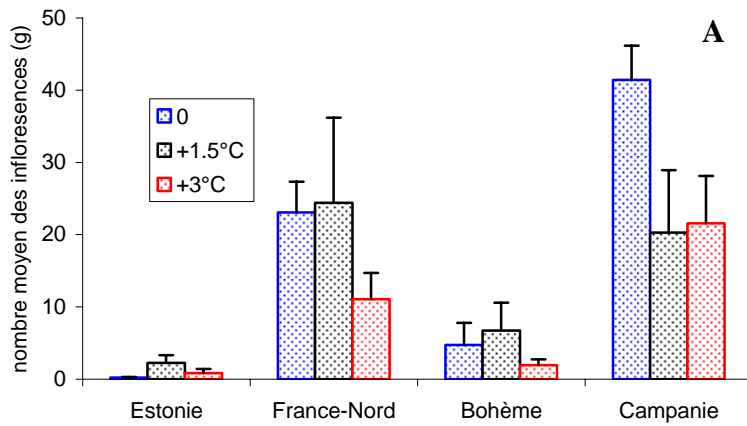


Fig. 20. Fécondité des différentes populations de *Artemisia vulgaris* (A), *Lolium perenne* (B) et *Lolium rigidum* (C) en 2003 en fonction du réchauffement.

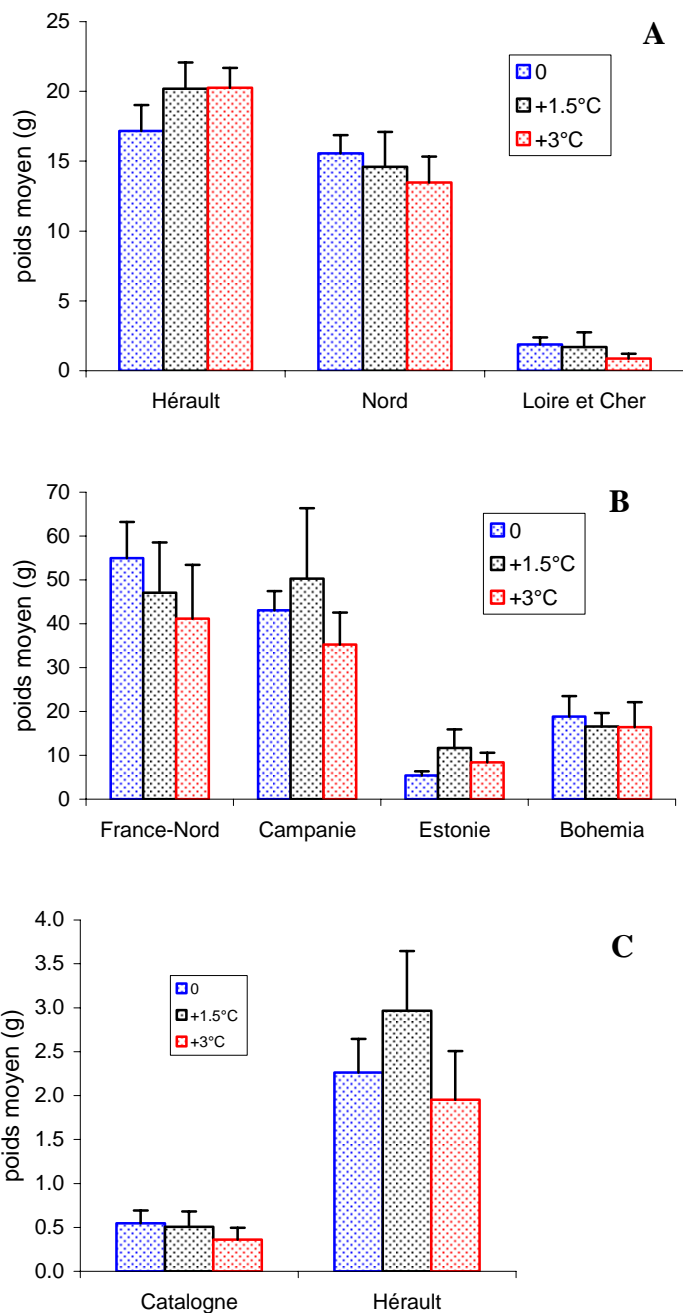


Fig. 21. Biomasse végétative des différentes populations de *Artemisia vulgaris* (A), *Lolium perenne* (B) et *Lolium rigidum* (C) en 2003 en fonction du réchauffement.

Ces modifications de valeur sélectives entraîneront très probablement une diminution des densités de population des espèces C3 dans le bassin méditerranéen, voire une disparition dans les zones les plus méridionales, où elles seront peut-être cantonnées aux zones d'altitude dans les Pyrénées et les Alpes.

Tableau 5. Résumé des résultats des analyses statistiques sur les variables biomasse végétative et fécondité. TEMP, facteur température, POP, facteur population ; HUM, facteur diminution des précipitations.

| biomasse            | TEMP  | POP    | TEMP*POP |
|---------------------|-------|--------|----------|
| <i>L. rigidum</i>   |       | <.0001 |          |
| <i>L. perenne</i>   |       | <.0001 |          |
| <i>S.parviflora</i> | .0022 | <.0001 |          |
| <i>A. vulgaris</i>  |       | <.0001 |          |
| fécondité           | TEMP  | POP    | TEMP*POP |
| <i>L. rigidum</i>   |       | <.0001 |          |
| <i>L. perenne</i>   |       | <.0001 |          |
| <i>S.parviflora</i> | .0153 | <.0001 | <.0001   |
| <i>A. vulgaris</i>  |       | .0003  |          |

### LAI- Surface spécifique de recouvrement

Le LAI global des placettes est significativement affecté par la température et les précipitations de façon complexe (interaction température-précipitations significative,  $p=0.0187$ ). Le LAI diminue avec la température sur les traitements -30% de précipitations et présente en revanche un maximum à +1.5°C sur les placettes sans exclusion des précipitations.

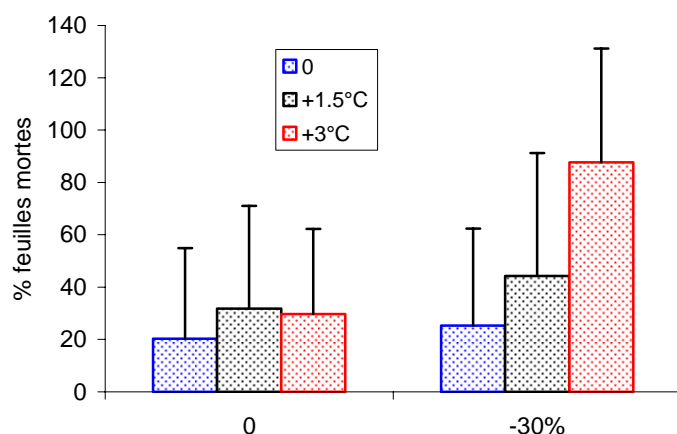


Fig. 22. Pourcentage de feuilles mortes pendant l'été chez *Quercus robur* en fonction du réchauffement et du régime de précipitation.

Le nombre de feuilles produites par les chênes diffère entre les populations de chêne pédonculé ( $p=0.0144$ ) et de chêne vert ( $p=0.0003$ ) uniquement. Le pourcentage de feuilles mortes pendant l'été est significativement affecté par la température ( $p=0.0122$ ), les précipitations ( $p=0.0136$ ) et leur interaction ( $p=0.0101$ ) chez le chêne pédonculé uniquement (Fig. 22). Le pourcentage de mortalité des feuilles chez cette espèce est deux fois supérieur en moyenne sur les placettes avec exclusion de pluie (52.4% vs 27.2%) ; mais, alors qu'il n'y a pas de différence entre +1.5°C et +3°C sans exclusion des précipitations, la mortalité est deux fois supérieure à 3°C qu'à +1.5°C avec exclusion des précipitations.

Parmi les trois espèces dominantes du système (espèces pérennes sauf *A. deflexus*), seules *Artemisia vulgaris* (dicotylédone pérenne C3) et *Setaria parviflora* (graminée pérenne C4) ont leur surface de recouvrement significativement affectée par la température ( $p=0.0206$ ).

et  $p=0.0255$  respectivement) mais de façon opposée. Alors que la surface de recouvrement au sol de *Setaria parviflora* augmente linéairement avec la température quelque soit les conditions de précipitation, celle de *Artemisia vulgaris* diminue linéairement avec la température avec exclusion de pluie et présente un optimum à  $+1.5^{\circ}\text{C}$  sans exclusion de pluie (Fig. 23).

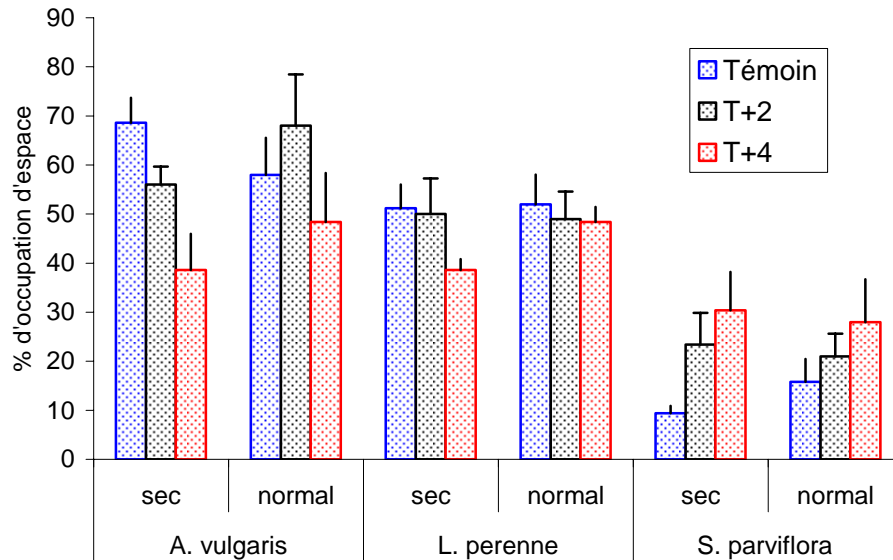


Fig. 23. Pourcentage d'occupation d'espace en recouvrement au sol des trois espèces herbacées pérennes en 2003 en fonction du réchauffement et du régime des précipitations.

### Résistance au gel

Les trois espèces de chênes montrent des niveaux de résistance au gel cohérents avec leur répartition géographique : *Q. robur* est le plus résistant ( $-50.5^{\circ}\text{C}$  en pleine dormance) et *Q. ilex* le moins résistant ( $-28.0^{\circ}\text{C}$ ) et *Q. pubescens* est intermédiaire ( $-44.7^{\circ}\text{C}$ ) (Fig. 24). Les populations à l'intérieur de chaque espèce montrent également des résistances cohérentes avec leur situation géographique. La population d'Estonie de *Q. robur* est la plus résistante, et celles de Nancy et de Rep. Tchèque montrent des niveaux de résistance similaires. La population d'Oleron de *Q. pubescens* est la plus résistante et celles d'Italie et de Montpellier montrent des niveaux de résistance similaires. Les niveaux de résistance des populations de *Q. ilex* sont très similaires entre elles. Les variations au cours du temps de la résistance sont liés aux conditions climatiques locales. Le niveau de résistance au cours de l'hiver fluctue un peu en fonction de la température. Le niveau de résistance fluctue également en fonction de l'état de développement. Ainsi si en janvier toutes les provenances ont atteint leur résistance maximale, dès fin février elle commence à diminuer chez *Q. ilex* et *Q. pubescens* car les bourgeons ont repris leur développement alors qu'elle ne commence à peine à diminuer chez *Q. robur* qu'en avril sauf pour la population d'Estonie qui est encore à son état de résistance maximale car le développement des bourgeons n'a pas encore repris (probablement fin avril). L'ensemble de ces mesures va permettre l'ajustement du modèle de résistance au gel utilisé dans PHENOFIT pour ces espèces.

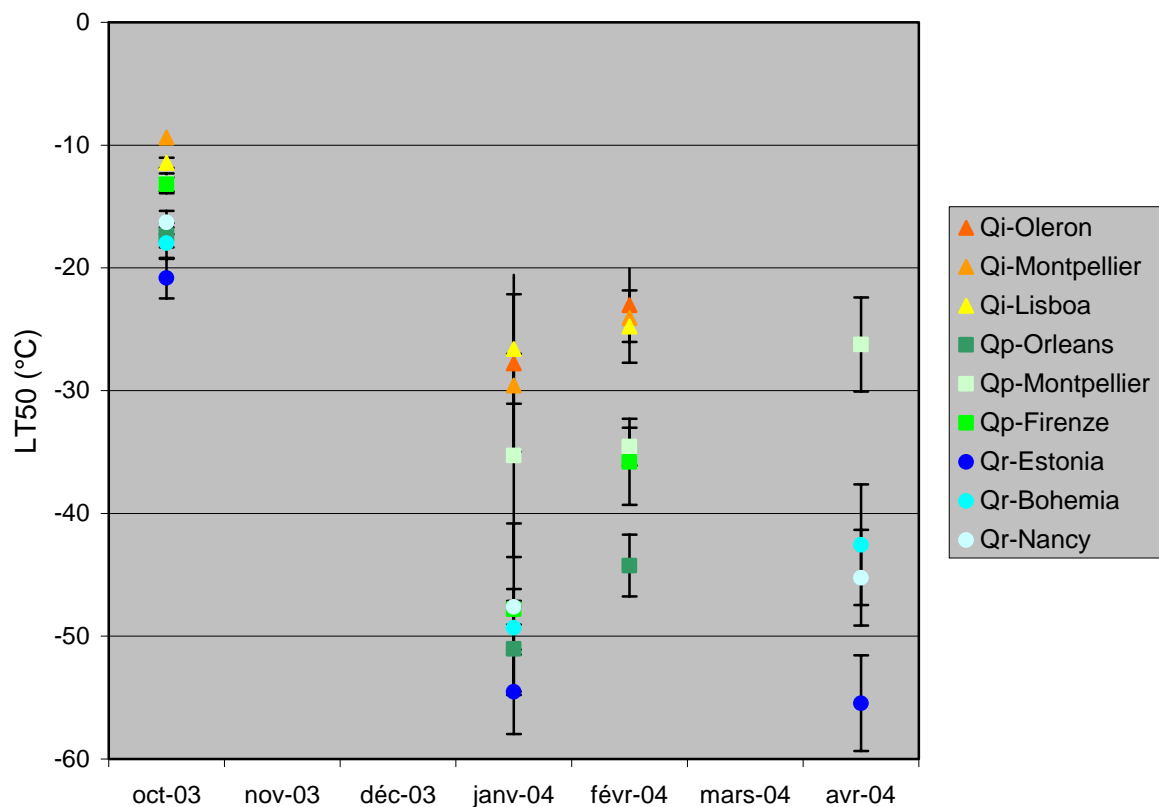


Fig. 24. Evolution au cours de l'automne et l'hiver 2003 de la résistance au gel des différences populations de chênes (sur individus adultes dans les populations d'origine). Qi : *Quercus ilex* ; Qp ; *Quercus pubescens*, Qr : *Quercus robur*. LT50 : température provoquant 50% de mort cellulaire.

### 4.3. Résultats de modélisation

#### 4.3.1. Amélioration de PHENOFIT

Les améliorations apportées au modèle se font pour le moment sur une version mise au point pour deux espèces d'Amérique du Nord : *Populus tremuloides* et *Acer saccharum*.

#### Survie

Dans la première version du modèle, la survie n'était pas affectée par la proportion de feuilles fonctionnelles que l'arbre avait pu garder chaque année après les épisodes de gel. Or il a été observé dans certaines régions, notamment aux hautes latitudes que des arbres (en l'occurrence des chênes pédonculés et frênes) ayant perdu la grosse majorité de leurs feuilles après un épisode de gel, pouvait mourir dans l'année s'ils ne réussissaient pas à remettre à temps de nouvelles feuilles en place (Rein Ahas, comm. pers.).

- Production de nouvelles feuilles suite à un gel

Dans le cas où au cours de la saison de végétation la proportion de feuilles de l'arbre devient inférieure à 20% du nombre initial suite au gel, l'arbre refait des feuilles. Le modèle

utilisé pour déterminer la deuxième date de débourrement est le même modèle que précédemment (*Unified model*, Chuine 2000), mis à part le fait que la phase de levée de dormance est considérée comme déjà effectuée. L'impact de la proportion de nouvelles feuilles restantes à la fin de la saison de végétation est pris en compte de la même manière que précédemment. Si la deuxième phase de débourrement a lieu au moins deux mois avant la date de coloration des feuilles, la survie n'est pas affectée, mais dans le cas contraire, l'arbre n'ayant pas le temps suffisant pour renouveler ses réserves, la survie est nulle.

- Affectation de la survie par le nombre de feuilles fonctionnelles ( $I_f$ )

La survie annuelle, précédemment définie comme

$$S = S_f \times S_d$$

est maintenant définie comme

$$S = S_f \times S_d \times S_l$$

avec  $S_f$  : survie aux dommages du gel

$S_d$  : survie à la sécheresse

$S_l$  : survie en fonction du nombre de feuilles restantes

Pour  $S_l$ , faute de données dans la littérature, nous avons arbitrairement attribué des seuils :

$$S_l = 0 \text{ si } I_f \leq 0,2 ;$$

$$S_l = 0.5 \text{ si } 0,2 \leq I_f \leq 0,5 ;$$

$$S_l = 0.75 \text{ si } 0,5 \leq I_f \leq 0,75 ;$$

$$S_l = 1 \text{ si } I_f \geq 0,75 .$$

- Survie à la sécheresse

Les modèles climatiques ne fournissent pas le point de rosée ni le rayonnement, ce qui rend impossible l'utilisation du rapport journalier de l'indice d'humidité  $I_a$  qui nécessite ces deux variables (formule de Priestley et Taylor (Priestley et Taylor 1972) pour le calcul de  $E_j$ ). Nous avons donc utilisé un autre indice basé sur la classification de Holdridge (Holdridge 1947). Il s'agit de définir des bornes de précipitations annuelles pour une espèce. Si un lieu donné est caractérisé par un niveau annuel de précipitation compris entre ces bornes, la survie de l'espèce pour cette année en ce lieu est de 1. En dehors de ces bornes la survie est fixée à 0.1. Les bornes choisies furent celles données par Iverson, Prasad et Schwartz (Iverson et al. 1999), à savoir de 500 à 1700 mm annuels pour *Acer saccharum* et plus de 125 mm pour *Populus tremuloides*.

### Migration

L'introduction de la migration est un point essentiel dans ce projet si nous voulons pouvoir prédire les régions qui seront colonisées par les espèces du fait du changement climatique. Une région n'est colonisée par une espèce que si elle est à la fois favorable à l'espèce et accessible en distance. Pour cela nous avons besoin de l'aire initiale de répartition de l'espèce (cette aire constitue ainsi un ensemble de « points sources »), et du taux de migration annuel moyen de l'espèce pour déterminer les points colonisables. Les valeurs moyennes de migration par espèce que nous utilisons proviennent de (Burns et Honkala 1990) et (Huntley et Birks 1983).

#### 4.3.2. Simulations préliminaires d'aires de répartition sous différents scénarios climatiques

Ces simulations sont actuellement en cours et seuls les résultats pour le modèle HadCM3 sont disponibles pour ce rapport. Les résultats obtenus avec les modèles ARPEGE et LMD seront disponibles dans les prochains jours.

#### *Populus tremuloides*

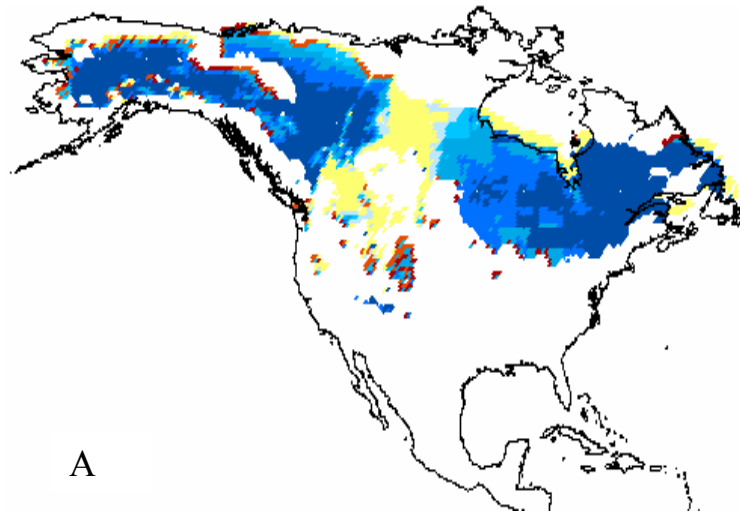
Scénario A2- La valeur sélective de *P. tremuloides* reste globalement élevée ( $>0.25$ ) sur son aire actuelle de répartition, mis à part dans une zone centrale du Nord Canada, ainsi que dans les zones d'altitude (sud ouest de l'aire) (valeur sélective  $< 0.1$ ) (Fig. 25A). Ces faibles valeurs se retrouvent dans les simulations sur la période historique. N'ayant pas accès aux données de densité de population de l'espèce nous ne savons pas si l'espèce est en fait en très faible densité dans ces régions ou s'il s'agit d'une erreur de prédiction du modèle. Un front de colonisation d'une centaine de kilomètres se crée à la frontière nord-ouest de la répartition actuelle de l'espèce, et dans les zones d'altitude des Rocheuses.

Scénario B2- Au sein de la répartition actuelle, la valeur sélective moyenne simulée est globalement très proche de celle simulée avec A2 (Fig. 26A). Cependant les territoires colonisés par l'espèce en 2100 représentent une surface beaucoup plus importante qu'avec le scénario A2. Ceci est surtout visible sur toute la limite nord de l'aire de répartition, mais également pour les populations d'altitude du sud de l'aire de répartition, où les zones colonisées sont plus nombreuses. Cette augmentation de la surface colonisée en 2100 par rapport au scénario A2 peut s'expliquer par le fait que l'augmentation moyenne de température prévue par le scénario B2 est plus modérée que pour A2 (A2 :  $+5-6^{\circ}\text{C}$  ; B2 :  $+2.5^{\circ}\text{C}$  (IPCC 2001)). Le réchauffement permet à l'espèce de s'étendre dans des zones jusque là hostiles, mais le changement est moins brutal qu'avec A2, ce qui doit induire une moindre variance interannuelle de valeur sélective, et réduire les années à très faible valeur sélective par rapport à A2.

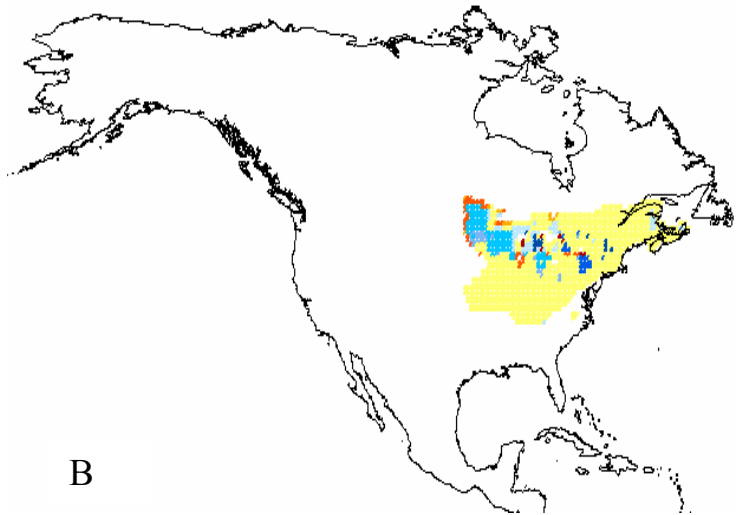
#### *Acer saccharum*

Scénario A2- La valeur sélective d'*A. saccharum* est très faible ( $<0.1$ ) dans tout le sud de l'aire de répartition de l'espèce et n'est supérieure à 0.5 que dans le nord ouest de la répartition actuelle (Fig. 25B). Un front de migration se crée à la frontière nord-ouest de la répartition actuelle, mais il se limite à quelques dizaines de kilomètres. Ainsi, pour un scénario extrême type A2 ( $+5-6^{\circ}\text{C}$ ), *A. saccharum* connaîtrait une forte baisse de valeur sélective, entraînant une chute de densité de population et probablement une partielle disparition des zones les plus méridionales de sa répartition actuelle.

Scénario B2- Les résultats des simulations pour le scénario B2 sont très proches de celles de A2 (Fig. 26B). Les valeurs sélectives sont toute fois très légèrement supérieures au nord ouest de l'aire de répartition.



A



B

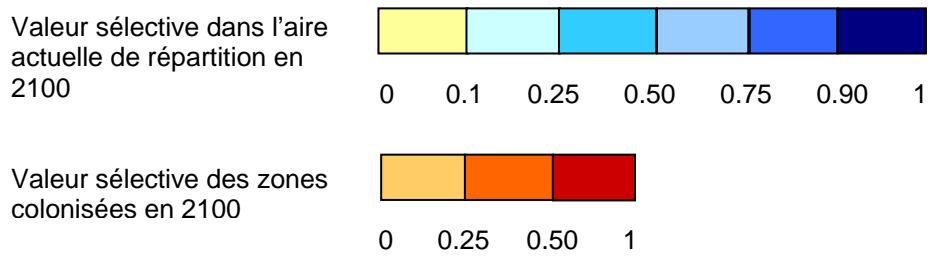
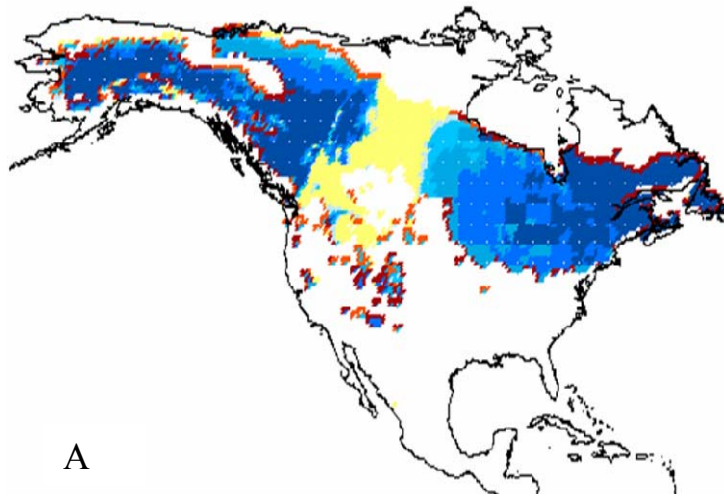
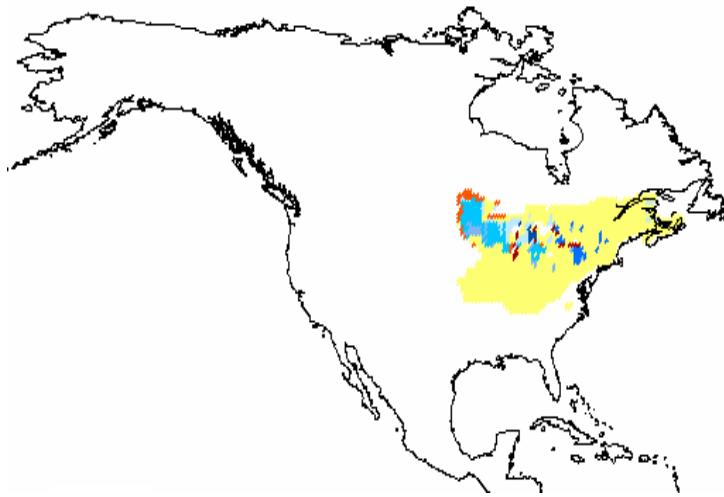


Fig. 25. Evolution de l'aire de répartition de *Populus tremuloïdes* (A) et *Acer saccharum* (B) par rapport à l'actuel selon le scénario A2 et le modèle HadCM3.



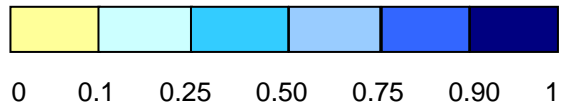


A



B

Valeur sélective dans l'aire  
actuelle de répartition en  
2100



Valeur sélective des zones  
colonisées en 2100

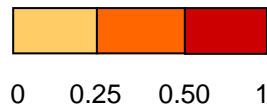


Fig. 26. Evolution de l'aire de répartition de *Populus tremuloïdes* (A) et *Acer saccharum* (B) par rapport à l'actuel selon le scénario B2 et le modèle HadCM3.

### 4.3.3. Analyse de sensibilité de PHENOFIT aux caractéristiques des données climatiques

Les résultats des simulations montrent une certaine variabilité selon la nature des données climatiques utilisées : données journalières ou mensuelles, données de stations météorologiques ou données extrapolées, données observées ou générées, etc. PHENOFIT utilise des données journalières, ce que les MCGAs ne fournissent que depuis peu. Nous avons pu obtenir de telles données pour le modèle LMD, ARPEGE, et HadCM3. L'utilisation de données journalières plutôt que mensuelles pose des problèmes de stockage, de durée de simulation et des problèmes techniques de gestion de mémoire au moment des simulations. Il était donc nécessaire de réaliser une analyse de sensibilité aux données climatiques afin de connaître le coût en terme de justesse des prédictions à travailler avec tel ou tel type de données climatiques. Nous avons réalisé plusieurs simulations destinées à estimer le biais lié à différents effets générés par le type de données climatiques utilisées, à savoir les biais liés à

- l'utilisation d'une ETP mensuelle plutôt que journalière,
- l'utilisation de données journalières régénérées à partir de données mensuelles plutôt que de données journalières observées,
- l'utilisation de données mensuelles plutôt que journalières,
- l'utilisation de données mensuelles extrapolées (type CRU) plutôt qu'observées,
- l'utilisation de données journalières simulées (MCGA) plutôt qu'observées.

Cette analyse de sensibilité a été réalisée sur 92 points d'Amérique du Nord pour lesquelles nous avons recherché pour la période historique les données météorologiques journalières et mensuelles, les données mensuelles CRU et les données journalières simulées par le LMD, ARPEGE, et HadCM3. Cette analyse montre que l'utilisation d'une ETP mensuelle ne biaise pas les simulations (2% de la variance expliquée), de même que l'utilisation de données extrapolées (6%). Par contre l'utilisation de données journalières générées à partir de données mensuelles biaise fortement les simulations (22% de la variance expliquée). L'utilisation des données journalières des MCGAs même si plus contraignantes permet donc d'obtenir des simulations plus fiables. Néanmoins, les MCGAs comportent des biais importants (80% de la variance totale) et il est donc absolument nécessaire de travailler à partir de leurs anomalies pour faire des prédictions fiables pour le futur.

## 5. Conclusion et perspectives

### 5.1 Bilan des résultats

Bien qu'une année supplémentaire de mesures (en cours) soit nécessaire pour compléter les données de 2002 et 2003, nous pouvons dire que

(i) notre échantillonnage a été représentatif de la variabilité génétique présente au sein de l'aire de répartition des espèces étudiées et permettra de tirer des conclusions valables pour l'ensemble de l'aire de répartition de celles-ci,

(ii) notre dispositif expérimental, malgré quelques difficultés, a donné satisfaction et a permis d'atteindre les objectifs fixés.

Les principaux résultats sur l'impact du changement climatique dans notre expérience sont un impact fort de l'augmentation de température sur les temps de développement des espèces ayant des conséquences sur leur survie et leur fécondité mais avec des effets assez différents entre espèces. L'impact de la température sur la phénologie va dans le sens d'un avancement des stades de développement chez toutes les espèces, un raccourcissement de la durée du cycle de reproduction et un allongement du cycle végétatif chez les espèces

pérennes. L'avancement des stades de développement varie en fonction des espèces de  $-1.5$  j/°C à  $-35.2$  j/°C.

Au niveau des types fonctionnels, les différences sont significatives uniquement pour le type photosynthétique, avec les espèces en C4 qui réagissent beaucoup plus à l'augmentation de température que les espèces en C3 mais ce résultat devra être confirmé en 2004.

Nos résultats sont en accord avec les données historiques compilées sur l'ensemble du globe (Parmesan 2003) sur la phénologie de dizaines d'espèces montrant qu'en moyenne les stades phénologiques ont avancés de  $2.3$  j/décennie, soit  $19.2$  j/°C de réchauffement. Elles sont également en accord avec les tendances observées chez les espèces cultivées (en général graminées C3) qui montrent un avancement des stades phénologiques et un raccourcissement du délai de maturation (IPCC 2001). Nos mesures montrent que la réponse de la phénologie au réchauffement varie beaucoup autour de cette moyenne et que la phénologie possède une plasticité de réponse au climat qui ne semble pas atteindre ses limites même pour un scénario  $+3$ °C de réchauffement.

En revanche les conséquences de ces changements de phénologie sur la croissance et la fécondité des espèces sont très variables d'une espèce à l'autre. Une seule espèce (graminée pérenne C4) est très fortement et significativement avantagée par l'augmentation de température en terme de biomasse et de fécondité, et très peu affectée par la diminution de précipitations. Il est possible que sa congénérique annuelle *Setaria viridis* ainsi que la dicotylédone C4 *Amaranthus retroflexus* montrent le même type de comportement (à confirmer en 2004). En ce qui concerne les autres espèces C3, monocotylédone (*Lolium*) ou dicotylédone (*Artemisia*), les populations ne sont pas significativement affectées par l'augmentation de température, mais montrent globalement une diminution de leur fécondité et leur biomasse, notamment pour les populations du sud de l'Europe.

Les différences de réponse visibles entre les espèces et entre populations d'une même espèce laissent présager une forte variabilité dans l'évolution des aires de répartition de celles-ci. Notre plan d'expérience permettra, une fois l'ensemble des mesures acquises, de savoir si cette variabilité peut se classer en fonction de critères fonctionnels ou non ; et si l'on peut ainsi déduire des groupes de réponse au changement climatique. Il semble que les graminées C4, telle que *Setaria parviflora*, espèces originaire d'Amérique du Sud et envahissant la Méditerranée, seront très favorisées par le changement climatique quel que soit le scénario qui se déroulera (A2 ou B2), alors que les espèces en C3, notamment les populations du sud de l'Europe seront défavorisées par le changement climatique quel que soit le scénario qui se déroulera (A2 ou B2).

Une analyse de sensibilité du modèle aux données climatiques a été réalisée afin de connaître les biais de prédiction liés à la résolution spatiale et temporelle des données climatiques utilisées ainsi que leur type (données observées des stations météorologiques, données extrapolées, données simulées). Cette analyse a montré la très forte sensibilité du modèle aux types de données climatiques, et souligné l'importance de travailler avec des données de température journalières et en revanche de pouvoir travailler avec des données d'ETP mensuelles. Elle a également souligné l'importance de pouvoir travailler avec des données d'MCGAs journalières et non pas générées à partir des données d'MCGAs mensuelles. L'analyse a également montré l'importance de travailler en anomalies avec les MCGAs et le problème des zones de hautes altitudes et hautes latitudes qui devraient connaître les changements climatiques les plus forts mais qui sont sous renseignées climatiquement (couverture spatiale) et sont les plus touchées par les biais de prédiction liés à la nature des données climatiques utilisées.

Les résultats des simulations d'aire de répartition de *Populus tremuloides* et *Acer saccharum* pour les deux scénarios A2 et B2 avec les sorties climatiques de HadCM3 ont montré que *A. saccharum*, espèce vivant au nord-est des Etats-Unis sera globalement très affecté par le changement climatique, avec une très forte régression de l'aire au sud et une extension toute fois très limitée au nord-ouest de sa répartition actuelle, et ce quel que soit le scénario qui se réalisera (A2 ou B2). En revanche, *P. tremuloïdes* est très peu affecté par le changement climatique, même dans le cas du scénario A2 et accroît même son aire par une colonisation au nord-ouest de sa répartition actuelle toute fois limitée dans le cas du scénario A2. Ces premiers résultats qui seront complétés très prochainement par ceux obtenus avec les modèles ARPEGE et LMD sont en accord avec les tendances observées pour le XX<sup>e</sup> siècle montrant un déplacement de 6.1km/décennie vers le nord, ce qui équivaldrait à 127km d'ici 2100 dans le cas du scénario B2 (+2.5°C), or *Acer saccharum* montre une capacité de migration de 55 à 110 km et *Populus tremuloïdes* de 110 à 220 km d'ici 2100 selon ce même scénario. Il est à noter que paradoxalement c'est avec le scénario B2 que les espèces montrent les plus fortes migrations et non avec A2. Ceci montre que le scénario A2, même s'il rend les régions nordiques plus chaudes et accessibles à certaines espèces, ne permet pas forcément à celles-ci de migrer plus loin vers le nord peut-être du fait d'une plus forte variance interannuelle de la valeur sélective. Nos résultats montrent également que les espèces seront très diversement affectées par les conséquences du changement climatique.

Il est probable que le projet que nous avons essayé de mener à bien sera suivi dans l'avenir par d'autres projets de même type car nous sommes convaincus que c'est en alliant l'expérimentation, en conditions les plus réalistes possibles, à la modélisation que des avancées significatives sur la prévision des impacts du changement climatique auront lieu. Néanmoins, nous pensons que des programmes à deux ans sont nettement insuffisant pour réaliser de tels projets. La recherche du réalisme a également un coup très important. Travailler en plein champ avec des espèces en mélange génère de nombreux problèmes difficiles à gérer. Contrôler et réchauffer la végétation en extérieur s'avère être très coûteux. L'utilisation de capteur infra-rouge pour mesurer la température de placettes en extérieur est sans doute le meilleur outil (mais nous déconseillons les capteurs Rayteck qui résistent très mal en conditions extérieures).

Il est à noter qu'étant donné la lourdeur du dispositif expérimental et l'investissement financier et humain qu'il a demandé, celui-ci a été réinvesti pour d'autres mesures sur le fonctionnement de l'écosystème dans le cadre du projet IFB-GICC IMAGINE (dir. JF Soussana). Des mesures d'activité photosynthétique et de transpiration sont réalisées à l'échelle de la placette à différents moments de l'année. Des mesures d'activité potentielle de nitrification et dénitrification des bactéries du sol sont réalisés à chaque saison, ainsi que des mesures de décomposition de litière, de croissance et compétition racinaire.

## **6. Publications sur le sujet**

Morin X. and I. Chuine. Sensitivity analysis of plant distribution models to climate input characteristics. Soumis à Global Change Biology

1 article en préparation sur la résistance au gel des chênes

1 article en préparation sur les résultats de modélisation

2 articles en prévision sur les résultats de l'expérience

## **7. Disponibilité des données**

Totale après publication.

## 8. Valorisation sur le site de GICC

A voir ultérieurement en fonction des résultats de l'année 2004.

## 9 Bibliographie

- Brisson N. 2003. Questionnements sur l'impact du changement climatique sur les grandes cultures. Séminaires MICCES-INRA. Isle sur la Sorgues. 22-23 janvier 2004.
- Burns, R. L., et B. H. Honkala. 1990, *Sylvics of North America*. Washington, D. C., U. S. Department of agriculture, Forest Service.
- Chuine, I. 2000. A unified model for the budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology* 207:337-347.
- Chuine, I., et E. Beaubien. 2001. Phenology is a major determinant of temperate tree distributions. *Ecology Letters* 4:500-510.
- Davis, A. J., L. S. Jenkinson, J. H. Lawton, B. Shorrocks, et S. Wood. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391:783-786.
- de Noblet, N. 1997. Modelling late-Quaternary paleoclimate and paleobiomes, Pages 31-54 *in* B. Huntley, W. Cramer, A. V. Morgan, H. C. Prentice et J. R. M. Allen, eds. *Past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota*. Global Environmental change. Berlin, NATO ASI Series.
- Downing, T. E., P. A. Harrison, R. E. Butterfield, et K. G. Lonsdale. 2000. *Climate Change, climatic variability and agriculture in Europe*, Pages 445. Oxford, Environmental Change Institute, University of Oxford.
- Harrison, P. A., R. E. Butterfield, et T. E. Downing. 1995. *Climate Change and agriculture in Europe. Assessment of impacts and adaptation*, Pages 411. Oxford, Environmental Change Unit. University of Oxford.
- Harte J., Torn M.S., Chang F.R., Feifarek B., Kinzig A.P., Shaw R., Shen K. 1995. Global warming and soil microclimate : Results from a meadow-warming experiment. *Ecological Applications*, 5 : 132-150
- Higgins, S. I., et D. M. Richardson. 1998. Pine invasion in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology* 135:79-93.
- Higgins, S. I., D. M. Richardson, et R. M. Cowling. 1996. Modeling invasive plant spread: the role of plant-environment interactions and models structure. *Ecology* 77:2043-2054.
- Higgins, S. I., D. M. Richardson, R. M. Cowling, et T. H. Trinder-Smith. 1998. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology* 13:303-313.
- Hoffman, A. A., et M. W. Blows. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *TREE* 9:223-227.
- Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:267-268.
- Huntley, B., et H. J. B. Birks. 1983, *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0 - 13000 years ago*. Cambridge, Cambridge University Press.
- IPCC. 2001. *Climate Change 2001: impacts, adaptation and vulnerability*. Contribution of the Working Group II to the third assessment report of IPCC. Cambridge.
- Iverson, L. R., et A. M. Prasad. 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the Eastern United States. *Ecological Monographs* 68:465-485.

- Iverson, L. R., A. M. Prasad, et M. W. Schwartz. 1999. Modeling potential future individual tree-species distribution in the Eastern United States under a climate change scenario: a case study with *Pinus virginiana*. *Ecological Modelling* 115:77-93.
- Menzel, A., et P. Fabian. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397:659.
- Michaels, P. J., P. C. Knappenberger, O. W. Frauenfeld, et R. E. Davis. 2003. Revised 21st century temperature projections. *Climate Research* 23:1-9.
- Nijs I, Kockelbergh F, Teughels H, Blum H, Hendrey G, Impens I (1996). Free air temperature increase (FATI): A new tool to study global warming effects on plants in the field. *Plant Cell and Environment*, 19: 495-502).
- Priestley, C. H. B., et R. J. Taylor. 1972. On the assessment of surface heat flux and evaporation using large-scale parameters. *Monthly Weather Review* 100:81-92.
- Parmesan, C., et G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Parry, M. L. 2000. Assessment of potential effects and adaptations for climate change in Europe: the Europe Acacia Project, Pages 320. Norwich, Jackson Environment Institute, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Yahdjian L, Sala OE 2002. A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, 133(2): 95-100)Zhang, M. I. N., et J. H. M. Willison. 1986. An improved conductivity method for the measurement of frost hardiness. *Canadian Journal of Botany* 65:710-715.

## Annexe 1

Protocole expérimental utilisé pour mesurer la résistance au gel des chênes

1/ Echantillonnage de 10 individus/provenance et 50 cm de rameaux de l'année sur chaque individu.

2/ Pour chacun des 5 traitements (témoin et 4 températures testées) et chaque répétition (2), grouper des tronçons de 5 cm de rameaux de 5 individus d'une même provenance avec un élastique. Attacher les paquets de toutes les provenances autour d'un thermocouple et enfermer le tout dans une thermos.

3/ Mettre les 4 thermos dans un congélateur à  $-80^{\circ}\text{C}$  en laissant l'extrémité des thermocouples dépasser et reliées à une station d'acquisition Campbell, et le témoin dans la chambre froide à  $5^{\circ}\text{C}$  (dévisser un peu la thermos). Retirer les thermos une par une quand elles ont atteint les températures testées, et les mettre dans la chambre froide à  $5^{\circ}\text{C}$  (dévisser un peu les bouchons).

4/ Après plus de 12 heures à  $5^{\circ}\text{C}$ , récupérer les thermos. Sortir les échantillons dans l'ordre décroissant des températures (témoin en premier). Pour chaque provenance, peser les rameaux du témoin et les rapporter à la masse du plus léger. Tous les échantillons de cette provenance seront ramenés à cette masse. Couper les tronçons en bouts de 3-4 mm, et les mettre dans un tube à essai numéroté, avec 15 ml d'eau pure. Fermer hermétiquement le tube avec un bouchon. Noter la correspondance du numéro de l'individu et du tube à essai.

5/ Agiter les tubes pendant 24 heures à l'aide d'un agitateur à  $5^{\circ}\text{C}$ .

6/ Ramener les tubes à température ambiante, les secouer à la main et mesurer la conductance C1 de chaque solution.

7/ Autoclaver les échantillons, en les passant à  $120^{\circ}\text{C}$  pendant 30 minutes.

8/ Sortir les tubes et les refroidir à température ambiante, les secouer à la main et mesurer la conductance C2 de chaque solution.

9/ Vider les tubes et les laver.

L'indice de résistance de chaque individu est obtenu de la façon suivante

$$I = 100 (R_t - R_o) / (1 - R_o)$$

avec  $R_t = L_t / L_k$ ,  $R_o = L_o / L_d$ ,  $R_t$  et  $R_o$  la conductivité relative de l'échantillon soumis à la température  $t$  et celled du témoin,  $L_t$  la conductance de l'échantillon soumis à la température  $t$ ,  $L_k$  celle du même échantillon après autoclave à  $95^{\circ}\text{C}$ ,  $L_o$  la conductance du témoin, et  $L_d$  celled u témoin autoclavé.

La température à laquelle 50% des cellules est obtenue pour chaque individu par régression linéaire des indices de résistance par rapport aux températures testées.