



**HAL**  
open science

## Évaluation de la vulnérabilité de la forêt méditerranéenne face à une sécheresse accrue. Rapport final du projet DROUGHT+

Serge Rambal, Laurent Misson, Roland R. Huc, M. Vennetier, F. Guibal, F. Girard, N. Martin, Richard Joffre, J.M. Limousin, Florent Mouillot, et al.

### ► To cite this version:

Serge Rambal, Laurent Misson, Roland R. Huc, M. Vennetier, F. Guibal, et al.. Évaluation de la vulnérabilité de la forêt méditerranéenne face à une sécheresse accrue. Rapport final du projet DROUGHT+. [Rapport de recherche] irstea. 2011, pp.27. hal-02595600

**HAL Id: hal-02595600**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02595600>**

Submitted on 15 May 2020

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

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

# Rapport final du projet n° 003 ANR-06-VULN

## A. Identification

Programme – année	<b>VMC 2006</b>
Projet (acronyme)	<b>Drought<sup>+</sup></b>
Titre complet du projet	<b>Mediterranean ecosystems face increasing droughts: vulnerability assessments -</b>
Coordinateur du projet (société/organisme)	<b>Rambal Serge &amp; Laurent Misson CEFE-CNRS</b>
Période du projet (date début – date de fin)	<b>Janvier 2007- Juin 2011 (+6 mois)</b>
Rapport confidentiel (OUI/NON)	<b>Non</b>
Date de fin de confidentialité	

Rédacteur de ce rapport

Civilité, prénom, nom	M. Serge Rambal
Téléphone	0467613289
Adresse électronique	Serge.rambal@cefe.cnrs.fr
Date de rédaction	25 février 2011

## B. Pour les projets partenariaux, liste des livrables et affectation éventuelle à chaque partenaire

Ce tableau liste les principales tâches et livrables du projet qui ont été définis lors du démarrage du projet.

Tâches et livrables	2007		2008		2009		2010		Commentaires	Partenaire(s) concerné(s)
	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2		
Accord de consortium										
Tâche 1 Exclusion	R	R	R	R	R	R	R	R		INRA & CNRS
Tâche 2 (eddy fluxes)	R	R	R	R	R	R	R	R	Flux à Fontblanche non disponibles aux standards internationaux	INRA & CNRS
Tâche 3 Gradient	R	R	R	R	R	R	R	R		Tous
Tâche 4 Modélisation	R	R	R	R	R	R	X	X	Perturbé par le décès de Misson	CNRS en cours
Tâche 5	X	X	X	X	X	X	X	X	Trop pour le format	

Spatialisation									du projet et l'investissement experimental	
----------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

<b>▲</b> = Prévu	<input type="checkbox"/> = Reprévu	x = Abandonné	<b>℞</b> = Réalisé
------------------	------------------------------------	---------------	--------------------

Indiquer les dates des réunions (lancement, annuelle, clôture) du projet

Taux d'avancement de l'ensemble du projet (Optionnel):

## C. Rapport factuel

Ce rapport rassemble des éléments nécessaires au bilan du projet et plus globalement permettant d'apprécier l'impact du programme à différents niveaux. Il est constitué de deux tableaux et de deux listes rassemblant des indicateurs quantitatifs, bibliométriques et de personnel.

C.1 Le **tableau de résultats** décompte divers éléments de bilan comme indiqué ci-dessous

**Comptabiliser séparément les actions impliquant un seul partenaire et celles résultant d'un travail en commun « multipartenaires ».**

### *Nombre de publications*

	International		France		Actions de diffusion		
	Articles acceptés dans des revues à comité de lecture	Communications Internationales	Articles France	Communications France	Articles vulgarisation	Conférences vulgarisation	Autres
monopartenaires	<b>11</b>	<b>2</b>	<b>2</b>		<b>2</b>	<b>3</b>	
multipartenaires	<b>4</b>	<b>12</b>		<b>8</b>			

**Autres retombées (voir en particulier celles annoncées dans l'annexe technique) :**

Ce tableau dénombre les brevets nationaux et internationaux, licences, et autres éléments de propriété intellectuelle consécutifs au projet, du savoir faire, des retombées diverses en précisant les partenariats éventuels.

Nature	Commentaire
Brevets nationaux	
Brevets internationaux	
Autres (préciser en C.4)	

C.2 Le **tableau de personnels** fait le point sur les emplois mis en jeu et consécutifs au projet.

	nombre de personnes employées en CDD sur le projet et financées par l'ANR	
	nombre	Mois-homme cumulés sur tous les partenaires depuis le début du projet
Doctorants	1	18
Post-doctorants	4	70
Ingénieurs en CDD	1	6
Stagiaires	10	60
Autres		

Nom, prénom, qualification	Devenir des personnes employées en CDD sur le projet		
	emploi suite au projet		en recherche d'emploi
	chez les partenaires	ailleurs	
Corona		CDD CEMAGREF St-Martin- d'Hères	
Rita Guliani		Universite Nebraska	
Girard			
Myklebust		Universite Oklahoma	

C.3 La **liste des publications et communications** répertorie les productions résultant des travaux **effectués dans le cadre du projet**. On suivra les catégories du tableau C.1 en suivant les normes éditoriales habituelles de présentation des publications et brevets. En ce qui concerne les conférences, on spécifiera les conférences invitées.

### Articles multipartenaires

1. Gaucherel C, Guiot J, Misson L 2008. Evolution of the potential distribution area of french mediterranean forests under global warming. *Biogeosciences* 5: 573–603.
2. Limousin JM Longepierre D Huc R Rambal S 2010 Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree Physiology* 30: 1026-1036.
3. Girard F Vennetier M Ouarmim S Caraglio Y Misson L 2010. Polycyclism, a fundamental process of plant growth which may suffer from climate change. The example of *Pinus halepensis* Mill. in Southern France. *Trees - Structure and Function* DOI 10.1007/s00468-010-0507-9.
4. Girard F Vennetier M Guibal F Corona C Ouarmim S Herrero A 2010. How *Pinus halepensis* Mill. architectural development suffers from climate accidents in southern France. *European Journal of Forest Research* (in press).

### Articles monopartenaires

1. Allen CD MacAlady AK Chenchouni H Bachelet D McDowell N Vennetier M Kitzberger T Rigling A Breshears DD Hoegg Gonzalez P Fensham R Zhang Z Lim JH Castro J Demidova N Allard G Running SW Semerci A Cobb N 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259 (4) 660–684

2. Allard V, Ourcival JM, Rambal S, Joffre R and Rocheteau A. (2008) Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Global Change Biology* 14: 714-725.
3. Limousin JM Rambal S Ourcival JM Rocheteau A Joffre R Rodriguez-Cortina R 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology* 15: 2163-2175.
4. Limousin JM Misson L Lavoit AV Martin NK Rambal S 2010 Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? *Plant Cell and Environment* 33: 863-875.
5. Misson L Rocheteau A Rambal S Ourcival J-M Limousin J-M Rodriguez R 2010. Functional changes in the control of carbon fluxes after 3 years of increased drought in a Mediterranean evergreen forest? *Global Change Biology* 16: 2461-2475.
6. Misson L Degueldre D Collin C Rodriguez R Rocheteau A Ourcival J-M Rambal S 2011. Phenological response to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* DOI: 10.1111 (in press).
7. Misson L Limousin JM et al. 2010. Leaf physiological responses to extreme droughts in Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Plant Cell and Environment* 33(11): 1898-1910.
8. Martin N Limousin JM Rodriguez-Calcerrada J Ruffault J Rambal S Misson L. 2011. Drought sensitivity of photosynthesis varies among populations of *Quercus ilex* along a rainfall gradient. *Functional Ecology* (en revision).
9. Limousin JM Rambal S Ourcival JM Rodriguez-Calcerrada J Perez-Ramos I Rodriguez-Cortina R Misson L Joffre R 2011. Shoot plasticity in the Mediterranean evergreen *Quercus ilex* *New Phytologist* (submitted)
10. Rodríguez-Calcerrada J Limousin JM Ourcival JM Joffre R Misson L Rambal S 2010. Does a long term reduction in throughfall alter leaf respiration and the sensitivity to temperature in an evergreen Mediterranean oak? *Functional Ecology* (en revision)
11. Letts M Rodríguez-Calcerrada J Rolo-Romero V Rambal S 2011. Long-term physiological and morphological acclimation of *Buxus sempervirens* L. along a light availability gradient. *Trees – Structure and Function* (en revision).

## **Ouvrages, chapitres d'ouvrage**

1. Vennetier M Ripert C 2010. *Climate change impact on vegetation: lessons from an exceptionally hot and dry decade in South-eastern France*. In *Climate Change and variability*. Simlard S.W. and Austin M.E. (eds). pp. 225-241. Sciyo, Rijeka, Croatia. On line: <http://sciyo.com/articles/show/title/climate-change-impact-on-vegetation-lessons-from-an-exceptionally-hot-and-dry-decade-in-south-easter>

2. Vennetier M Ripert C 2010. *Impact du changement climatique sur la flore méditerranéenne: théorie et pratique*. In Barbault R., Foucault A. editors "Changement climatique et biodiversité", Editions Vuibert, p.75-87
3. Douguedroit A Vennetier M 2011. Threats on the Mediterranean forest landscapes. In Terkenli T. and Cassar L. (eds). *Contemporary Mediterranean Geographies*. 10 p. (sous presse)

## Conférences Nationales

1. Misson L Bach F 2009. Temps de réponse de l'architecture hydraulique du chêne vert à la contrainte hydrique: couplage entre étude de gradient et exclusions de précipitations. Réunion xylème 23-25 novembre. Bordeaux I Talence.
2. Martin N Misson L 2009. Ajustements de la physiologie foliaire à la contrainte hydrique : couplage d'études sur gradient et d'exclusion de précipitation.. Bordeaux I Talence.
3. Rambal S Misson L 2010. Tendances ou événements extrêmes ? Leçons tirées des exclusions de pluie. *Écologie 2010*, Colloque national d'écologie scientifique, 2-4 septembre, Montpellier, France
4. Limousin JM Rambal S Ourcival JM Misson L Rocheteau A Rodriguez R Joffre R 2008. Régulation de la transpiration dans un taillis de chênes verts soumis à une sécheresse expérimentale. X<sup>èmes</sup> journées d'Écologie Fonctionnelle, 2-4 avril, La Grande Motte, France.
5. Misson L Rambal S Ourcival JM Rocheteau A Rodriguez R 2008. Vulnérabilité des écosystèmes méditerranéens aux changements climatiques à différentes échelles d'espace et de temps Réunion xylème 24-25 Novembre. Clermont-Ferrand.

## Conférences internationales

1. Misson L Rocheteau A Rambal S Ourcival JM Limousin JM Rodriguez R Joffre R 2007. Effects of an experimental drought on soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean *Quercus ilex* forest AGU annual meeting 10-14 décembre, San Francisco, CA.
2. Martin N Misson L 2010. Short-term versus long-term responses to drought stress: coupling manipulation experiments with gradient studies. European Geoscience Union, Vienna, Austria.
3. Guibal, F., Corona C., Alvitre, M., Huc R. and Simioni, G. (2011). Assessing Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) xylem formation by means of periodic microcores sampling. MedPine4, Avignon, juin 2011
4. Vennetier M Ripert C Girard F 2010. *Forest dieback and decline: lessons from a ten-year long premature occurrence of 2040 climate in Mediterranean France*. Proceedings of

XXIII IUFRO world congress. Seoul, Korea, 23-28 August 2010. International Forestry Review, 12(5) p. 46

5. Vennetier M Girard F Ouarmin S Thaabet A Ripert C Caraglio Y Cailleret M 2010. *Climate change impact on tree architecture may contribute to forest decline and dieback*. Proceedings of XXIII IUFRO world congress. Seoul, Korea, 23-28 August 2010. International Forestry Review, 12(5) p. 45

### **Présentations sur poster**

1. Misson L, Rambal S, Ourcival JM, Mouillot F, Guibal F, Huc R, Vennetier M 2007. Drought<sup>+</sup> (2007-2010) Mediterranean ecosystem face increasing droughts: vulnerability assessment. IX<sup>èmes</sup> Journées Écologie Fonctionnelle, Biarritz, 19-22 mars.
2. Limousin JM Rambal S Joffre R Ourcival JM Rocheteau A 2007. Rain exclusion induces in hydraulic efficiency in a *Quercus ilex* coppice: consistency with scaling theories? IX<sup>èmes</sup> Journées Écologie Fonctionnelle, Biarritz 19-22 mars.
3. Misson L Rocheteau A Rambal S Ourcival JM Limousin JM Rodriguez R Joffre R 2007. Effects of experimental drought on soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. ESF Final Conference. 20-22. November 2007, Pont-à-Mousson, France.
4. Misson L Ourcival JM Rocheteau A Limousin JM Rodriguez R Joffre R Rambal S 2007. Researches at the Puechabon experimental site A Mediterranean *Quercus ilex* forest. Rhizosphere 2 International Conference. 26-31 aout, Montpellier, France.
5. Misson L Battut J Rocheteau A Rambal S Ourcival JM Rodriguez R 2009. Effects of extreme droughts on soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. ESF Meeting on diurnal to century scale controls on soil respiratory fluxes. Innsbruck, 20-23 Sept.
6. Rodríguez-Calcerrada J Limousin JM Ourcival JM Joffre R Misson L Rambal S 2010. Sensitivity of leaf dark respiration to temperature: the effect of leaf age, canopy position, and water availability. 24th New Phytologist Symposium, Oxford, United Kingdom.
7. Martin NK Misson L Rodríguez-Calcerrada J Limousin J-M Rambal S Joffre R Ourcival J-M Rocheteau A Rodríguez-Cortina R 2010. Ecophysiological adjustments of *Quercus ilex* in response to drought: scaling across time and organization level. 1<sup>er</sup> Colloque National d'Écologie Scientifique – Écologie 2010, Montpellier, France.
8. Rodríguez-Calcerrada J Pérez-Ramos IM Ourcival JM Limousin JM Misson L Joffre R Rambal S 2010. Is thinning an adequate practice for adapting abandoned *Quercus ilex* coppices to climate change? European Geosciences Union (EGU) General Assembly, Vienna, Austria.
9. Misson L Battut J Donon E Rodriguez R Rocheteau A Ourcival JM Degueldre D Collin C 2010. Effects of extreme droughts on soil CO<sub>2</sub> efflux in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. European Geoscience Union (EGU), Vienna (Austria).

10. Misson L Rambal S Limousin JM Ourcival JM Rocheteau A Rodriguez R Collin C Degueldre D Letts M 2010. Extreme drought events in Mediterranean forests: phenological response as a preemptive mechanisms for water and nitrogen conservation? European Geoscience Union, Austria (Vienna).
11. Limousin JM Rambal S Misson L Martin NK Ourcival JM Rocheteau A Rodriguez-Cortina R 2010. Vulnerability of Quercus ilex facing increasing drought: Which functional adjustments? European Geoscience Union (EGU), Vienna (Austria).
12. Girard F Vennetier M Ouarmin S Caraglio Y Misson L 2010. *Fundamental tree growth processes severely suffer from water stress. The example of Pinus halepensis Mill. in South-eastern France.* European Geoscience Union, General Assembly, Vienna, Austria, 2-7 may 2010
13. Guibal, F., Corona C. and Alvitre, M. (2011). Tree-ring to climate relationships in southeastern France Aleppo pine and Holm oak chronologies. Eurodendro2011, Engelberg, Suis, sept. 2011.

### **Thèses soutenues, ou en cours (titre, auteur, date, école doctorale) :**

#### **- financées par l'ANR**

Nicolas Martin cofinancement Ademe-ANR Drought+ soutenance fin 2011. Adaptation vs acclimatation chez Quercus ilex

#### **- non financées par l'ANR mais directement liées au programme:**

Limousin JM 2009 CNRS-Région Vulnérabilité du chêne vert à une augmentation de la sécheresse : Quels ajustements fonctionnels ? Université Montpellier 2. 247 p.

Lavoir AV 2008 Ademe-Region Effet de la limitation en eau sur les émissions de composés organiques volatiles chez le chêne vert. Université Montpellier 2.

#### **Autres (préciser)**

C.4 La **liste des éléments de valorisation** inventorie les items suivants :

- brevets nationaux et internationaux, licences, et autres éléments de propriété intellectuelle consécutifs au projet.
- logiciels et tout autre prototype
- actions de normalisation

- les conséquences du projet (lancement de produit ou service, nouveau projet, contrat,...)

- le développement d'un nouveau partenariat,

- la création d'une plate-forme à la disposition d'une communauté

La plateforme expérimentale de Puéchabon participe aux outils d'infrastructure initiative I3 de l'Europe en proposant des accès aux chercheurs étrangers (Programme IMECC et ExpeER)

- autres (ouverture internationale,..)

Groupe de travail IUFRO que coordonne Vennetier M. sur l'impact du climat et des autres stress sur l'architecture des arbres (actuellement 9 pays)

Elle en précise les partenariats éventuels. Dans le cas où des livrables ont été spécifiés dans l'annexe technique, on présentera ici un bilan de leur fourniture.

## **D1. Résumé consolidé**

Français (1/2 page)

Abstract (1/2 page)

## **D2. Enjeux et problématique, état de l'art**

Préciser (2 pages maxi)

### **1. Matériel et méthodes**

Préciser (2 pages maxi)

### **2. Résultats**

Résultats et faits marquants (4 pages maxi)

### **3. Discussion (1 page maxi)**

### **4. Conclusions (1/2 page maxi)**

## SUMMARY

On-going changes in the Mediterranean climate are reducing rain amounts and modifying their distribution pattern. How does anticipate the effects of such changes on ecosystem functions? We retained two dominant evergreen tree species with contrasted responses to water limitation: the broadleaved *Quercus ilex* and the needle leaved *Pinus halepensis*. We used two long-term highly instrumented sites embedded with ecosystem manipulation experiments simulating partial from total rain exclusions. These main sites crossed rain gradients in which we choose sites located in dry to wet conditions. In the partial exclusions, the species displayed physiological responses showing acclimation for functional traits associated with carbon assimilation and water transport. It appears difficult when comparing these results with those from the gradients to separate acclimation to adaptation effects. Changes in branch architecture seem a good mean for the tree to undergo more severe water limitation. As the consequence we observed a decline in the transpiring leaf area on both tree species but the underlying mechanisms are still unknown. These architectural changes limited the vulnerability of such species to climate changes. At ecosystem scale the responses were complicated by intricate mechanisms working at contrasted time scales. The slight changes with C fluxes and particularly for ecosystem respiration we observed may be explained by slow changes in soil C pools, microbial activities and ectomycorrhizal communities.

## RÉSUMÉ

Les changements en cours du climat méditerranéen réduisent les apports de précipitations et modifie le régime pluviométrique. Comment peut-on anticiper les effets de ces changements sur le fonctionnement des écosystèmes? Nous avons retenu deux espèces dominante d'arbre ayant des réponses contrastées vis-à-vis de la contrainte hydrique: une espèce à feuillage persistant le chêne vert *Quercus ilex* et un résineux le pin d'Alep *Pinus halepensis*. Nous utilisons deux sites de mesure à long-terme lourdement instrumentés dans lequel sont mis en place des expérimentations d'exclusion de pluie totale ou partielle. Ces sites centraux croisent des gradients de précipitations dans lesquels nous avons localisés des sites dits sec vs humide. Dans les exclusions partielles les espèces présentent des réponses physiologiques démontrant l'acclimatation de traits fonctionnels associés à l'assimilation du carbone ou au transport de l'eau au sein de l'arbre. La comparaison de ces résultats d'acclimations avec les observations d'adaptations du gradient est difficile. Les changements dans l'architecture des branches semblent être un bon moyen pour les arbres d'affronter des sécheresses plus sévères. La conséquence de ces changements architecturaux est une baisse des surfaces transpirantes chez les deux espèces sans que nous en connaissions clairement les mécanismes sous-jacents. Ces changements induisent une réduction de leur vulnérabilité. Au niveau des écosystèmes les réponses sont plus complexes du fait de l'intrication de nombreux mécanismes fonctionnant avec des constantes de temps contrastées. Les changements peu significatifs que l'on observe sur la respiration de l'écosystème peut s'expliquer par les faibles changements du pool de carbone du sol, des activistes microbiennes et des communautés ectomycorhiziennes.

## INTRODUCTION

La réponse de la végétation et du fonctionnement de son écosystème à une diminution des précipitations peut s'étudier selon différentes approches que Weltzin *et al.* (2003) classent en 4 catégories : (1) la modélisation, (2) les observations à long-terme, (3) les gradients climatiques et (4) les manipulations d'écosystème. Les observations à long-terme en relation avec l'histoire des précipitations permettent d'accéder à des mécanismes de réponses qui interviennent sur de longues échelles de temps, comme les changements de communautés. Toutefois l'effet des précipitations y est difficile à séparer des autres variations environnementales et les résultats de ces études sont difficilement extrapolables au climat futur. Les gradients climatiques naturels sont une autre façon d'appréhender les effets à long-terme du climat sur la végétation en faisant l'hypothèse que les variations spatiales et temporelles peuvent se substituer. La difficulté de ces études tient au fait que les différences entre sites peuvent être dues aussi à des différences génétiques, de sol et d'histoire des perturbations (Dunne *et al.*, 2004). Les manipulations expérimentales sont un moyen de s'affranchir de ces difficultés en isolant l'effet du seul changement de précipitation sur le fonctionnement de la végétation. Toutefois, la portée de ce type d'expériences dépend en grande partie du scénario de changement climatique choisi et du réalisme de la simulation assurée par le dispositif expérimental. De plus, ces études expérimentales concernent des échelles de temps et d'espace beaucoup plus limitées que les deux approches précédentes. La réponse des arbres à la ressource en eau fait intervenir deux stratégies non exclusives: l'adaptation écotypique aux conditions climatiques locales (Jump et Peñuelas, 2005, Savolainen *et al.*, 2007) et la plasticité phénotypique, c'est-à-dire la capacité pour un génotype donné à exprimer différents phénotypes selon les conditions environnementales (Bradshaw, 1965, Valladares *et al.*, 2007). Les deux stratégies peuvent intervenir le long de gradients climatiques, alors que les manipulations de précipitation, qui concernent des échelles de temps plus courtes et s'appliquent à une végétation mature et localement adaptée, ne mettent en évidence que les ajustements dus à la plasticité phénotypique.

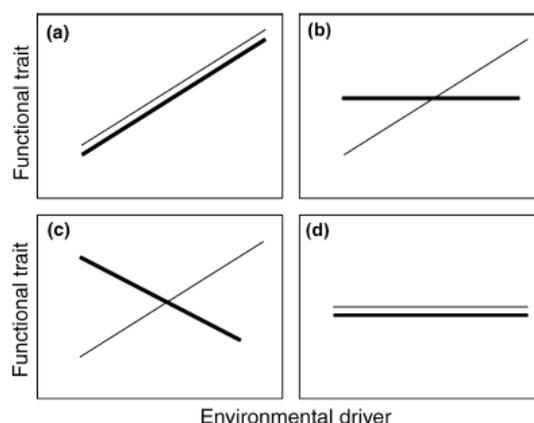


Figure 1. Représentation schématique des réponses possibles d'un trait fonctionnel d'un arbre à un changement environnemental comme une diminution de la ressource en eau le long d'un gradient climatique (ligne fine) ou dans une expérience de manipulation des précipitations (ligne épaisse). Quatre cas peuvent se présenter : (a) une réponse parallèle aux deux échelles temporelles suggère un rôle important de la plasticité phénotypique ; (b) une absence de réponse expérimentale suggère un rôle important de l'adaptation locale ; (c) contradictions éventuelles entre la stratégie à court-terme (plasticité) et à plus long-terme (adaptation locale) ; (d) une absence de réponse aux deux échelles temporelles suggère un maintien homéostatique du trait en dépit de la variation de la ressource en eau (d'après Magnani (2009)).

La séparation des deux stratégies : plasticité et adaptation, est d'une grande importance écologique dans le contexte de changement climatique actuel (Magnani, 2009). En effet, si la réponse observée est le résultat d'un ajustement plastique, on peut s'attendre à ce que les individus soient capables de s'ajuster aux changements climatiques sans que cela accroisse leur vulnérabilité. Au contraire, si la réponse à la ressource en eau est codée génétiquement, il est possible qu'une bonne adaptation locale actuelle ne soit plus valable dans le futur. Les ajustements des arbres à une diminution de leur ressource en eau mis en évidence dans une expérience d'exclusion de pluie sont donc plus facilement extrapolables aux changements climatiques futurs que les observations réalisées sur des gradients climatiques. De telles expériences sont donc un complément indispensable pour la compréhension des mécanismes de réponse à long-terme observés dans les études de gradients climatiques (Fig. 1).

Dans ce contexte théorique que savons-nous des changements attendus sur notre région d'étude : la région méditerranéenne du sud de la France. Les modèles climatiques régionaux s'accordent sur une diminution importante des précipitations, en particulier pendant la saison estivale (Gao *et al.*, 2006, Giorgi et Lionello, 2008, Somot *et al.*, 2008). La même tendance de diminution des précipitations devrait être observée pour l'ensemble de l'Europe, ce qui s'explique d'une part par un dessèchement plus rapide des sols au printemps et donc moins de précipitations convectives, et d'autre part par un plus grand contraste de température entre la mer et La terre conduisant à une diminution de l'humidité relative de l'advection au dessus du continent (Rowel et Jones, 2006). La diminution attendue des précipitations serait de 7%, 15%, 42% et 10%, respectivement, pour les trimestres DJF, MAM, JJA et SON, à la fin du 21<sup>ème</sup> siècle (Somot *et al.*, 2008). L'augmentation de température correspondante serait +3,2°C en DJF et jusqu'à +5,2°C en JJA. La forte amplitude de ces changements climatiques attendus pour la région méditerranéenne en fait un des principaux « hot-spot » de changement climatique (Giorgi, 2006). La variabilité interannuelle des précipitations devrait également augmenter, ainsi que la fréquence des épisodes de sécheresses extrêmes (Sheffield et Wood, 2008).

Les principaux objectifs de l'étude sont :

- d'estimer les conséquences de la diminution des précipitations sur le fonctionnement de deux écosystèmes emblématiques un taillis de chênes verts et une pinède de pins d'Alep en termes de flux d'eau et de carbone,
- de déterminer si l'amplitude du changement attendu est de nature à accroître la vulnérabilité des individus à la sécheresse,
- et enfin d'observer si des ajustements faisant intervenir la plasticité phénotypique permettent aux arbres une certaine compensation des effets de la diminution de la ressource en eau.

L'approche utilisée pour répondre à ces objectifs est expérimentale et par modélisation. Elle utilise complémentirement des sites de mesure à long-terme fortement instrumentées, des dispositifs de manipulation des apports de pluie visant à les diminuer ou les augmenter artificiellement et des analyses ponctuelles du fonctionnement au sein de gradient.

- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Advances in Genetics*, **13**, 115-155.
- Dunne JA, Saleska SR, Fischer ML, Harte J (2004) Integrating experimental and gradient methods in ecological climate change research. *Ecology*, **85**, 904-916.
- Gao X, Pal JS, Giorgi F (2006) Projected changes in mean and extreme precipitation over the Mediterranean region from a high resolution double nested RCM simulation. *Geophysical Research Letters*, **33**, L03706.
- Giorgi F (2006) Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*, **33**, L08707.
- Giorgi F, Lionello P (2008) Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, **63**, 90-104.
- Jump AS, Peñuelas J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapide climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1010-1020.
- Magnani F (2009) Phenotypic variability: underlying mechanisms and limits do matter. *New Phytologist*, **184**, 277-279.
- Rowel DP, Jones RG (2006) Causes and uncertainty of future summer drying over Europe. *Climate Dynamics*, **27**, 281-299.
- Savolainen O, Pyhajarvi T, Knurr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **38**, 595-619.
- Somot S, Sevault F, Deque M, Crepon M (2008) 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model. *Global and Planetary Change*, **63**, 112-126.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, **176**, 749-763.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, *et al.* (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, **53**, 941-952.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

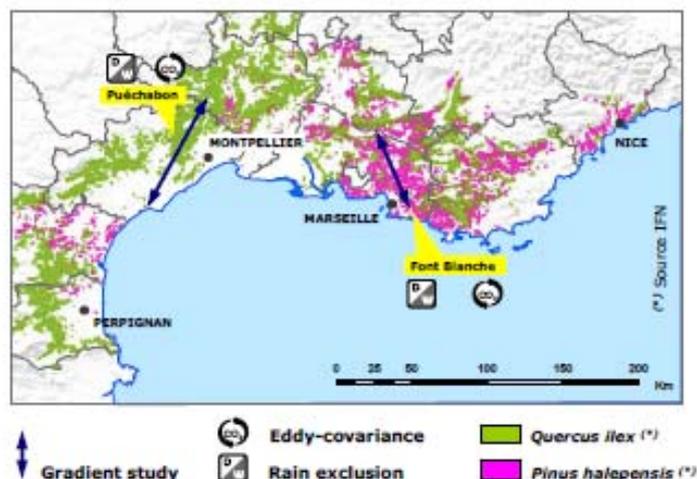


Figure 2. Implantation des dispositifs expérimentaux dans les écosystèmes à pin d'Alep et à chêne vert ainsi que localisation des études de gradients.

Nous avons mis en place des dispositifs emboîtés. Pour le chêne vert, les études se sont organisées autour du site principal de Puéchabon. Il dispose d'une tour à flux qui fonctionne depuis juillet 1998 et qui est partenaire du réseau mondial Fluxnet et de deux exclusions de pluie : l'une est partielle et l'autre totale (voir annexe 1). Le gradient est analysé sur trois sites. Le site sec de La Gardiole est un site soumis à des précipitations moyennes de. Le site humide des Mages reçoit en moyenne

Pour le pin d'Alep le site central est celui de Fontblanche. Il comprend une tour à flux qui fonctionne depuis 2007, d'une exclusion de 30% de la pluie, identique à celle de Puéchabon, mais sur une superficie de 25 m x 25 m et d'une parcelle irriguée majorant la pluie de 30% de la même superficie. Le gradient comprend en outre de Fontblanche, le site sec de Saint Mitre et le site humide de Sioux blanc.

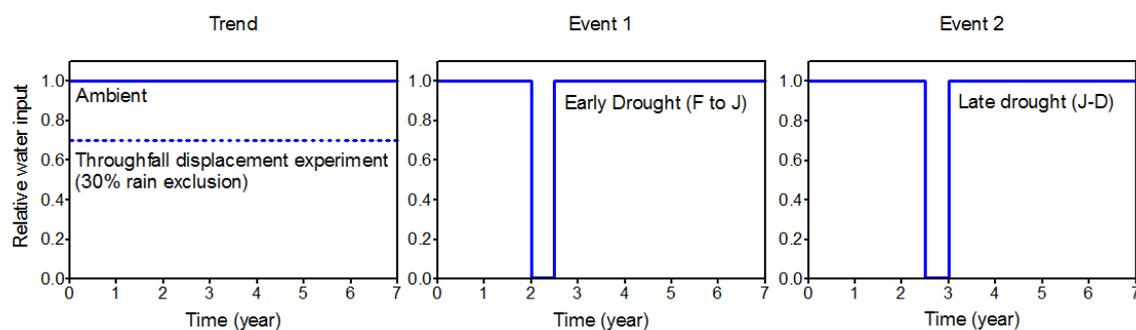


Figure 3. Scénarios d'apport de précipitations dans les exclusions de pluie de Puéchabon. L'apport moyen de pluie dans le climat actuel est ici représenté en valeur relative par 100%. Dans l'expérience d'exclusion partielle (a) l'apport de pluie est réduit d'environ 30% (trait pointillé). De 2003 à 2008 cette réduction n'a jamais été observée si l'on analyse la série historique de Montpellier depuis 1763. La période précédente la plus sèche fut celle de 1812-1817. Dans les expériences d'exclusion totale (b & c) les scénarios Event 1 et Event 2 correspondent à un arrêt total des apports de précipitations au printemps (février à juillet) et en automne (juillet à décembre). Ils ont des périodes de retour de respectivement 50.8 et 60.3 ans.

Les mesures effectuées sur les sites fortement instrumentés concernent particulièrement les flux d'énergie, d'eau et de carbone. Ces mesures continues se font selon des protocoles stricts mis en

place dans le cadre de programme européen (exemple CarboEurope-IP). Elles sont, si nécessaire, « gapfillées » avec des outils développés par la communauté internationale. Dans chaque site la composante transpiration du flux de chaleur latente est mesurée par les flux de sève des espèces arborées dominantes. Pour le site de FontBlanche, 16 (8 témoins, 4 contrôles et 4 dry) chênes verts et 16 pins d'Alep (8 témoins, 4 contrôles et 4 dry) ont été équipés en 2008 de capteurs de flux de sève de type Granier (Granier 1987). La respiration du sol a été mesurée dans les différents traitements de ce site avec une fréquence mensuelle à l'aide d'une chambre portable associée à un analyseur Li-Cor Li6400. Une mesure par une chambre automatique (Li-8100) a été réalisée sur le traitement témoin, en continu (fréquence horaire), de 2008 à 2010. L'indice de trouée a été retenu dans ce site pluri strate comme indicateur de son degré de fermeture. Des indices pour chaque traitement ont été estimés à partir de photographies hémisphériques prises à 8 positions dans chaque parcelle de 25x25m, avec une fréquence de un à deux mois.

Le fonctionnement hydraulique des arbres (conductivité hydraulique et vulnérabilité à l'embolie) a été mesuré dans les sites à pin d'Alep et à chêne vert (manipulation des pluies et gradient) avec prise en compte des paramètres de conductivité spécifique des axes ( $K_s$ ,  $K_l$ ), de la vulnérabilité intrinsèque à l'embolie liée à la sécheresse ( $P_{50}$ ) ainsi que des paramètres liées aux traits de vie des aiguilles et des feuilles.

Des mesures hebdomadaires de la phénologie de la croissance foliaire et de l'effort reproductif ont été conduites selon des protocoles standardisés au niveau du consortium (voir tableau 1 ci-après). Dans les sites à pins d'Alep (manipulation de pluie et gradient) des mesures d'activité cambiale et de développement cellulaire lors de la croissance ont pu être réalisées par suivi continu de la mise en place du cerne de 2008 à 2010 par des répétitions de micro-prélèvements de bois effectués tous les 10-15 jours dans la zone périphérique du tronc et par dénombrement des files de cellules mises en place. Dans les sites de chêne vert de Puéchabon ces mesures n'ont concerné que la mesure continue de la croissance radiale par des dendromètres automatiques.

Au niveau de la modélisation nous avons utilisé Maiden développé par Laurent Misson à la fois sur chêne vert et pin d'Alep. Ce modèle journalier rend compte de l'allocation à la croissance. Canveg a été utilisé avec le soutien de Denis Baldocchi lors de son séjour sabbatique à Montpellier. Ce modèle bihoraire rend compte des flux de carbone et d'eau. Finalement nos efforts de modélisation se focalisent sur Castanea développé par le laboratoire d'Écologie de l'Université d'Orsay. Ce modèle a déjà été utilisé sur Puéchabon (H. Davy et N ; Delpierre). Ses règles d'allocation devrait permettre de simuler les impacts des exclusions partielles à la fois sur les flux et les pools de C.

Espèce	Nombre d'échantillons	Type de mesure	Matériel	Site	Variables	Période
Chêne vert Pin d'Alep	Chêne : 20 arbres pour 99 rameaux Pin : 16 arbres pour 205 rameaux	Phénologie	Rameaux principaux, forts et faibles (Haut, milieu et bas)	Font Blanche	Longueur pousse Fructification Ramification Polycyclisme Longueur aiguilles (pin)	Suivis bimensuels 2008-2010
Filaire Chêne kermès	Filaire : 20 arbres pour 100 rameaux Chêne : 20 arbres pour 20 rameaux	Phénologie	Rameaux principaux, forts et faibles (Haut, milieu et bas)	Font Blanche	Longueur pousse Fructification Ramification Polycyclisme	Suivis bimensuels 2008-2010
Pin d'Alep Pin pignon Pin maritime Pin noir Pin sylvestre Sapin pectiné Chêne vert	81 pins d'Alep 6 pins pignons 5 pins maritimes 15 pins noirs 120 pins sylvestres 22 sapins pectinés 30 chênes verts	Croissance architecturale	Rameaux principaux Rameaux forts Rameaux faibles (Haut, milieu et bas) Rameaux (modules) haut houppier	Font Blanche Saint-Mitre Siou Blanc Mont Sainte-Victoire Mont Ventoux Sainte-Baume	Longueur pousse Fructification Ramification Polycyclisme Longueur, largeur, épaisseur aiguilles	Campagne 2003- 2007 Campagne 2008 Campagne 2009 Campagne 2010
Pin pignon Pin maritime Pin noir Pin sylvestre Sapin pectiné	6 pins pignons 5 pins maritimes 15 pins noirs 120 pins sylvestres 22 sapins pectinés	Dendrochronologie	Deux carottes perpendiculaires à 1.3m	Mont Sainte-Victoire Mont Ventoux	Largeur de cernes	Campagne 2010
Chêne vert Pin d'Alep	Chêne : 30 arbres pour 90 rameaux Pin : 30 arbres pour 90 rameaux	Analyses chimiques	Rameaux (modules) haut houppier	Font Blanche Siou Blanc Saint Mitre	NIRS	Campagne 2009 Campagne 2010
Chêne vert Pin d'Alep Filaire Chêne kermès	25 carottes par placette	Suivi racinaire	Carotte de sol (25 cm de profond par 9cm)	Font Blanche	Longueur et biomasse des racines	Campagne 2009
Toute la flore	50 placettes (400 m <sup>2</sup> )	Inventaire flore	Campagne 1996-98/ vs campagne 2008	Transect côte arrière pays	Abondance-dominance / occurrence	Campagne 2008

Tableau 1. Synthèse des mesures phénologiques, de croissance et d'architecture conduites sur le site de Fontblanche et ses parcelles de manipulation de la pluie, sur le gradient et sur le gradient étendu. .

## RÉSULTATS

L'absence des pluies de printemps impacte fortement la phénologie du chêne vert que cela soit au niveau du développement foliaire ou au niveau de l'effort reproductif. Dans le traitement Event 1 seule la moitié des arbres présente une phénologie de croissance primaire normale. Les autres arbres ne présentent pas de croissance ou arrêtent leur croissance au débourrement. La floraison male n'est pas significativement affectée. Au final environ 15% des arbres portent des glands (Misson et al. 2011). L'importance de ces pluies de printemps a déjà été mise en évidence au niveau du fonctionnement de notre écosystème à chêne vert et sur d'autres écosystèmes méditerranéens. Le bilan net de carbone NEE, c'est-à-dire l'importance de son puits de carbone, qui est la différence entre l'entrée brute GPP et la respiration de l'écosystème  $R_{eco}$  a été montré linéairement reliée à la somme des pluies de mars à juin. Ainsi NEE peut atteindre  $450 \text{ g C m}^{-2}$  si les pluies de cette période sont supérieures à 350 mm. NEE voisine  $150 \text{ g C m}^{-2}$  si ce total est inférieur à 100mm (Allard et al. 2008).

Au niveau des mécanismes d'assimilation du carbone par la plante, la fermeture stomatique, qui résulte de la régulation du potentiel hydrique foliaire, est la première limitation photosynthétique apparaissant en cas de contrainte hydrique. Cette limitation est diffusive car elle agit en diminuant la diffusion du  $\text{CO}_2$  atmosphérique vers la chambre sous-stomatique. Comme l'ouverture et la fermeture stomatique contrôlent à la fois la transpiration et la photosynthèse, la régulation stomatique impose un compromis entre les flux d'eau et de carbone qui se traduit sur l'efficacité d'utilisation de l'eau. Une seconde limitation diffusive est imposée par la conductance mésophyllienne au  $\text{CO}_2$  qui restreint sa diffusion de la chambre sous-stomatique aux chloroplastes et qui diminue, elle aussi, sous l'effet du stress hydrique. En cas de stress hydrique sévère ou prolongé, la photosynthèse est aussi diminuée par des limitations métaboliques dont la hiérarchie est encore controversée. La limitation diffusive imposée par la conductance mésophyllienne a été proposée comme un mécanisme potentiellement important dans l'acclimatation à la sécheresse par son impact sur l'acquisition du carbone. Nous l'avons étudié dans les expériences **E<sub>1</sub>**, **E<sub>2</sub>**, **trend** et dans le gradient (Limousin et al.2010; Misson et al. 2010 et Martin et al. soumis)

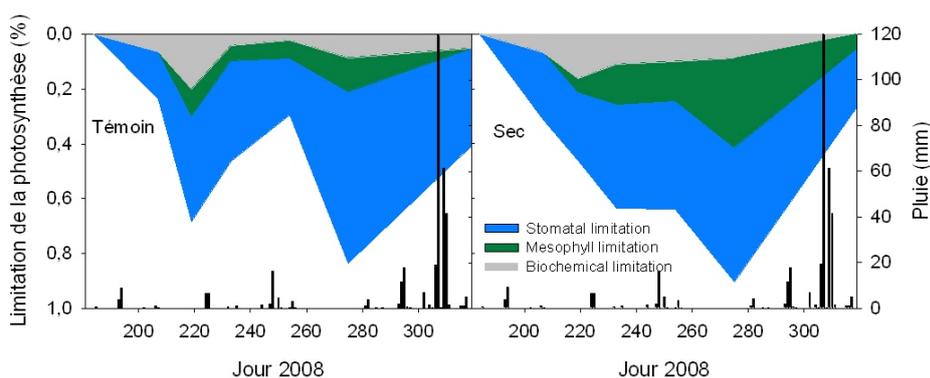


Figure 4. Limitations photosynthétiques chez le chêne vert au cours de l'été 2008 dans le traitement témoin (à gauche) et dans le traitement sec (à droite). La limitation stomatique (en bleu) est la plus importante tout au long de l'été, la limitation mésophyllienne (en vert) est proche de la limitation biochimique (en gris) dans le traitement témoin, mais supérieure à la limitation biochimique dans le traitement sec. La somme des trois limitations constitue la limitation totale de la photosynthèse provoquée par la sécheresse. L'effet du traitement d'exclusion de pluie trend est bien visible. Dans le traitement témoin l'épisode pluvieux entre les jours 240 et 260 diminue fortement les limitations photosynthétiques, alors que dans le traitement sec il les stabilise.

Le traitement d'exclusion de pluie **trend** ne semble pas modifier la conductance mésophyllienne, ni sa sensibilité au stress hydrique (Fig. 4). Il en est de même des mesures effectuées sur le gradient. Nous nous trouvons dans le schéma de la figure 1d. Toutefois soumises à des fortes contraintes lors de leur croissance avec des ontogénies ralenties les feuilles subissant un traitement **E<sub>1</sub>** ne suivent pas le patron général observé à la fois dans le gradient et l'exclusion partielle (Misson et al 2010). On voit ici les difficultés que l'on rencontrera pour rendre compte dans les modèles d'écosystème l'impact de ces perturbations. Si l'assimilation présente un maintien homéostatique de ses mécanismes de réponse à la contrainte hydrique, il n'en est pas de même de la respiration à l'obscurité. Nous présentons dans le tableau ci-dessous les résultats de mesure de respiration acclimatation aux nouvelles conditions d'environnement abiotique dans l'expérience **trend** (Rodriguez-Calcerrada et al. en révision). L'acclimatation des feuilles à la saisonnalité des températures est plus importante l'été que l'hiver. Elle est plus intense dans le traitement sec que dans le traitement contrôle. La sécheresse accroît les potentialités d'acclimatation thermique.

	22-04	23-06	25-07	20-08	04-11	13-01	04-03
<b><math>\bar{T}</math></b>	16.0	13.7	15.9	20.0	8.7	3.6	2.6
<b>Control</b>	42.3±9.2	19.5±3.0	22.6±3.6	21.4±3.2	21.4±3.4	15.2±2.6	18.9±3.3
<b>Dry</b>	30.2±7.1	16.8±4.1	17.8±5.0	13.8±2.0	17.1±3.4	12.9±1.8	12.6±2.2

Tableau 1. Respiration à l'obscurité en mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> pour une période de 8 heures à l'échelle de la canopée tout au long de l'année 2009. Les surfaces foliaires prises en compte sont de respectivement pour les parcelles contrôle et sèche de 1.89 et 1.55 LAI.

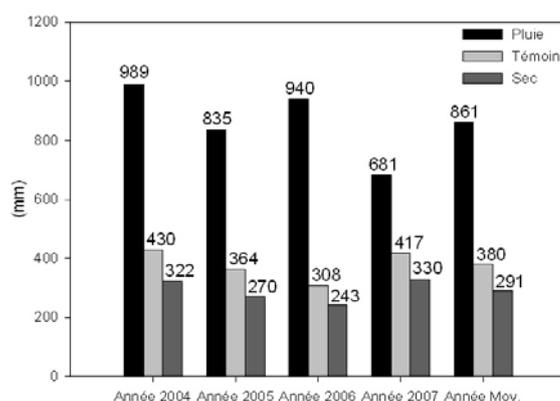


Figure 5. Cumuls annuels de précipitation et de transpiration dans les deux traitements du dispositif d'exclusion de pluie. L'année moyenne est représentée à droite.

La transpiration dans le traitement sec est en moyenne 23% plus faible que dans le traitement témoin et cette diminution est stable dans le temps (Fig. 5). La diminution des cumuls annuels de transpiration est comprise entre 21% et 26%, en dépit des fortes différences climatiques entre les années. Cela suggère que la transpiration des arbres est régulée, à moyen ou long-terme, par des mécanismes d'ajustement aux changements de ressource en eau. Nous observons également que la transpiration dans le traitement sec est plus faible que dans le traitement témoin, y compris en dehors des périodes de sécheresse. La diminution de la transpiration dans le traitement sec ne s'explique

donc pas uniquement par une réponse instantanée au contenu en eau du sol (Limousin et al. 2009). La diminution, dans le traitement sec, de la surface foliaire à l'échelle de la branche se retrouve au niveau du couvert par une diminution du LAI. A l'échelle de la branche les mécanismes d'ajustement de la surface foliaire relèvent du contrôle apical dit aussi inhibition corrélative (Limousin et al. soumis). Ainsi, les arbres du traitement sec portent moins de surface foliaire par unité de surface de sol que les arbres du traitement témoin, ce qui se traduit par une diminution de la chute de litière. Le fait que la diminution de la chute de litière dans le traitement sec se maintienne pendant plusieurs années confirme que cette diminution est due à la diminution de la surface foliaire plutôt qu'à un changement de la durée de vie des feuilles. La diminution de l'indice foliaire dans le traitement sec par rapport au traitement témoin est en moyenne de 19% depuis le début de l'expérience, ce qui est un ordre de grandeur comparable à ce qui est observé à l'échelle de la branche. L'ajustement de la surface foliaire d'un écosystème au bilan hydrologique a été décrit dans de nombreuses études réalisées sur des gradients climatiques. Cet ajustement de la surface foliaire dans les environnements limités en eau a été décrit comme un équilibre éco-hydrologique visant à maximiser la biomasse et minimiser la contrainte hydrique. Notre étude confirme qu'une diminution expérimentale des précipitations produit rapidement un ajustement de la surface foliaire comparable à ce que des simulations basées sur la théorie éco-hydrologique d'Eagleson prédisent (Limousin et al. 2009). Par contre à Fontblanche, il n'y a pas d'effet visible de l'exclusion sur l'indice de trouée ni en 2009, ni en 2010. Jusqu'à présent, l'exclusion n'a donc pas eu d'effet sur la surface foliaire totale du couvert. Toutefois l'analyse de la dynamique et du fonctionnement des espèces végétales des sous-étages devrait mettre en évidence de possibles compensations (Lett et al. en révision).

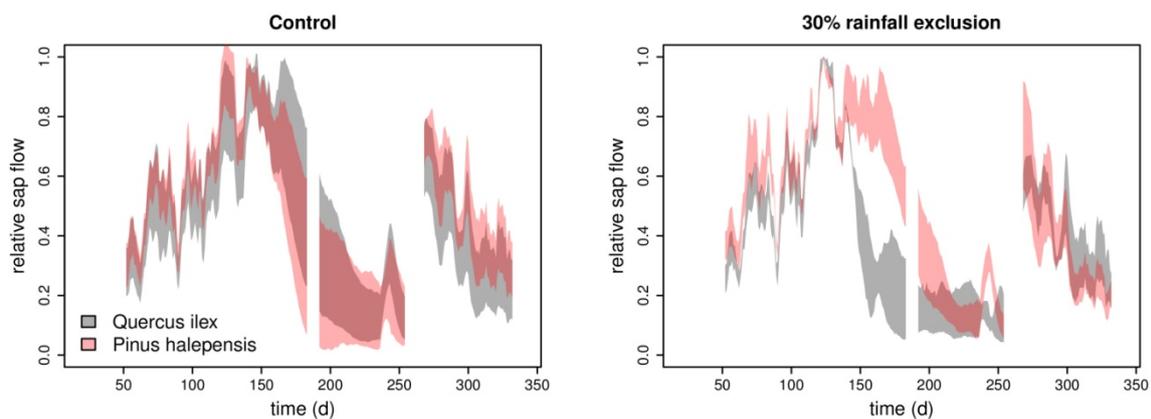


Figure 6. Variations saisonnière, en 2009, de la transpiration des deux espèces dominantes de la forêt de Fontblanche. Pour faciliter la lisibilité, les surfaces représentent les moyennes mobiles sur 7 jours, plus ou moins les écarts types. Les transpirations sont exprimées en relatif par rapport aux flux maximums annuels. Les mesures faites en 2010 montrent des tendances similaires.

C'est au début de l'été que les potentiels hydriques commencent à diminuer. Les différences entre espèces ne sont significatives qu'en début de saison sèche, le stress hydrique se manifestant plus rapidement pour le pin d'Alep. Nous n'observons pas d'effet de l'exclusion, sauf pour le pin d'Alep en début de saison sèche. Lorsque le stress hydrique atteint son niveau le plus intense, i.e. que les potentiels hydriques sont les plus bas, les transpirations des deux espèces sont à des niveaux

également faibles. Les plus fortes contraintes hydriques ont été observées au cours été 2008 avec une différence quasi nulle entre les potentiels de base et potentiel de milieu de journée pour le chêne  $\sim 4.5$  MPa et  $-3.1$  MPa pour le pin. Cela semble indiquer que les chênes verts seraient insensibles au traitement d'exclusion. Pourtant, au cours de la saison sèche, la diminution de la transpiration des chênes soumis à l'exclusion est plus rapide que celle des chênes témoins (Figure 6). A l'inverse, les pins soumis à l'exclusion maintiennent un niveau de transpiration similaire à celui des pins témoins. Une exclusion de 30% des précipitations entraîne donc une différence dans le comportement des arbres, mais les tendances sont paradoxales: l'espèce dont le stress hydrique n'est pas modifié diminue sa transpiration, et l'espèce dont le stress est, au moins temporairement, plus important ne modifie pas sa transpiration. Les raisons de ce paradoxe ne sont pas éclaircies pour l'instant. Une explication pourrait être que pour ces espèces un stress hydrique modéré aurait un effet mineur sur la conductance stomatique, en comparaison d'autres déterminants environnementaux tel que le déficit de vapeur d'eau dans l'air. Ces résultats sont par ailleurs difficiles à interpréter en terme de résilience. L'absence de modification de la transpiration lors de la mise en place du stress hydrique peut être une cause d'augmentation du risque de cavitation et donc semble être une stratégie potentiellement dangereuse. A l'opposé, maintenir une activité sous stress modéré peut être un moyen de maintenir un niveau de croissance dans des conditions défavorables, et peut donc être un atout pour survivre à des phases de stress, hydrique ou autre. Cela est d'autant plus vrai dans un climat où la croissance n'est possible qu'au printemps et au début de l'automne.

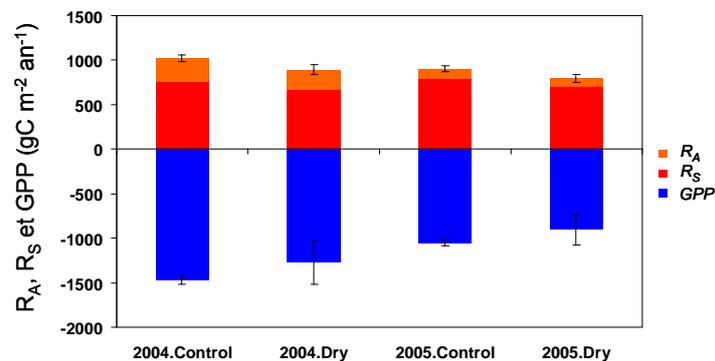


Figure 7. Flux de carbone de l'écosystème par traitement (traitement témoin : Control ; traitement sec : Dry): respiration autotrophe ( $R_A$ ), respiration du sol ( $R_S$ ), et production primaire brute ( $GPP$ ) (extrait de Misson *et al.*, 2009).

Dans l'exclusion la respiration du sol n'est pas significativement affectée. Il en est de même à Fontblanche ou la respiration du sol n'est pas affectée par les traitements de façon significative. Dans trend, l'efficacité d'utilisation de l'eau moyenne estimée par le  $\delta^{13}C$  des feuilles n'augmente que légèrement, entre +2% et +13% selon les années. Cette augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau ne permet pas de compenser la diminution de la transpiration, la production primaire brute est donc plus faible dans la parcelle soumise au traitement d'exclusion de pluie. La baisse de la production primaire brute  $GPP$  est de 14% en moyenne (Misson *et al.* 2009). La diminution des précipitations provoque également, mais dans une moindre mesure (-12%), une baisse de la respiration de l'écosystème  $R_{eco} = R_a + R_h$  (Fig. 7).

Comment la contrainte hydrique impacte-t-elle la croissance ? Un compromis entre la conductivité hydraulique, et donc le diamètre des vaisseaux, et la vulnérabilité à l'embolie est généralement prédit. Nos données montrent une corrélation significative entre le diamètre des vaisseaux et la conductivité hydraulique, mais pas la vulnérabilité à l'embolie. Nous n'avons pas observé de modification significative de l'anatomie du xylème entre les deux traitements de l'exclusion de pluie dites Trend. L'anatomie du xylème, de même que sa vulnérabilité à la cavitation, ne montrent pas d'ajustement à l'augmentation de la sécheresse dans le traitement sec (Limousin et al. 2010). Dans le gradient nous trouvons une modification significative de la vulnérabilité du xylème avec les arbres les moins vulnérables dans le site le plus sec. Nous nous retrouvons pour les traits fonctionnels relatifs à l'hydraulique dans le schéma de la figure 1b (Martin et al. in prép.). Les seuils de potentiel reportés plus haut à Fontblanche correspondent pour chacune des espèces à des niveaux induisant 50% ou davantage de perte de conductivité (Limousin et al. 2010). Les axes des deux espèces présentent la même efficacité hydraulique ( $K_s$ ) qu'avant la mise en place des traitements. En 2010 le pin d'Alep, à la différence du chêne vert, présente une baisse de  $K_s$  dans le traitement d'exclusion ce qui se traduit par une moins grande porosité des axes pouvant résulter d'une embolie résiduelle.

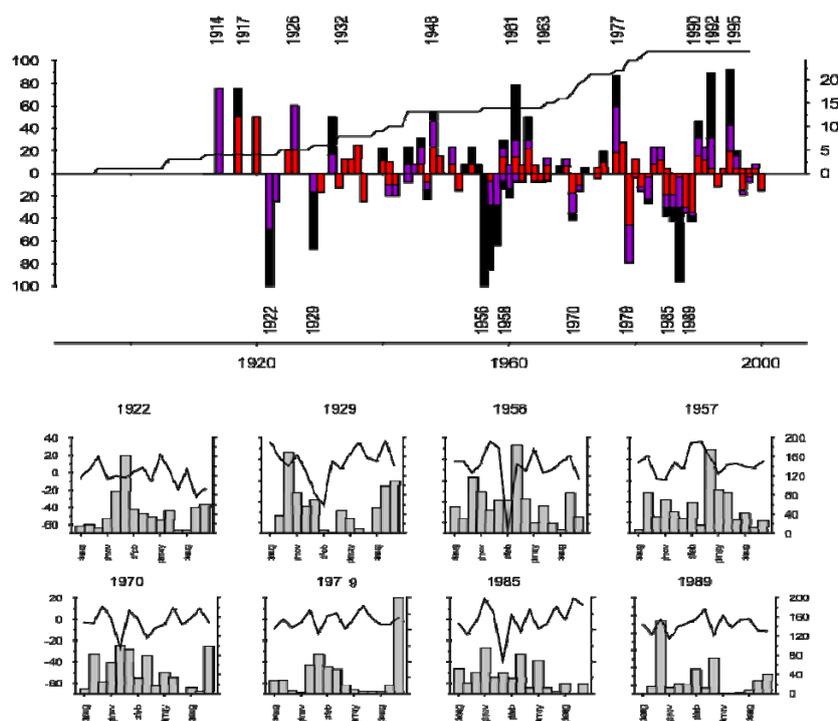


Figure 5. Les années caractéristiques sont celles pour lesquelles les arbres de l'échantillon réagissent 1) de façon homogène, et 2) par un écart positif ou négatif important par rapport à la moyenne des épaisseurs de cernes. Leur distribution temporelle permet d'identifier les événements météorologiques susceptibles de les avoir générés. Pour les pins d'Alep, une année caractéristique négative semble liée aussi bien à une saison de croissance à fort déficit pluviométrique (1922, 1979, 1989) qu'à un hiver très froid (1929, 1956) voire à l'occurrence des deux événements (1970, 1985).

Chez le pin d'Alep, la production de cellules en 2009 et 2010 est supérieure à celle de 2008, année suivant quatre années sèches. Le démarrage de l'activité cambiale survient à la fin avril, suivi d'un taux de division cellulaire maximal en mai - juin, dépendant de l'alimentation hydrique, et d'un ralentissement en période estivale. Chaque année, la période automnale voit la reprise d'une activité

cambiale de durée et d'intensité variables. L'exclusion de 27% de la pluie n'a entraîné aucun effet lors de la 1<sup>ère</sup> année. L'effet n'est apparu que lors de la 2<sup>ème</sup> année avec une production de cellules moindre et une absence de reprise de croissance automnale. La modélisation statistique de la croissance radiale des pins d'Alep par régression orthogonalisée fait ressortir que quelque soit le site, une relation positive existe entre l'épaisseur des cernes, les pluies d'automne et celles des mois de mai, juin et août. Afin de tester l'hypothèse d'une évolution à long-terme de la réponse des arbres au climat, la modélisation statistique a été entreprise sur des périodes mobiles. Sur les pins d'Alep de Fontblanche, ces calculs révèlent une évolution temporelle sensible des fonctions de réponse qui se manifeste par une intensification de la relation positive entre les précipitations d'août et l'épaisseur des cernes (Figure 8). En revanche, le site le plus humide (Siou-Blanc) ne présente aucune variation temporelle significative du profil des fonctions de réponse. Pour les chênes verts de Puéchabon, la relation est plus complexe. Une année caractéristique positive semble généralement liée à une saison de croissance marquée par un cumul pluviométrique élevé (1969, 1971, 1977, 1993) ; mais, elle apparaît aussi comme une réaction cambiale au traumatisme (« cerne de gelée ») entraîné par des températures minimales hivernales très basses (1963, 1985). Une année caractéristique négative semble généralement liée à une saison de croissance marquée par un fort déficit pluviométrique (1965, 1967, 1982, 1995).

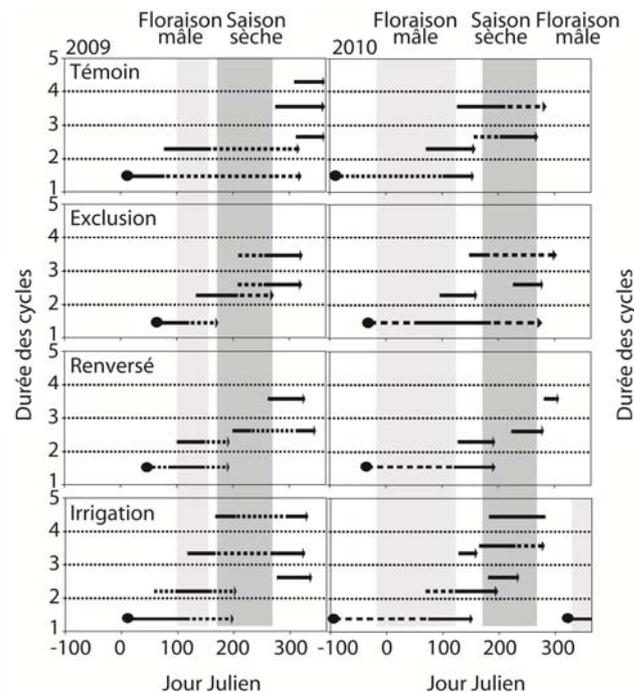


Figure 9. Élongation des unités de croissance du pin d'Alep en fonction du jour pour les années 2009 et 2010 dans les quatre placettes expérimentales. Les périodes de floraison mâle et de sécheresses estivales sont représentées par des bandes grises. Les lignes continues représentent les périodes de croissance active, les lignes discontinues représentent les périodes de croissance ralentie tandis que les points représentent le début de la saison de croissance;

Nous avons décrit et quantifié la phénologie annuelle du pin d'Alep, du chêne vert, de la filaire à grandes feuilles et du chêne kermès à Font-Blanche. Chez le chêne vert et le chêne kermès, une grande variabilité intra- et inter-arbres a été observée, ce qui impose des suivis à plus long terme pour mettre en évidence des variations en fonction des traitements ou des années. Les branches de filaires

et de chênes kermès ne débourent pas toutes chaque année, quelle que soit la vigueur de la branche. Chez le pin d'Alep (Figure 9), les différentes unités de croissance d'une même année apparaissent simultanément sur les rameaux. Chaque unité démarre sa croissance alors que la précédente n'a pas fini la sienne. Sauf pour les rameaux les plus faibles, les cycles de printemps ont démarré leur croissance en automne et fleuri en décembre en 2009 et 2010, cette observation n'a jamais été documentée préalablement. L'exclusion de pluie a retardé le démarrage des cycles de printemps, raccourci les cycles d'automne et retardé la floraison d'hiver. L'irrigation a eu l'effet inverse.

L'architecture des arbres inclut ici: 1) la croissance primaire (croissance des branches, des aiguilles, nombre de ramifications, polycyclisme, 2) la croissance secondaire (croissance radiale), 3) la reproduction (mâle et femelle) et 4) la croissance racinaire. Pour le pin d'Alep (Font Blanche + transect), le pin pignon, le pin maritime, le pin sylvestre, le pin noir et le sapin pectiné, nous avons caractérisé les variations interannuelles de l'architecture en fonction de la hiérarchie des rameaux, de leur vigueur, de leur position dans le houppier et de leur exposition. Pour toutes les espèces, nous avons constaté une diminution significative de la longueur des pousses, de la ramification, du polycyclisme, de la longueur et du nombre d'aiguilles depuis 1998 (Figure 10a) et pour la plupart des paramètres un creux très significatif entre 2003 et 2007 ou 2008. De 2007 à 2010 une forte mortalité des rameaux faibles et des branches basses a été observée sur le pin d'Alep à Font Blanche. La longueur des aiguilles est la variable la plus sensible aux modifications de position, d'exposition, de hiérarchie et de climat annuel. Un modèle de développement des branches et de leur surface foliaire a été développé pour évaluer les effets différés des accidents climatiques (Figure 10b). Le déficit de surface foliaire atteint près de 80% après 3 ans de forte sécheresse, ce déficit étant en partie du au déficit de plus de 50% de rameaux actifs (baisse du taux de ramification). Trois ans après la fin de la sécheresse, le déficit foliaire lié au défaut de construction de branches est encore de 40%.

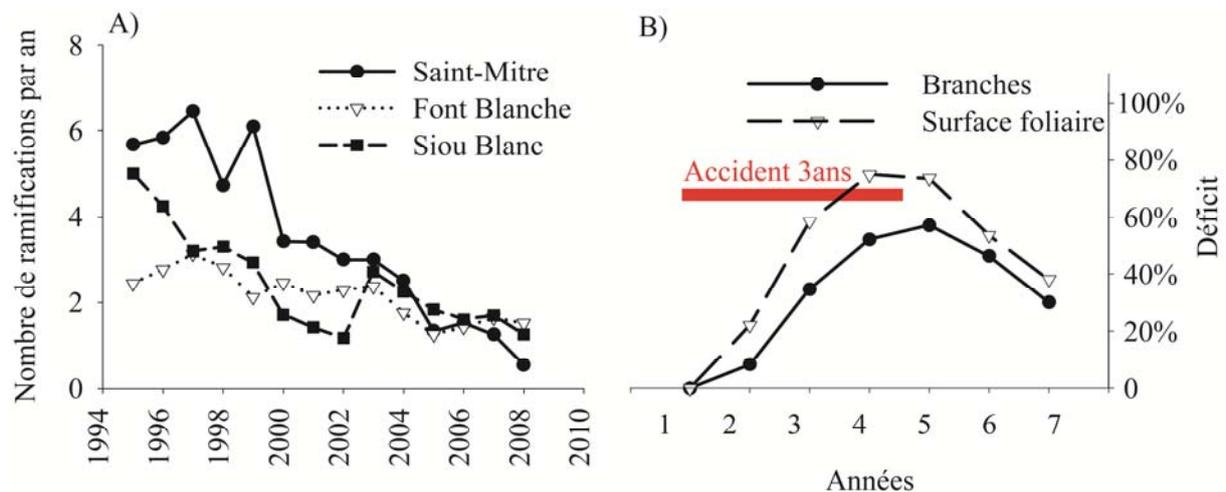


Figure 10. A) Nombre de ramifications annuelles produites par les rameaux principaux de pin d'Alep dans le transect: Saint-Mitre, Font Blanche et Siou Blanc pour la période 1995-2008. B) Modélisation du déficit de branches et de surface foliaire du pin d'Alep pendant et après un accident climatique de 3 ans correspondant aux sécheresses répétées de 2005 à 2007. Le modèle est calibré avec les données pin d'Alep de Font-blanche.

La fructification (floraison femelle) était normale avant la canicule de 2003. De 2003 à 2006, une faible floraison et de nombreux avortements ont drastiquement limité la fructification. Une reprise a été observée dans le haut des houppiers à partir de l'année 2006, mais avec encore un fort taux

d'avortement. Les rameaux portant des cônes ont souvent avorté ou ont perdu leur dominance entre 2003 et 2009. La floraison mâle est inversement proportionnelle à la vigueur des branches. Une augmentation des fleurs mâles a été observée de 1995 à 2006 à Font Blanche. Depuis 2008, plus de 60% des rameaux faibles produisent des fleurs mâles et cette proportion atteint presque 80% en 2010. Nous avons mesuré la biomasse des fleurs mâles, et calibré sa relation avec la longueur de rameau fleuri et nombre des fleurs. Cette variable n'avait jamais été quantifiée dans la littérature.

## DISCUSSION, CONCLUSIONS

L'originalité de ce travail a été de mettre en œuvre des mesures écologiques et écophysologiques à long-terme sur des sites fortement instrumentés, des manipulations d'écosystème en modifiant le régime des précipitations, des études plus légères sur des gradients de précipitations et enfin de la modélisation. Cette complémentarité est rare dans la littérature non par l'approche couplée utilisant les mesures réalisées sur des gradients et des modèles. Elle existe chez nos collègues californiens travaillant sur le chaparral dès les années 1980. L'originalité vient de l'incorporation de travaux manipulant les apports de précipitations à court et moyen terme. Les exclusions partielles de pluie existent dans des forêts décidues nord américaines et en Amazonie. Le dispositif emblématique de ce projet Drought<sup>+</sup> est l'exclusion totale conçu par Laurent Misson et l'équipe Dream en partenariat avec l'équipe des terrains d'expérience. Les exclusions totales sont essentiellement mise en place sur des formations végétales basses prairie et buissons. A notre connaissance c'est la première fois qu'un tel dispositif a été construit sur une forêt. Compte tenu de la durée du projet, le temps de sa conception, de sa réalisation et des tests n'a permis que deux expériences d'exclusion simulant des événements rares de périodes de retour d'environ un demi-siècle. Les cadres conceptuels dans lequel nous pouvons insérer nos résultats existent. Lorsque l'on passe d'un état A à un état B les trajectoires peuvent se résumer en 6 trajectoires génériques (voir figure 11). Ce schéma peut s'appliquer à des processus comme nous l'avons vu pour l'assimilation à l'échelle de la feuille ou les traits hydrauliques décrivant le transport de l'eau au sein des arbres. Les trajectoires suivies sont contrastées. La vision globale permettant de répondre aux questions posées est difficile à formaliser que cela soit sur le devenir des arbres et sur le fonctionnement attendu des écosystèmes en terme de cycle de l'eau et du carbone.

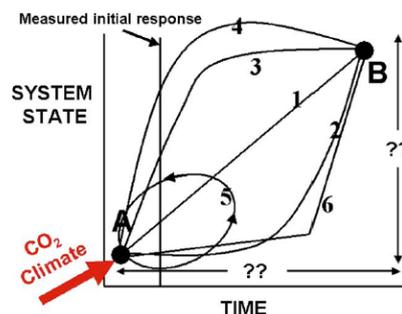


Figure 11. Trajectoires hypothétiques d'un système se déplaçant d'un point A vers un point B (d'après Rustad 2006 Plant Ecology 182 : 43-62). Les lignes représentent les réponses hypothétiques suivantes : 1) linéaire, 2) délai (lag), 3) acclimatation, 4) limitation des ressources, 5) homéostasie et 6) seuil.

N'a-t-on pas ouvert une boîte de Pandore ? Je crois que nos nombreux résultats nous renvoient à beaucoup de modestie sur la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et du fonctionnement des individus qui s'y développent dans un contexte d'imprévisibilité des apports de

précipitations ou de raréfaction de ces apports. Cette modestie s'étend aussi au développement des modèles d'écosystèmes qui sont loin de prendre en compte tout nos attendus. Ils rendent compte des flux de l'écosystème mais les règles d'allocation carbone immobilisé dans l'arbre sont mal comprises surtout en ce qui concerne l'effort reproductif. Trois exemples vont illustrer ce propos.

Le premier provient du site de Fontblanche dans lequel les règles de compétition pour l'eau que se livre les espèces dominantes sont modifiées de manière paradoxale par l'exclusion de pluie. Comment s'organise la nouvelle distribution des ressources ? Les systèmes racinaires sont-ils déplacés avec un approfondissement de celui du chêne vert ? La phénologie de la croissance des jeunes racines est-elle modifiée en déplaçant les fenêtres temporelles de croissance pour réduire les « overlaps » ? Le second exemple provient de la chênaie de Puéchabon dans laquelle les principaux ajustements sont d'ordres architecturaux avec au final une réduction de la surface transpirante. L'assimilation du carbone présente un maintien homéostatique de ses mécanismes de réponse à la contrainte hydrique et les traits hydrauliques sont peu modifiés. Ces plasticités architecturales s'observent aussi pour le pin d'Alep mais nous n'avons pas encore identifié aussi clairement leurs significations fonctionnelles. Le troisième exemple provient de résultats en cours d'exploitation concernant la plateforme expérimentale de Puéchabon. Nous avons vu qu'au bout de quelques années l'exclusion partielle des pluies n'affecte pas de manière mesurable la respiration du sol. Des études sur les communautés ectomycorhiziennes montrent que la diversité des symbiontes n'est pas affectée mais que la fréquence des espèces change avec une augmentation de la fréquence des espèces xériques au détriment des espèces plus sensibles à la sécheresse. Nous connaissons le rôle-clé de ces symbiontes dans le fonctionnement des arbres au niveau de leur alimentation azotée et en phosphore et dans une moindre mesure en eau. Des changements minimes mais à long-terme vont limiter l'acquisition de ces ressources nécessaires au fonctionnement de la machinerie photosynthétique. Le maintien d'un bilan carboné positif pour les plantes peut devenir hypothétique. Ce résultat s'inscrit parfaitement dans le « hierarchical-response framework (HRF) » que propose Smith<sup>1</sup> et al. (2009) pour décrire de tels changements. Toutefois beaucoup de nos résultats sont individu-centrés. Les résultats au niveau de l'écosystème sont limités par la courte durée des expérimentations si nous les comparons à celle à laquelle se manifestent les temps de réponse de certain processus. Pour terminer il nous faut faire rendre compte de nouvelles questions qui se posent au terme de ce projet.

- Quels est le poids fonctionnels des ajustements architecturaux et comment l'évaluer ?
- Comment séparer les adaptations que l'on observe au sein de gradient des acclimations locales ? Comment en rendre dans des modèles de simulation régionaux ?
- Comment concilier si cela est possible les réponses à court-terme que l'on peut assimiler à des perturbations, à des événements rares et les réponses à des tendances de changement climatiques. Peut-on prétendre à un modèle unique de réponse ?
- Comment préciser les règles de gestion du carbone par la plante et son allocation à la croissance et à l'effort reproductif,

---

1. Smith MD Knapp AK Collins SL 2009. A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic

## ANNEXE 1

Le site de Puéchabon dispose de deux exclusions de pluie. La première est un TDE (Throughfall Displacement Experiment) qui par un réseau de gouttière PVC exclu 30% des pluies d'égouttement (Photographie 1a). Dans les parcelles dites contrôle c'est-à-dire non soumises à l'exclusion les gouttières de PVC sont inversées pour modifier le climat radiatif de la même manière que dans les parcelles dites Dry. Le dispositif comprend trois répétitions de parcelles de 10 m par 10 m. Ce dispositif fonctionne sans discontinuer depuis le printemps 2003. Le second dispositif est une exclusion totale des précipitations. Un toit mobile transparent recouvre totalement une parcelle forestière lors des événements pluvieux. La mise en place du toit est déclenchée au premier basculement de l'auget d'un pluviomètre. Ce toit de 14 m de large et de 20 m de long se déplace en 8 minutes. A la fin de l'événement pluvieux le toit retourne en position parking. Deux exclusions totales se sont succédé sur deux parcelles contigües au parking. La première a concerné les pluies de la période s'étendant de février à juillet, la seconde la période de juillet à décembre.



Photographie 1. Les dispositifs d'exclusion de pluie du site expérimental de Puéchabon. A gauche exclusion partielle de pluie ou « throughfall displacement experiment » avec 30% de l'aire couverte de gouttières de PVC. A droite vue du toit mobile permettant l'exclusion totale des précipitations.

Au final, nous avons mis en place trois scénarios de changements climatiques en modifiant le régime des précipitations. Le premier est celui qui exclu de manière continue les apports de pluie (voir Figure 3). Nous le dénommons scénario Trend. Les deux autres seront dénommés Event 1 (E1) et Event 2 (E2).

## **ANNEXE 2**

Le site de Fontblanche dispose depuis fin 2008 d'un traitement de réduction des précipitations reproduisant le modèle de Puéchabon (TDE). Les dimensions sont de 25x25m afin de tenir compte du couvert plus élevé sur ce site, soit 13m pour les pins. Comme à Puéchabon, un contrôle reproduit le même climat radiatif que sous l'exclusion. Un traitement (25x25m) avec apport supplémentaire de 30% d'eau par aspersion, sans modification du régime des précipitations, a été mis en place en 2009 (hors financement ANR) pour obtenir les conditions de précipitations prévalant au cours des décennies précédentes. Une parcelle de contrôle est suivie en vis-à-vis.

