



## Réponse des forêts Méditerranéennes françaises aux changements climatiques

## Response of the French Mediterranean forests to climatic changes

Programme **APR GICC 2003**

**Rapport de fin de contrat**

CEREGE  
UMR 6635 CNRS/Université Paul Cézanne  
Europôle Méditerranéen de l'Arbois BP 80  
F-13545 Aix-en-Provence cedex 4

Joël Guiot  
guiot@cerege.fr

Date : 21/06/2007

N° de contrat : XXXXXX

Date du contrat : 01/05/2005

## Participants

**CEREGE**, Aix-en-Provence : J. Guiot (DR1 CNRS), C. Gaucherel (post-doc appointé sur le projet)

**IMEP**, Aix-en-Provence : F. Guibal (CR1, CNRS), JL Edouard (CR1 CNRS), A. Thomas (IR CNRS), N. Denelle (IR CNRS)

**CEFE-DREAM**, Montpellier : S. Rambal (IR1, CNRS), F. Mouillot (CR IRD), JP Ratte (chercheur appointé sur le projet), R. Joffre (DR2, CNRS), JM Ourcival (IR CNRS), L. Misson (CR1 CNRS)

**INRA-URFM**, Avignon : R. Huc (CR1, INRA), A. Porté (CR INRA), H. Davi (CR INRA)

**CEMAGREF**, Le Tholonet : M. Vennetier (IDTEF, CEMAGREF), C. Ripert (IE, CEMAGREF), T. Curt (IE, CEMAGREF)

**MEDIAS-France**, Toulouse : M. Hoepffner (DR, IRD), H. Makhmara (IR)

# **RAPPORT SCIENTIFIQUE**

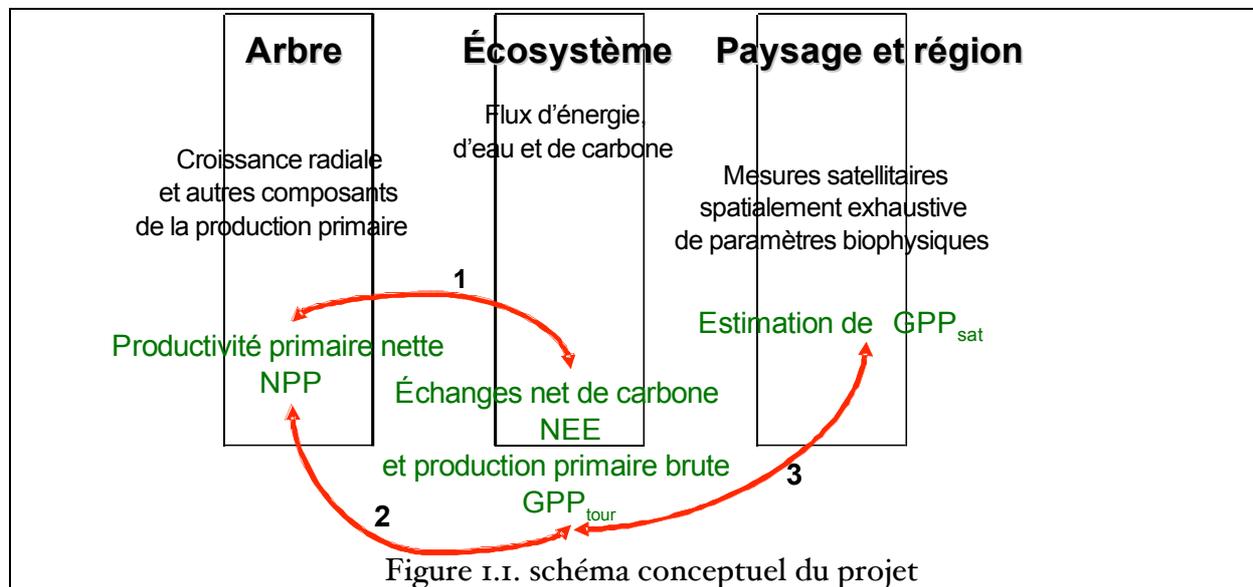
## **Réponse des forêts Méditerranéennes françaises aux changements climatiques**

**APR GICC 2003**

Rédacteur : J. Guiot  
avec : F. Guibal, R. Huc, L. Misson, S. Rambal, J.P. Ratte, M.  
Vennetier

## 1) Objectifs

Les objectifs généraux de REFORME étaient d'étudier comment les changements climatiques et l'augmentation du taux de CO<sub>2</sub> atmosphérique affectent et vont affecter la productivité d'espèces forestières méditerranéennes et la structure des paysages. On s'intéresse également au devenir des peuplements actuels (remontée biologique, peuplements de transitions) face aux modifications des perturbations induites par les changements climatiques, comme le régime des feux, sur les paysages, leur diversité et leur structure. Les espèces-modèles retenues sont le Pin d'Alep et le Chêne vert. L'objectif final est de fournir aux décideurs forestiers des informations sur l'évolution des peuplements forestiers au niveau régional, notamment sur l'évolution des paysages, mais également des informations locales plus précises sur l'évolution de la forêt, en fonction de sa situation géographique mais également en fonction des caractéristiques du milieu dans lequel il se développe (topographie, sol, structure).



Trois questions complémentaires sous-tendent la problématique multi échelle de ce travail. La première concerne le fonctionnement des écosystèmes matures, par exemple celui de la forêt laboratoire de Puéchabon. Comment expliquer la différence entre NEE mesuré par la tour de flux et la NPP estimée à partir des composants de la croissance? La seconde répond à une question récurrente en écologie forestière et qui fait l'objet de discussion et de contributions scientifiques permanentes, la NPP est-elle une fraction constante de la GPP? Cette question est d'importance car elle renvoie à l'utilisation des estimations satellitaire de la GPP. La dernière concerne la qualité de l'estimation satellitaire de la GPP : comment corriger la GPP<sub>sat</sub> des effets de la sécheresse édaphiques?

D'autre part, il est nécessaire d'analyser l'impact du climat sur la mise en place, la croissance et la survie des organes aériens du pin (tiges, aiguilles, floraison, fructification): ceux-ci sont les éléments déterminants de la productivité future (capacité de photosynthèse et d'échanges avec l'atmosphère). Ces éléments doivent être connus pour affiner les modèles d'allocations de ressources (carbone, etc... ) au sein de la plante. D'un point de vue des événements extrêmes, on doit pouvoir établir quelles sont les conséquences des événements climatiques exceptionnels tels que

les canicules, sécheresses et neiges lourdes, qui régulièrement marquent significativement et parfois durablement la productivité des peuplements. Ces événements sont susceptibles de devenir plus fréquents dans le futur et leur prise en compte est nécessaire pour les études de vulnérabilité.

Enfin, via l'utilisation de scénarios climatiques pour le futur (issus ici du modèle ARPEGE) et un modèle de croissance annuelle des arbres, on veut tester la sensibilité des deux espèces cibles au changement climatique seul et au changement du taux de CO<sub>2</sub> atmosphérique (effet de fertilisation) afin de mettre ainsi en évidence à quelle échéance les stress éventuels se feront durablement sentir.

## **2) Méthodologie**

### **2.1. récolte de données et plans d'expérience**

#### *2.1.1. Puéchabon*

Le site de Puéchabon est représentatif des hautes garrigues calcaires de l'arrière pays de Montpellier. Il a été mis en place en 1984. Il était initialement destiné à comprendre le fonctionnement écologique des taillis de Chêne vert (biologie du sol, dynamique de la biodiversité, productivité, effet des pratiques sylvicoles). Notons au passage que cet écosystème représente plusieurs millions d'hectare au sein des régions méditerranéennes subhumides à semi-arides et que nos collègues barcelonais du CREAM disposent de plusieurs sites expérimentaux sur cette espèce. Ils sont associés avec le CEFE dans le cadre d'un laboratoire européen associé. Depuis 1998 ce site fait partie des réseaux européens de mesure des flux de carbone à travers les projets Medeflux (1998-1999), puis Carboeuroflux (2000-2002) et Carboeurope-IP (2004-2009). Il est une référence incontestable dans le domaine de la compréhension des réponses des écosystèmes à la contrainte hydrique.

Au sein de ce site, un dispositif d'exclusion de pluie a été mis en place au printemps 2003. Ce dispositif est constitué de trois répétitions ou blocs de quatre parcelles. Chaque parcelle a une superficie de 10 m x 10 m. Un bloc comprend quatre traitements : une parcelle sèche (D), une parcelle contrôle (C), une parcelle éclaircie contrôle (TC) et une parcelle éclaircie sèche (TD). L'exclusion de pluie est basée sur le principe des « throughfall displacement experiment ». Un réseau dense de gouttière de PVC est suspendu sous la couronne des arbres à environ 1 m de la surface du sol. L'inclinaison des gouttières permet d'exporter l'eau d'égouttement (throughfall) à l'extérieur de la parcelle. La surface couverte par les gouttières représente 30% de la surface du sol. Au final compte tenu des pertes par évaporation directe de l'eau interceptée par le feuillage, ce dispositif réduit la pluie incidente de 25%. Dans les parcelles contrôles, des gouttières inversées sont mises en place pour modifier le microclimat et les transferts radiatifs de la même manière que dans les parcelles sèches. Les éclaircies du dispositif ont été faites pour voir dans quelle mesure cette pratique sylvicole était un moyen de limiter l'effet de l'accroissement de la sévérité des sécheresses.

#### *2.1.2. Lamanon*

Le site est en Provence calcaire, à basse altitude (latitude : 43°42'45"N, longitude : 5°03'41"E, altitude : 120 m) sur un sol colluvial, atteignant 1m par endroits. La pluviométrie annuelle est de 660mm (données Météo France, Cavailon). Le peuplement étudié se situe dans la forêt communale de Lamanon (Bouches-du-Rhône), en exposition nord avec une pente ~7%, au pied de la chaîne des Alpilles. Il

se compose, dans sa strate supérieure d'une futaie de pins d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.), dans le sous-étage d'un taillis de chênes verts (*Quercus ilex* L.), et d'un important sous-bois de buis (*Buxus sempervirens* L.). Quatre placettes ont été choisies pour les observations, permettant, ainsi, de mieux prendre en compte l'hétérogénéité du site, évaluée notamment à partir des mesures de surface terrière. On dispose d'une placette (40m x 30m) équipée en 2001 portant les mesures micro-météorologiques, plus riche en pins et désignée comme témoin (T) et de trois placettes (30m x 30m) dont une à mélange sensiblement équilibré entre le pin et le chêne (Pl. 1), une à dominante chêne (Pl. 2) et une à dominante pin (Pl. 3).

Des mesures de la circonférence de toutes les tiges supérieures à 1.3m ont été menées sur chaque cellule de 5\*5m en 2001 sur la placette T, en 2002 et 2006 sur les quatre placettes (T, 1, 2, 3). Sur la placette T un inventaire plus complet du chêne vert et du pin (avec comptage de toutes les tiges <1.30) a été opéré en 2005. Ces données ont permis de calculer la densité des tiges et la surface terrière. Chaque année également, de 2002 à 2006, des mesures de la hauteur (au Vertex) et de la circonférence ont été effectuées sur des échantillons (25 chênes et 15 pins) sur chacune des 4 placettes.

L'humidité volumique du sol en profondeur a été mesurée périodiquement par des sondes TDR installées à différents niveaux dans deux fosses. L'hétérogénéité édaphique de la zone d'étude a été prise en compte par neuf sondes superficielles (profondeur 0-15 cm). L'évolution de la teneur en eau du sol permet d'interpréter la réponse des arbres à la sécheresse estivale édaphique.

Les mesures micrométéorologiques (voir tableau 2.1) permettent d'obtenir une évaluation de l'ETP (ETP Penman) et du déficit de saturation au niveau du couvert. Un échantillon de huit pins d'Alep et de huit chênes verts, représentatif des différentes classes de diamètre a été choisi dans quatre placettes pour le suivi de la transpiration. Le potentiel hydrique a été mesuré sur les mêmes arbres, de 2001 à 2006. Les valeurs relevées correspondent au potentiel de base (Pb, MPa) obtenu avant le lever du jour et au potentiel minimum (Pm, MPa), obtenu entre 12 h et 14 h heure solaire. Le potentiel hydrique de base (Pb) mesuré sur les arbres, traduit un équilibre entre l'eau dans la plante et l'eau dans le sol et rend compte de l'état hydrique de la plante. Le Pm traduit l'état hydrique le plus bas de la journée. Une représentation simple (Pb-Pm) permet d'obtenir une valeur qui traduit le fonctionnement de la plante (échanges gazeux liés à l'ouverture des stomates). Plus la sécheresse s'aggrave, plus la valeur de Pb-Pm se rapproche de zéro et plus la plante réduit son fonctionnement et ses échanges (pertes d'eau quasi nulles et absence d'assimilation). La valeur de potentiel hydrique de base correspondant à la plus faible différence Pb-Pm est le potentiel de base critique Pb0 (Aussenac et Granier, 1978).

Les mesures de conductivité hydraulique permettent de connaître la perméabilité des axes au transfert d'eau (sève brute). Ces mesures sont exprimées soit par rapport à la section conductrice ( $K_s$ ) soit par rapport à la surface foliaire alimentée par le segment de tige ( $K_l$ ). Elles traduisent notamment la plus ou moins grande vigueur des segments. Ces mesures ont été effectuées en laboratoire à partir d'échantillons prélevés sur les branches des différentes espèces, poussant en pleine lumière. Cette conductivité est mesurée en novembre, après la maturation complète des pousses de l'année et sur un système conducteur complètement formé. Le protocole a été le suivant : (1) 8 pins et 8 chênes choisis sur la zone tampon de chacune des 4 placettes ; (2) Prélèvement de 2 branches par arbre dans une

position de pleine lumière ; (3) Mesure de conductivité sur deux axes par branche. Soit un total de 128 mesures par espèce. Pour chaque axe, les calculs suivants ont été effectués :

- mesure sur un segment, de la conductivité hydraulique ( $K_h$ ,  $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) au conductimètre de Sperry (modèle Xyl'Em) ;
- dénombrement des feuilles ou des aiguilles placées en position distale du segment mesuré.
- Mesure du poids sec des mêmes feuilles ( $P_s$ ) et aiguilles, et de leur surface foliaire ( $A_f$ ), sur l'ensemble des feuilles pour le chêne, à partir d'un échantillon représentatif pour le pin.
- Mesure de la surface de la section des axes conductrice de sève brute (aubier),  $A_s$
- Calcul de la conductivité spécifique des axes ( $K_s$ ,  $\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )  $K_s = K_h / A_s$ .
- Calcul de la conductivité spécifique foliaire ( $K_f$ ,  $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )  $K_f = K_h / A_f$
- Calcul du coefficient de Huber ( $HV$ ,  $10^{+3} \text{ m}^2 \text{m}^{-2}$ )  $HV = A_s / A_f$  est le rapport entre la surface conductrice et la surface foliaire.

Les mêmes échantillons de feuilles et d'aiguilles ont été utilisés pour le calcul du LMA avec la relation ( $P_s / A_f$ ).

Type de mesures	Méthode, détail des mesures
LAI (indice foliaire)	Photos hémisphériques, LAI 2000 (Li-Cor), relations allométriques
Mesures au dessus du couvert	Température, humidité, rayonnement global, vent, précipitations
Croissance en hauteur et en diamètre	Arbres échantillons : 25 pin et 15 chênes sur 4 placettes
Structure	Circonférence, biomasse
Paramètres hydrauliques	Conductivité, vulnérabilité à la cavitation
LMA (poids spécifique foliaire)	
Ecophysiologie	Transpiration, potentiel hydrique
Potentiel hydrique	Pb, Pm
Sol (INRA – CSE)	Humidité volumique, potentiel hydrique

Tableau 2.1 Données recueillies sur le site de Lamanon

### 2.1.3. Font-Blanche

Une station de mesures représentative des forêts mélangées devait être installée en 2005, grâce au financement de l'Institut Fédératif de Recherches « Pôle Méditerranéen des Sciences de l'environnement » (IFR 112, PMSE). Différents retards (d'ordre budgétaire, juridique, et sécuritaire) ont eu pour conséquence que la station a seulement pu démarrer au printemps 2007. Elle est située sur la commune de Roquefort la Bédoule, Bouches du Rhône. Elle est propriété du Conseil Général. Le dispositif comprend notamment une tour équipée, un local technique et une placette clôturée de 0.64 ha.

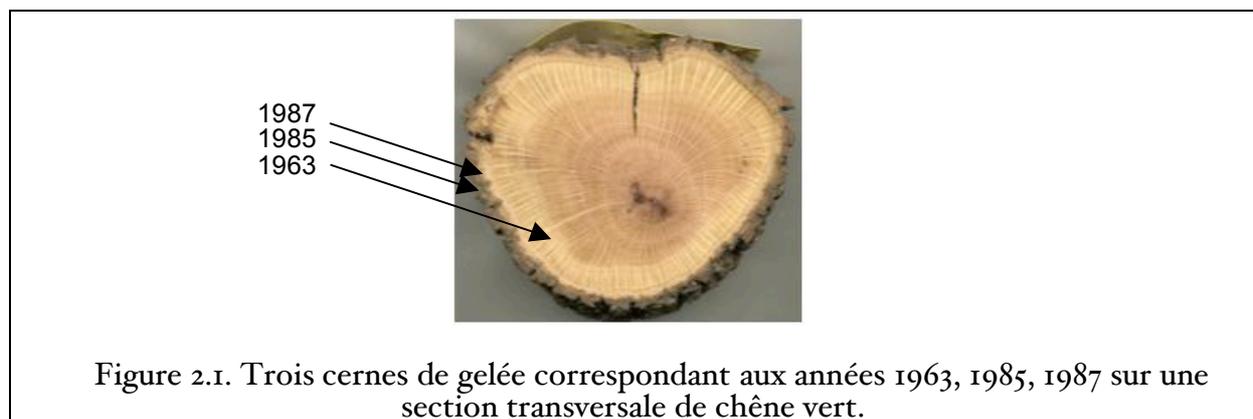
Pour les mesures de croissance des organes aériens, des prélèvements ont été effectués en 2006 et 2007 sur 6 arbres représentatifs pour les 3 classes d'âge du peuplement, à raison de 6 à 10 branches par arbre (haut, milieu et bas de houppier, orientations nord et sud, et est ou ouest). Les mesures ont été effectuées de façon rétrospective en remontant les rameaux sur 10 années suivant un protocole standard fourni par les spécialistes de la modélisation architecturale des arbres (laboratoire AMAP de Montpellier). Quatre axes sont étudiés sur chaque branche : l'axe principal et un axe d'ordre 2 né en 1995, et sur chacun de ses deux premiers axes un axe né en 2000 (ordre 2 et 3). Sont mesurés ou comptés : la longueur totale et le diamètre

de la pousse annuelle et de chacune de ses subdivisions (cicatrice du bourgeon, floraison mâle, pousses successives si polycyclisme), sur chaque pousse annuelle le nombre d'aiguilles formées, le nombre d'aiguilles encore présentes, la longueur et l'épaisseur des aiguilles, le nombre de cônes portés directement ou indirectement, le nombre de ramifications, les ramifications avortées ou mortes.

#### 2.1.4. Données dendrochronologiques

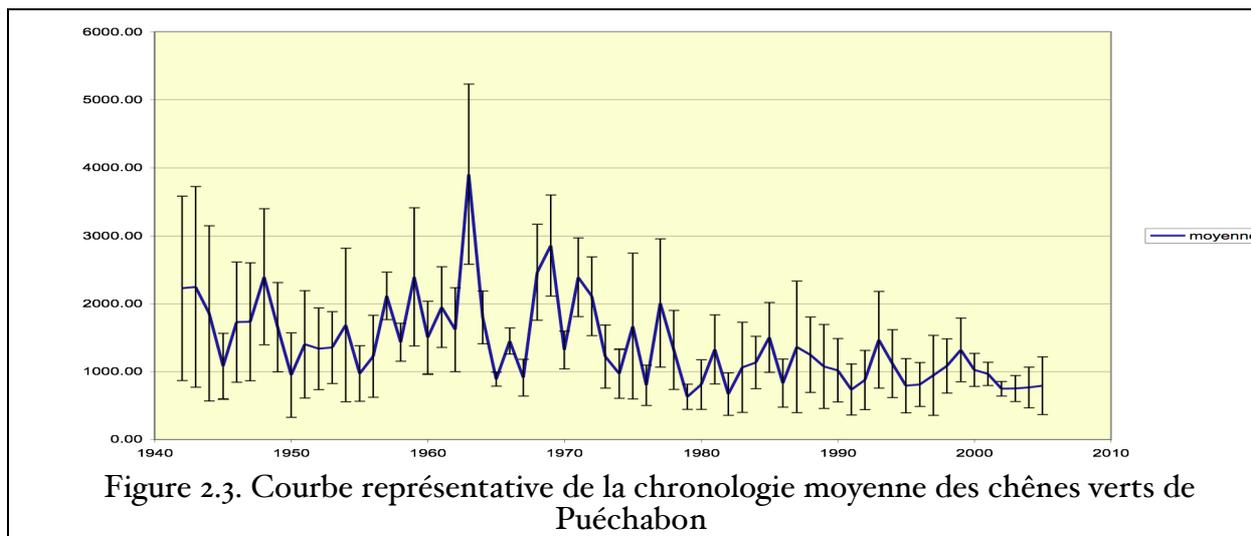
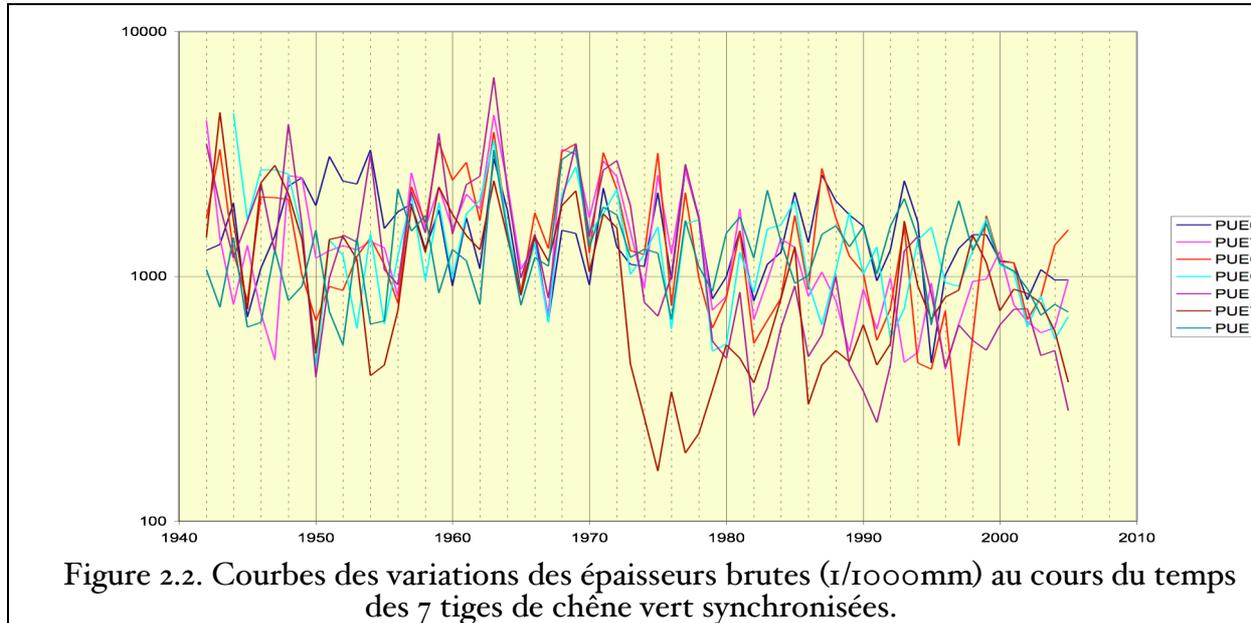
A Font-Blanche, des carottes ont été prélevées sur les arbres choisis pour les mesures de rameaux, auxquels ont été ajoutés 12 arbres, afin de faire un lien entre croissance des rameaux et aiguilles, floraison, fructification, et croissance en diamètre. Le site de Font-Blanche a été intégré dans un réseau de placettes situé à proximité dans le massif de la Sainte-Baume et formant un gradient d'altitude de 300 à 800m d'altitude. L'impact de la canicule 2003 et des sécheresses successives de 2004 à 2006 a été observé en détail sur Font-Blanche et de façon régulière mais plus légère sur le reste du réseau. L'étude a porté à la fois sur le long terme grâce à des carottes de sondage à la tarière de Pressler (évolution de la croissance du pin d'Alep sur les 100 dernières années), et sur le court terme par des observations ciblées de cernes et d'organes aériens.

Afin de bâtir une chronologie d'épaisseurs de cernes représentatives des chênes verts de Puéchabon, 15 tiges dominantes issues de 15 cépées ont été abattues en novembre 2005. Du fait de l'excentricité de la moelle, seuls les rayons de croissance les plus longs de chaque section ont été comparés deux à deux afin d'interdater les séries et d'attribuer à chaque cerne le millésime exact de sa formation. Outre l'épaisseur remarquable de certains cernes, quelques cernes de gelée dont la plupart des cellules de la zone initiale étaient écrasées et disloquées ont été détectés : datés des années 1963, 1985 et 1987 (Figure 2.1), toutes caractérisées par des températures minimales hivernales très basses, ces cernes ont permis de bien caler l'interdatation.



Au total, 7 tiges sur 15 ont pu être interdatées ; la datation des cernes révèle que le premier cerne formé étant celui de l'année 1942, les tiges résultent d'une dernière coupe du taillis lors de l'hiver 1941-42. Les courbes des variations des épaisseurs brutes au cours du temps représentatives des 7 tiges synchronisées sont reportées sur la Figure 2.2 ; la Figure 2.3 représente la courbe de la chronologie moyenne des épaisseurs brutes construite à partir de ces 7 tiges. La concordance visuelle entre les courbes individuelles, satisfaisante jusqu'en 1987, se dégrade après cette date. Cette dégradation qu'accompagne une diminution assez marquée de l'épaisseur des cernes n'est peut-être pas sans rapport avec une fermeture du

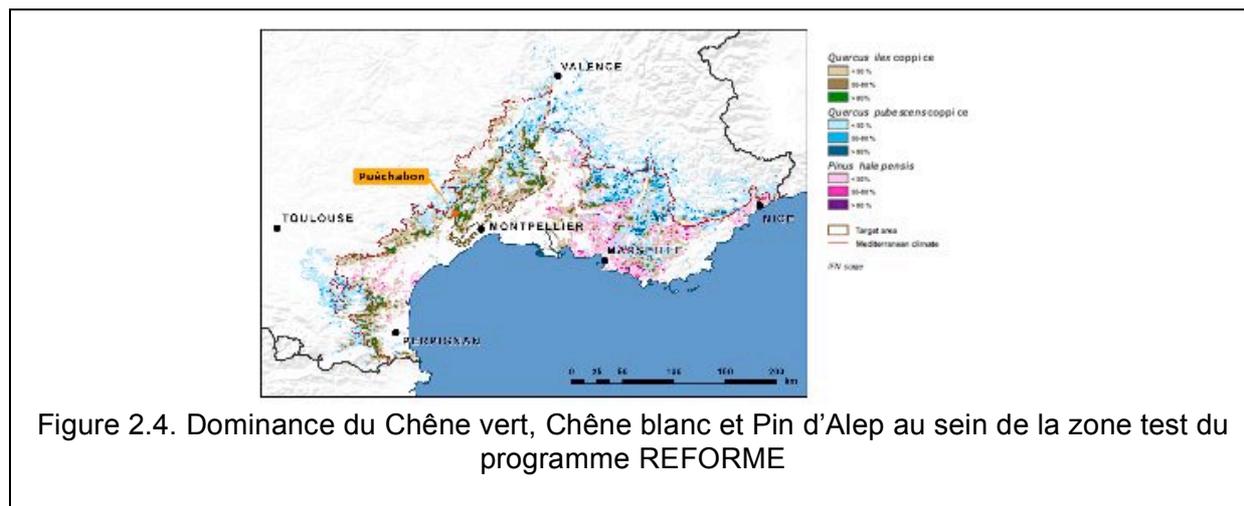
taillis atteinte ici vers l'âge d'une quarantaine d'années. Postérieurement à 2000, les faibles épaisseurs peuvent être aussi liées aux dégâts causés par les attaques de bombyx disparate (*Lymantria dispar*) sur le peuplement.



## 2.2. Bases de données, scénarios, données satellites

### Cartographie de la dominance de 3 espèces forestières

Les taillis et garrigues boisées de *Quercus ilex* et *Quercus pubescens*, les futaies de *Pinus halepensis* ont été extraits des cartes forestières départementales au 1/200000 de l'IFN (Inventaire Forestier National) sur 12 départements de la façade méditerranéenne. L'information a été codée en termes de pourcentage d'occupation du sol par kilomètre carré (Figure 2.4).



### Base de Données MODIS-TERRA

Les images MODIS sont téléchargées à partir du site EOS (Earth Observing System Data Gateway - <http://edcimswww.cr.usgs.gov/>) de la NASA. Une fenêtre de 530x360 km (figure 2.2.) est systématiquement extraite et projetée en Lambert93 pour intégrer un SIG (système d'information géographique). Le tableau 2.2 inventorie les données disponibles.

	MOD09Q1	MOD09A1	MOD15A2	MOD17A2
Nature	NDVI calculé	NDVI, EVI, LSWI calculés	LAI, Fpar	GPP
résolution spatiale	250m	500m	1km	1km
Périodicité	journalier	8 jours	8 jours	8 jours
Chroniques	avril à sept. 2002, 2003, 2004, 2005	Mars 2000 à Déc.2006	Mars 2000 à Déc.2006	Mars 2000 à Déc.2006

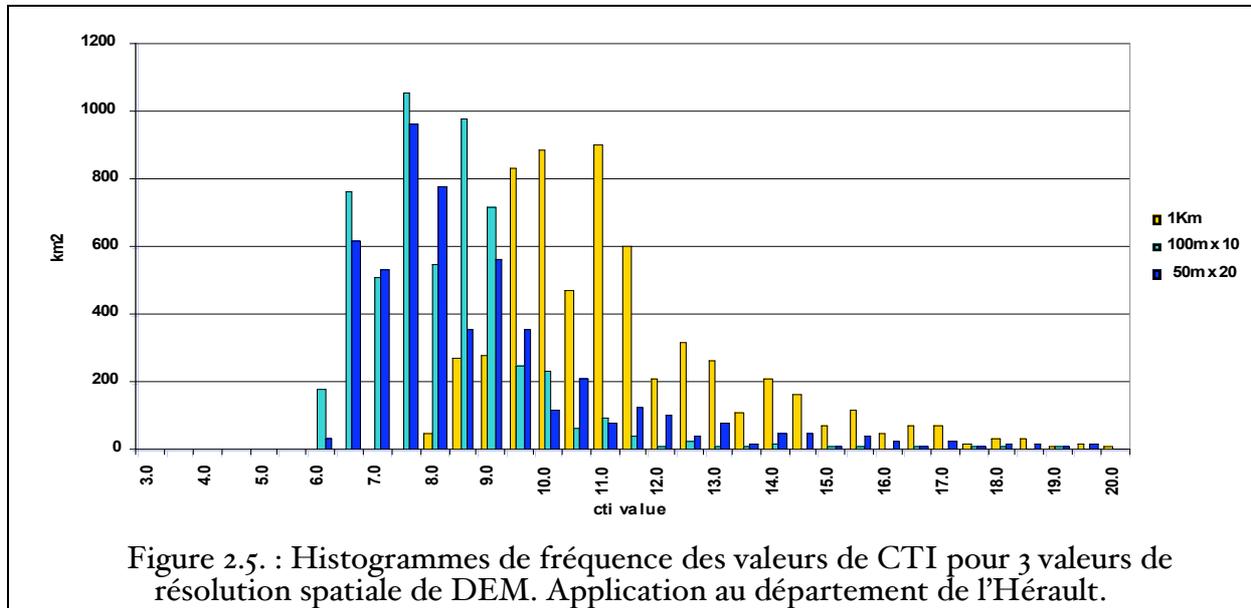
Tableau 2.2: disponibilité des produits MODIS mis en forme dans un système d'informations géographiques.

### Modèle numérique de terrain à 50 m, DEM et CTI, département de l'Hérault

Source : Global 30 arc second (# 1km) elevation data: GTOPO30. U.S. Geological Survey's EROS Data Center (EDC).

Le CTI est un indice orotopographique largement utilisé en relation avec les propriétés de rétention en eau des sols. Il est donc complémentaire des cartes de sol qui nous renseignent point par point sur les propriétés hydrodynamiques du sol mais qui reconstituent l'espace par une mosaïque d'unités. Le problème que nous avons à résoudre à terme est le suivant : compte tenu du rôle prépondérant de la ressource en eau dans la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes forestiers il nous faut représenter cette ressource à une échelle pertinente qui n'est pas celle des cartes pédologiques disponibles. Le CTI est le moyen que nous suggérons pour

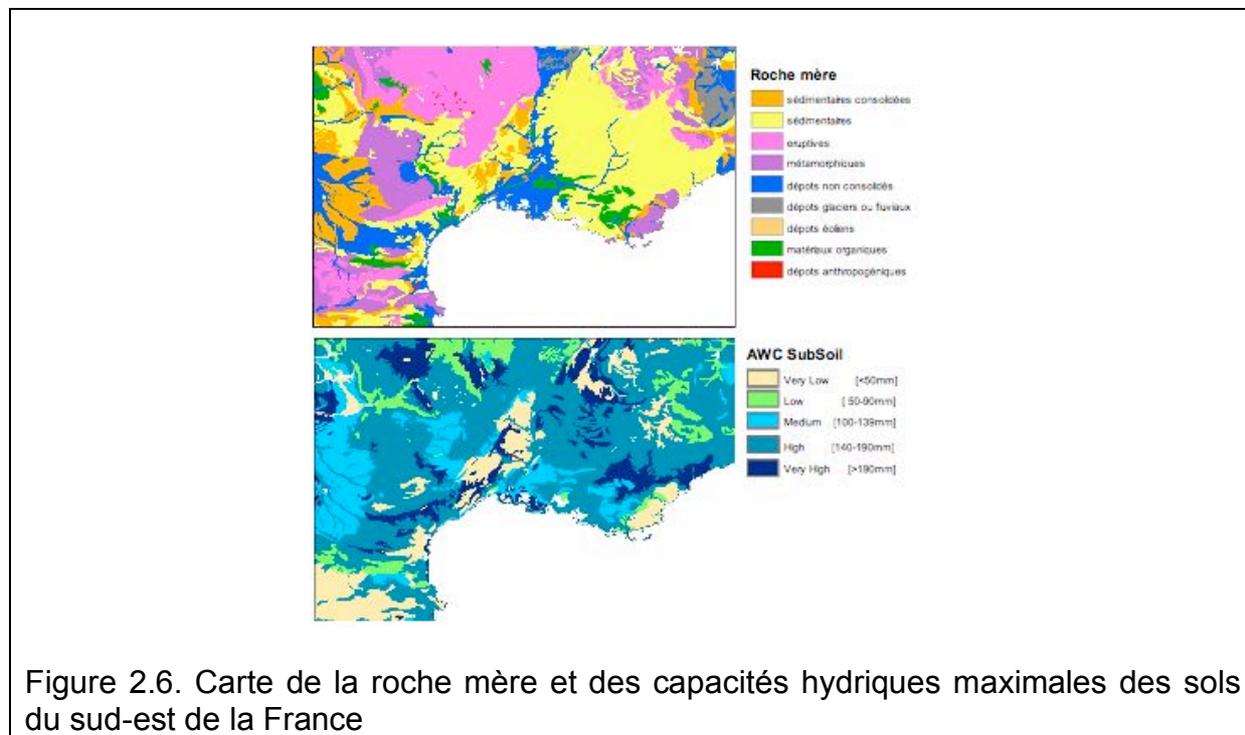
apporter un complément d'information sur les variations spatiales de la ressource en eau. Les CTI faibles sont relatifs à des zones à faible réserve hydrique. Ils augmentent lorsque progresse cette réserve. Le CTI (Compound Terrain Index) est calculé pour chaque résolution spatiale de DEM et moyenné ensuite au km<sup>2</sup>. L'histogramme de fréquence des valeurs de CTI concernant le département de l'Hérault est affiché pour chacune des résolutions spatiales originales (figure 2.5).



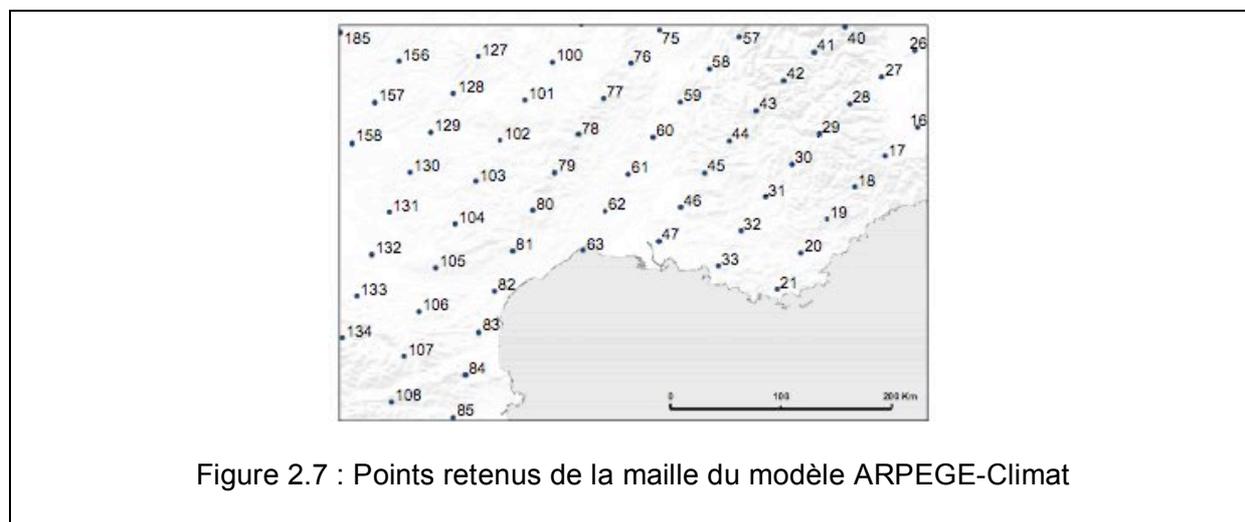
L'effet résolution du DEM est important dans le calcul du CTI. La dégradation de la résolution de 50 à 100 m ne provoque pas une modification significative de l'histogramme. Par contre le DEM au kilomètre tend au décalage de l'histogramme vers des plus hautes valeurs du CTI. Le décalage semble assez constant. Le couplage des cartes de sol telles que celles que nous reproduisons ci-après et le calcul du CTI basé sur des DEM à la résolution hectométriques amélioreront sensiblement la représentation spatiale des réserves en eau du sol.

Base de données sols du "Joint Research Center". European Soil Databases V2.0 (ESDB) au 1/1 000 000

De la base de données sont extraits des produits dérivés comme la cartographie de la roche-mère ou de l'AWC (Available Soil Water Content) (Figure 2.6).



### Modèle ARPEGE-Climat



Nous avons utilisé les données journalières du modèle Arpège (mise à notre disposition dans le cadre du programme GICC Carbofor). Les simulations correspondent au scénario IPCC-B2 (croissance du CO<sub>2</sub> relativement lente avec politique environnementale assez forte) et incluent plusieurs types de gaz à effet de serre (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O, CFC, vapeur d'eau et ozone) et cinq types d'aérosols. Ces données sont disponibles en des points de grilles à tailles variables avec environ un

point tous les cinquante kilomètres en moyenne pour la région qui nous concerne (Figure 2.7). Ces données ont été géo-référencées et interpolées. Nous avons retenues dans notre analyse les données de précipitation (en réalité l'eau dite précipitable), de température minimale et maximale et de rayonnement global.

## 2.3. Les modèles utilisés

### 2.3.1. Un modèle de croissance d'arbre, MAIDEN

MAIDEN (Misson 2004) est un modèle de flux de carbone et d'eau, centré sur l'arbre (moyen) contrôlé par la météorologie (températures et précipitations quotidiennes) et le site, à travers la photosynthèse et l'allocation de carbone. La figure 2.8 aide à cerner les liens entre processus, leur situation approximative dans l'espace, les principaux travaux sur lesquels ils s'appuient et l'ordre dans lequel ils sont traités par le programme MAIDEN. La figure 2.9 regroupe succinctement les évolutions saisonnières des allocations de carbone des différents compartiments modélisés que sont les racines, les feuilles, le tronc et le réservoir de stockage qui rend disponible une partie du carbone pour les années ultérieures. Les valeurs absolues et les pentes des segments ne sont qu'indicatives (obtenues pour *Quercus petraea* pour une année météorologique moyenne). Les pentes mettent en évidence les périodes de variations des compartiments, où l'on note que le carbone des compartiments terminaux (feuilles et racines) évolue au printemps et automne, quasiment en opposition avec les autres compartiments (variant surtout en été et début d'automne) (Misson 2004). La figure 2.9 indique en quoi la dynamique et les équations décrivant la photosynthèse ont été récemment modifiées au cours de ce projet (trait pointillé bleu).

Les données écophysologiques sur Lamanon pour le Pin d'Alep et Puéchabon pour le Chêne, nous ont permis d'améliorer la modélisation qui était faite de certains processus liés à la photosynthèse et à l'allocation de carbone. Concernant l'allocation de carbone, nous avons modifié la dynamique du réservoir de stockage de carbone, notamment en autorisant le tronc à y puiser pendant l'été et la totalité de l'automne. Pour la phénologie, nous avons simplement imposé d'entrer en phase de dormance au 31 décembre si cela n'était pas encore fait compte tenu des conditions météorologiques de début d'hiver. Enfin, deux modifications touchent la physiologie, le coefficient  $V_{C_{max}}$ , qui intervient dans la limite de la photosynthèse par le  $CO_2$ , est rendu dépendant de la température comme observé sur le terrain, tandis que l'équation de production photosynthétique globale s'est rapprochée de l'expression originelle de Farquhar et al. (1980), au lieu de celle de Baldocchi (1994).

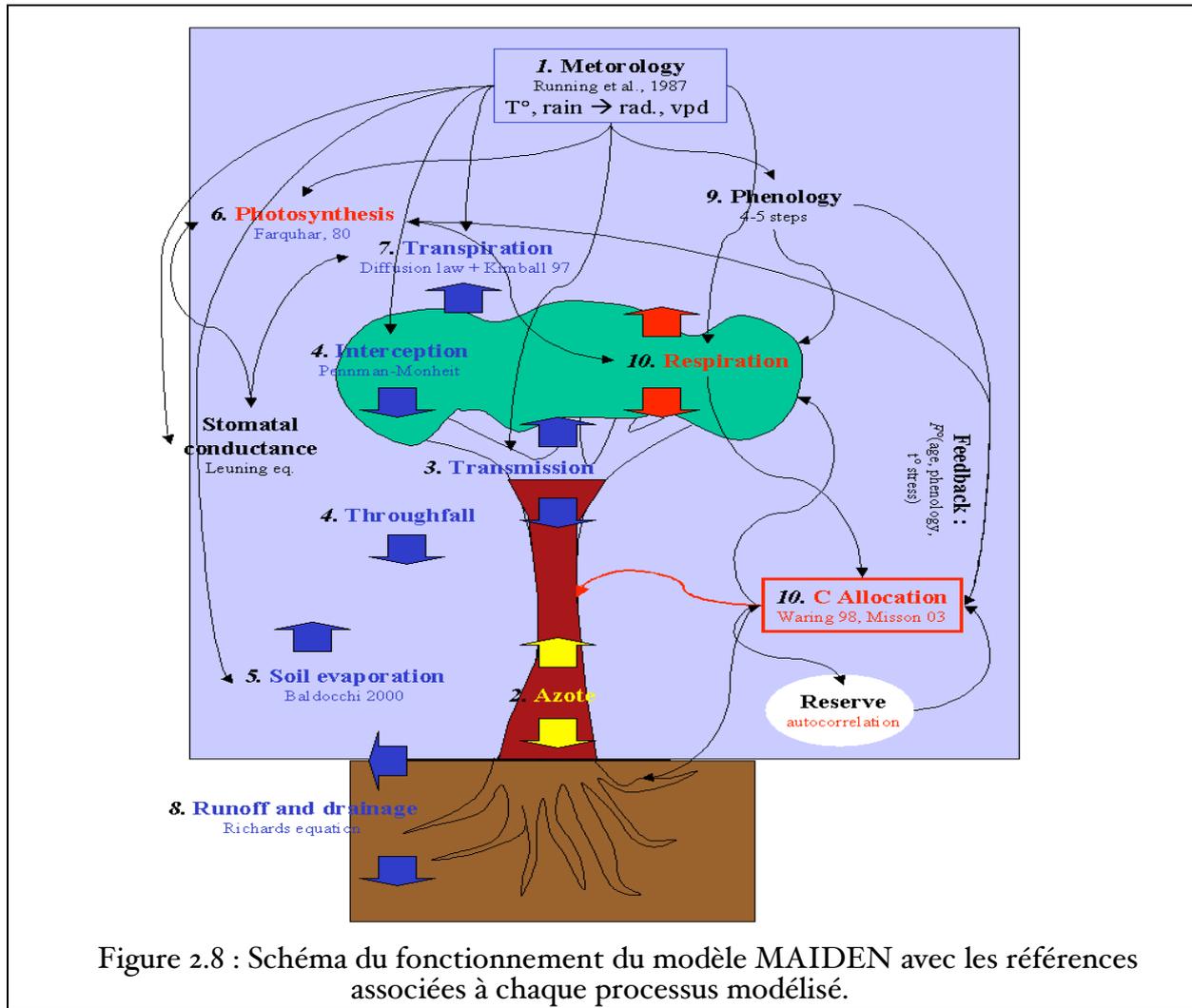


Figure 2.8 : Schéma du fonctionnement du modèle MAIDEN avec les références associées à chaque processus modélisé.

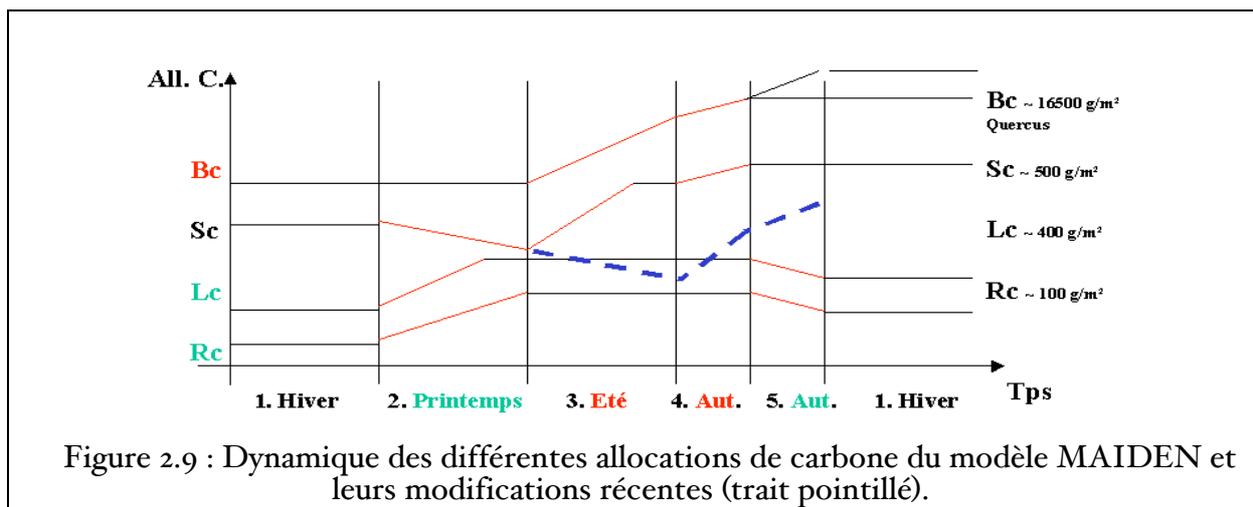


Figure 2.9 : Dynamique des différentes allocations de carbone du modèle MAIDEN et leurs modifications récentes (trait pointillé).

### 2.3.2. Un modèle biogéographique, BILHY

Le modèle BILHY développé par le Cemagref (Vennetier et al, 2001) a été retravaillé pour placer les différents travaux du projet REFORME dans leur contexte régional (Vennetier et al, soumis).

Ce modèle est basé sur les données floristiques et dendrométriques d'un réseau de 350 placettes représentatives des principaux gradients écologiques, réparties sur l'ensemble de la Provence calcaire. Il permet d'évaluer le bilan hydrique des milieux forestiers et leur productivité potentielle à des échelles qui vont de la région (7000km<sup>2</sup>) au local (ordre décamétrique). Ce bilan hydrique est calculé en deux composantes distinctes mais liées et interactives par construction du modèle:

- la première, globale, prend en compte 8 variables spatialisables par SIG à partir de bases de données existantes : altitude, climat (pluies saisonnières, températures), exposition et pente combinées dans l'indice de climat lumineux de Becker (Becker, 1984), variables géographiques (distance à la mer, masque à la mer, continentalité),
- la deuxième, locale, prend en compte 6 variables topographiques (topographie à l'échelle du site et à l'échelle du versant) et édaphiques (profondeur du sol, réserve utile texturale, % d'éléments grossiers, % d'affleurements rocheux) qui ne sont mesurables ou observables que localement.

Le modèle BILHY est un modèle statistique basé sur une régression PLS intégrant dans un même calcul l'ensemble des variables globales et locales. Cette régression modélise un indice bioclimatique très fortement lié au bilan hydrique. L'indice observé est calculé à partir des coordonnées des placettes sur des gradients déterminés dans les plans de l'AFC sur la flore de l'ensemble des placettes du réseau. La représentativité de cet indice par rapport au bilan hydrique a été validée par sa forte corrélation avec une trentaine de variables globales et locales mesurées ou calculées liées à ce bilan. La fiabilité de l'indice a été testée en éliminant progressivement jusqu'à 75% des plantes observées par ordre croissant du nombre de placettes d'occurrence. Il a montré qu'il était parfaitement insensible à des taux d'erreur très supérieurs aux marges d'incertitudes habituellement observées sur les inventaires floristiques. La robustesse du modèle PLS a été éprouvée par différentes méthodes de permutations aléatoires (nombre de composantes), bootstrap et validation croisée (coefficients partiels des variables). Près de 3000 placettes comprenant les données dendrométriques de 15 des principales essences forestières méditerranéennes françaises ont été réalisées par le Cemagref entre 1985 et 2001 avec le même protocole de mesure de terrain que celui qui a servi à la construction du modèle BILHY. Ces placettes étaient destinées à l'étude autécologique de ces essences et ont débouché sur la définition pour chacune de classes de productivité et de modèles de croissance en hauteur. Il est possible de calculer les deux composantes du modèle BILHY sur ces placettes et d'établir le lien entre le bilan hydrique et la productivité de ces essences. Ce travail a été réalisé de façon ciblée et particulièrement précise sur le pin d'Alep (Vennetier et al, à soumettre) pour lequel on dispose de 515 placettes intégrant les sites de Font-Blanche et Lamanon. Cela permet de replacer les sites d'étude de REFORME dans leur contexte régional. L'utilisation des scénarios de changement climatique permet aussi dans ce cas d'évaluer les modifications de productivité potentielle dans le temps.

### *2.3.3. Un modèle de la dynamique et du fonctionnement des végétations naturelles mixtes (SIERRA)*

Le modèle SIERRA est principalement construit pour les milieux limités en eau et soumis à des perturbations récurrentes comme les incendies. Le principe fondamental du modèle est l'utilisation des processus fonctionnels de croissance en biomasse pour simuler la succession des espèces. Les stratégies de régénération,

notamment après perturbation, par les graines ou le rejet de souche, apportent une information supplémentaire déterminant les possibilités de survie à la perturbation. L'unité de simulation est la parcelle de 30x30m, qui représente l'extension racinaire maximum théorique des plus gros individus. Les parcelles sont connectées entre elles uniquement par les processus de flux latéraux d'écoulement d'eau de surface, de dispersion des graines et de propagation des incendies, permettant de simuler une dynamique spatiale au niveau des paysages.

Le modèle SIERRA peut simuler de 1 à 5 espèces, ou groupe fonctionnel, les plus dominants en terme de biomasse. Au sein de chaque parcelle, les individus d'une même espèce sont agrégés sous forme de cohorte, correspondant à un stade de maturité 'germination', 'juvénile' (incapable de se reproduire par reproduction sexuée), et 'mature'. La complexité de l'organisation spatiale de la communauté est simplifiée en trois strates de végétation 'herbacée' (0-20cm), buissonnant (20cm-2m), et arborescent (>2m). Le modèle permet ainsi de prendre en compte la compétition pour la lumière entre les différentes strates de végétation et la compétition pour l'espace au sein d'une même strate. Le sol est lui aussi divisé en 3 strates correspondant approximativement aux profondeurs racinaires des principales strates de végétation. Les individus de type arborescent peuvent extraire la ressource en eau sur l'ensemble de la parcelle, tandis que les autres types ne peuvent extraire l'eau que proportionnellement à la surface de leur couronne. Cette stratification verticale et horizontale permet de simuler la compétition pour la ressource en eau entre les espèces à différentes profondeurs et expansion latérale racinaires.

Les processus écophysologiques de SIERRA sont hydro-centrés. La ressource en eau du sol est d'abord déterminée sur un pas de temps journalier, à partir de la quantité d'eau présente dans les différentes couches, par la précipitation qui s'infiltré des couches les plus superficielles aux plus profondes, et par les propriétés du sol selon sa granulométrie qui déterminent la capacité au champ et le potentiel de rétention de l'eau. La demande climatique (ET<sub>0</sub>) permet d'estimer la transpiration réelle pour chaque espèce en fonction de la surface foliaire de chaque espèce, sa situation dans la strate, l'état hydrique des couches de sol dans lequel elle distribue ses racines, et le potentiel maximum au dessus duquel la plante ne peut pas extraire d'eau (point de flétrissement) propre à chaque espèce. L'eau transpirée permet de calculer le carbone assimilé par le concept d'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE, en  $10^{-3} \text{g C g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) pondéré par le déficit de pression de vapeur saturante journalier.

L'assimilation carbonée est intégrée sur l'année et le carbone est alloué aux feuilles et au bois selon un paramètre fixe. La biomasse racinaire est comprise dans le stock bois. La chute de litière est aussi déterminée par un paramètre fixe, inverse de la durée de vie des feuilles. Une fonction de transfert convertit l'accroissement de biomasse en un accroissement de la surface de couronne et de profondeur racinaire. Le passage d'une strate inférieure à la strate supérieure ne se réalise qu'à partir d'un seuil de biomasse propre à chaque espèce. La régénération est déterminée par la disponibilité de la banque de graines (0 pour vide, 1 pour présente) et le bilan en eau de la strate superficielle du sol. La température maximale de l'année ainsi que le stress hydrique annuel, exprimé en jour, où la transpiration réelle est inférieure à 70% de la transpiration qu'aurait eu la communauté si la réserve en eau avait atteint la capacité au champ, déterminent le risque d'incendie. La régénération post

incendie est spécifique à chaque espèce selon ses stratégies de régénération et de survie de ses individus et de sa banque de graines.

Le modèle SIERRA n'a été utilisé dans ce travail que pour la reconstitution de l'état hydrique du sol sous l'hypothèse des changements climatiques du scénario Arpège. Dans ce cas, la végétation est stable. Les processus dynamiques de la succession ne sont pas pris en compte. L'évolution saisonnière de l'indice foliaire du LAI telle que nous l'observons (voir figure 3.9) est une donnée d'entrée du modèle. Le modèle sol est utilisé pour le calcul des indices de sécheresse : durée, l'intensité et la Water Stress Integral (WSI). L'évolution de la WSI pour le site de Puéchabon sur la période 1960-2100 est présentée dans la figure 2.15.

#### 2.3.4. Un modèle de GPP basé sur les images satellites MODIS (MODIS/GPP)

Les images MODIS sont téléchargées sur le site de la NASA (<http://edcimswww.cr.usgs.gov/pub/imswelcome/>) pour les années 2001 à 2005, avec une résolution de huit jours pour le LAI (leaf area index), fPAR (fraction of photosynthetically active radiation) et GPP (gross primary production). Chaque 8 jours les images parviennent sous forme d'un fichier de valeur au format Hdf, associé à un fichier qualité ( $Q_c$ ). Ces données sont ensuite jointes afin de ne garder que les valeurs des pixels ayant une qualité « best possible ». Ces images de 1200km\*1200km subissent ensuite une reprojection en Lambert 93 suivie d'un fenêtrage sur la région méditerranéenne à l'aide de l'outil *Reprojection Tool*. Enfin, les semaines sont empilées par année et par produit sous le logiciel ENVI. Une région d'intérêt (RoI : Region of interest) de six pixels jouxtant la tour est créée grâce à l'utilisation d'informations exogènes. En effet, la pixellisation d'une carte IFN (Inventaire Forestier National) a permis d'extraire des pixels correspondant à des zones où la densité de *Quercus ilex* était supérieure à 90%. L'extraction des valeurs se fait à l'aide du logiciel ENVI. Les données brutes extraites de MOD15A2 LAI et fPAR sont issues de la collection 4. Elles ont une résolution de 1km<sup>2</sup> par pixel et représente des moyennes respectives des paramètres sur un intervalle de huit jours.

L'algorithme MODIS LAI/fPAR consiste à exploiter les informations provenant des réflectances de cinq bandes spectrales. Les données MOD17A2 GPP et NPP de même résolution spatiale, sont quant à elles, issues de la collection 4.5. La GPP de l'algorithme MODIS est basée sur le travail réalisé par Monteith reliant la production photosynthétique à la radiation photosynthétiquement active (PAR) absorbée par la végétation. Un terme de rendement de conversion de l'énergie lumineuse, la LUE, est utilisé tel que :

$$GPP = LUE * fPAR * PAR$$

Où LUE est la quantité de carbone qu'une végétation peut fixer par unité d'énergie photosynthétique.

$$LUE = LUE_{max} * f(T_{min}) * g(VPD)$$

où  $LUE_{max}$  est le rendement de conversion maximal du biome considéré,  $f(T_{min})$  est un scalaire qui réduit  $LUE_{max}$  lorsque les basses températures limitent le fonctionnement de la végétation et  $g(VPD)$  est un scalaire utilisé pour réduire  $LUE_{max}$  lorsque la pression de vapeur saturante (VPD) est assez forte pour inhiber la photosynthèse. Ces scalaires varient linéairement entre 0 et 1 avec une pente

variable pour chaque biome. Le LUE MODIS est calculé de la même manière que celui de Puéchabon

$$LUE_{8-jours} = \frac{GPP_{8-jours}}{fPAR_{8-jours} \times PAR_{8-jours}}$$

Cependant, les données météorologiques MODIS sont issues d'un modèle mis au point par la NASA auquel nous n'avons pas eu accès. Par conséquent, nous utiliserons pour ce calcul les données de PAR du site. On peut donc s'attendre à ce que deux sources d'erreurs relatives soient imputables à l'algorithme MODIS17 GPP : les erreurs météorologiques ( $T^\circ$ , VPD, PAR), et les erreurs radiométriques des expressions biophysiques (LAI, fPAR, LUE). En effet, en premier lieu, nous tenterons de quantifier les erreurs d'estimations de GPP du capteur MODIS par rapport aux données de la tour à flux de Puéchabon. Nous nous intéresserons ensuite aux causes des biais en estimant les erreurs de prédiction des paramètres biophysiques respectifs soit fPAR et LUE pour la GPP et LAI pour la NPP. Enfin, nous évaluerons l'impact de la sécheresse édaphique non explicité dans MODIS/GPP. L'algorithme fait l'hypothèse que le VPD et le contenu en eau du sol évoluent de manière synchrone, c'est-à-dire que le VPD est maximal lorsque le sol est à sa réserve minimale. Dans notre région le VPD est maximal lorsque les températures sont maximales c'est-à-dire en juillet. Le maximum de la sécheresse édaphique est généralement observé fin août.

## 2.4. Intégration données – modèles

### 2.4.1. Flux de carbone à l'échelle de l'écosystème : NEE , GPP et NPP

La séquestration nette de carbone (*NEE*, net ecosystem exchange) a été mesurée de manière continue pendant 8 ans (1998-2006) par la méthode eddy-covariance dans la forêt de chêne vert de Puéchabon. Le premier objectif de ce chapitre est d'utiliser ces données afin de quantifier les différentes composantes du cycle du carbone dans cette forêt en utilisant le modèle MODIS/GPP : *GPP*, la respiration de l'écosystème ( $R_{eco}$ ) ( $NEE=R_{eco}-GPP$ , Tableau 2.3). Le deuxième objectif est de déterminer les facteurs climatiques influençant ces composantes. En moyenne, la forêt de Puéchabon est un puits net de carbone. La *NEE* moyenne est égale à  $-271 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ , avec une *GPP* de  $1312 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  et une  $R_{eco}$  de  $1041 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ .

Année	NEE gC m <sup>-2</sup>	GPP gC m <sup>-2</sup>	R <sub>eco</sub> gC m <sup>-2</sup>
2001	-291.4	1385.8	1094.4
2002	-352.9	1424.0	1071.1
2003	-274.5	1302.8	1028.3
2004	-451.4	1474.5	1023.1
2005	-149.6	1053.2	903.6

Tableau 2.3. Net Ecosystem Exchange (*NEE*), *GPP* et  $R_{eco}$

Cette séquestration prend place à 90% pendant les mois de janvier à juin, et la variabilité interannuelle des flux de carbone pendant cette période est très faible (Figure 2.10). Entre janvier et juin, les flux sont principalement sous contrôle du rayonnement incident et des températures, facteurs montrant très peu de variabilité interannuelle (Figure 2.11). En comparaison, le régime des précipitations constitue le facteur climatique principal régulant les flux de carbone pendant le reste de l'année (Figure 2.10 et Figure 2.11). Cela conduit à une forte variabilité interannuelle des flux pendant l'été et l'automne, avec une séquestration nette moyenne très modérée proche de 0 (Figure 2.10). L'effet d'événements exceptionnels comme la vague de chaleur de 2003 a diminué la  $GPP$  de 12% sans effet majeur sur la  $R_{eco}$ . La défoliation subie par les arbres 2005 à la suite d'attaques de chenilles ont diminué la  $GPP$  de 28% et la  $R_{eco}$  de 11%, avec une augmentation conséquente de la  $NEE$  de 66% (donc une diminution du puits de carbone de 66%). L'augmentation de température due aux changements climatiques, en particulier l'augmentation de température de printemps, risque d'entraîner un accroissement de la fréquence d'attaque de chenille dans le futur.

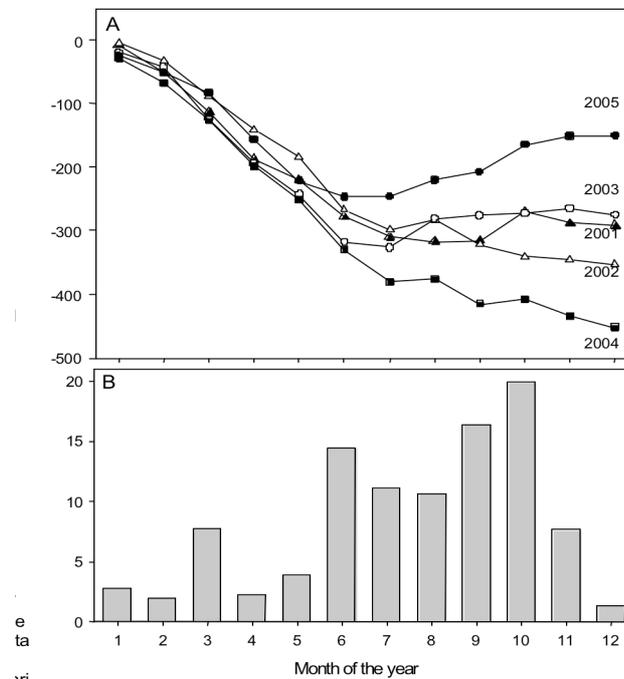


Figure 2.10. A) Cumuls des NEE mensuelles pour les cinq années complètes et B) Parts de la variance totale de la NEE attribués à chaque mois

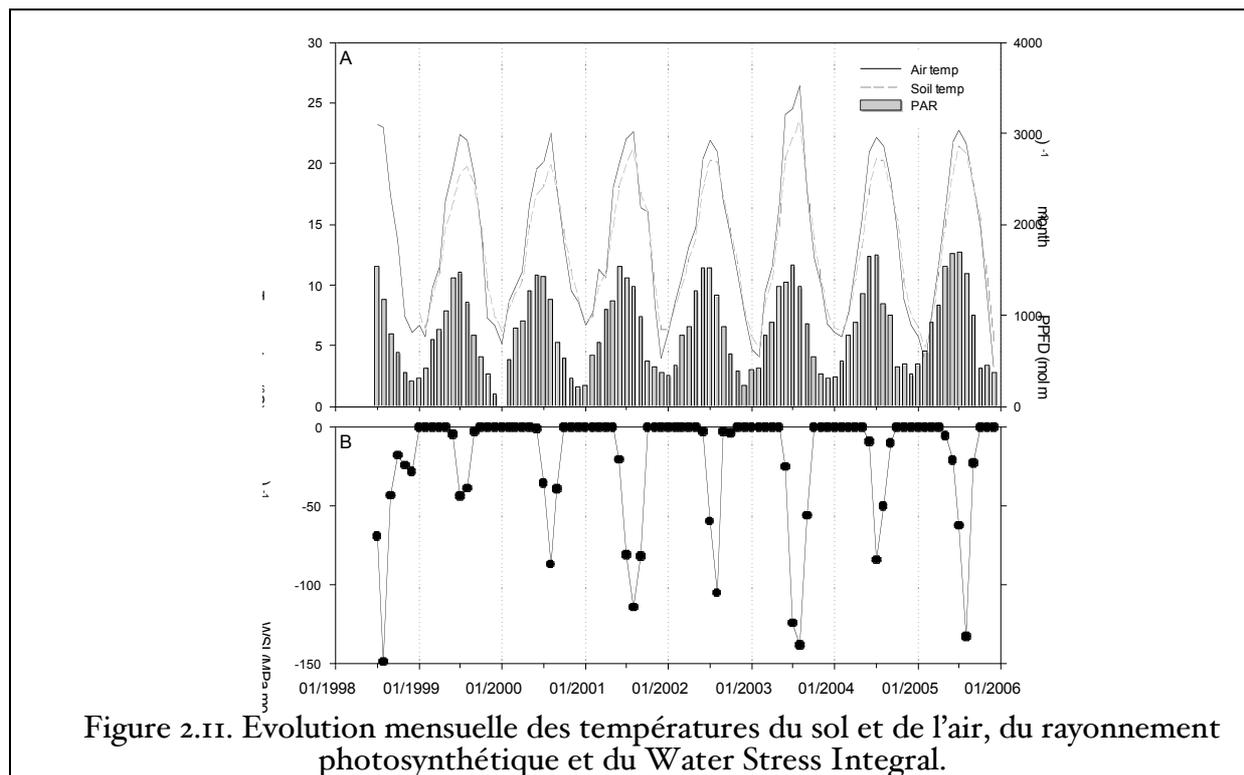


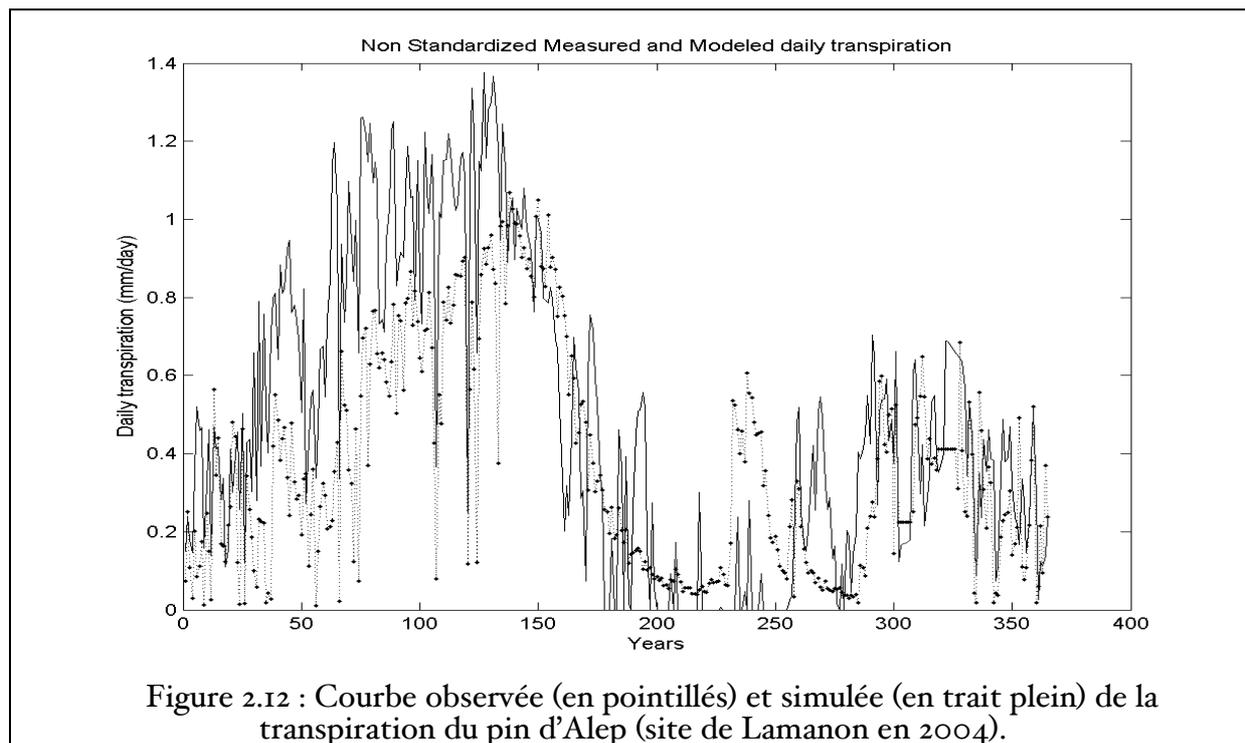
Figure 2.11. Evolution mensuelle des températures du sol et de l'air, du rayonnement photosynthétique et du Water Stress Integral.

#### 2.4.2. Calibration de MAIDEN

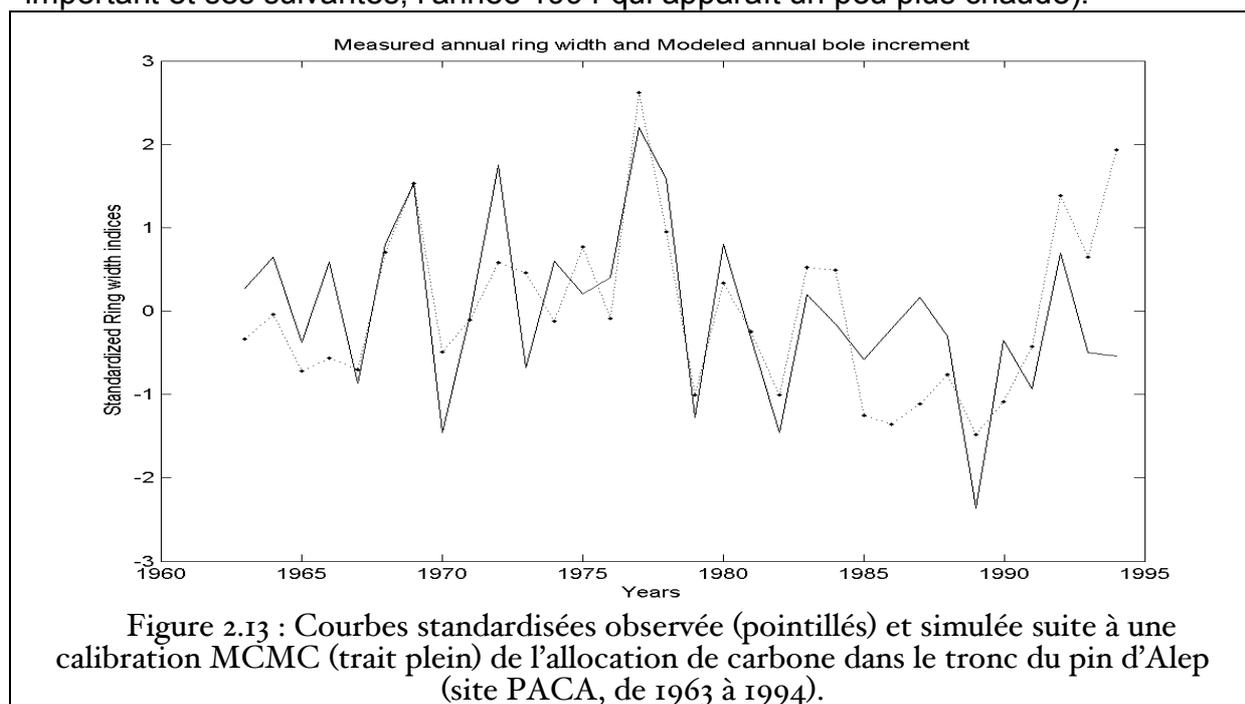
##### Sur le pin d'Alep

La modification de certains processus physiologiques dans le modèle MAIDEN a légèrement amélioré sa performance (au sens des moindres carrés avec les observations). L'ajustement réalisé sur le pin d'Alep (Lamanon en 2004) a donné, pour la transpiration journalière, un  $r^2 = 0.67$  ( $n = 365$ ,  $F=739$ ) (Figure 2.12). L'allocation à la fin de l'été (août et septembre) semble être la moins bien simulée. Pour la GPP des chênes de Puéchabon en 1999, on trouve un  $r^2 = 0.51$  ( $n = 365$ ,  $F=379$ ).

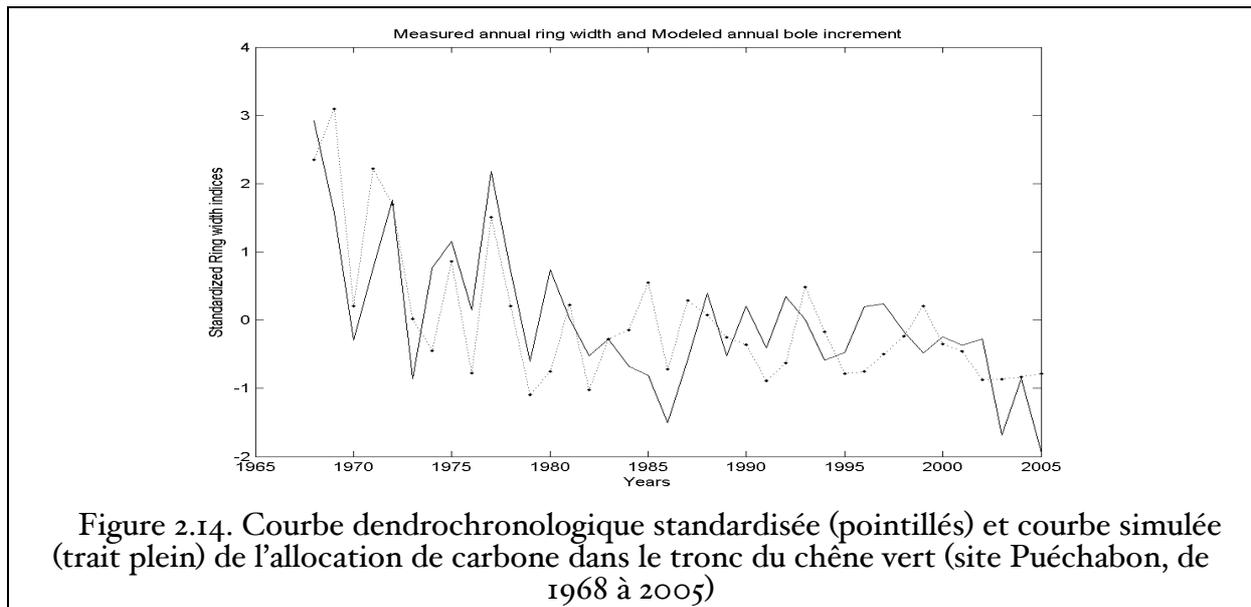
La deuxième étape de cette calibration a porté sur la confrontation avec les données dendrochronologiques du pin d'Alep de la région PACA (Nicault, 1999), comme cela a été fait par Misson et al (2004). Cependant, nous avons adopté et comparé ici trois approches d'optimisation (contrairement à l'approche initiale basée sur essais-erreurs). Ces trois approches sont (Gaucherel et al., soumis) : l'optimisation séquentielle classique (programme PEST, méthode Gauss-Marquardt-Levenberg), l'approche bayésienne Monte-Carlo on Markov Chains (MCMC) et l'approche bayésienne séquentielle (filtres particulaires).



Les six paramètres reliés aux processus physiologiques ont été ajustés par méthode MCMC fournissant ainsi des intervalles de confiance restreints. Ensuite les données dendrochronologiques ont permis d'affiner un total de onze paramètres. La méthode retenue est également la méthode MCMC. L'ajustement final donne un  $r^2 = 0.37 \pm 0.04$  ( $n = 32$ ) avec la chronologie moyenne du pin d'Alep (figure 2.13). La courbe d'allocation de carbone dans le tronc associée aux modes de ces paramètres semble suivre les mesures standardisées de cernes, avec une difficulté tout de même à reproduire certaines années (par exemple l'année 1985 qui a subi un gel important et ses suivantes, l'année 1994 qui apparaît un peu plus chaude).



## Sur le chêne vert



Les onze paramètres ont été calibrés comme pour le pin sur la période 1968-2005 en utilisant la série dendrochronologique moyenne de Puéchabon (section 2.1.4). La comparaison entre simulations et série dendrochronologique est donnée à la figure 2.14 ( $r^2 \sim 0.50$ ). Les allocations de carbone dans le tronc (de l'ordre de  $222 \pm 44 \text{ g/m}^2$ ) sont celles attendues pour cette espèce dans la région PACA, la GPP est correcte, tandis que la transpiration est un peu faible ( $\sim 2 \times$ ) prouvant sans doute qu'il y a trop d'eau disponible pour l'arbre simulé. Malgré la tendance nette à la décroissance durant la deuxième moitié de la période, le modèle arrive à une simulation aussi bonne que durant la première moitié, ce qui pourrait laisser sous-entendre que cette tendance est essentiellement climatique.

### 2.4.3. Régionalisation des scénarios ARPEGE

A l'échelle régionale, le climat est fortement dépendant de la latitude et de l'altitude. Les phénomènes locaux et notamment littoraux sont aussi fréquents. En général, les caractéristiques climatiques (précipitations mensuelles) régionales sont assez bien représentées et ont permis de dresser les cartes bioclimatiques. Le fonctionnement des végétations méditerranéennes est cependant plus marqué par la distribution temporelle des précipitations que par les moyennes mensuelles. Dans l'objectif de produire des cartes régionales du fonctionnement de la végétation méditerranéenne sous changement climatique, nous avons dû « kriger » à 1 km de résolution les données journalières fournies à 50km par ARPEGE ou par le réseau des stations météorologiques dont la résolution spatiale est plus aléatoire mais pas plus dense. Pour cela, nous avons mis au point une méthode automatique de l'ajustement des variogrammes et de mise en boucle des phases du krigeage afin de fournir une base de données cartographique sur les périodes 1960-1990 et 1970-2000, sur un pas de temps journaliers pour les données de précipitation, température et rayonnement. Le programme a été réalisé sous R, en utilisant la librairie gstat.

Le rayonnement est un paramètre indépendant de la topographie à 1km de résolution. Son interpolation repose donc sur un krigeage direct des données sources.

Les températures sont linéairement corrélées avec l'altitude,  $T_{alt}=T_0-0.007 \times Alt$ . Les températures  $T_0$  réduites au niveau de la mer ont été interpolées à 1km par krigeage. La température pour chaque pixel à 0m est ensuite convertie en température à l'altitude réelle donnée par le modèle numérique de terrain à 1km.

Les données de précipitation journalière présentent la particularité d'être discontinues dans l'espace et de présenter une relation avec l'altitude moins nette que les données de température. Nous avons donc analysé la relation précipitation-altitude pour les stations du Languedoc Roussillon pour chaque jour. On observe une augmentation des précipitations avec l'altitude selon un modèle polynomial, dont les paramètres varient avec la saison.  $P_{alt}=P_0.aj.(alt)^{bj}$ . Les paramètres a et b sont déterminés pour chaque jour de l'année. Le krigeage se réalise sur les  $P_0$  obtenu par le ratio entre  $P_{alt}$  et le modèle  $aj(Alt)^{bj}$  qui a donné la meilleure interpolation comparée aux krigeages par différence et le modèle linéaire utilisé pour les températures. Quand la convergence de l'ajustement du variogramme s'est avérée impossible (en moyenne 20 jours par an), nous avons utilisé la méthode des distances inverses.

La base de données se compose donc de 365 cartes par an pour les 3 variables températures moyennes, précipitation et rayonnement qui peut être utilisée dans les modèles spatialement explicites type SIERRA.

Pour le climat simulé de la période 2070-2100, nous avons utilisé les données brutes ; en effet la comparaison des quelques stations avec le scénario 1960-1990 nous ont montré une bonne adéquation du modèle aux données réelles. Néanmoins, pour les précipitations, nous avons observé une sous-estimation, notamment pour l'hiver. La comparaison des scénarios 1960-1990 avec 2070-2100 montre une diminution de la fréquence des événements inférieurs à 10mm et une augmentation de la fréquence pour les événements supérieurs a 20mm. Nous avons donc utilisé la fonction de transfert établie entre les 2 scénarios ARPEGE pour obtenir un scénario corrigé pour 2070-2100 à partir des données observées.

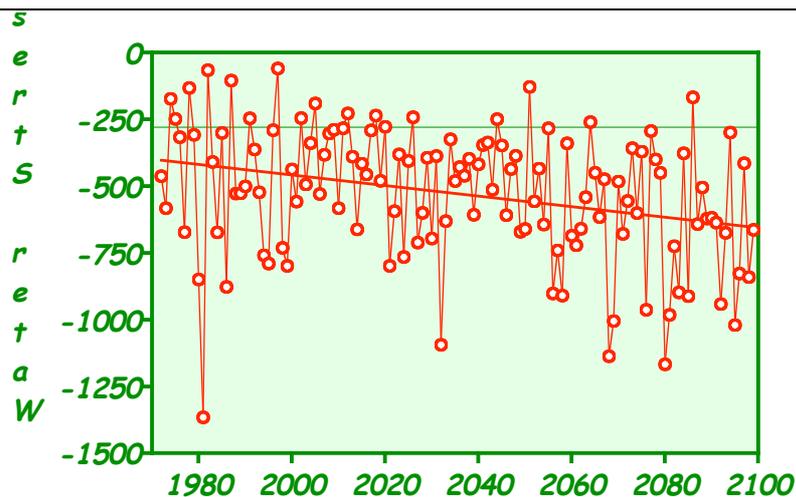


Figure 2.15. Evolution du WSI en fonction des changements climatiques simulés par ARPEGE pour le point de grille le plus proche de Puéchabon.

#### 2.4.4. Couplage BILHY et productivité du pin d'alep

En utilisant la base de données dendrométrique et écologique comprenant 515 placettes de pin d'Alep (cf. 2.3.2), on a fait un rapprochement entre chaque composante du bilan hydrique calculé par le modèle BILHY et la productivité du pin d'Alep calculée à partir de ses données dendrométriques. La relation entre composante globale et productivité a été cartographiée à l'échelle régionale, ce qui permet de spatialiser les changements de productivité sur sol moyen attendus pour le 21<sup>ème</sup> siècle en introduisant dans BILHY les changements climatiques attendus. Mais le pin d'Alep en Provence calcaire est plus sensible aux paramètres locaux qu'aux paramètres globaux. Nous avons donc réalisé un tableau croisé à deux entrées, correspondant aux deux composantes du modèle BILHY découpées en classes. La productivité moyenne du pin d'Alep pour chaque case de ce tableau croisé a été calculée à partir de l'ensemble des placettes qui s'y trouvaient. Les placettes de Font-Blanche et Lamanon ont été situées dans ce tableau, ce qui permet d'évaluer leur déplacement dans la grille de productivité avec les changements climatiques attendus, et de comparer ces résultats avec la simulation réalisée par les autres modèles.

En partant d'un modèle de relation climat-croissance du pin d'Alep basé sur des fonctions de réponses établies sur un réseau de placettes de pin d'Alep situé dans la région de la Sainte Baume à proximité de Font-Blanche (Vila et Vennetier, 2003), on a aussi cherché à comprendre comment le changement climatique pouvait affecter les paramètres du modèle, notamment le changement de poids relatif des paramètres mensuels, pour améliorer la spatialisation des simulations du futur.

### **3) Résultats**

#### 3.1. Fonctionnement du chêne vert

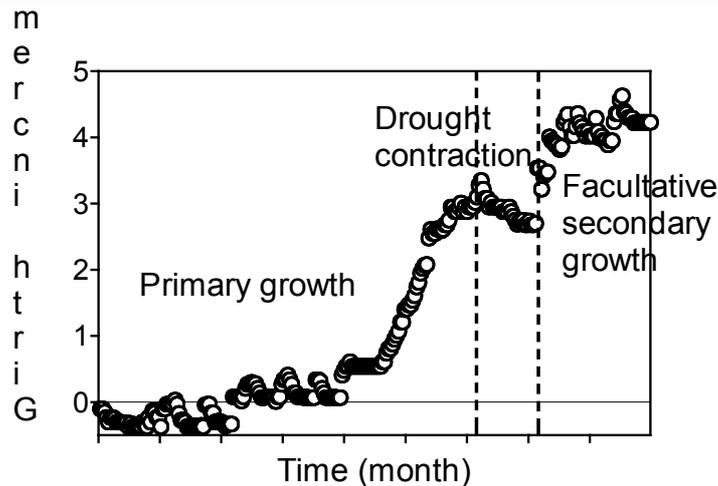
##### 3.1.1. Les mécanismes de croissance radiale du chêne vert: coordination ou compromis avec la croissance végétative?

La figure 3.1 montre les trois phases de croissance qui caractérisent la croissance radiale du chêne vert. Dans ce développement, nous n'analysons que les résultats relatifs à la croissance primaire observée dans les quatre traitements du dispositif d'exclusion de pluie, à savoir contrôle *C*, sec *D*, éclaircie contrôle *TC* et éclaircie sèche *TD*. Six dendromètres automatiques sont mis en place dans chaque traitement.

Les informations en provenance des dendromètres automatiques de la phase 1 sont filtrées. Les bruits sur le signal ont pour principale origine des changements de teneur en eau de l'écorce à la suite d'événements pluvieux, que nous avons éliminé par un filtre numérique. Sur les données filtrées, nous avons ajusté un modèle simple à trois paramètres: une sigmoïde de Boltzmann (équation 1).

$$y = y_{max} / \left( 1 + e^{(t_{50} - t) / \alpha} \right) \quad (1)$$

$y_{max}$  est la croissance radiale maximale,  $t_{50}$  est le temps pour lequel 50% de la croissance est réalisée et  $\alpha$  est un paramètre de pente. Nous définissons arbitrairement le début de la croissance par l'interception de l'axe des x et de la tangente de la courbe au point d'inflexion c'est-à-dire à  $(t_{50}, y_{max}/2)$ .



**Figure 3.1.** Evolution temporelle typique de la croissance radiale d'un tronc de chêne vert (tronc n°144/6). Nous distinguons trois phases distinctes. La première phase initiée dès janvier dure jusqu'à début juin. Elle inclut une période de dormance suivie d'une période de réactivation cambiale et la croissance primaire associée. La seconde période rend compte de la contraction due à la sécheresse. Quand la réserve en eau du sol est largement utilisée, nous observons, pour des potentiels hydriques de la plante très négatifs, une diminution du diamètre. Ce mécanisme de contraction est complexe. Il correspond à la superposition de mécanismes qui agissent durant la journée (non visibles sur le schéma ci-dessus) et qui dépendent de l'évolution du potentiel hydrique de la plante sous l'influence des facteurs de son environnement microclimatique et des mécanismes à long terme qui agissent sur le bilan hydrique et donc sur la turgescence de ses cellules. Finalement; nous avons observé une croissance automnale facultative et assez peu fréquente dans notre situation expérimentale.

En première analyse, nous observons une hiérarchie de  $t_{50}$  entre les traitements contrôle *C* et sec *D* avec des tiges en *C* présentant une croissance plus précoce qu'en *D*. Pour les deux autres traitements, l'étendue des  $t_{50}$  est du même ordre que celle observée avec *C*. *C* et *TD* ont des valeurs proches et *TC* présente une croissance précoce. Au-delà de l'absence de différences statistiques significatives, une hiérarchie peut être postulée des traitements les plus précoces aux plus tardifs:  $TC < C < TD < D$ . Le graphe entre le diamètre et le  $t_{50}$  met en évidence une relation hyperbolique. Les tiges les plus grosses présentent les  $t_{50}$  avec une valeur qui tend asymptotiquement vers le jour julien 130.6 (9 mai)  $\pm$  5.3 ( $r^2 = 0.52$ ,  $s_{y,x} = 8.6$ ) (Figure 3.2). Pour les plus petites tiges,  $t_{50}$  atteint le jour julien 180 (28 juin).

Pour éliminer cet effet taille de notre analyse, nous utilisons un développement limité du premier ordre autour de la taille moyenne:

$$f(\bar{x} + \Delta) = f(\bar{x}) + \Delta f'(\bar{x}) \quad (2)$$

L'élimination de l'effet taille conduit à un diagramme « boîte à moustaches » dans lequel les différences sont assez nettes (Figure 3.3). L'effet traitement est significatif au seuil de probabilité de 0.05 ( $p = 0.04$ ). Une analyse par paire montre une différence significative entre *C* et *D* (Mann Whitney test  $p = 0.04$ ). Cette différence n'est pas significative avec *TC* and *TD*.

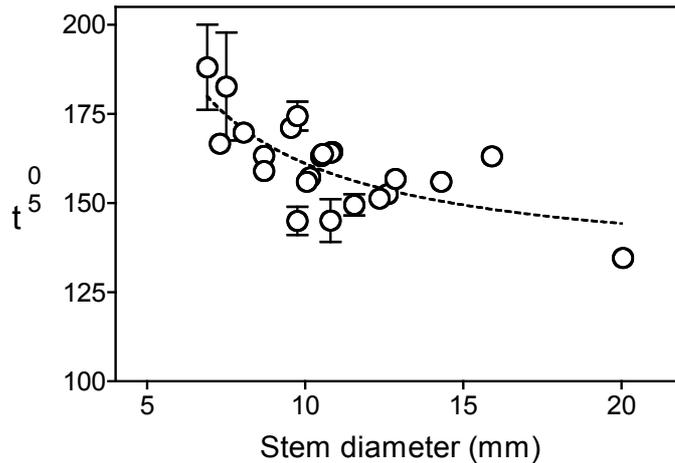


Figure 3.2. Relation entre le diamètre des tiges et le paramètre de croissance ajusté sur tous les arbres des 4 traitements. Une relation de nature hyperbolique a été ajustée avec une asymptote basse qui correspond au jour julien 130.6 c'est-à-dire le 9-10 mai.

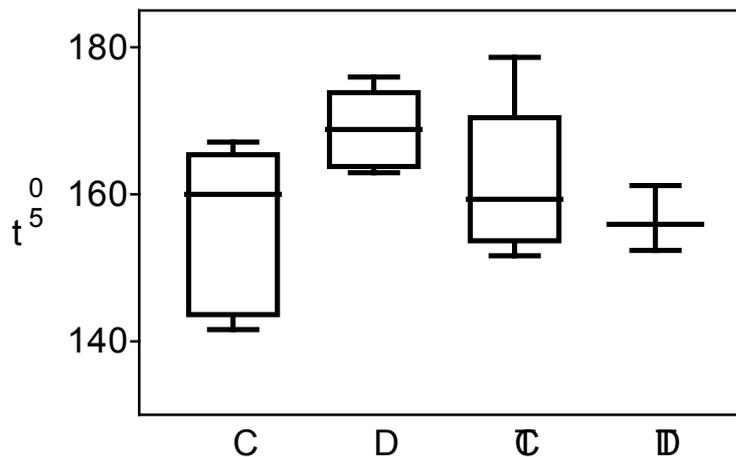


Figure 3.3. Diagramme « boîtes à moustaches » obtenu après élimination de l'effet taille. Les traitements C, TC et TD sont les plus précoces. Le traitement sec D induit un retard dans la mise en place de l'activité cambiale et donc de la croissance radiale.

La croissance des tiges a été mesurée d'une manière discrète avec trois répétitions par tiges. Les mesures sont faites tous les trois jours en moyenne en même temps que les suivis de la phénologie de la croissance et de la reproduction. Sur les données de croissance des tiges, nous avons ajusté un modèle sigmoïde de Boltzman identique à celui retenu pour la croissance radiale. Les origines de la croissance radiale et celles des tiges  $t_0$  ne présentent pas de différence significative. L'effet taille sur les  $t_0$  n'a pas pu être mis en évidence. La différence moyenne entre les  $t_0$  est inférieure à trois jours. Cette différence est hautement significative dans le cas du paramètre  $t_{50}$  ( $p = 0.002$ ). Elle atteint en moyenne 17 jours. Ces patrons de croissance sont résumés sur la figure 3.4 qui a été construite à partir des croissances relatives c'est-à-dire standardisées par les valeurs maximales. Ces résultats nous conduisent à trancher dans le modèle de croissance que nous pouvons proposer pour le chêne vert. Trois patrons alternatifs ont été envisagés

dans le schéma ci-après (figure 3.5). Deux font référence à des coordinations, le troisième à un compromis. Pour les coordinations, nous proposons des coordinations unidirectionnelles de tige vers tronc ou de tronc vers tige. Nos résultats expérimentaux montrent une coordination du deuxième type, c'est-à-dire de tige vers tronc.

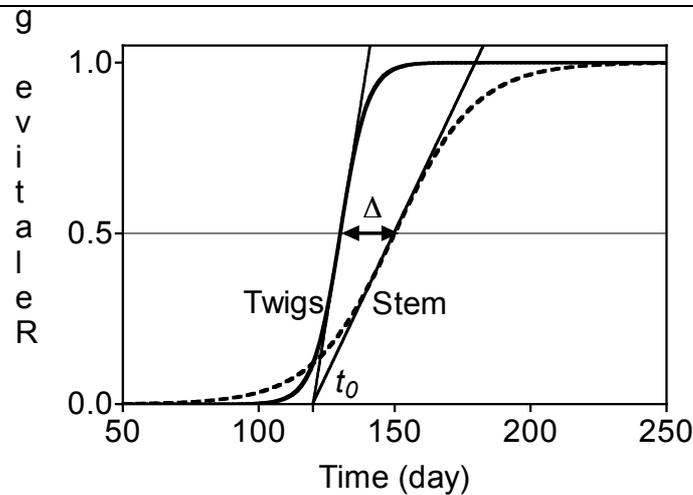


Figure 3.4. Patrons de croissance pour le chêne vert. Les croissances des tiges et des troncs sont ici exprimées en valeurs relatives. Les origines de la croissance ne sont pas significativement différentes. La croissance des tiges cesse avant celle des troncs. La moitié de cette croissance est réalisée 17 jours plus précocement.

Dans les arbres à fonctionnement type “ring porous” comme le chêne vert *Q. ilex*, la réactivation cambiale diffuse simultanément et très rapidement dans le tronc et dans les branches de plus d'un an (Lachaud et al. 1999 ; Cherubini et al. 2003). Ce développement se produit de haut en bas sur les tiges en croissance. Cette réactivation des tiges en croissance est sous la dépendance du développement des bourgeons. Ce mécanisme a été expérimentalement démontré en 2005 lors d'une attaque massive par les chenilles *Lymanthria dispar* (debudding-type experiment). La destruction des bourgeons en croissance a induit l'arrêt immédiat de l'activité cambiale et donc de la croissance radiale (Figure 3.6). Il convient donc dans la mise en évidence des relations cerne - climat de ne pas classer sans vérification préalable certaines années à faible croissance comme un arrière effet d'une sécheresse ou autre événement exceptionnel.

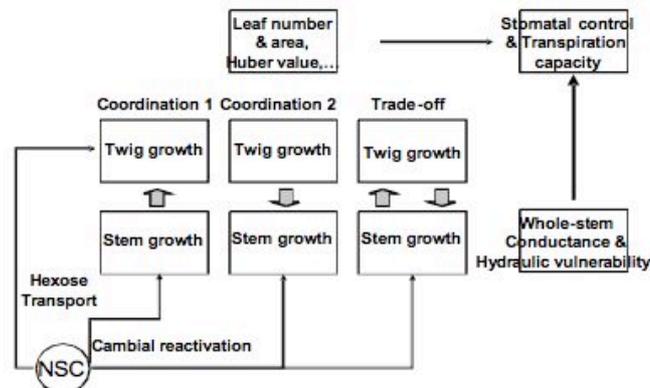


Figure 3.5. Trois hypothèses relatives à la croissance des tiges et du tronc du chêne vert.

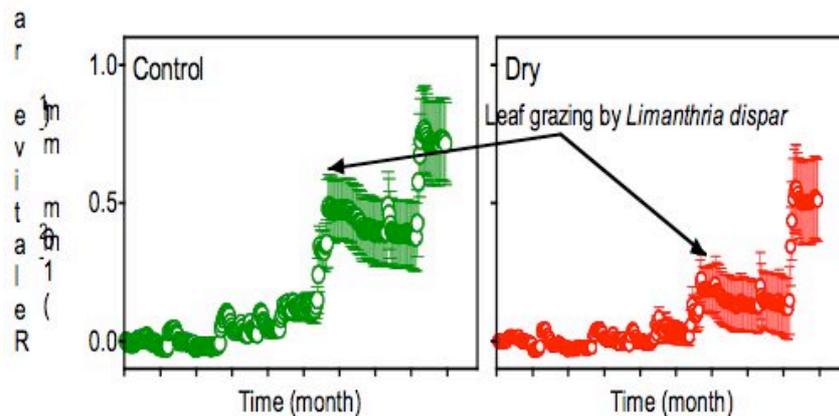


Figure 3.6. Effet d'une destruction par broutage des bourgeons en développement par des chenilles de *Lymanthria dispar*. La croissance relative observée par 6 dendromètres automatiques dans les traitements contrôle et sec est immédiatement stoppée lorsque les bourgeons et les jeunes feuilles au début de leur développement sont affectés. Les mécanismes de croissance et de réactivation cambiale sont sous la dépendance d'une auxine produite au niveau des bourgeons.

### 3.1.2. Evaluation spatiale de la production brute des écosystèmes à chêne vert : les sources d'incertitudes

Nous représentons dans la figure suivante (Figure 3.7) l'évolution temporelle des estimations MODIS de la GPP sur un pas de temps de 8 jours et celles déduites des estimations des flux par corrélations turbulentes. Ces derniers flux sont des flux moyens sur 8 jours pour faciliter la comparaison. Le patron général est assez bien reproduit car le processus de base pris en compte dans le modèle a pour origine le rayonnement photosynthétiquement actif. Les totaux MODIS sont assez proches des observations avec une tendance assez systématique à la surestimation sauf pendant les périodes hivernales. Ils sont de respectivement 1507, 1541, 1459, 1514 et 1372 g C m<sup>-2</sup> de 2001 à 2005. La hiérarchie des GPP/MODIS est bien reproduite si nous la comparons aux observations. Les années les plus productives en termes de fixation brute de carbone sont les années 2002 et 2004. Elles correspondent à des années à sécheresse modérée. Les années à faible productivité sont celles de 2003 et 2005. La première correspond à une importante vague de chaleur. La seconde à l'attaque massive par *Lymanthria dispar* qui a réduit considérablement le feuillage et donc l'assimilation de carbone. L'erreur relative saison par saison met en évidence la sous-estimation hivernale qui est causé par la sous estimation du fPAR comme nous le verrons par la suite mais surtout la surestimation estivale très importante en 2002 et 2005 (Figure 3.8a).

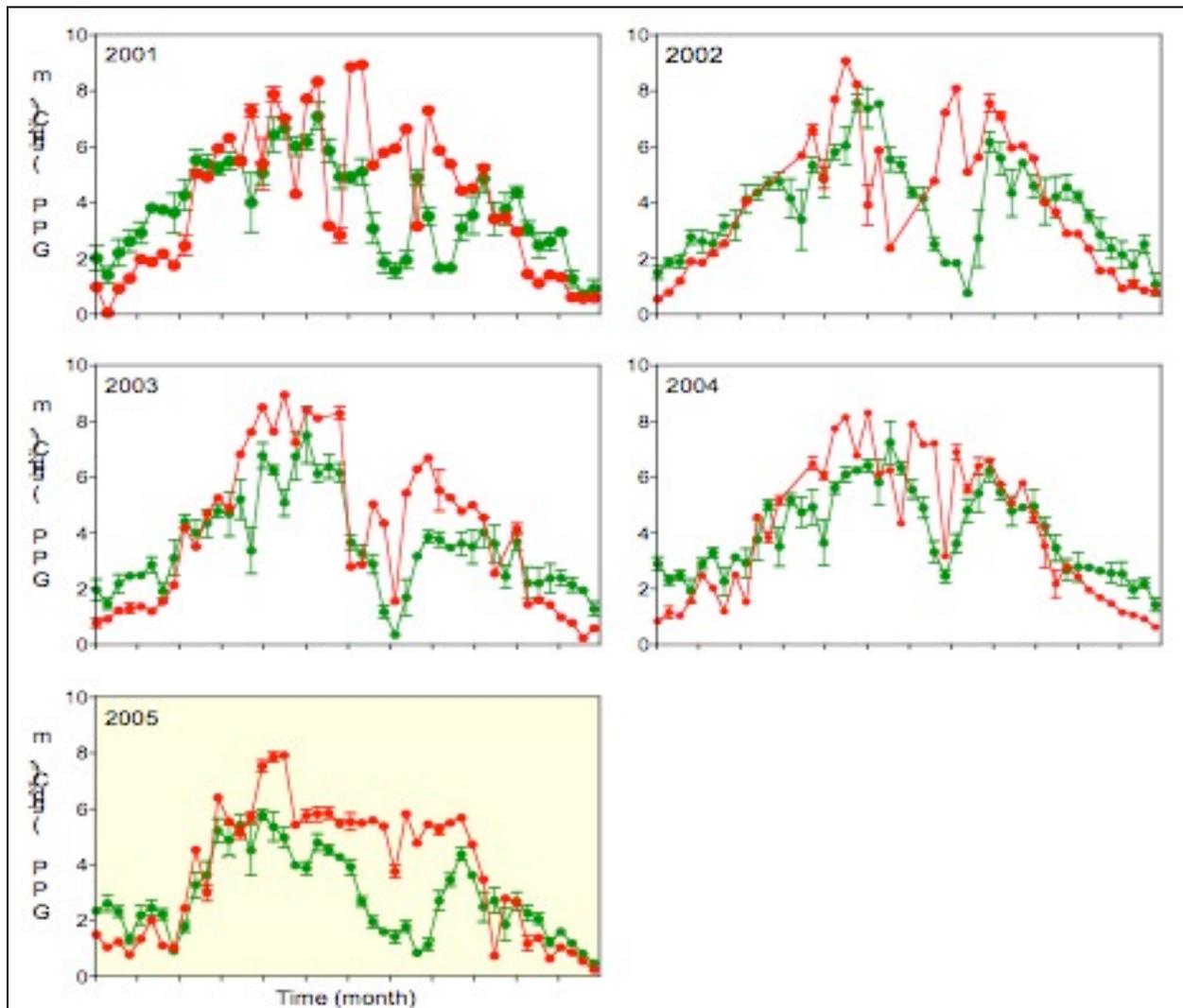


Figure 3.7. Comparaison entre les GPP calculé sur la forêt de Puéchabon (en vert) les GPP MODIS (en rouge) pour les années de 2001 à 2005 (a,b,c,d,e). Les valeurs MODIS sont une moyenne de 6 pixels de 1km<sup>2</sup>. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard à la moyenne (SEM)

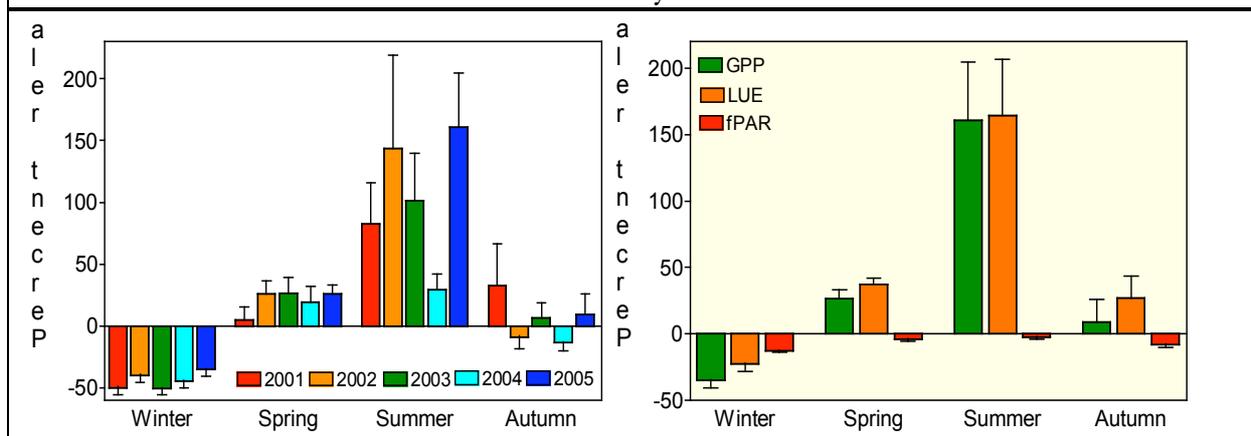
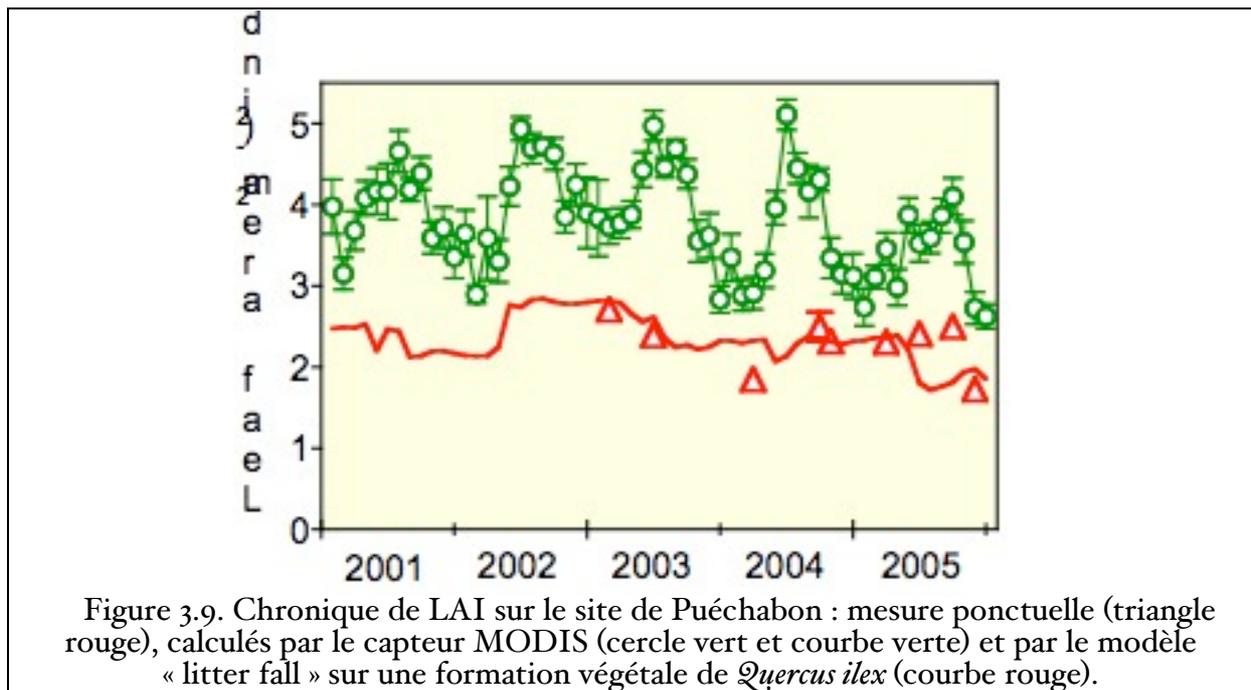


Figure 3.8. (a) Erreurs relatives saisonnières de la GPP avec leurs écarts standard à la moyenne pour les années 2002 à 2005. Hiver (0-64 & 336-366<sup>ème</sup> jour), printemps (65-152<sup>ème</sup> jour), automne (249-335<sup>ème</sup> jour), été (153-248<sup>ème</sup> jour).

(b) Erreurs relatives moyennes saisonnières de la GPP, de la LUE et de fPAR. Nous observons une surestimation estivale importante de la GPP et corrélativement de la LUE.

La première source d'erreur sur l'estimation du GPP est l'estimation de fPAR qui potentiellement peut correspondre à l'assimilation du carbone. Pour s'en assurer, nous avons comparé le fPAR satellite et le fPAR déduit de mesure au sol en provenance de 14 capteurs de PAR construits par nos soins. La position de ces capteurs leur permet d'intégrer la strate « overstorey » presque exclusivement constituée de chêne vert et la strate « understorey » largement représentée par le buis *Buxus sempervirens*. Les résultats sont très concordants. La sous-estimation hivernale de fPAR est sans doute la cause des sous-estimations de GPP en hiver (Figure 3.8b).



Il nous faut nous questionner sur la capacité du satellite à fournir de bonnes estimations de l'indice foliaire de l'écosystème à chêne vert de référence. Les mesures classiques au sol de l'indice foliaire sont par nature discrètes. Nous avons utilisé ici les mesures réalisées avec un Plant Area Meter LAI 2000 Li-Cor à environ 1.3 m de la surface du sol. Elles ne prennent en compte que la strate « overstorey ». Ces estimations de LAI sont reportées par des triangles rouges sur la figure 3.9. Les écarts avec les estimations MODIS (cercles vides verts affectés de leur erreur standard et courbe verte) sont importants. Ils atteignent souvent deux points de LAI.

Nous avons reconstitué une chronique continue de LAI à partir des chutes de litière. La chronique obtenue nous permet d'atteindre des indices foliaires proche de 3 en 2002 une année à faible contrainte hydrique. A la suite de 2003, nous observons une réduction significative de la surface foliaire. L'effet de l'attaque par les chenilles est bien reconstitué. Son effet n'a pas été perçu par le Plant Area Meter. Au final, des observations que nous avons réalisées sur la végétation sous couvert (coupe plus allométrique) nous permettent d'avoir une estimation de cet indice foliaire avec une valeur moyenne de 0.8. Donc le LAI MODIS surestime le LAI de la forêt de Puéchabon. La part des espèces herbacées peut partiellement expliquer cette différence au pic de végétation au printemps. La taille du pixel intègre des éléments de paysage qui ne sont pas de la forêt de chêne vert. La mosaïque des paysages naturels méditerranéens inclut des parcelles cultivées qui peuvent augmenter l'indice

foliaire. A cette résolution spatiale, nous avons calculé la relation entre fPAR et LAI. Nous retrouvons une extinction du PAR qui suit une loi classique de type Beer-Lambert dont le paramètre est 0.53. Ce chiffre est à rapprocher des estimations réalisées à Puéchabon par Rambal *et al.* (2003) en tenant compte de l'agrégation des feuilles avec un coefficient d'extinction de 0.59 ou par mesure directe par Davy (2000) avec un coefficient de 0.58.

Les problèmes majeurs d'estimation de GPP par le satellite MODIS se situent durant la période estivale. La disponibilité en eau du sol est un paramètre important régissant la production primaire brute estivale dans des milieux à faible réserve hydrique tels que ceux de la forêt de Puéchabon. Deux indices différents sont utilisés afin de comprendre l'importance de ce facteur abiotique sur la surestimation estivale de la GPP/MODIS: (1) le RWC (Relative Water Content) ou le ratio de l'eau stockée dans le sol à un instant donnée et de la capacité au champ et (2) le WSI (Water Stress integral) correspondant à la transformation du RWC en potentiel hydrique foliaire à l'aube (en MPa). Les calculs suivants sont réalisés pour les semaines allant du 145<sup>ème</sup> jour au 280<sup>ème</sup> jour, ce qui correspond à la période début avril fin septembre. Cet intervalle de temps permet d'intégrer dans les calculs toutes les semaines de sécheresse édaphique telle que  $RWC < 0,7$  pour chacune des années. Une régression exponentielle non-linéaire a été calculé entre RWC et l'erreur relative  $ER = (GPP_{modis} - GPP_{mes}) / GPP_{mes}$  ;

$$ER = e^{13.08 - 17.97RWC} \quad (r^2 = 0.58, n = 98)$$

Cette équation présente une quasi asymptote verticale pour  $RWC = 0.4$  (Figure 3.10), correspondant au seuil de stress hydrique pour lequel l'assimilation s'annule (voir dans Rambal *et al.* 2003). On remarque, en outre, que le comportement exponentiel est valide pour les 5 années étudiées.

L'utilisation du WSI comme variable explicative conduit à une linéarisation du nuage de point (Figure 3.11). Toutefois la part de la variance expliquée ne dépasse pas 60%. On notera des comportements particuliers selon les années. Ceci est particulièrement vrai pour l'année 2003. L'erreur relative est faible à nulle pour des WSI inférieurs à -4.5MPa. Dans ce cas très particulier, la co-occurrence temporelle de la sécheresse édaphique et des hautes températures explique ce phénomène. Le DPVS qui est la variable retenue dans l'algorithme MODIS/GPP pour rendre compte de la sécheresse atmosphérique, à cette année-là, était en phase avec la sécheresse édaphique. Cette dernière était importante dès le début du mois d'août. Durant cette période les températures très élevées ont conduit à de forts DPVS qui dans l'algorithme MODIS/GPP réduisent voire annulent l'assimilation brute.

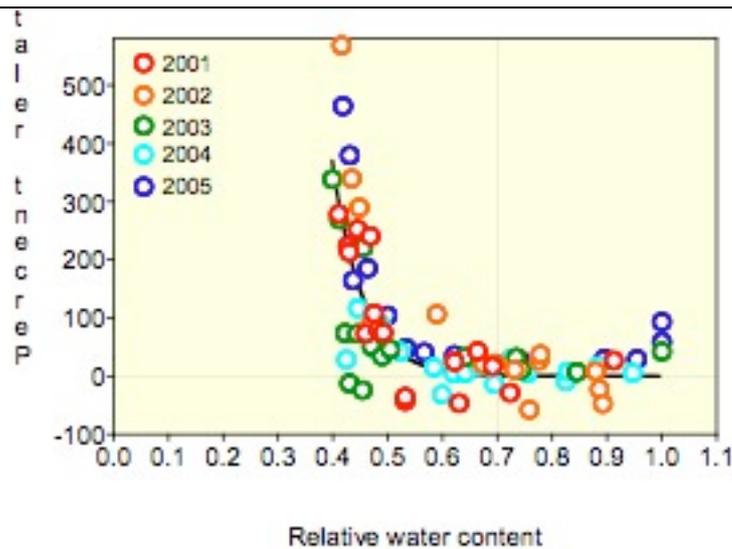


Figure 3.10. Relation entre l'erreur relative entre GPP/MODIS et GPP mesuré et la teneur en eau du sol exprimé ici par RWC.

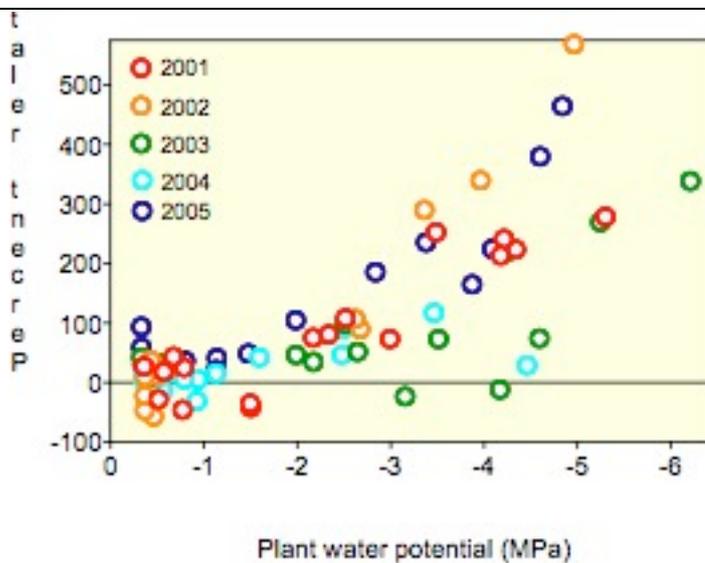


Figure 3.11. Relation entre l'erreur relative entre GPP/MODIS et GPP mesuré et la « Water Stress Integral » ou WSI.

### 3.1.3. Effet du climat sur la croissance annuelle (approche dendroécologique)

Les relations cerne-climat ont été recherchées à l'aide des fonctions de réponse des arbres au climat (régression orthogonalisée). Les variables dépendantes sont représentées par la chronologie moyenne indiquée du site ; les régresseurs sont les séries de données météorologiques du poste de Saint-Martin-de-Londres, situé à 8km à l'est de Puéchabon (12 régresseurs de paramètres climatiques mensuels allant d'octobre  $t-1$  à septembre  $t$ ). Considérées comme l'expression moyenne de l'influence des facteurs climatiques sur la croissance radiale des arbres, les fonctions de réponse fournissent un modèle statistique qui décrit la part des variations de la croissance radiale liée aux facteurs climatiques.

La reproductibilité des résultats est testée par la méthode *bootstrap* qui permet d'affecter à chaque coefficient de régression son écart type. En outre elle permet de définir une période de calibration et une période de validation indépendante sur laquelle la stabilité des résultats est testée. Les fonctions de réponse ont été calculées sur 12 paramètres climatiques comme suit :

- précipitations mensuelles P (1955-2000)
- températures maximales mensuelles Tmax (1957-2000)
- températures minimales mensuelles Tmin (1960-2000)
- quotients pluviothermiques mensuels P/Tmax (1957-2000)

Les fonctions de réponse établies sur les paramètres pluviométriques (et sur les quotients pluviothermiques mensuels) sont significatives et expliquent respectivement 69% et 67% de l'épaisseur des cernes (Figure 3.12). Celles établies sur les paramètres thermométriques, qu'il s'agisse des températures maximales ou des températures minimales ne sont pas significatives.

Les précipitations et les quotients pluviothermiques interviennent significativement lors des mois de novembre, avril, mai, juin (relation positive). Ces relations soulignent le rôle majeur des précipitations qui peuvent intervenir dès l'automne mais dont les effets les plus marqués se déroulent pendant toute la durée du printemps. Par leur impact sur l'état hydrique du sol, les précipitations ont un effet direct sur la photosynthèse, la transpiration, le taux de division cellulaire et les processus d'élongation cellulaire. Associées à des températures maximales modérées, des précipitations élevées en avril, mai et juin contribuent à limiter les phénomènes d'évaporation et à doter les arbres d'un bilan hydrique interne favorable. L'absence de relations significatives avec les mois d'été est sans doute à mettre en relation avec les processus de régulation stomatique mis en place par le chêne vert au plus fort de la sécheresse (cf section 3.2.1). Plus surprenante est l'absence de relation significative entre les paramètres pluviométriques et l'épaisseur des cernes en automne, période au cours de laquelle le chêne vert est coutumier d'un voire deux nouveaux allongements terminaux et semble aussi capable de mettre en place un accroissement radial surnuméraire comme le laissent supposer nos observations de l'anatomie du bois.

La forte variabilité inter-individuelle mise en évidence lors de l'interdatation a été confirmée lors du calcul des fonctions de réponse à l'échelle individuelle. Parmi les 7 chênes verts interdatés, seuls 4 présentent des fonctions de réponse significatives. Le pourcentage de variance expliquée par les facteurs climatiques varie, selon l'individu, de 50% à 67% et les mois pour lesquels la relation avec l'épaisseur des cernes est significative peuvent eux-mêmes varier, d'avril à juillet.

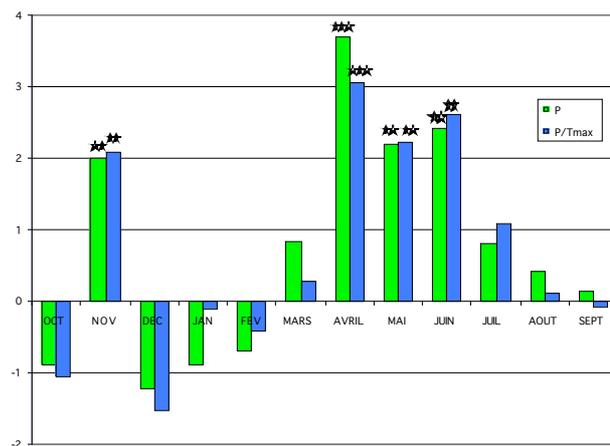


Figure 3.12. Profils des fonctions de réponse de l'épaisseur des cernes des chênes verts de Puéchabon aux précipitations et aux quotients pluviothermiques mensuels (\*\* relation significative à 95 % ; \*\*\* relation significative à 99 %).

### 3.1.4. Liens entre NEE, NPP et GPP

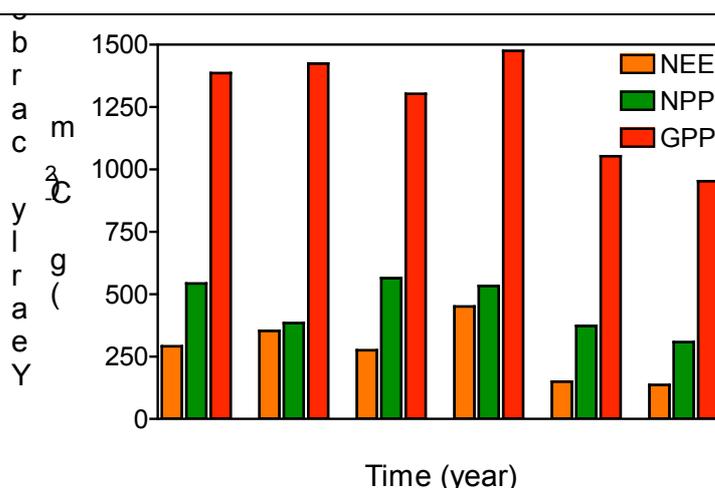
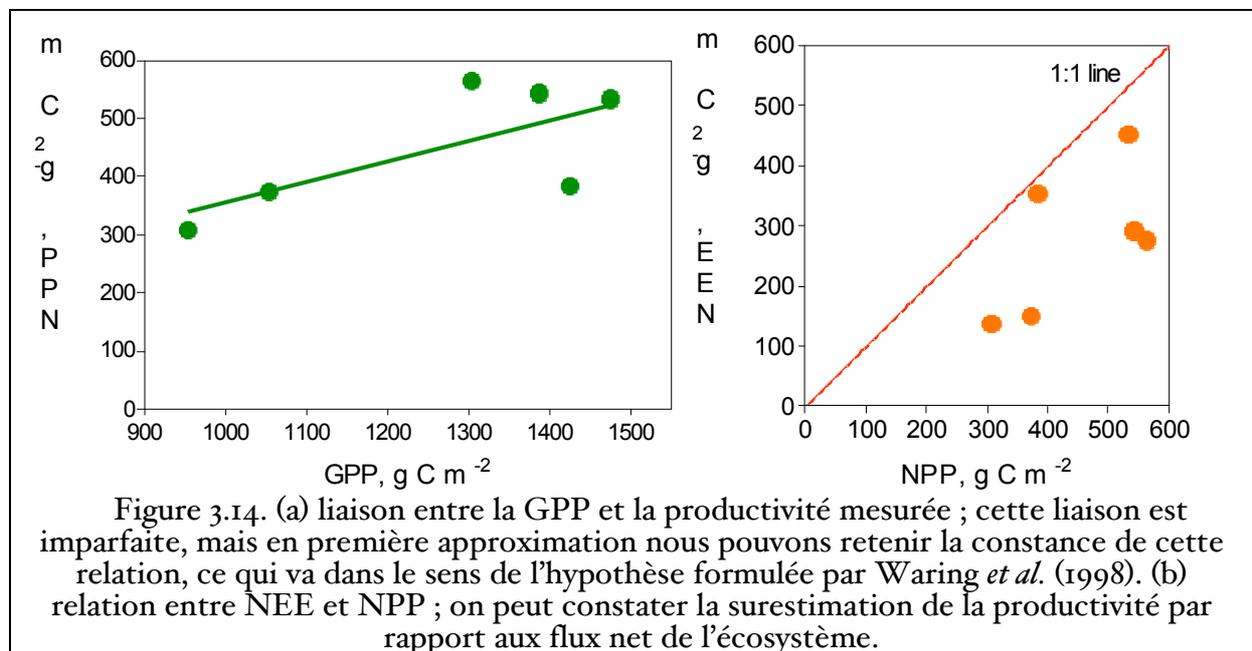


Figure 3.13. Evolution temporelle des termes du bilan de carbone sur la période 2001-2006. La NEE est mesurée directement par la tour de flux, c'est le bilan net de carbone. La GPP est l'assimilation brute de carbone. Elle est déduite de la mesure des flux en faisant certaines hypothèses qui nous permettent d'estimer la respiration de l'écosystème. La NPP est la somme de tous les termes qui rendent compte de la production de l'écosystème à chêne vert. Les mesures de croissance radiale permettent d'estimer le carbone immobilisé dans la partie aérienne du bois. Une estimation du ratio partie aérienne/ partie souterraine nous permet d'estimer l'allocation aux racines pérennes. Nous supposons 3 cohortes de racines fines par an. Les chutes de litières sont prises comme évaluation de la production de feuilles, de fleurs et de fruits.

La figure 3.13 présente l'évolution des différentes estimations de NEE, NPP et GPP sur la période 2001-2006. Dans la figure 3.14a, nous obtenons une valeur du Carbon Use Efficiency  $CUE = NPP / GPP$  de  $0.3564 \pm 0.02413$ . Une valeur très inférieure à celle qu'avait proposé Waring et al. (1998), c'est-à-dire  $CUE = 0.47$ . Dès le départ, cette constance du CUE a été contestée par Medlyn et al. (1999). Ils démontrent que le CUE est contraint théoriquement entre 0.31 et 0.59 et réfutent

donc l'idée d'une valeur unique applicable quel que soit l'écosystème forestier et quel que soit le groupe fonctionnel de l'espèce d'arbre qui le domine. Une synthèse récente montre que le CUE varie selon le groupe fonctionnel auquel appartiennent les arbres, l'âge du peuplement et le rapport entre la masse de feuille et la masse totale de support ligneux aérien et souterrain. Notre valeur du CUE est largement inférieure à celle qui est observée pour les conifères ou les décidus tempérés. Elle se rapproche de la valeur observée pour les forêts sempervirentes tropicales qui sont dominées dans l'analyse par des *Eucalyptus* spp. CUE apparaît aussi dépendant de l'âge. Dans notre cas, le taillis de Puéchabon a été coupé en 1942 et donc l'âge n'est pas un bon prédicteur pour CUE. Par contre avec un ratio entre la masse des organes assimilateurs, les feuilles et celle des structures ligneuses de support, la prédiction est assez proche de notre observation. L'utilisation directe d'un rapport CUE constant applicable régionalement nous permet une première approximation spatiale de NPP dérivée des données de GPP/Modis. Des travaux complémentaires sont nécessaires pour affiner la prédiction.



A la figure 3.14b, nous mettons en évidence la large différence entre NEE et NPP. Deux estimations qui sur un couvert quasi-mature devraient converger. Cette différence considérable est en moyenne d'environ  $175\ g\ C\ m^{-2}$ . Plusieurs causes sont possibles. La surestimation de la productivité vient largement du compartiment souterrain que cela soit au niveau de l'allocation à sa partie pérenne ou que cela soit dans l'estimation de la production de racines fines. La seule hypothèse de 3 cohortes de jeunes racines par an introduit un biais de  $70\ g\ C\ m^{-2}$  comparé à l'hypothèse d'une seule cohorte. Cette surestimation pourrait provenir aussi d'un déstockage du carbone immobilisé dans la matière organique du sol à cause de nouvelles conditions environnementales liées à un réchauffement général.

## 3.2. Fonctionnement du pin d'Alep

### 3.2.1. Fonctionnement du peuplement mélangé pin-chêne (Lamanon)

	Toutes espèces	Chêne vert	Pin d'Alep
Age de la formation (ans)		< 50	49 (36 à 58)
Densité de tiges (toutes espèces tiges ha <sup>-1</sup> )	2492	2150	325
Surface terrière du peuplement (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	31.5	10.8	19.9
Hauteur moyenne		5.41	13.09
LAI - LAI 2000 à 1m (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	2.6 à 3.2		
LAI – photos hémisphériques (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	3.5 à 3.9		
LAI – relations allométriques	2.33		
LAI contribution des espèces (%)		56 - 33	44 - 67
Diamètre moyen des tiges (cm)		6.9	25.7
LMA 2005		192.2 ± 20.2	253.4 ± 19.4
LMA 2006		171.8 ± 23.7	257.5 ± 35.0

Tableau 3.1. Caractéristiques structurales du peuplement de Lamanon

Pour la période mesurée, on observe que l'accroissement en hauteur et en diamètre décroît fortement après 2003 (Figure 3.15). Beaucoup d'arbres sont morts ou en cime sèches (30% des chênes et 20% des pins). Il y a plus de chênes dépérissant sur les placettes à forte densité de chênes (placettes 2 et 1) et là où le sol est moins profond. Enfin, le taux de dépérissement des pins est plus fort sur la placette T, où il y a moins de pins et où leur hauteur est la plus importante. La croissance annuelle en diamètre est comprise entre 1.8 et 4.8 mm pour le pin, 0.1 et 1.1 mm pour le chêne. La relative bonne croissance observée en 2003 fait suite à une année de fortes précipitations avec printemps et été arrosés (2002). On enregistre en 2004 et 2006 peu de précipitations au printemps.

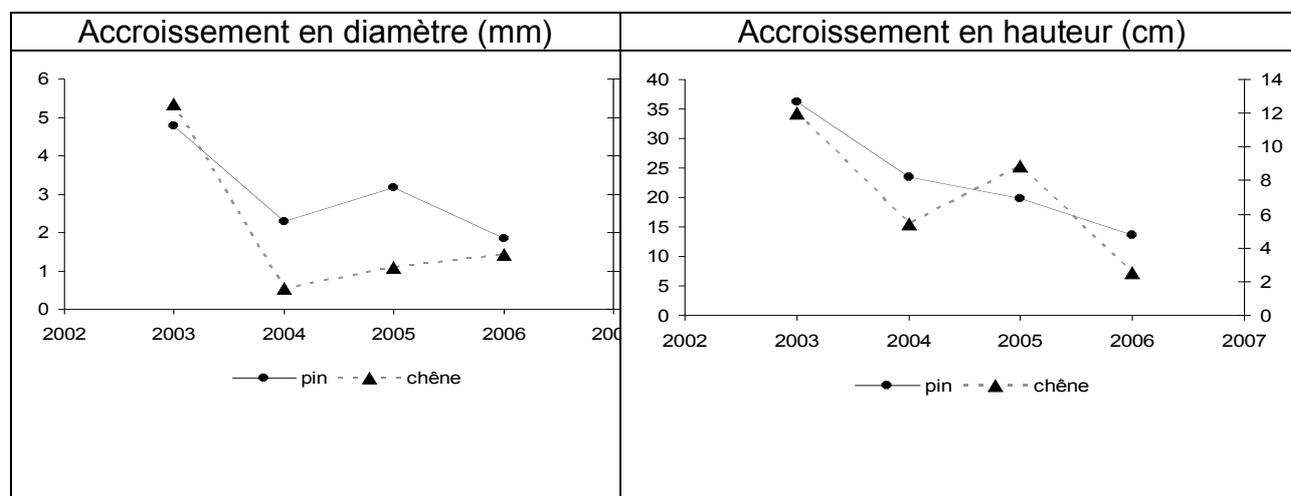


Figure 3.15. Mesure de l'accroissement moyen en diamètre (mm) et en hauteur (à gauche) à partir d'arbres échantillons pris dans l'ensemble des quatre placettes : pins, axe vertical gauche chêne, axe vertical droit. Précipitations annuelles pour la période 2002 – 2006 (à droite).

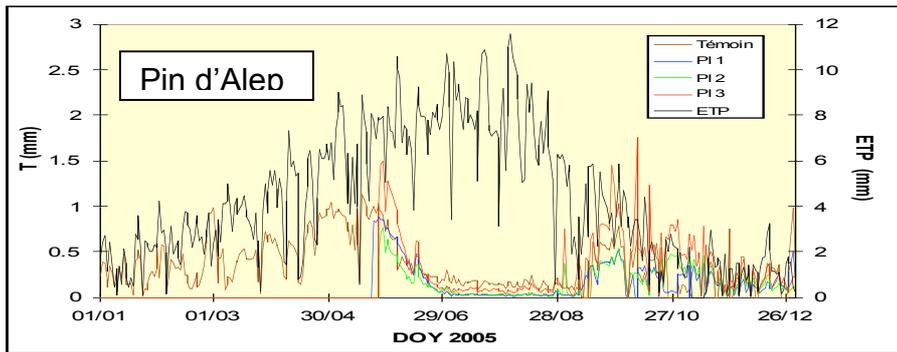


Figure 3.16. Transpiration du pin d'alep mesurée sur chacune des quatre placettes de Lamanon (en mm) et ETP (mm).

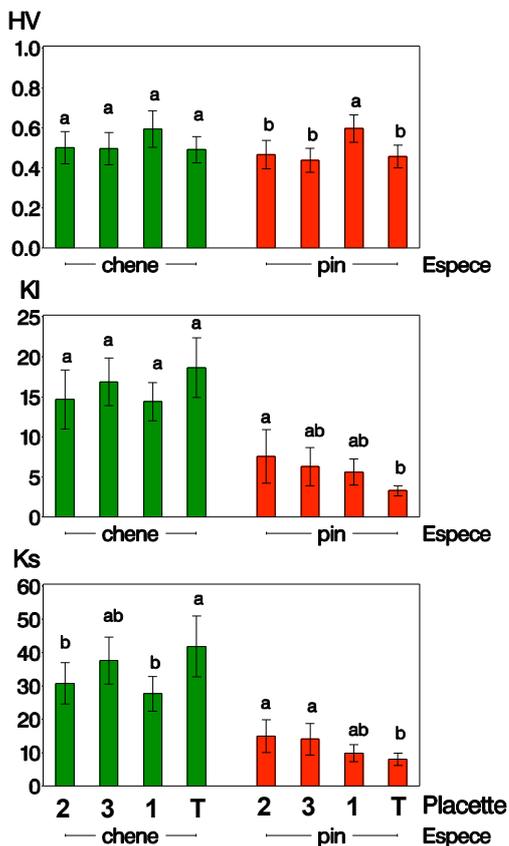


Figure 3.17. Paramètres hydrauliques du chêne vert et du pin d'Alep : HV ( $10^{+3} \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ); KI,  $\text{mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ); Ks, ( $\text{mol m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ) pour les quatre placettes. Les barres verticales représentent l'erreur standard sur la moyenne correspondant à 32 mesures par espèce x placette. Pour chaque espèce, les placettes portant la même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil de 5% (Anova, test de Duncan).

Nous avons observé que, les valeurs de transpirations mesurées sur le pin (Figure 3.16) et sur le chêne restent très inférieures à l'évapotranspiration potentielle. Ainsi, en 2005, les valeurs les plus élevées chez le pin ne dépassent pas 1.5mm pour une valeur d'ETP proche de 8mm. La lame d'eau transpirée à la fois par le chêne et le pin atteint 40 % de l'ETP. La transpiration du buis représente 13% des transpirations cumulées du chêne et du pin. On note également une forte chute de transpiration qui intervient généralement en début de saison sèche, lorsque les

contraintes hydriques augmentent ( $ETP > 8\text{mm}$  et faible teneur en eau du sol, proche de 10 % d'humidité volumique). La sécheresse édaphique qui intervient en été induit une chute de potentiel hydrique de base ( $P_b$ ) qui tend à se rapprocher de la valeur de potentiel minimum ( $P_m$ ) (Figure 3.17). Cette valeur, dite de potentiel critique, correspond à l'arrêt des échanges gazeux par fermeture stomatique que l'on observe sur les courbes de transpiration dans la figure 3.16, vers la date du 29/06. Dans le cas de ces peuplements mélangés, on constate que ce potentiel critique intervient plus précocement au cours de la saison sèche chez le pin que chez le chêne.

Les mesures des traits hydrauliques montrent, pour le chêne vert, que la conductivité hydraulique spécifique foliaire ( $K_L$ ) ne diffère pas entre les placettes. La placette T se différencie, cependant, des placettes 1 et 2 pour la mesure de  $K_S$ . Cette différence de porosité des axes est à rattacher à l'hétérogénéité du milieu. De plus faibles valeurs de  $K_L$  et de  $K_S$  traduisent en général une différence de vigueur entre les arbres (Bréda et al. 2006). Cette observation est à rapprocher de celle faite précédemment sur le dépérissement plus important des chênes dans les placettes 1 et 2 (cf. accroissement en hauteur et diamètre, figure 3.15). Une plus grande variabilité existe entre les placettes de pin qui diffèrent pour les paramètres hydrauliques  $K_S$ ,  $K_L$  et HV. Les plus faibles valeurs de  $K_S$  et  $K_L$  sont relevées dans le témoin. Les pins de cette placette sont également ceux qui présentent le plus fort dépérissement.

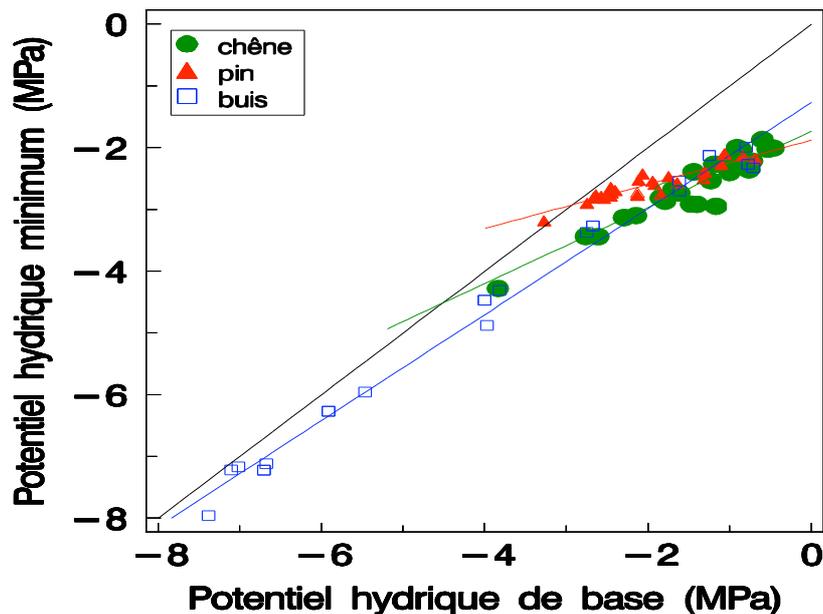


Figure 3.18. Valeurs de potentiel minimum ( $P_m$ , Mpa) en fonction du potentiel de base ( $P_b$ , MPa) pour chacune de 3 espèces de la placette témoin au cours de 3 années. Chaque point représente une moyenne sur huit arbres et deux répétitions par arbre.

### 3.2.2. Effet du climat sur l'élongation des pousses, les aiguilles et la croissance

L'élongation des pousses de pin d'Alep est sous la double dépendance des conditions de l'année  $n$  et de l'année  $n-1$ . Cette dernière est prépondérante, car c'est

au cours de celle-ci que se forme le bourgeon dont le nombre de segments prédétermine les futures unités de croissances qui donneront chacune une fleur ou une paire d'aiguilles. Les réserves de l'année n-1 sont aussi déterminantes pour la croissance initiale des pousses de l'année n. Les conditions de l'année n vont déterminer l'allongement des segments et permettre ou non le polycyclisme. 90% des rameaux de la partie supérieure du houppier sont habituellement polycycliques en fin de printemps, et globalement 60% des rameaux d'un arbre. Les fins d'été pluvieuses accompagnées d'automnes chauds permettent une troisième pousse sur les rameaux dominants, particulièrement sur les arbres jeunes : 10% des rameaux (0-30%) entre 1995 et 2000. Les périodes de sécheresses limitent fortement le polycyclisme et peuvent en cas de répétitions d'années sèches le faire quasiment disparaître : 20% de polycyclisme en 2004, 5% en 2005 (figure 3.19). Le nombre d'aiguilles formées dépend donc à la fois du climat de l'année n-1 (pousse initiale), et du climat de l'année n (polycyclisme). Avec un climat plus sec, le nombre d'aiguilles par pousse et par an chute fortement, ainsi que leur taille et leur durée de survie.

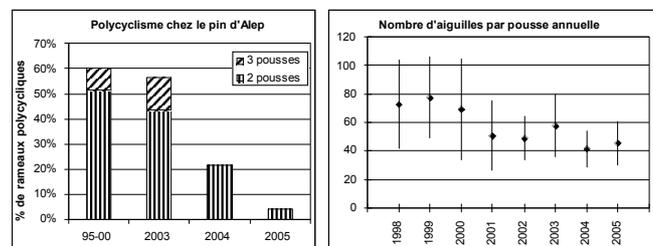
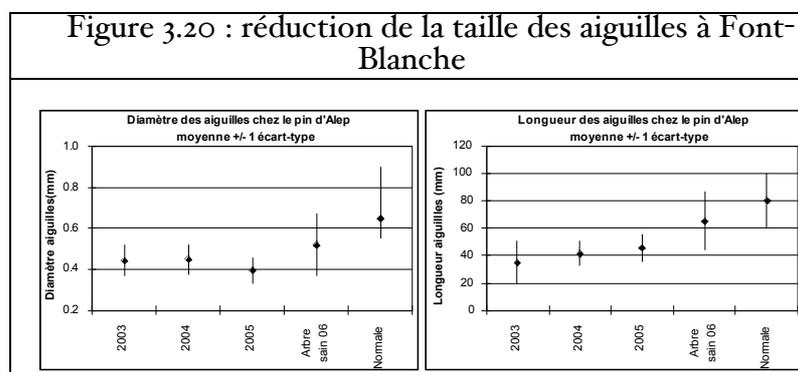


Figure 3.19 : Réduction du polycyclisme et du nombre d'aiguilles formées à Font-Blanche

La neige collante a un effet très défavorable sur la croissance des pousses du pin d'Alep, même lorsqu'elle n'a pas d'effet mécanique majeur (casse ou torsion des branches). Elle inhibe ou empêche la croissance des bourgeons au cours du printemps suivant.



Globalement, les périodes d'accident (neige lourde de janvier 2001) et de forte sécheresse (été 2003, printemps et été 2004, 2005 et 2006) ont conduit par rapport aux valeurs de références des années 1995-2000 à une réduction drastique:

- du polycyclisme
- de l'élongation des pousses (-50, -30, -15 % respectivement de l'élongation des pousses de la partie supérieure, moyenne et basse du houppier)
- de la surface foliaire : -20 à -60% du nombre d'aiguilles, -30 à -60% de la longueur et de l'épaisseur des aiguilles, -30 à -50% de durée de vie des aiguilles (figure 3.20)
- de la croissance des arbres en diamètre, conséquence directe de la sécheresse et conséquence indirecte via la réduction de la capacité photosynthétique de la floraison femelle et du nombre de cônes survivants.

Il est donc clair que les paramètres des modèles liés aux allocations de carbone et au fonctionnement physiologique de l'arbre doivent tenir compte des effets induits de la sécheresse sur les caractéristiques des organes aériens et de leur croissance. De même la forte diminution de la surface foliaire des pins doit être prise en compte dans la relation chêne vert/pin d'Alep du fait d'un accroissement de la lumière arrivant en sous-bois.

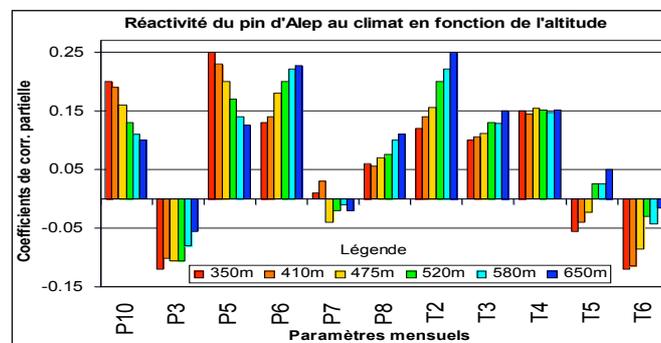


Figure 3.21. Poids relatif des paramètres du modèle de régression entre la croissance du pin d'Alep et le climat. P = pluies, T = températures, chiffre = mois. La méthode est similaire à celle utilisée à la section 3.1.3 (fonction de réponse). Les couleurs correspondent aux classes d'altitude.

L'ensemble des observations sur Font-Blanche et le réseau de la Sainte-Baume a permis d'établir un modèle de relations climat-croissance pour le pin d'Alep dans une large gamme des variations de climats de l'aire française du pin d'Alep, mais dans un régime temporel de pluie très stable. On met ainsi en évidence principalement l'effet de la température. On montre (figure 3.21) que la productivité du pin d'Alep est très sensible à de faibles élévations de la température annuelle et saisonnière. Celles-ci se traduisent par une modification significative du poids relatif des paramètres climatiques dominants dans le modèle, en raison notamment des variations de la longueur et de la précocité de la saison de végétation, et de l'utilisation plus ou moins précoce des réserves hivernales en eau du sol. Ainsi avec le réchauffement, les arbres deviendraient significativement sensibles (négativement) aux températures de mai et juin auxquelles ils étaient jusqu'alors indifférents à altitude moyenne. Ces températures de fin de printemps et de début d'été ont augmenté de façon beaucoup plus rapide que celles des autres mois de l'année au cours des 15 dernières années dans la zone d'étude. Les arbres deviendraient aussi plus sensibles au déficit de pluies dès le mois de mai, ce qui accroît la longueur de la période de vulnérabilité à la sécheresse. Ils seraient par contre favorisés par les températures élevées du mois d'octobre de l'année précédente, leur permettant d'accumuler plus tardivement des réserves et éventuellement de poursuivre leur

croissance automnale en hauteur et diamètre en cas de polycyclisme tardif. On a vu cependant précédemment que ce polycyclisme était défavorisé par les sécheresses prolongées de printemps.

### 3.3. Vulnérabilité de la croissance du chêne et du pin

Les dernières années (2000-2006), pour lesquelles nous avons des mesures écophysiologicals très fines à Puéchabon, sont climatologiquement très diversifiées : la période 2000-2002 étant considérée comme normale, les années 2003, 2004 et 2006 présentent un déficit hydrique important et l'année 2005 a eu un déficit de croissance encore plus important à cause de l'invasion de chenilles. Ces années ont été étudiées aussi bien dans leur variabilité spatiale que temporelle grâce aux données satellitaires. C'est le paramètre GPP qui a permis d'aborder l'effet du stress hydrique sur la productivité globale (toutes espèces incluses)

Les modèles BILHY et MAIDEN ont permis de se focaliser sur le pin d'Alep et le chêne vert indépendamment.

#### 3.3.1. Estimation spatiale de la productivité brute : GPP MODIS

Les chroniques de GPP MODIS sont d'abord filtrées selon une fonction polynomiale adaptative locale dite de « Savitzky–Golay » afin d'en réduire le bruit et de combler les données manquantes. Cette adaptation est réalisée grâce au logiciel TIMESAT (Jönsson and Eklundh, 2004). Les années 2000, 2001 et 2002 sont prises comme base d'une « GPP normale ». A chaque pas de temps, la valeur la plus élevée des 3 années est retenue et compose ainsi une chronique dite de référence (figure 3.22).

Les années 2003, 2004, 2005 et 2006 sont comparées à la chronique moyenne de référence 2000-2001 et 2002. Pour 6 pixels MODIS représentatifs de la forêt de Puéchabon la figure 3.23. trace les anomalies de GPP intégrées le long des 46 périodes de 8 jours des années MODIS. Les années 2003, 2004 et 2006 présentent un déficit de GPP qui au final est de l'ordre de  $150 \text{ g C m}^{-2}$ . En 2003, la productivité a été maximale tôt en saison (courbe verte). L'anomalie est positive en juin. Les contraintes climatiques intenses pénalisent ensuite rapidement la productivité au niveau des années 2004 et 2006. L'année 2005 présente la plus forte anomalie à cause de l'impact très important des chenilles qui réduisent la surface photosynthétique et l'assimilation de carbone. L'anomalie finale dépasse  $300 \text{ g C m}^{-2}$ . A partir de ce résultat ponctuel, nous avons étendu cette méthode à l'ensemble de la zone. Trois pas de temps ont été retenus pour l'analyse : la période initiale qui se termine début avril c'est-à-dire au début du printemps, la période de forte productivité se terminant à la mi juin et finalement la période pendant laquelle la productivité est fortement affectée par la sécheresse édaphique principalement.

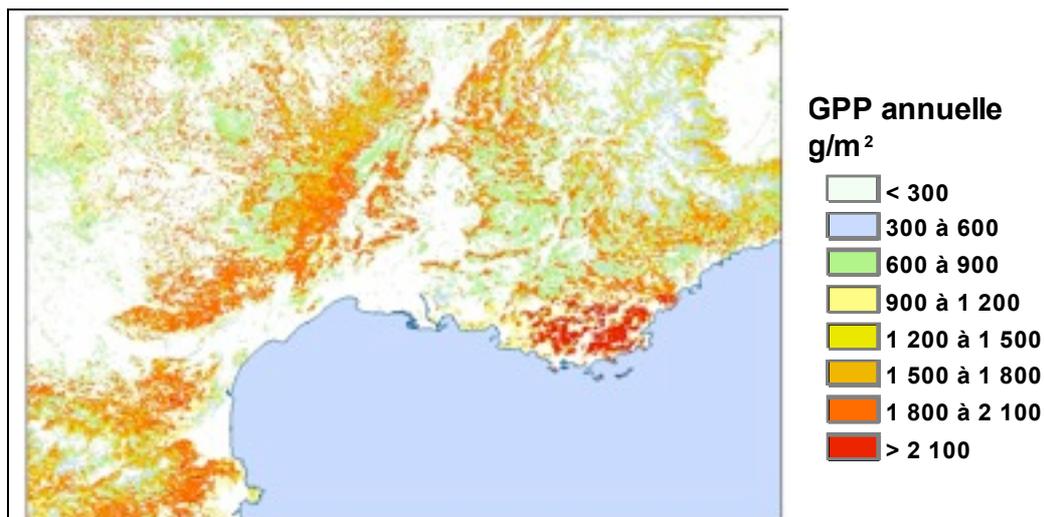


Figure 3.22 : GPP annuelle MODIS de référence, moyenne des années 2000, 2001 et 2002 du domaine végétation naturelle de la zone Réforme. Cette GPP est exprimée en  $g\ C\ m^{-2}$ . En blanc les zones agricoles et les zones urbaines.

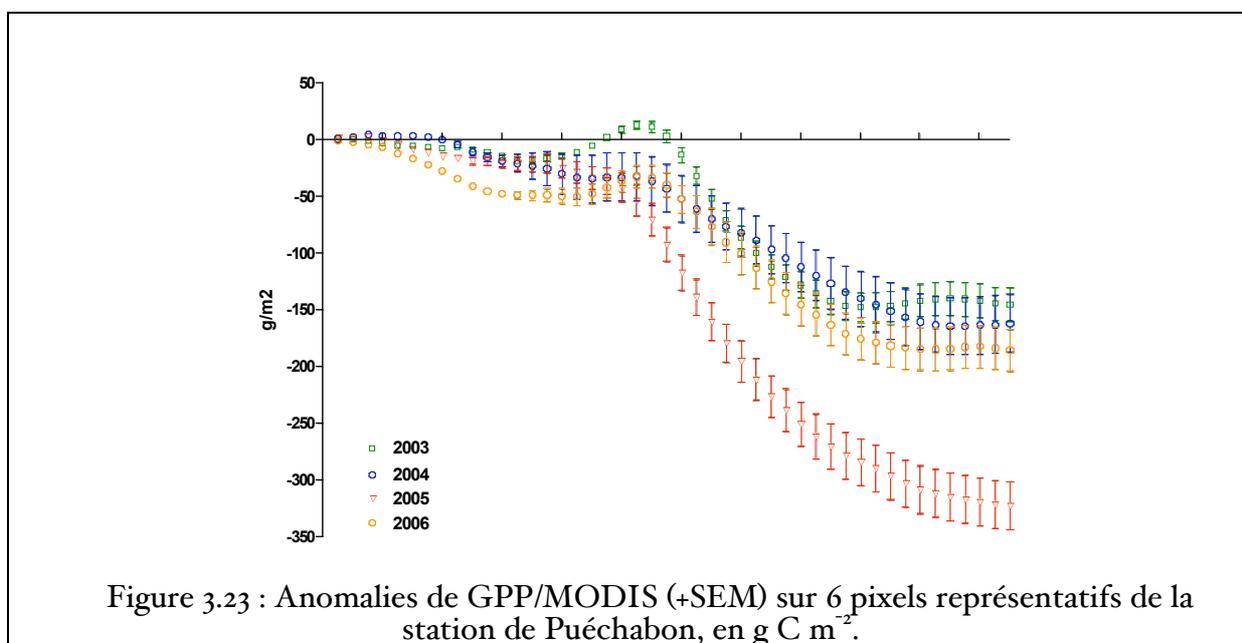


Figure 3.23 : Anomalies de GPP/MODIS (+SEM) sur 6 pixels représentatifs de la station de Puéchabon, en  $g\ C\ m^{-2}$ .

Les cartes ci-après (Figure 3.25) visualisent ces anomalies pour 2003 et 2005. A la fin du printemps 2003, nous observons un gain de productivité assez général, gain qui avait été observé localement sur le chêne vert. Au début de l'automne 2003, le déficit de productivité est général avec une accentuation sur les contreforts catalans espagnols des Pyrénées. En 2005, le déficit est chronique. Il démarre dès la période hivernale avec une sécheresse sévère (Figure 3.24). Il se prolonge lors de la période de forte productivité du printemps. L'anomalie de productivité en début d'automne est générale avec des zones pour laquelle elle est maximale. Ces régions se situent de part et d'autre des Pyrénées mais aussi sur la Montagne Noire.

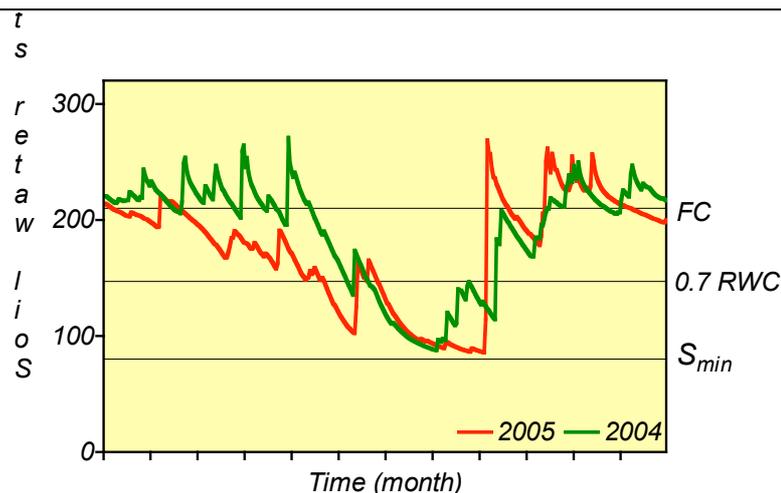


Figure 3.24. Nous avons représenté sur cette figure l'évolution du stock en eau sur deux années consécutives, de 2004 à 2005. Ce graphique montre clairement que le démarrage du déficit hydrique peut s'étaler sur une période supérieure au mois et que la reconstitution automnale du stock est également incertaine. Le seuil  $RWC = 0,7$  correspond à un niveau de stock au-delà duquel le fonctionnement de l'écosystème forestier est fortement affecté.

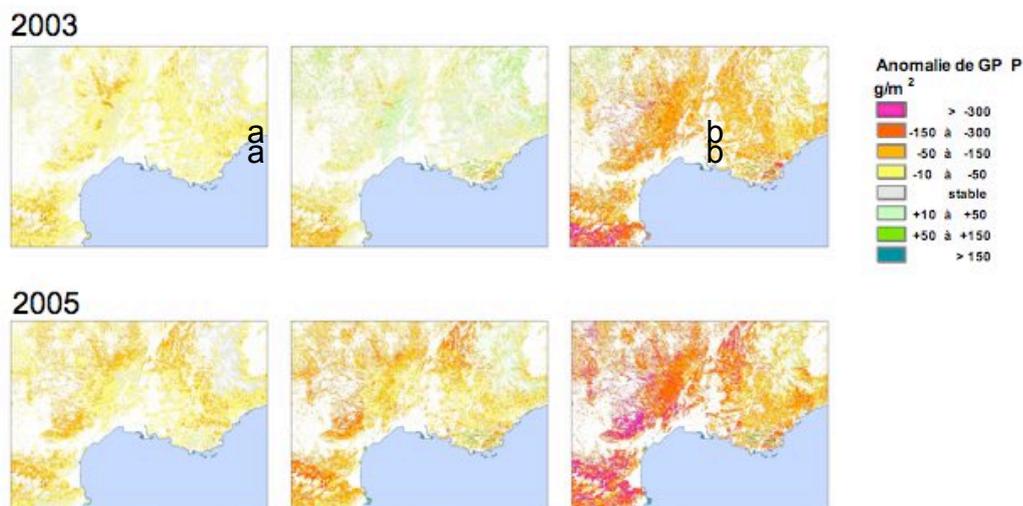
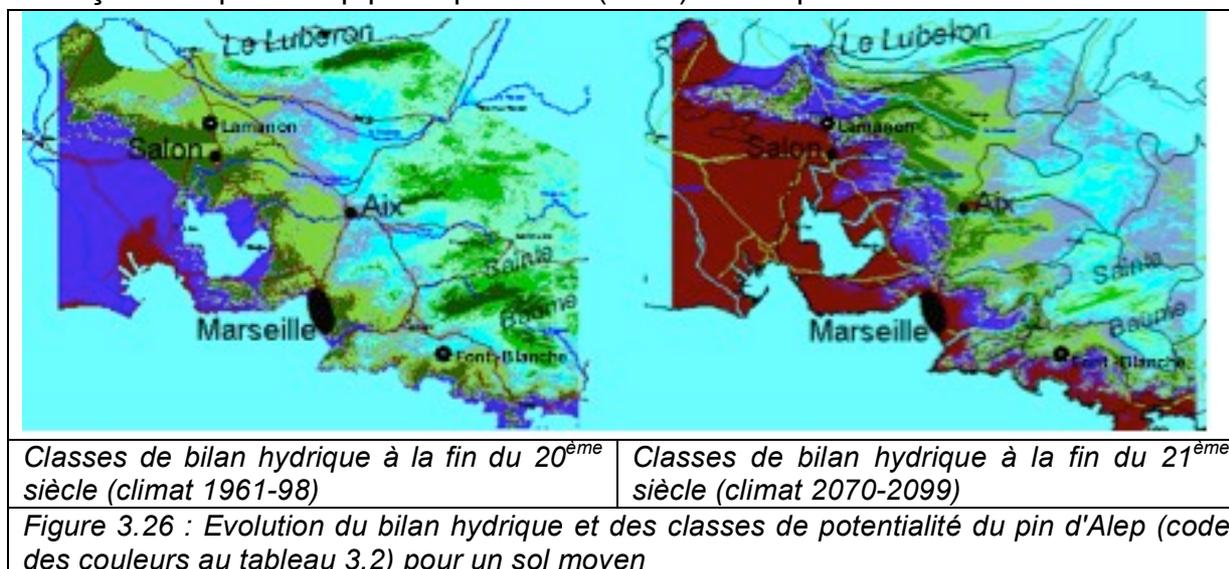


Figure 3.25 : Anomalies de GPP cumulées sur trois périodes distinctes:  
 (gauche) début de printemps (début avril)  
 (centre) fin de printemps (mi juin)  
 (droite) fin d'été (début octobre)

### 3.3.2. Evolution spatio-temporelle des classes de productivité du pin d'Alep entre 2000 et 2100

La figure 3.26 représente la variation spatialisée de l'indice global de bilan hydrique calculé par le modèle BILHY sur la région de Provence calcaire comprenant les sites de Font-Blanche et Lamanon. La relation entre le bilan hydrique calculé par le modèle BILHY et la productivité du pin d'Alep peut se résumer à un tableau à double

entrée dans lequel les lignes correspondent aux classes de la première composante du modèle (bilan hydrique climatique, couleurs correspondant à la carte ci-dessus), et les colonnes aux classes de la deuxième composante du modèle (bilan hydrique local topographique et édaphique). Les classes de productivité établies pour l'aire Française du pin d'Alep par Ripert et al. (2001) sont replacées dans le tableau 3.2.



	Classes de productivité pin d'Alep	Bilan hydrique local topographique et édaphique						
		extrême	très défavorable	défavorable	moyen	favorable	très favorable	excellent
Bilan hydrique global (climat, exposition, géographie)	plage rouge	0	0	1	2	2	3	4
	plage rose	0	0	1	2	3	4	4
	plage orange	0	1	2	2	4	5	5
	plage jaune	0	1	2	3	4	5	5
	plage grise	1	1	2	3	4	5	5
	plage bleu	1	1	2	3	4	5	5
	plage verte clair	1	1	2	3	4	5	5
	plage verte	1	1	2	3	4	4	4
	plage verte foncé	0	0	1	2	2	2	2

Tableau 3.2 : Relation entre classes de bilan hydrique du modèle bilhy et productivité du pin d'Alep. 0 = absence de l'espèce ou croissance quasi-nulle. De 1 à 5, productivité croissante.

La productivité forestière (production de bois pour les diamètres jusqu'à 7,5 cm de diamètre) des classes représente respectivement 0.5 ; 2 ; 3.5 ; 5 et 7.5 m<sup>3</sup>\*ha<sup>-1</sup>\*an<sup>-1</sup> pour les classes 1 à 5.

Les flèches rouge et bleue montrent l'évolution respective dans le tableau des placettes de Font-Blanche et Lamanon entre 2000 et 2100. La productivité potentielle diminuerait pour les deux placettes, passant de la partie médiane de la classe 3 à la partie supérieure de la classe 2 pour Font Blanche, et de la limite des classes 4 et 5 à la partie supérieure de la classe 3 pour Lamanon. Cela représente en terme de production de bois une baisse de 3.5 à 2.5 m<sup>3</sup>\*ha<sup>-1</sup>\*an<sup>-1</sup> soit une perte d'environ 28% pour Font Blanche, et pour Lamanon une baisse de 5.75 à 4 m<sup>3</sup>\*ha<sup>-1</sup>\*an<sup>-1</sup> soit une perte de 30%. La perte en production de biomasse totale est du même ordre de grandeur. Cette estimation ne tient pas compte des séquelles pluriannuelles des événements exceptionnels (cf. ci-dessous)

La placette de Font-Blanche a permis d'évaluer quantitativement et qualitativement l'impact sur la croissance du pin d'Alep d'une canicule exceptionnelle (celle de 2003) et l'impact de sécheresses répétées telles que celles subies entre

2004 et 2007. De telles observations sont très précieuses pour la simulation des conséquences du climat futur, l'année 2003 devenant une année normale et même fraîche en fin de siècle et la probabilité de sécheresses successives s'accroissant fortement. L'impact de ces événements est pluriannuel et cumulatif. La canicule de 2003 a réduit de 20% la croissance potentielle de l'année suivante par rapport aux prévisions des modèles de relation climat-croissance établies sur le réseau de placettes de la région de la Sainte Baume. De même, le cumul de fortes sécheresses successives réduit de 10% la croissance potentielle à chaque cumul (donc de 20% à la 3<sup>ème</sup>, et de 30% à la 4<sup>ème</sup>). Nous avons appliqué ces résultats pour corriger les simulations qui avaient été effectuées précédemment (Vila et Vennetier, 2003).

Sur le même réseau de placettes, nous avons établi un modèle de « convalescence », qui permet de corriger les prévisions du modèle de relation climat-croissance en fonction de l'importance des accidents des années précédentes. Les gros accidents ont en effet des effets différés qui peuvent être pluriannuels, en raison des dégâts ou réduction qu'ils causent sur les assises génératrices, la surface foliaire, les bourgeons ou les vaisseaux conducteurs de sève. Nous avons calibré ce modèle de convalescence sur les accidents du 20<sup>ème</sup> siècle (essentiellement dégâts de gel et de neige) dans le réseau de placettes de la Sainte-Baume et l'avons appliqué à Font-Blanche après chaque période de canicule ou sécheresse répétée, les accidents de gel devenant très rares et les accidents de neige lourde n'étant pas prévisibles dans les scénarios climatiques. D'après cette calibration, les indices calculés à partir des cernes de croissance par le modèle dendroécologique doivent être corrigés d'un facteur 0.6 et 0.8 respectivement la 1<sup>ère</sup> et 2<sup>ème</sup> année après l'accident lorsque celui-ci a provoqué une chute de productivité de plus de 50%, et d'un facteur de 0.8 la première année suivant l'accident lorsque la productivité a chuté de 30 à 50%.

Nous avons appliqué ce modèle pour calculer le retour à la normale après sécheresse ou canicule. Bien qu'il ne s'agisse pas du même type d'accident, il n'est pas illogique de penser qu'il faut aux arbres deux années normales pour reconstituer leur surface foliaire lorsque deux années d'aiguilles ont été perdues. Nous avons aussi posé l'hypothèse que la succession d'une canicule et d'une forte sécheresse dans un ordre ou l'autre, ou de deux canicules, avait le même effet que deux fortes sécheresses successives.

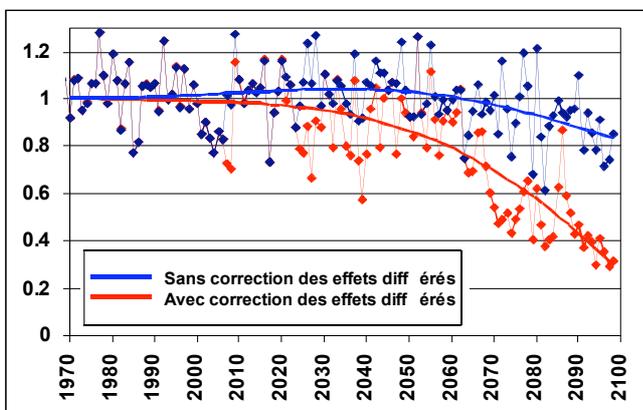


Figure 3.27 : simulation de la productivité (indice de croissance) du pin d'Alep au 21<sup>ème</sup> siècle. Le fort décrochement à partir des années 2065 vient de la multiplication des épisodes de canicules doublés de sécheresses répétitives au printemps.

La figure 3.27 donne la simulation de la productivité du pin d'Alep au 21<sup>ème</sup> siècle suivant que l'on prend ou pas en compte les effets différés et cumulatifs pluriannuels observés. La réduction de croissance obtenue avec les effets

pluriannuels et cumulatifs remet en cause le fonctionnement de base des modèles actuels qui prévoient un accroissement de la productivité au moins durant la première partie du 21<sup>ème</sup> siècle (voir section 3.3). Ces effets sont en partie liés à la réduction durable de la surface foliaire, et à la dégradation de l'état sanitaire des arbres. Ainsi les modèles devraient prendre en compte d'une façon ou d'une autre les effets des événements climatiques extrêmes, que ce soit directement par l'intégration des paramètres morphologiques (réduction de LAI et modification de la démographie des aiguilles) et des effets physiologiques induits, ou par une correction indirecte calquée sur les effets observés.

On peut cependant imaginer que les arbres s'adapteront progressivement à leur nouvel environnement, notamment par le biais des nouvelles générations, sélectionnées génétiquement dans leur jeune âge par élimination des moins résistants aux stress hydriques, et mieux adaptées morphologiquement (ratio partie aérienne partie souterraine, ...) car soumises dès le plus jeune âge à des conditions plus sèches et chaudes que la génération précédente.

De façon marginale, le projet a permis aussi d'observer l'effet très négatif de la neige lourde de l'hiver 2000-2001 sur la croissance du pin d'Alep. Cet épisode a provoqué une réduction de près de 50% de la croissance du cerne annuel et de la croissance des rameaux, ainsi qu'une réduction très sensible du nombre et de la taille des aiguilles. Ce phénomène peut s'expliquer de deux façons : d'une part de nombreuses branches ont été cassées ce qui réduit la surface foliaire, ou pliées ce qui endommage les vaisseaux conducteurs. D'autre part de nombreux bourgeons ont été grillés par le contact avec la glace, ce qui se traduit par des avortements de rameaux et l'obligation pour l'arbre de repartir sur des rameaux secondaires, probablement de façon tardive au printemps. Les séquelles de cet accident étaient fortes en 2002, répondant au modèle de rémission expliqué plus haut (coefficient de correction de 0.6 en 2002). Certains arbres ont été fortement endommagés (60% à 80% de perte de la surface foliaire): ces arbres sont pour beaucoup morts en 2004 ou 2005 des conséquences de la canicule. Il y a donc eu synergie entre le stress hydrique et l'affaiblissement des arbres par l'élagage accidentel.

Ce phénomène de neige lourde et collante n'est pas rare dans l'aire française du pin d'Alep (tous les 15 à 20 ans). Les scénarios climatiques ne donnent pas d'indication sur sa fréquence potentielle future. Il est donc impossible de le prendre en compte formellement, mais il serait possible de l'introduire comme accident ponctuel à une fréquence à définir.

### *3.3.3. Vulnérabilité de la croissance annuelle du pin d'Alep et du chêne vert au changement du climat et du CO<sub>2</sub> durant le 21<sup>e</sup> siècle*

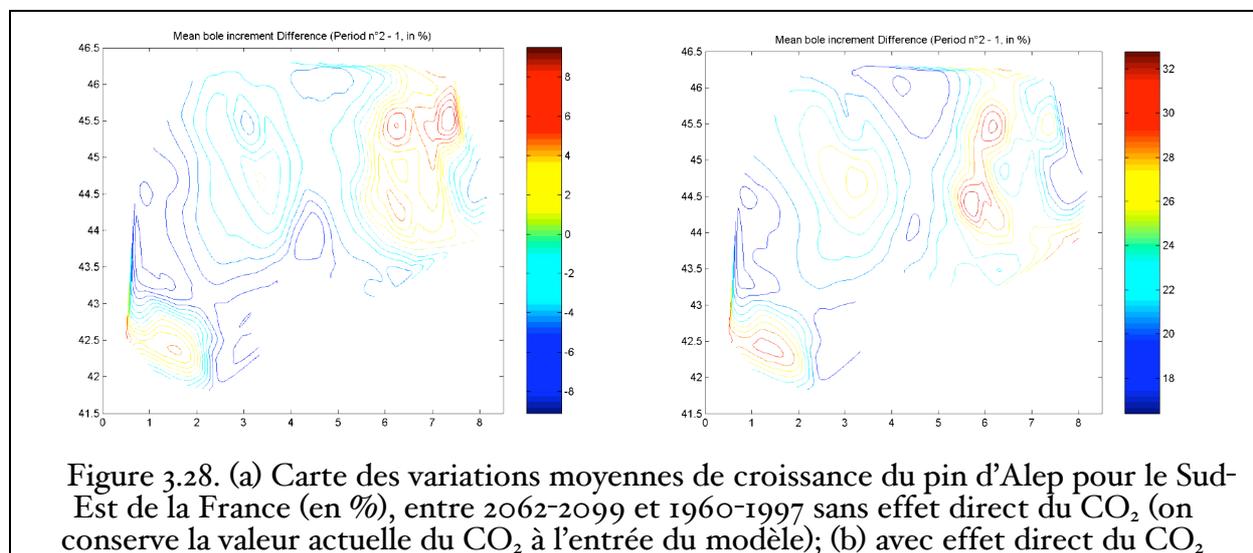
Le modèle MAIDEN a tourné avec, en entrée, la simulation du climat du 21<sup>ème</sup> siècle fourni par pour l'ensemble de la région Sud-Est. Nous disposons dans ce but des températures quotidiennes minimales et maximales et des cumuls de précipitation qui correspondent au Scénario B2 du GIEC, dont nous allons corriger l'éventuel biais systématique et que nous allons adapter à l'échelle spatiale des données issues de la dendrochronologie. Une évolution du taux de CO<sub>2</sub> annuel est pris en compte (ou non) dans nos simulations pour quantifier son influence sur la croissance des arbres. Ce faisant, nous allons essayer de répondre aux questions suivantes : (1) quelle est la tendance de la croissance simulée pour le 21<sup>e</sup> siècle ?

(2) Y aura-t-il un déplacement altitudinal important et différent pour les deux espèces ? (3) L'effet fertilisant du CO<sub>2</sub> peut-il atténuer le stress hydrique projeté ?

Les données du scénario d'ARPEGE sont utilisées conjointement avec la climatologie (référence 1960-1990) maillée du Climate Research Unit (CRU, New et al., 1999). Les anomalies d'ARPEGE par rapport à la période de référence sont ajoutées à la climatologie du CRU afin de corriger les biais éventuels (pour les précipitations, c'est une correction multiplicative en moyenne de 18%). La différence entre les températures de fin de 21<sup>e</sup> siècle celles de fin de 20<sup>e</sup> siècle est, pour les températures maximales est de  $+2.6 \pm 0.3$  °C, pour les températures minimales de  $+2.2 \pm 0.2$  °C, et pour les précipitations de  $21\% \pm 37\%$ .

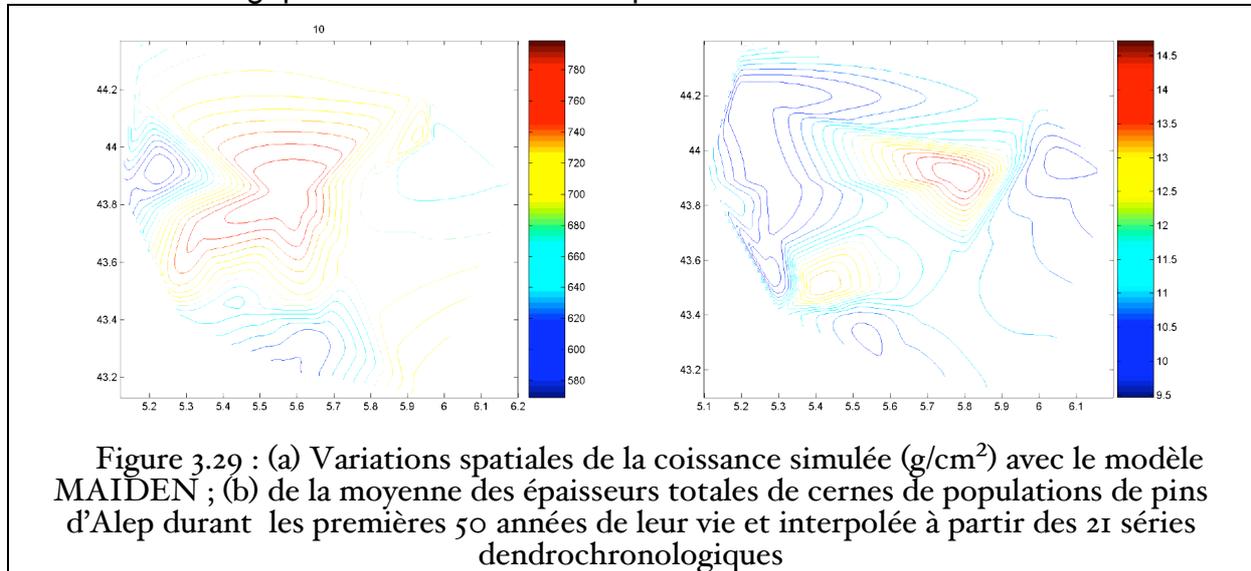
### Le pin d'Alep

Le climat corrigé par les données du CRU est utilisé en entrée du modèle MAIDEN pour le pin d'Alep. Dans un premier temps, aucun effet direct de l'augmentation de CO<sub>2</sub> n'est envisagé au cours du 21<sup>e</sup> siècle pour l'instant. Les simulations étant à l'équilibre (peuplements adultes), le seul gain en biomasse correspond à l'allocation de C dans le tronc (la largeur du cerne). La comparaison des croissances simulées pour la fin des 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> siècles donne une diminution moyenne relativement faible de  $-2.7\% \pm 4.6$ , mais qui cache des augmentations nettes en montagne (Figure 3.28a). Dans un second temps, on prend en compte une augmentation de CO<sub>2</sub> linéaire au cours du 21<sup>e</sup> siècle comme entrée de MAIDEN (effet fertilisant). Les différences entre croissances simulées pour la fin des 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> siècles sont plus divergentes que sans effet direct du CO<sub>2</sub> (Figure 3.28b). La comparaison des croissances simulées pour la fin des 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> siècles donne une augmentation moyenne de  $22.2 \pm 4.1\%$  et jusqu'à  $\sim 30\%$  en moyenne altitude.



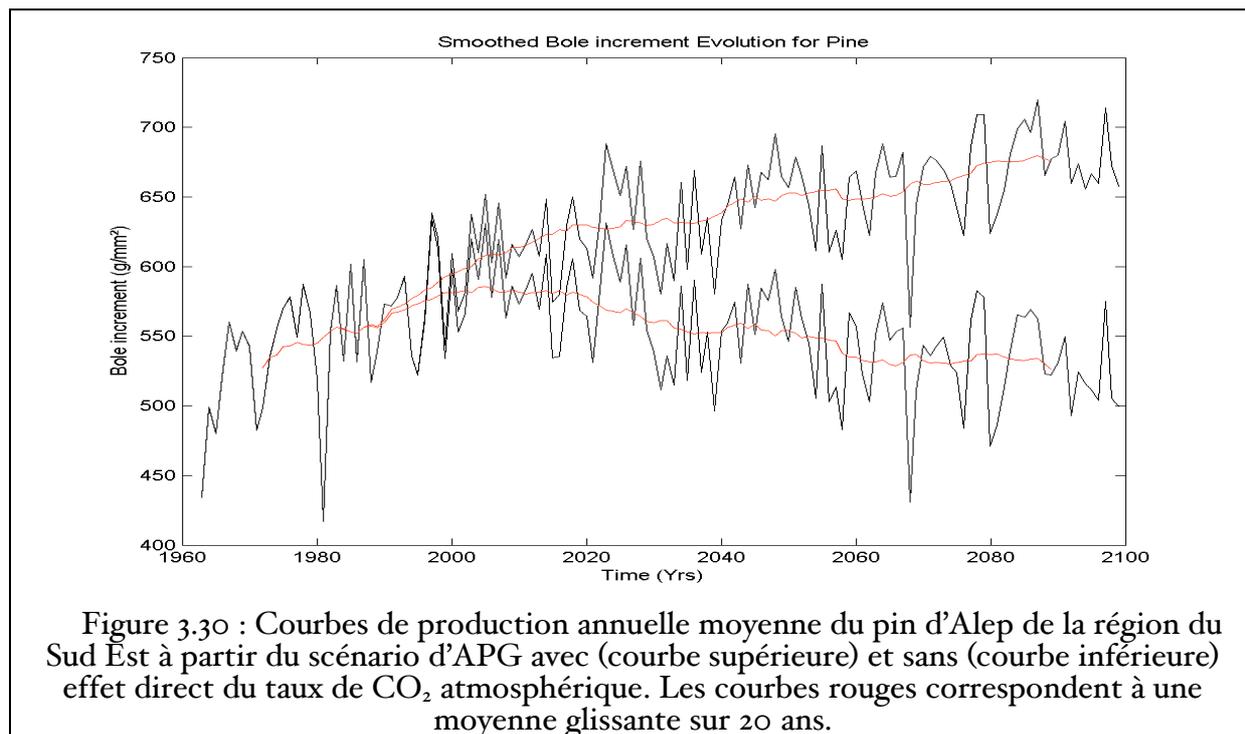
La calibration faite en section 2.4.2 a montré que le modèle était capable d'approcher correctement la série dendrochronologique régionale moyenne sur la région. Par contre pour être considéré comme validé, il faut que le modèle soit capable de reproduire la variabilité spatiale des 21 séries dendrochronologiques (prises séparément). Pour cette validation, on ne peut pas utiliser les indices de croissance standardisés qui par définition ne conservent que la variabilité temporelle (dans cette standardisation, les productivités moyennes de chaque arbre sont rapportées à une valeur commune par division par la moyenne des 50 premiers

cernes). Nous allons utiliser la moyenne des cinquante premiers cernes de chacune des 21 séries (afin d'éviter d'introduire des biais dus à l'âge des populations). Ces 21 valeurs sont alors interpolées pour produire la carte de la figure 3.28b qui est comparée aux valeurs simulées pour la période de référence (1960-1990). Les deux cartes de la figure 3.29 montrent une certaine cohérence avec un maximum de croissance vers la partie centrale de la carte, même si la carte (b) des données dendrochronologiques a son maximum un peu décalé vers l'ouest.



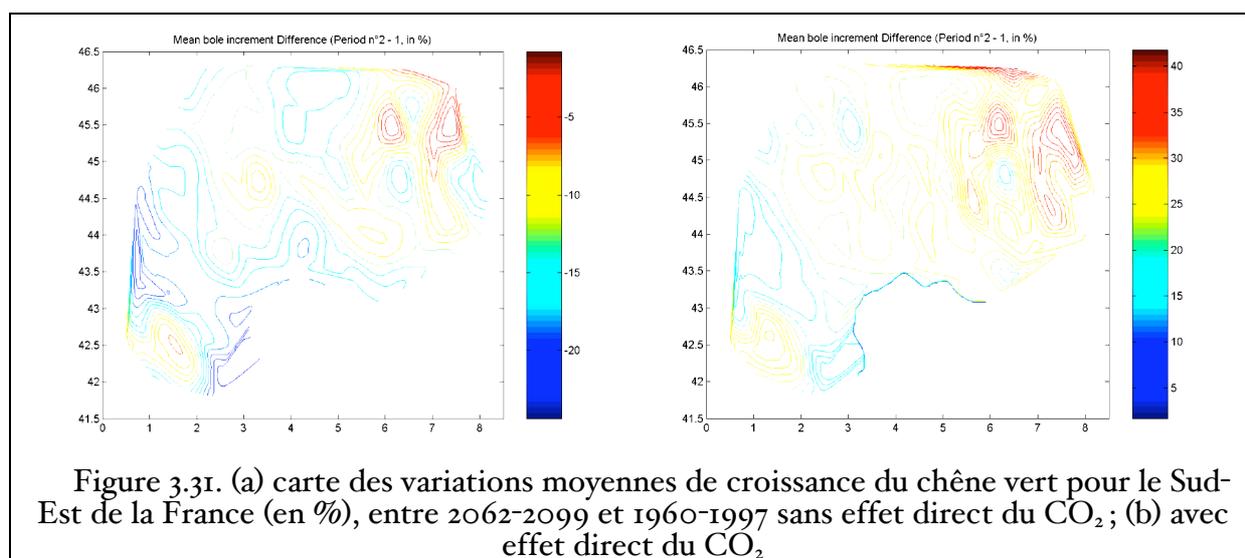
Les courbes régionales de la croissance du pin d'Alep au cours de la période étudiée sont comparées sans et avec effet direct du  $\text{CO}_2$  (Figure 3.30). Si l'augmentation de la croissance du pin plafonne aux valeurs de notre époque quand le taux de  $\text{CO}_2$  n'est pas pris en compte, elle montre une nette augmentation quand il est pris en compte. Elle semble se poursuivre jusqu'à la fin du 21<sup>e</sup> siècle avec éventuellement un léger ralentissement vers la fin. La différence de croissance atteint  $\sim 30\%$  à la fin du 21<sup>e</sup> siècle, en moyenne pour la région. On conclut à une nette influence du  $\text{CO}_2$  pour la production du pin d'Alep dans la région du Sud Est de la France, avec une augmentation maximale simulée pour les altitudes basses et intermédiaires ( $< 1500\text{ m}$ ). L'augmentation du  $\text{CO}_2$  a pour effet d'augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau, si bien que même si les réserves en eau deviennent limitantes à partir de 2020, elles sont mieux utilisées grâce à la fermeture des stomates et donc, en moyenne, le pin d'Alep se maintiendra jusqu'à la fin du 21<sup>e</sup> siècle, mais à plus haute altitude.

Cette évolution positive de la croissance n'est pas confirmée par l'approche BILHY de la section 3.3.2 (figure 3.27) qui prend en compte les effets différés. Une autre limitation est l'absence de modélisation du cycle de l'azote qui pourrait devenir limitatif bien avant la fin du siècle. D'autre part aucune des deux approches ne prend en compte les possibilités d'adaptation des arbres à leur nouvel environnement. Enfin cette dernière approche utilise un modèle mécaniste de la croissance basé sur les cycles du C et de  $\text{H}_2\text{O}$  tandis que la précédente approche est purement statistique. Comme chacune des deux approches contient ses propres points forts et points faibles, leur confrontation est intéressante pour mieux comprendre la vulnérabilité du pin d'Alep.



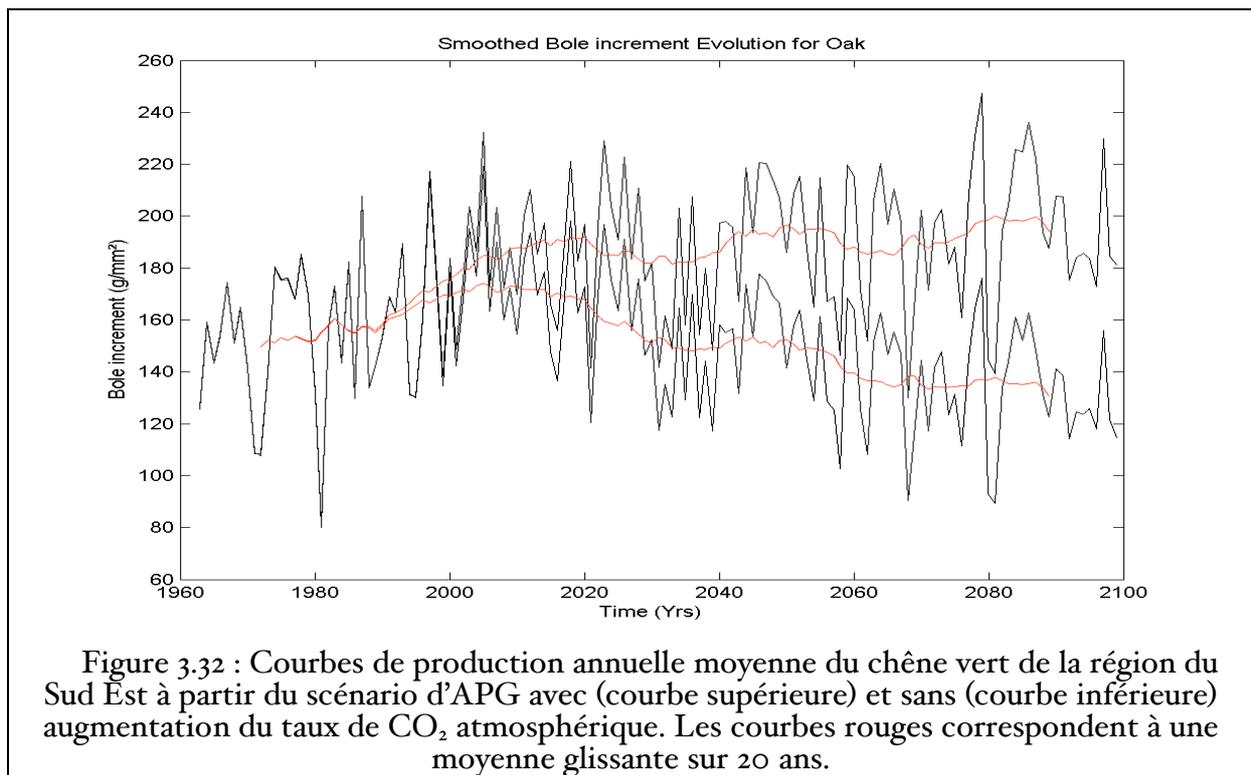
### Le chêne vert

Pour le chêne vert, sans tenir compte de l'effet direct de l'augmentation du CO<sub>2</sub>, le modèle montre une faible variabilité spatiale, avec une production presque deux fois moindre que celle du pin d'Alep en moyenne sur les 38 ans (Figure 3.31a). La comparaison des croissances simulées pour la fin des 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> siècles donne une diminution moyenne importante de  $-13.8 \pm 4.8$  (Figure 3.31a), avec une sensibilité particulière des régions de montagne.



Si à présent on prend en compte une augmentation de CO<sub>2</sub> linéaire au cours du 21<sup>e</sup> siècle, le modèle montre une variabilité spatiale de la croissance du chêne différente de ce qui précède (figure 3.31b). Les croissances simulées pour la fin des 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> siècles ont un bilan positif : en moyenne de  $24.1 \pm 5.6$  % et jusqu'à ~ 43 %

en montagne. A la fin du 21<sup>e</sup> siècle, la production du chêne sera maximale aux moyennes altitudes, à cause de températures clémentes et des précipitations plus favorables qu'en plaine. Il semble que pour le chêne, le gain en précipitation lié à l'altitude compense plus efficacement que pour le pin la contrainte liée à la baisse de température. La courbe régionale de la croissance du chêne vert au cours de la période étudiée est comparée sans et avec l'augmentation de CO<sub>2</sub> du scénario B2 d'ARPEGE (Figure 3.32). Si l'augmentation de la croissance du pin atteint un maximum à notre époque (vers 2005) quand le taux de CO<sub>2</sub> reste constant, celle qui correspond à un CO<sub>2</sub> croissant montre une stabilité jusqu'à la fin du siècle. La différence de croissance entre les deux fins de siècle atteint ~ 50 % en moyenne pour la région.



## Références citées

- Aussenac, G. and A. Granier 1978. Quelques résultats de la cinétique journalière du potentiel de seve chez les arbres forestiers. *Annales des Sciences Forestières*. 35:19-32.
- Baldocchi, D., 1994. An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiology*, 14 (7-9): 1069-1079.
- Becker M., 1984. Indices de climat lumineux selon la pente et l'exposition pour les latitudes de 40 à 50°. *Bulletin d'Ecologie*, vol. 15, n° 4, p. 239-252.
- Breda, N., R. Huc, A. Granier and E. Dreyer 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*. 63:625-644.

- Cherubini P Gartner BL Tognetti R et al. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climate. *Biological review* 78: 119-148.
- Davy 2000
- Doucet, A., N. de Freitas, and N. J. Gordon. 2001. *Sequential Monte Carlo Methods in Practice*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., and Berry, J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* **149**: 78-90.
- Gaucherel, C., Campillo, F., Misson, L., Guiot, J. and Boreux, J.J., *subm.* Parameterization of a process-based tree-growth model: comparison of optimization, MCMC and particle filtering algorithms. *Ecological Modelling*.
- Gaucherel, C., Guiot, J. and Misson, L., Potential distribution area of French Mediterranean forests in the 21st century. To be submitted to *Global Ecology and Biogeography*.
- Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern, and D. B. Rubin. 1995. *Bayesian Data Analysis*. Chapman & Hall, London.
- Gessler, P.E., Moore, I.D., McKenzie, N.J. and Ryan, P.J. (1995). Soil-landscape modelling and spatial prediction of soil attributes. *International Journal of GIS*, **9**(4):421-432.
- Jonsson, P. and Eklundh, L., "TIMESAT - a program for analyzing time-series of satellite sensor data". *Computers and Geosciences*, 30:833-845, 2004.
- Lachaud S Catesson AM Bonnemain JL 1999. Structure and functions of the vascular cambium. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série III - Sciences de la vie - Life Sciences* 322 : 633-650.
- Medlyn, BE & Dewar, RC, 1999. Comment on the article by R. H. Waring, J. J. Landsberg and M. Williams relating net primary production to gross primary production. *Tree Physiology*, 19, 137-138.
- Misson, L. 2004. MAIDEN: a model for analyzing ecosystem processes in dendroecology. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 874-887.
- Misson, L., Rathgeber, C., Nicault, A., Guiot, J., 2003. Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. *Can J For Res* **34**: 888–898
- Mouillot, F., Rambal, S., Lavorel, S., 2001. A generic process-based simulator for mediterranean landscapes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management*, 147, 75-97.
- New, M., Hulme, M. and Jones, P.D., 1999. representing twentieth century space-time climate variability. Part 1: development of a 1961-90 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate*, 12: 829-856.
- Nicault, A. (1999) Analyse de l'influence du climat sur les variations inter- et intra-annuelles de la croissance radiale du pin d'Alep (*Pinus Halepensis* Mill.) en provence calcaire, Aix-Marseille III.
- Rambal S., Ourcival J.M., Joffre R., Mouillot F., Nouvellon Y., Reichstein M., Rocheteau A. (2003). Drought controls over conductance and assimilation of Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology*, **9**, 1813-1824.
- Ripert C., Vennetier M. et al. 2001 : Croissance et écologie du pin d'Alep en France. Rapport final. Cemagref, Ministère de l'Agriculture, 39 p.
- Vennetier M., Ripert C., Maille E., 2001. Etude des potentialités forestières de la Provence calcaire. Evaluation à petite échelle sur de grandes surfaces. Rapport final. Cemagref, Ministère de l'Agriculture. 87p.

- Vila B., Vennetier M. – 2003 : Impact du changement climatique sur le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne, Cemagref Aix en Provence, IMEP, ECOFOR, octobre 2003, 141 p.
- Waring, RH, Landsberg, JJ, Williams M., 1998. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology* 18 (2): 129-134.