



**HAL**  
open science

# Un nouveau modèle bioclimatique pour la forêt méditerranéenne, application à l'étude de l'impact du changement climatique sur la végétation et à l'évaluation de la productivité forestière

M. Vennetier

## ► To cite this version:

M. Vennetier. Un nouveau modèle bioclimatique pour la forêt méditerranéenne, application à l'étude de l'impact du changement climatique sur la végétation et à l'évaluation de la productivité forestière. Sciences de l'environnement. Doctorat Biologie des populations et écologie, Université Paul Cézanne Aix-en Provence III, 2007. Français. NNT: . tel-02589594

**HAL Id: tel-02589594**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02589594v1>**

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.

# Université Paul Cézanne Aix-Marseille III

**Un nouveau modèle bioclimatique pour la forêt méditerranéenne.  
Application à l'étude de l'impact du changement climatique sur la  
végétation  
et à l'évaluation de la productivité forestière.**

## THESE

pour obtenir le grade de  
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE Paul CEZANNE  
Faculté des Sciences et Techniques

***Discipline : Biologie des populations - Ecologie***

Présentée et soutenue publiquement le 6/12/2007 par

**Michel VENNETIER**

*Directeurs de thèse: Thierry TATONI et Jean-Jacques BRUN*

*Ecole Doctorale : Sciences de l'Environnement*

<b>Jury :</b>	<b>Serges RAMBAL</b>	<b>Rapporteur</b>
	<b>Jean-Luc DUPOUEY</b>	<b>Rapporteur</b>
	<b>Roland Huc</b>	<b>Examineur</b>
	<b>Joël GUIOT</b>	<b>Examineur</b>
	<b>Thierry TATONI</b>	<b>Directeur de thèse</b>
	<b>Jean-Jacques BRUN</b>	<b>Directeur de thèse</b>

Année 2007

Cemagref, UR Ecosystèmes  
Méditerranéens et risques

Institut Méditerranéen d'Ecologie  
et de Paléoécologie





## SOMMAIRE

*Voir table des matières détaillée en fin d'ouvrage*

	pages
Remerciements	.... 3
Financements	.... 5
Introduction générale	.... 7
Première partie : Développement d'un nouveau modèle bioclimatique	.... 15
Deuxième partie : Evaluation de l'influence du changement climatique sur la flore	.... 45
Troisième partie : Etude autécologique du pin d'Alep en France	.... 67
Quatrième partie : Interaction climat - milieu. Approche dendroécologique et croissance radiale du pin d'Alep	.... 105
Synthèse générale, conclusions et perspective	.... 135
Historique et contexte de cette thèse	.... 147
Bibliographie	
Parties 1 et 2	.... 151
Parties 3 et 4	.... 162
Table des matières	.... 181
Table des annexes	.... 185

## REMERCIEMENTS

Je suis très reconnaissant à mes deux co-directeurs de thèse, *Thierry Taton* de l'IMEP à Marseille et *Jean-Jacques Brun* du Cemagref de Grenoble d'avoir accepté cet encadrement à haut risque. Ils ont eu la patience d'y croire jusqu'au bout, connaissant la probabilité non négligeable qu'elle n'aboutisse pas, en raison des nombreux engagements que j'avais déjà au départ et que j'ai pris par la suite dans d'autres projets. Leurs conseils pour le formatage des articles et le recadrage de la rédaction scientifique ont été précieux. Leurs encouragements sympathiques mais fermes ont été décisifs quand l'idée d'abandonner a pu m'effleurer.

Je remercie les membres du jury, et notamment les deux rapporteurs, qui ont accepté de prendre sur leur temps pour juger et commenter ce travail dans un délai exceptionnellement court. La relecture attentive de Jean-Luc Dupouey notamment, ses innombrables commentaires écrits très constructifs et corrections de forme sont pour beaucoup dans la qualité finale de ce manuscrit et de l'article publié ensuite sur le cœur du sujet, le modèle bioclimatique.

Comme le montre la bibliographie de l'historique du projet, le travail dont j'ai assuré la coordination scientifique et qui sous-tend cette thèse s'appuie sur un collectif, dans lequel sont intervenues de nombreuses personnes. Collègues, techniciens, objecteurs de conscience, post-doctorants et stagiaires ont contribué à la collecte, mise en forme et interprétation des données et à la rédaction de certaines publications, ou m'ont formé à l'utilisation de logiciels ou méthodes statistiques.

Parmi eux, cinq méritent une mention particulière :

- *Christian Ripert*, co-auteur de l'ensemble des travaux et des publications issues de ce projet. On lui doit la richesse, l'homogénéité et la qualité exceptionnelle des données : il a su transmettre sa longue et irremplaçable expérience de la forêt méditerranéenne et de sa flore à tous ceux qui l'ont côtoyé ou qu'il a encadrés durant toutes ces années, et j'en ai été le premier bénéficiaire. Il a participé à l'immense majorité des relevés, ce qui représente plusieurs centaines de jours de travaux de terrain et de saisie. Il a été le principal artisan de la logistique du projet. Il a assuré le lien avec les gestionnaires qui ont testé et critiqué les premières versions du modèle jusqu'à sa validation finale. Sa patience et sa constante bonne humeur ont été très précieuses dans ce travail commun de longue haleine où les périodes de tension n'ont pas manqué, liées aux problèmes techniques, aux choix stratégiques difficiles d'autres programmes, aux échéances trop courtes, au manque de personnel de terrain, aux surcharges de travail, à quelques stagiaires difficiles ...

- *Eric Maillé*, à qui le projet doit l'ensemble des programmes de calcul, bases de données et manipulations sur SIG qui ont permis la cartographie de nos indices aux échelles régionales et locales, ce qui constitue un apport original et primordial du projet. Ce n'était pas un simple coup de main de routine, car il y avait beaucoup à inventer et programmer pour répondre à notre cahier des charges, et il y a consacré beaucoup de temps. Cette contribution est d'autant plus méritante qu'elle ne faisait en rien partie de son programme de travail ni de son thème de recherche à l'époque des faits.

- *Laurence Blanc*, biostatisticienne, post-doctorante engagée quelques mois en 1998 pour nous aider dans l'analyse statistique de nos données. Elle a trouvé la méthode statistique la mieux adaptée (*régression PLS*) qui allait servir de base au modèle final, a prouvé sa pertinence et m'a formé à son utilisation. Sa contribution a donc été décisive.

- *Olivier Chandieux* et *Roland Estève*, techniciens de l'équipe, ont l'un et l'autre contribué à la réalisation et la saisie de la plupart des relevés, ainsi qu'à certaines analyses statistiques. C'est un travail considérable qui se chiffre en centaines de jours, accompli avec une grande rigueur malgré la répétitivité des opérations et les nombreuses nuits passées loin de chez eux.

Bien d'autres personnes ont apporté des contributions significatives, techniques et scientifiques:

*Frank Torre*, maître de conférences, statisticien de l'IMEP, a testé sur mes données un programme de régression PLS qu'il a écrit sur le logiciel R puis m'a initié à son utilisation. Les fonctionnalités de validation croisée de ce programme assurent la robustesse de plusieurs modèles que nous proposons pour le bilan hydrique et pour le pin d'Alep, et ont largement contribué aux choix des variables décisives.

*Fabien Brochiéro*, à l'époque élève de la FIF-ENGREF qui a participé au projet et à de nombreux relevés durant 8 mois en 1997 a réalisé la première analyse autécologique du pin d'Alep sur la Provence calcaire. La grande qualité de son travail nous permis d'aller ensuite beaucoup plus loin.

*Jean-Christophe Hervé*, alors professeur à l'ENGREF, a initié le modèle de croissance en hauteur du pin d'Alep en soutien au travail de Fabien Brochiéro. C'est de ce modèle qu'est parti tout mon travail sur le changement climatique, et l'étude autécologique du pin d'Alep dans son ensemble s'appuie sur lui. Ce type de modèle a été recyclé dans les travaux de notre équipe sur bien d'autres espèces.

*Frédéric Guibal*, Chargé de Recherche en dendroécologie de l'IMEP à Marseille, rencontré dans un colloque à Nancy en 1997, s'est tout de suite montré enthousiaste à l'idée que nous puissions coopérer pour proposer et réaliser des projets de recherche en commun sur le pin d'Alep et le pin sylvestre. Cette coopération n'a pas cessé depuis, et tout le travail de mon équipe sur le changement climatique s'est fait depuis sous sa co-direction avisée, 10 ans déjà !

*Yaacoub Nassif*, ingénieur agronome libanais a réalisé en 1997 un mastère en sciences forestières entièrement intégré au projet de modèle bioclimatique, ce qui a bien aidé à faire progresser ce dernier. Son entrain a laissé un souvenir inoubliable à toute l'équipe.

*Cyrille Rathgeber*, comme objecteur de conscience, a participé durant plus d'un an aux relevés et a travaillé sur l'optimisation du modèle de croissance du pin d'Alep, qu'il a valorisé par une publication scientifique, point de départ essentiel pour la publication ultérieure de l'étude autécologique.

*Bruno Vila*, objecteur de conscience puis post-doctorant dans mon équipe, et enfin maître de conférence à l'IMEP a été la clef de voûte du travail sur le lien entre changement climatique et productivité forestière. Il m'a fait découvrir le logiciel PPPhalos et ses multiples pièges. Sa compagnie aussi agréable que discrète durant près de 2 ans et demi, sa capacité de travail et son acharnement à faire aboutir nos projets communs m'ont été d'un grand réconfort moral dans les moments de doute. De nombreuses co-signatures d'articles et de communications témoignent de cette coopération féconde.

*Er-Yuan Liang*, post-doctorant chinois et maintenant brillant chercheur à l'Université de Beijing, a réalisé durant 9 mois en 2002 un travail de titan en installation de placettes, relevés de terrain, mesures et traitement de données sur la croissance du pin d'Alep et du pin sylvestre. Son embauche immédiate lors de son retour en Chine sur des programmes chargés ne lui a pas laissé le temps de valoriser ce travail autant qu'il l'aurait souhaité et mérité. Les résultats que nous proposons dans la dernière partie de cette thèse lui doivent beaucoup.

*Nassim Gadiri*, ingénieur forestier Algérien durant 6 mois de stage, *Bertrand Chapelle et Stéphane Godard* en tant que stagiaires BTS et IUP, ont contribué aux relevés de terrain et à certaines analyses.

*Thierry Keller*, post-doctorant durant 8 mois en 2004, m'a initié aux réseaux de neurones et m'a fait faire mes premiers pas avec eux sur le logiciel PPPhalos.

Mes proches collègues ont su être encourageants et m'ont aidé en prenant en charge des travaux qui m'incombaient pour me permettre au cours de la dernière année de finaliser les articles et le rapport de thèse. Certains ont relu attentivement mes manuscrits et leurs remarques ont largement contribué à leur qualité finale, notamment Philip Roche et Bernard Prevosto.

Enfin ma famille, Agnès mon épouse et mes trois enfants ont plus d'une fois regretté ces dernières années mes retours tardifs du bureau, mon manque de disponibilité, l'ordinateur portable sur la table du salon et la fatigue accumulée. Ils les ont supportés avec une patience et une confiance sans lesquelles j'aurais sans doute abandonné.

-----

## FINANCEMENT

Ces travaux ont été financés de 1995 à 2001 par le Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation, avec un cofinancement de la Région Provence-Alpes Côte d'Azur, par le Cemagref pour le lancement de l'étude pin d'Alep commencée en 1997 sans convention, et de 2003 à 2007 en partie par le Ministère de l'Environnement et du Développement Durable dans le cadre du programme GICC, projet REFORME. Les frais liés à la thèse elle-même (mon temps de travail, inscriptions, déplacements) ont été pris en charge par le Cemagref. Les mesures de dendroécologie ont été réalisées au laboratoire de l'IMEP.







## INTRODUCTION GENERALE

*Photo M. Vennetier*



*Forêt âgée de pin d'Alep avec sous-bois de chêne*

## I - Hypothèses de base et question fondamentale

Ce travail s'appuie sur une hypothèse formalisée par Daget (1977), mais admise et utilisée de longue date : en région méditerranéenne, le bilan hydrique est le facteur limitant principal pour la croissance de la végétation et un élément clef de sa composition floristique.

La combinaison du minimum pluviométrique avec les mois d'été les plus chauds définit le climat méditerranéen, avec parallèlement des hivers frais mais pas froids, et un maximum de pluies en automne ou au printemps. La définition précise du climat méditerranéen et sa répartition spatiale dans le bassin méditerranéen et dans le monde varient selon les auteurs, qui lui accordent des surfaces variant du simple au triple (Aschmann, 1973; Daget, 1977; Le Houerou, 2005c; Médail et al., 1997). Tous s'accordent cependant pour reconnaître que le stress hydrique d'été est le principal frein au développement de la flore (Orshan et al., 1988) : il coupe la saison annuelle de croissance en deux, obligeant la végétation à faire une pause à l'époque qui pourrait être la plus favorable à la production de biomasse (Le Houérou, 1992). Pour beaucoup de plantes, la saison de croissance se limite même au printemps.

Cette hypothèse est sous-jacente aux travaux qui ont décrit la stratification de la végétation méditerranéenne en étages bioclimatiques (Braun-Blanquet, 1952; Emberger, 1930; Le Houerou, 2005c; Ozenda, 1975). Ces étages s'appuient sur une description de la composition floristique mise en relation avec une combinaison de variables et indices liés à la température (moyenne annuelle, moyennes des maximums du mois le plus chaud, des minimums du mois le plus froid), et à la pluviométrie (Bagnouls et al., 1953; Emberger, 1955; Le Houerou, 2005b). Les extrêmes de froid ou de chaleur peuvent devenir limitants dans les étages respectivement les plus élevés ou les plus proches des milieux désertiques.

La température joue un rôle direct sur les limites d'espèces, à travers principalement ses valeurs extrêmes: par exemple les grands froids qui ont tué oliviers, eucalyptus et pins d'Alep en Provence en 1929, 1956 ou 1985 (Devaux et al., 1978) et de façon plus discrète bien d'autres végétaux autochtones ou introduits, ou les chaleurs exceptionnelles de 2003 qui ont fait dépérir le pin sylvestre dans sa frange méditerranéenne de plus basse altitude (Département Santé des Forêts, 2003-2007; Vennetier et al., 2007b). Mais elle est aussi un élément-clef du bilan hydrique, via l'évaporation et l'évapotranspiration, et contribue directement au stress hydrique des végétaux. Dans notre approche, la température est abordée largement comme élément déterminant du bilan hydrique.

La question fondamentale à la base de cette thèse est donc l'évaluation du bilan hydrique en forêt méditerranéenne, comme élément déterminant de la productivité de ce milieu et de sa flore.

Cette question peut être retournée : si le bilan hydrique détermine une large part de la composition et de la croissance de la flore, on pourrait utiliser ces dernières comme des indices pour approcher le bilan hydrique.

En effet, l'étude de la composition floristique ou de la croissance de la végétation ne demande que des moyens matériels limités et légers. Pour la flore, elle est réalisable sur un temps très court, et pour la croissance, elle peut être réalisée avec des méthodes rétrospectives, consommatrices de main-d'œuvre mais rapides à mettre en œuvre. Elle peut aussi en complément être suivie sur des dispositifs à long terme, qui n'impliquent pas de moyens matériels lourds si ce n'est le nombre de sites, mais dépendent surtout d'une constance d'entretien et de suivi qui est difficile à garantir. Elle permet d'aboutir à des résultats précis, au moins à un moment donné, moyennant un intervalle de confiance qui peut être précisé.

Par contre, la mesure directe du bilan hydrique en forêt demande des moyens très lourds en terme d'instrumentation (Serrano et al., 2005). Elle doit être suivie sur de nombreuses années pour être fiable en raison de la grande variabilité du climat, particulièrement marquée en région méditerranéenne (C.N.R.S., 1986). Ces contraintes limitent le nombre de sites d'étude à quelques-uns par biome, ces sites ne pouvant être représentatifs de la variabilité de ces biomes. Elle se heurte à des obstacles qui n'ont pas tous à ce jour été levés, notamment parce que les circulations d'eau dans le sol et le sous-sol

sont impossibles à quantifier précisément, en particulier à l'échelle locale quand on prend en compte la topographie.

Notre approche n'inclut pas les milieux méditerranéens montagnards où la sécheresse d'été peut certes être importante certaines années, mais pas systématique. La dominance du bilan hydrique y est contestée par d'autres contraintes comme les températures minimales et la richesse trophique. L'application de notre méthode serait plus complexe.

## II – Bilan hydrique ou disponibilité en eau ?

L'appellation '*bilan hydrique*' qui est utilisée comme fil conducteur de cette thèse a été aprement discutée. Notre approche ne relève pas de ce que les écophysiologistes, modélisateurs, pédologues, etc. considèrent habituellement comme une étude du bilan hydrique. Nous nous situons à une échelle de temps beaucoup plus longue, et souvent à une échelle spatiale plus vaste. Plusieurs relecteurs de la thèse, et des articles qui lui sont liés, ont suggéré d'utiliser plutôt les termes '**disponibilité en eau**'. Sur le fond, cette dernière formulation est juste. Mais elle ne nous semble pas complète. Anticipons un peu sur la suite de ce manuscrit : si l'on considère que c'est bien le bilan hydrique qui structure la flore, nous pouvons interpréter notre indice purement floristique basé sur une analyse de la composition végétale (cf. chapitres 2.6 et 3.1) comme un indice de bilan hydrique. Le fait que la flore intègre ce bilan hydrique sur de nombreuses années et que nous l'analysions dans ce contexte de long terme n'y change rien. Notre modèle calcule ensuite un indice bioclimatique basé sur des variables abiotiques (cf. chapitres 2.6 et 3.3). C'est cet indice qui peut être décrit comme une estimation de la disponibilité en eau. Mais il est calibré avec l'indice floristique dont il est une estimation aussi fidèle que possible. Concrètement, nous avons donc estimé que c'est bien sur le bilan hydrique moyen à long terme et à diverses échelles spatiales que nous travaillions. La disponibilité en eau en est une approche pragmatique et partielle, accessible par des observations de terrain, et dont nous tentons d'optimiser l'évaluation dans cette étude.

Afin d'éviter une controverse, et pour répondre aux remarques de certains relecteurs, nous avons adopté l'appellation 'disponibilité en eau' dans l'article publié sur le modèle qui constitue le cœur de la thèse (Vennetier et al., 2008). Dans la suite de cette thèse, nous avons conservé les termes 'bilan hydrique' par facilité et par cohérence avec notre démarche initiale. Le lecteur réticent corrigera de lui-même.

## III - Le bilan hydrique en quatre questions

Le bilan hydrique en milieu naturel ou cultivé peut être décomposé en quatre composantes : (i) les apports d'eau par l'atmosphère -pluie, neige, condensation (ii) la capacité de rétention en eau du sol, (iii) les circulations d'eau dans le paysage, en surface et en profondeur, liées à la topographie et à la géologie et enfin (iiii) les pertes d'eau par évaporation dans les milieux ouverts, et évapotranspiration en présence de végétaux (Coutagne, 1935). Dans les milieux méditerranéens, l'ensoleillement est très important et ne constitue pas un facteur limitant par défaut pour l'activité végétale et donc pour l'évapotranspiration, laissant la température jouer un rôle clef dans ce domaine (Hallaire, 1954). Un excès d'intensité lumineuse peut être inhibiteur pour certaines espèces (Cochard et al., 1999; Osmond et al., 1997), mais la flore méditerranéenne y est a priori adaptée. Les températures en moyenne élevées, toujours supérieures en moyenne à 0°C dans la journée même dans les mois les plus froids (hors montagnes), sont favorables une grande partie de l'année à l'évaporation, et aussi à l'évapotranspiration dans la mesure où une part de cette végétation est sempervirente (Braun-Blanquet, 1952). La végétation, grâce à cette combinaison d'ensoleillement et de température élevée, joue donc un rôle clef dans le bilan hydrique à l'échelle locale comme à l'échelle des paysages (Andréassian et al., 2000; Cosandey et al., 2002; Lavabre et al., 1997).

Parmi les quatre composantes du bilan hydrique, deux sont théoriquement faciles à mesurer avec une bonne précision : la pluie et la température. Mais les choses se compliquent en milieu forestier, où l'eau interceptée par la végétation et évaporée rapidement peut représenter une part importante de la pluie incidente (Lavabre et al., 1993). À l'opposé, la condensation et donc les précipitations "occultes" sont très difficiles à évaluer, que ce soit en quantité ou en efficacité. La température en sous-bois est également différente de celle qui est mesurée de façon normalisée dans les stations météo (Guyot, 1997) et surtout assez variable spatialement en raison de la structure irrégulière de la végétation créant des zones d'éclairement changeant (Ekardt et al., 1975; Roussel, 1972). La végétation par sa densité qui modifie l'albédo, et par son évapotranspiration, peut aussi changer le climat à une échelle beaucoup plus vaste d'ordre régional (Cosgrove et al., 2002; Dan et al., 2005), mais avec dans ce cas des valeurs détectables par les stations météo même peu nombreuses. Ce rôle de la végétation sur le climat commence à être pris en compte dans les modèles climatiques. Les phénomènes d'interception de pluie et de microclimats forestiers ayant fait l'objet de nombreuses études sont pris en compte dans la plupart des modèles actuels de végétation. Cette prise en compte est valide à l'échelle d'un type forestier, d'un biome et spatialement sur de grandes surfaces. Elle est beaucoup moins évidente et moins précise à l'échelle locale dès que la structure de la végétation varie.

Les deux autres composantes du bilan hydrique sont beaucoup moins faciles à mesurer ou même évaluer.

Si la réserve utile en eau du sol calculée à partir de la texture et éventuellement de la structure est bien documentée pour les sols agricoles et certains sols forestiers-type, elle est impossible à mesurer ou à évaluer précisément dans la plupart des sols forestiers méditerranéens (ce point est discuté en détail au chapitre 4.2.2). Ceux-ci, dégradés par des millénaires d'activités humaines et d'incendies (Blondel et al., 1999), comportent souvent un fort pourcentage d'éléments grossiers. Ces derniers ont une capacité de rétention en eau qui est rarement élevée, mais qui peut ne pas être négligeable suivant leur état d'altération et de fissuration et le type de roche mère. Cette réserve est primordiale quand le sol est peu profond, mais n'a jamais été quantifiée. Comme la forêt a été longtemps confinée aux plus mauvais sols, superficiels et rocheux, la roche mère fait généralement partie des horizons explorés par les racines, cette partie étant difficile à caractériser de façon générale, en particulier dans les zones karstiques.

Quand à la circulation d'eau, elle peut dans le meilleur des cas être modélisée à l'échelle du paysage à partir de bassins versants instrumentés (Martin et al., 2004), mais ne peut en aucun cas être évaluée précisément à l'échelle de la topographie locale, et encore moins dans sa composante verticale à travers la roche mère. Or il n'échappe à personne que les topographies concaves (thalwegs, vallons) sont plus favorables à la végétation que les topographies convexes (crêtes, sommets). Cette observation de bon sens doit être considérée avec toutes les nuances qui s'imposent suivant que l'on observe la topographie dans le sens longitudinal ou transversal de la pente, les deux directions créant une infinité de combinaisons qui influent sur la circulation horizontale et verticale de l'eau. De même la structure, le pendage et la nature des premières couches géologiques de surface ont une importance primordiale en permettant ou non la constitution de réserves en eau en profondeur et l'accès des racines à ces réserves.

Très clairement, l'évaluation directe du bilan hydrique ne nous était pas accessible, et n'a donc pas été envisagée. Nous l'avons abordée par les deux approches évoquées ci-dessus : la composition floristique et la croissance de la végétation.

## IV - Plan et articulation de la thèse

La thèse se présente donc en quatre parties principales, les deux premières traitant de la première approche, les deux suivantes de la seconde. Nous détaillons ci-dessous ces quatre parties et leurs liens fonctionnels :

### *1 - Calibration d'un modèle bioclimatique*

Partant de l'hypothèse que la flore pouvait être représentative du bilan hydrique dans certaines conditions (voir le chapitre "matériel et méthodes" de cette première partie), nous avons dans un premier temps réalisé un inventaire floristique sur un grand nombre de placettes forestières. Sur les mêmes placettes, nous avons au mieux calculé, décrit ou mesuré les variables qui peuvent être reliées aux quatre composantes du bilan hydrique. Pour le sol et la topographie, cette description est bien sûr entachée d'une imprécision liée aux difficultés évoquées précédemment, mais nous comptons sur le nombre élevé de données pour compenser ces incertitudes.

Pour passer de la flore à l'évaluation d'une valeur abiotique complexe (bilan hydrique), nous n'avons aucun modèle préexistant. En phytosociologie, il est classique d'associer des plantes particulières ou des groupes de plantes à certains facteurs abiotiques du milieu : pH, richesse trophique ou hydromorphie (Gegout et al., 2003; Rameau et al., 1989). Le caractère indicateur de ces plantes peut varier suivant les régions en fonction des interférences entre le climat et les conditions locales, qui peuvent se compenser ou au contraire amplifier mutuellement leurs effets. Bien que très classique et bien rôdée, cette approche n'est pas utilisable en routine dans les milieux méditerranéens, en moyenne trop perturbés pour que la flore soit représentative. De plus, les travaux qui décrivent le caractère indicateur de la flore méditerranéenne, sur le modèle de ce qui s'est fait partout ailleurs en France (Rameau et al., 1989) ne sont pas encore parus. Il fallait donc calibrer un modèle à base de variables abiotiques, pour qu'il soit utilisable en toutes circonstances.

Mais les variables abiotiques définissant le bilan hydrique ne jouent pas toutes à la même échelle : un gradient climatique significatif peut se former à l'échelle d'un grand versant de fort dénivelé, mais généralement le climat moyen ou le régime climatique ne varient de façon importante qu'à une échelle d'ordre régional. A l'opposé, les variables topographiques et édaphiques sont généralement significatives à l'échelle décamétrique ou hectométrique, au mieux à l'échelle d'un versant. Nous étions donc confrontés à la nécessité de calibrer un modèle qui intègre toutes les échelles entre la station forestière et la région. Or, comme on le verra dans la première partie de la thèse, il n'existait jusqu'alors aucun modèle qui soit opérationnel sur cette gamme spatiale.

**Nous avons donc été amenés à concevoir ce modèle de toutes pièces. C'est le cœur de la thèse et c'était son but initial.**

### *2 - Changement climatique et flore*

Notre modèle on l'a vu est symétrique par construction. D'un côté une entrée flore, de l'autre une entrée abiotique, et entre les deux le bilan hydrique. Nous n'avons pas initialement prévu d'inverser notre modèle, mais cette approche nous est apparue intéressante a posteriori. Initialement, la flore ne servait qu'à calibrer le poids relatif des variables abiotiques. En retour, il est apparu qu'un lien pouvait être fait entre les variables abiotiques et une flore potentielle. Nous avons donc testé l'utilisation de notre modèle pour évaluer l'impact du changement climatique sur la composition de la végétation. Cela exigeait deux étapes, chacune dans un sens de fonctionnement du modèle : (i) tester la sensibilité du modèle à la variabilité de la flore, (ii) puis inversement tester la sensibilité de la flore potentielle à des variations simulées du climat.

**La deuxième partie de la thèse constitue la plus logique des utilisations potentielles du modèle, dans la continuation de la première partie.**

Cette approche a aussi été inspirée par la troisième partie de la thèse, dans laquelle le changement climatique est apparu comme un phénomène dominant de la croissance de la végétation. Il ne pouvait donc pas être ignoré dans la partie traitant de la composition floristique.

### 3 - *Ecologie et croissance du pin d'Alep*

Le pin d'Alep a été choisi dès le départ comme espèce représentative de la flore arborée. L'objectif était double :

- d'une part, comme prévu, faire le lien entre productivité forestière et bilan hydrique. Ce travail a été effectué dans la tradition des études autécologiques, avec calcul préalable d'un modèle de croissance en hauteur.
- d'autre part apporter sur le bilan hydrique un éclairage que ne peuvent apporter la majorité des plantes, de taille beaucoup plus réduite, qui ne prospectent au mieux que les 5 premiers mètres de sol et souvent moins. Les arbres peuvent explorer le sol ou la roche jusqu'à 20 m de profondeur (Canadell et al., 1996). Le meilleur exemple en est donné dans les grottes de Thouzon (Vaucluse), où la salle terminale située à 18 m de profondeur est entièrement tapissée de racelles de chêne vert. La présence de pin d'Alep de grande taille et de bonne croissance sur des dalles rocheuses épaisses où la végétation est très xérophile montre qu'il est capable lui aussi de pénétrer profondément dans le substrat, même si les références précises manquent à ce sujet.

L'intérêt du pin d'Alep est son omniprésence dans les zones méditerranéennes de basse altitude, et la facilité de lecture des cernes de croissance pour évaluer son âge. Nous avons recherché au maximum des sites où l'on pouvait recueillir simultanément les données pour la première et la troisième partie de la thèse, cette intégration étant à la fois motivée par l'optimisation d'une phase très lourde de terrain, et par le souci d'intégration des deux approches, flore et croissance.

**Cette troisième partie de la thèse est donc pour la partie croissance, le complément logique de la première basée sur la flore.**

Au cours de l'étude autécologique du pin d'Alep, le changement global en général et le changement climatique en particulier se sont invités dans les analyses. Une forte tendance à l'accélération de la croissance en hauteur, observée pour le XX<sup>e</sup> siècle, a obligé à corriger le modèle classique initialement utilisé. La quantification en bloc des effets du changement global sur la croissance a été possible, ainsi qu'une approche de la variabilité temporelle du phénomène en lien avec des variations pluriannuelles du climat. Mais ces travaux ne permettaient pas une interprétation fine en termes de variables climatiques explicatives. Nous avons déjà, à travers le carottage de milliers d'arbres pour connaître leur âge, entraperçu des signes de variations importantes de croissance avec le temps, sans nous donner les moyens de les interpréter précisément.

### 4 - *Approche dendroécologique du pin d'Alep*

Une approche supplémentaire était nécessaire. La dendroécologie, discipline basée sur l'interprétation des cernes de croissance des arbres en relation avec l'environnement et particulièrement le climat, a dominé la recherche de tendances à long terme sur la croissance des arbres depuis les travaux de Lamarche *et al.* (1984), sous l'impulsion des dendrochronologues. Ceux-ci excellent dans l'art de reconstituer des séries de croissance sur le long terme grâce à la longévité des arbres (Cook et al., 2006) et aux recoupement de séries d'arbres vivants, de pièces de bois et d'arbres morts ou fossiles (Briffa, 2000). Mais les méthodes classiques de la dendrochronologie ont pour fonction d'éliminer les tendances à long et moyen termes (dites de basse fréquence) attribuées à des variations de niveaux de compétition ou à une fonction liée à l'âge de l'arbre. Elles ne conservent que la variabilité à haute fréquence et particulièrement la variabilité interannuelle (Fritts, 1976). Des adaptations et la mise au point de nouvelles méthodes de filtrage ont donc été nécessaires pour éliminer ces signaux liés à l'âge de l'arbre et son environnement biologique (Badeau et al., 1995; Becker, 1989; Dupouey et al., 1992), tout en conservant les variations de basse fréquence attribuées aux changements d'environnement physico-chimique sur quelques dizaines d'années à un siècle. Le pin d'Alep pouvant vivre un siècle et demi, il était possible de conforter l'approche hauteur par l'approche largeur de cernes sur le XX<sup>e</sup> siècle. Comme nous souhaitions mettre en évidence un effet de la température, qui paraissait plausible en limite supérieur de l'aire de cette espèce où le froid est un facteur limitant (Devaux et al., 1978), nous avons recherché un gradient rapide de température dans un contexte de stabilité du régime pluviométrique. Pour faire le lien avec le modèle autécologique, il nous fallait aussi pouvoir comparer

plusieurs niveaux de bilan hydrique le long de ce gradient. Nous avons donc installé un dispositif expérimental spécifiquement dédié à cet objectif. Afin de faire le lien avec les trois premières parties du travail, ce dispositif comporte un gradient thermique fort, et un gradient encore plus extrême de bilan hydrique, celui-ci ayant été évalué grâce aux résultats acquis de la première partie de la thèse.

**Cette quatrième partie constitue un complément d'analyse qui vient enrichir d'une part la connaissance de l'écologie du pin d'Alep, d'autre part l'interprétation des interactions entre les différentes composantes du bilan hydrique.**

L'historique des travaux qui ont conduit au lancement et à la réalisation de cette thèse figure à fin de cet ouvrage, après la bibliographie. Il intègre la liste des communications dans des colloques et des nombreux rapports et articles techniques déjà parus, portant intégralement sur ces travaux ou les utilisant explicitement.





A - PREMIERE PARTIE : DEVELOPPEMENT DU MODELE BIOCLIMATIQUE



M. Vennetier

*Muscari dans un sous bois forestier*

# 1 INTRODUCTION

## 1.1 Contexte

Le changement global d'environnement et particulièrement le réchauffement climatique sont depuis de nombreuses années au cœur des préoccupations des scientifiques et des gestionnaires qui s'intéressent à la forêt. Ces changements semblent avoir déjà modifié sur le long terme la productivité des peuplements. Le phénomène est observé dans de nombreuses études aussi bien à l'échelle locale de différentes régions françaises (Becker et al., 1994; Berges et al., 2000; Bontemps, 2006; Rathgeber et al., 1999; Vennetier et al., 1998) qu'à l'échelle de l'Europe entière (Spiecker et al., 1996) et dans tout l'hémisphère nord (Briffa, 2000; Diaz et al., 1997). Il existe très peu de résultats pour l'hémisphère sud [par ex. en Tasmanie (Cook et al., 1991; D'Arrigo et al., 1996), au Chili (Szeicz, 1997)] et pour les forêts tropicales (Backer et al., 2004; Phillips et al., 1998) mais ils sont concordants.

Le réchauffement climatique pourrait s'accélérer encore au XXI<sup>e</sup> siècle (GIEC, 2001; IPCC, 2007). Le premier risque lié à ces changements est que les végétaux ne puissent s'adapter aux modifications locales très rapides de leurs conditions de vie (Jump et al., 2005) ni tous suivre le déplacement des limites de leur aire potentielle de répartition. C'est particulièrement vrai pour une majorité des arbres forestiers qui ont des cycles de reproduction lents dépassant plusieurs dizaines d'années. Ces arbres ont souvent des courtes distances moyennes de dissémination (Clark et al., 1999), malgré des événements rares de dispersion à longue distance par graines (Clark, 1998; Higgins et al., 1999) ou par hybridation avec des transports de pollens (Petit et al., 2004). Le problème demeure entier même si l'on tient compte des rythmes de progression les plus rapides mesurés pour la fin de la dernière période glaciaire (Delacourt et al., 1987) qui sont 5 à 10 fois moins rapides que le déplacement attendu des limites d'aires au XXI<sup>e</sup> siècle, ou du rythme observé de progression actuelle de certaines plantes considérées comme invasives (Richardson et al., 2004). Par ailleurs, tous les types d'espèces vivantes sont potentiellement amenés à se déplacer ou à disparaître (Parmesan et al., 2003), parmi lesquelles des espèces symbiotiques ou parasites des arbres forestiers (Moorcroft et al., 2006), mettant en danger les équilibres biologiques établis. Enfin, les changements climatiques décalent dans le temps les principales étapes de la phénologie des plantes (Menzel et al., 1999), ce qui les rend plus ou moins sensibles à certains accidents météorologiques de printemps et d'automne (Morin et al., 2007), et modifie leur capacité reproductive (Sherry et al., 2007).

Les régions méditerranéennes d'Europe et d'Afrique du Nord sont particulièrement concernées par les changements climatiques : d'une part les prédictions des différents modèles généraux de circulation atmosphérique y prédisent une évolution plus rapide et plus importante que dans d'autres parties du monde (de Castro et al., 2002); d'autre part le bilan hydrique y est le principal facteur limitant de la croissance et de la répartition des plantes (Daget, 1977), et les changements attendus vont dans le sens d'une réduction sensible de la disponibilité en eau durant la saison de végétation. Cette forêt méditerranéenne a fait l'objet de moins d'investissements scientifiques et techniques dans le passé que les autres écosystèmes forestiers de plaines et basses montagnes d'Europe car elle est moins productive en moyenne. Mais elle connaît un regain d'intérêt :

- comme hot-spot de biodiversité (Heywood, 1995; Médail et al., 1999; Myers et al., 2000), menacé par diverses perturbations comme l'urbanisation, la surexploitation et les incendies trop fréquents dans sa partie sud (Marquina, 2002), l'abandon des pratiques traditionnelles dans sa partie nord (Zamora et al., 2007) et le changement climatique (Malcolm et al., 2006),
- comme rempart contre la désertification (Le Houerou, 2000),
- et comme puits ou source potentiels de carbone au même titre que tous les écosystèmes forestiers, suivant que les facteurs limitants, dont le bilan hydrique, dépassent ou non des seuils critiques (Ciais et al., 2005).

Il est donc nécessaire d'améliorer notre connaissance de la sensibilité au changement climatique et de la productivité potentielle des écosystèmes forestiers méditerranéens.

Pour comprendre de façon générale le fonctionnement, la productivité et l'organisation actuels de la végétation, puis répondre aux préoccupations concernant son évolution avec les changements globaux passés et attendus, les scientifiques ont développé de nombreux modèles de végétation ou de plantes. Ils peuvent être classés en plusieurs catégories suivant leur échelle de travail :

- des modèles globaux, qui travaillent à l'échelle de la planète ou des continents, décrivant la répartition et la productivité de quelques grands biomes (Cramer et al., 1999). Qu'ils utilisent des données satellitales (CASA, GLO-PEM, SDBM, SIB2 and TURC), qu'ils simulent les flux de carbone dans des structures-types de végétation (BIOME-BGC, CARAIB 2.1, CENTURY 4.0, FBM 2.2 HRBM 3.0, KGBM, PLAI 0.2, SILVAN 2.2, TEM 4.0), ou qu'ils simulent à la fois la structure de végétation et les flux de carbone (BIOME3, DOLY and HYBRID 3.0), ils se basent sur des paramètres peu nombreux et très synthétiques. Certains de ces modèles peuvent être adaptés à des échelles de travail plus réduites, et couplés pour rechercher la variabilité des réponses aux paramètres de base (Thuiller, 2003).
- des modèles intermédiaires conçus pour une échelle de travail nationale ou régionale. Cette catégorie comprend notamment des modèles prenant en compte la productivité globale et le bilan de carbone des principaux types forestiers (Loustau et al., 2005), des modèles de dynamique de la végétation sous la contrainte d'une perturbation comme l'incendie (Mouillot et al., 2001), des modèles intermédiaires destinés à prédire la présence et la répartition des espèces dominantes en fonctions de variables globales et quelques variables locales (Franklin, 1998), des modèles de type bioclimatique centrés sur une espèce particulière [par exemple Rathgeber et al. (2005) pour le pin d'Alep], ou de type mécaniste basés sur la phénologie, (Chuine et al., 2001), les nombreux modèles statistiques issus de la dendroécologie établissant des relations climat-croissance (Fritts, 1976), des modèles de type autécologique - cf. 3ème partie de la thèse (Diaz-Maroto et al., 2006; Vennetier et al., 2007a) qui permettent l'évaluation de la croissance d'une essence particulière en fonction de variables globales et locales.
- des modèles locaux qui décrivent le fonctionnement d'une plante, en se basant sur l'analyse détaillée de processus écophysologiques et de cycles biogéochimiques (Misson, 2004; Misson et al., 2004).
- des modèles d'interaction entre plantes qui prennent en compte la compétition entre individus ou espèces dans un régime de perturbation constant ou changeant, voir méta-analyse de Maestre et al. (2003).

Bien que tous ces modèles prennent en compte le bilan hydrique et soient sensibles à la façon dont il est calculé ou simulé, ils ne permettent pas son estimation aux échelles locale ou régionale. La plupart utilisent pour les composantes du bilan hydrique des sols des paramètres simplifiés et réducteurs et pour les données climatiques des variables difficilement disponibles à l'échelle locale comme la nébulosité et les pluies et températures à un pas de temps fin (quotidien à mensuel). Certains de ces modèles peuvent être adaptés à des échelles plus fines en introduisant des paramètres synthétiques ayant trait au bilan hydrique local ou l'évapotranspiration potentielle et réelle. Ils peuvent alors être focalisés soit sur des groupements de végétaux soit sur des espèces ou groupe restreint d'espèces particulières, notamment des arbres forestiers (Rathgeber et al., 2003). Mais on constate alors que seule une prise en compte complète et réaliste des caractéristiques stationnelles permettrait aux modèles de relation climat-croissance à l'échelle d'une espèce de simuler l'évolution de sa productivité avec le changement climatique (Rathgeber, 2002), ce qui n'est pas le cas jusqu'à présent. Dans les modèles conçus pour un usage régional, ceux qui s'intéressent à une espèce ne sont pas extrapolables à la végétation dans son ensemble, les modèles dendroécologiques ne prennent en compte que des variables climatiques, les autres n'utilisent, comme les modèles globaux, que des variables calculées ou synthétiques pour le bilan hydrique local. Quand aux modèles locaux décrivant le fonctionnement des plantes, ils n'apportent pas non plus de réponse satisfaisante dans la prise en compte de variables locales faciles à utiliser et observer sur le terrain.

Les études autécologiques permettent espèce par espèce une bonne évaluation de la relation entre environnement et productivité, donc une utilisation opérationnelle à l'échelle locale, y compris pour la

cartographie. Mais elles sont limitées à une espèce, et ne permettent pas toujours une évaluation régionale, lorsque l'espèce occupe une surface restreinte qui ne couvre pas toute son aire potentielle, ce qui est le cas de beaucoup d'espèces de reboisement. Chaque espèce a des caractéristiques particulières dans sa sensibilité relative au climat et aux paramètres topographiques et édaphiques. Cette variabilité vient à la fois des caractéristiques propres aux espèces dans leur sensibilité à chaque paramètre, et du fait qu'en limite inférieure ou supérieure de leur aire ces espèces sont beaucoup plus sensibles à des variations faibles de paramètres climatiques que celles qui se trouvent en plein cœur de leur aire potentielle et loin de leurs limites (Keller et al., 1997; Rathgeber et al., 2000b).

La flore est un outil intéressant pour les études stationnelles dans les régions où le milieu forestier est relativement stable. Prise dans son ensemble, elle est considérée comme intégratrice, en assurant la prise en compte des conditions stationnelles sur le moyen terme, incluant les fluctuations interannuelles du climat et certains événements extrêmes, et les interactions entre le climat, le sol et le bilan hydrique local (Berges et al., 2006). Certaines plantes sont aussi considérées individuellement comme de bons indicateurs de combinaisons précises de conditions locales comme l'hydromorphie, le pH et le bilan hydrique (Gegout et al., 2003; Rameau et al., 1989). Cependant, si cette approche floristique et phytosociologique est possible d'un point de vue scientifique en forêt méditerranéenne, elle ne peut y être déclinée de façon opérationnelle. La flore y est généralement perturbée par les incendies, le pâturage ou le débroussaillage. Elle est le plus souvent en évolution rapide en raison de la jeunesse des milieux forestiers issus récemment de la déprise agricole, et ne peut être représentative des potentialités réelles des sites.

## **1.2 Hypothèse de base et objectifs**

Nous reprenons l'hypothèse de la dominance du bilan hydrique comme facteur limitant, qui doit expliquer l'essentiel des gradients floristiques en lien avec la température. Notre objectif est la mise au point d'un modèle qui, à l'aide des seules variables abiotiques, puisse exprimer les conditions bioclimatiques d'un site quel que soit le niveau de perturbation ou d'évolution de sa végétation (parcelles exploitées ou incendiées récemment, accrues forestiers sur pâturages abandonnés, ...). Nous souhaitons montrer que la flore prise dans son ensemble permet de calibrer ce modèle abiotique, **à condition que les perturbations anthropiques soient suffisamment contrôlées et homogènes dans les sites étudiés.**

A l'échelle très locale des stations forestières, il existe de fortes interactions entre variables globales et variables locales, que ne peuvent prendre en compte les modèles actuels : faute de données fiables ou d'interpolation des variables locales à cette échelle, et faute simplement de prendre en compte un certain nombre des variables significatives à ce niveau. Partant de ce constat, notre modèle a deux objectifs supplémentaires :

- être capable d'intégrer les échelles allant du régional jusqu'au très local, en dessous de la résolution spatiale des modèles existants.
- permettre la cartographie automatique à ces différentes échelles, et donc intégrer directement les variables locales exprimant le bilan hydrique.

En nous appuyant sur le bilan hydrique et la température, nous faisons aussi l'hypothèse qu'il est possible d'évaluer l'impact sur la communauté végétale du changement climatique, celui-ci faisant varier rapidement le bilan hydrique. La flore dans son ensemble intègre toutes les contraintes climatiques sur les moyen et long termes, et est donc beaucoup plus fiable qu'un choix d'espèces indicatrices même bien sélectionnées. En effet, chaque espèce individuellement peut avoir des relations particulières avec le climat : limites liées aux extrêmes climatiques rares, interactions entre climat et bilan hydrique local (Venetier et al., 2005b), comportement spécifique en limite d'aire de distribution.

## 2 MATERIEL ET METHODES

### 2.1 *Choix de la zone d'étude*

La zone d'étude se situe au sud-est de la France, en Provence, à l'extrémité sud-ouest de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (carte en Figure 1 et description détaillée en Annexe 1). Elle forme un quadrilatère de 7 000 km<sup>2</sup> d'un seul tenant. La Provence calcaire a été retenue car elle est homogène pour les paramètres trophiques et le pH, et couvre 80% de la surface totale de la Provence. Les éléments nutritifs n'y sont presque jamais un facteur limitant pour la végétation, en raison de la richesse minérale des substrats, du climat peu humide et de la relative jeunesse des sols qui limitent les risques de lessivage (Bottner, 1982).

Nous avons restreint la zone d'étude aux altitudes inférieures à 800m. Au dessus de cette limite, le climat comprend des influences montagnardes et le froid devient un facteur limitant pour quelques espèces clés de la région méditerranéenne française (Le Houerou, 2005a). Les altitudes supérieures à 800 m couvrent moins de 1% de la zone d'étude.

Le calcaire dur a été retenu en tant que roche de référence. En effet, cette roche est très majoritaire en surface dans les zones naturelles et forestières de la Provence calcaire, facilement identifiable sur le terrain, et bien répartie sur l'ensemble de la zone d'étude.

Mais le plan d'expérience couvre aussi les autres roches rencontrées de façon significative dans la zone d'étude (marnes et argilites, calcaire marneux, dolomie, grès calcaire, molasse et calcarénite).

### 2.2 *Description de la zone d'étude*

#### 2.2.1 Description physique

La zone d'étude est limitée au nord par la Montagnette et la crête du Luberon, au sud par la mer, à l'ouest par le Rhône et à l'est par une ligne Toulon - Manosque via la vallée du Gapeau. Elle concerne le département des Bouches du Rhône, le sud du Vaucluse et l'ouest du Var. Elle se présente comme une succession de vallées orientées est-ouest situées entre 0 et 350 m d'altitude (Durance, Touloubre, Arc, Huveaune), dont le fond est comblé de matériaux alluviaux récents, et de quelques plateaux. Les vallées sont séparées par des bourrelets montagneux à structure calcaire plissée dont les crêtes culminent entre 300 et 1150 m. On rencontre ainsi du nord au sud le grand et petit Luberon (1064 m), la chaîne des Alpilles et la chaîne des Côtes (450 m), la Montagne Sainte Victoire (1004 m), la chaîne de l'Etoile et les Monts Aurélien (875m), La Sainte-Baume (1148 m), Siou Blanc (826 m), et sur le littoral, d'ouest en est, la chaîne de l'Estaque (200-300m), le massif des Calanques (400-500 m), le Gros Cerveau (429 m), le Mont Faron (542 m) et le Coudon (702 m) pour ne citer que les principaux. La roche mère étant souvent proche de la surface, elle fait partie du support exploité par les racines et la potentialité des sols est donc étroitement liée à la nature et à la structure de la roche sous-jacente.

Le climat de toute la zone d'étude est typiquement méditerranéen (Annexe 2) bien qu'assez variable du fait de la présence de massifs montagneux assez élevés (800-1100 m) disséminés de la côte jusque dans l'arrière-pays. Il se caractérise par une sécheresse estivale de 2 à 4 mois en moyenne mais pouvant atteindre 6 mois les années exceptionnelles, combinée avec des températures élevées, des hivers frais et pluvieux, un pic de pluies en automne, une grande variabilité inter-annuelle notamment pour la pluie et une faible nébulosité. Les précipitations annuelles sont du même ordre de grandeur que dans d'autres régions françaises : de 500 mm sur la côte sud-ouest à 1100 mm sur les montagnes élevées, avec une moyenne comprise entre 630 mm en Basse Provence et 830 mm dans l'arrière-pays. Mais le nombre de jours de pluie est réduit, près de la moitié du cumul annuel tombant généralement en moins de 10 jours lors de forts épisodes orageux. La température moyenne annuelle varie de 15.5°C sur la côte au sud-ouest à 9°C sur les crêtes les plus élevées. Elle est d'environ 13.2°C sur l'ensemble de la zone d'étude. Le mistral, vent souvent violent venu du nord via la vallée du Rhône et soufflant de 100 à 200 jours par an, balaye toute la zone d'étude. Il contribue à accentuer la sécheresse par évaporation et parce qu'il dissipe les nuages. Les principaux épisodes pluvieux sont liés à des vents en provenance de la mer, parfois violents mais soufflant rarement plus de quelques jours d'affilée (cf. 2.5).

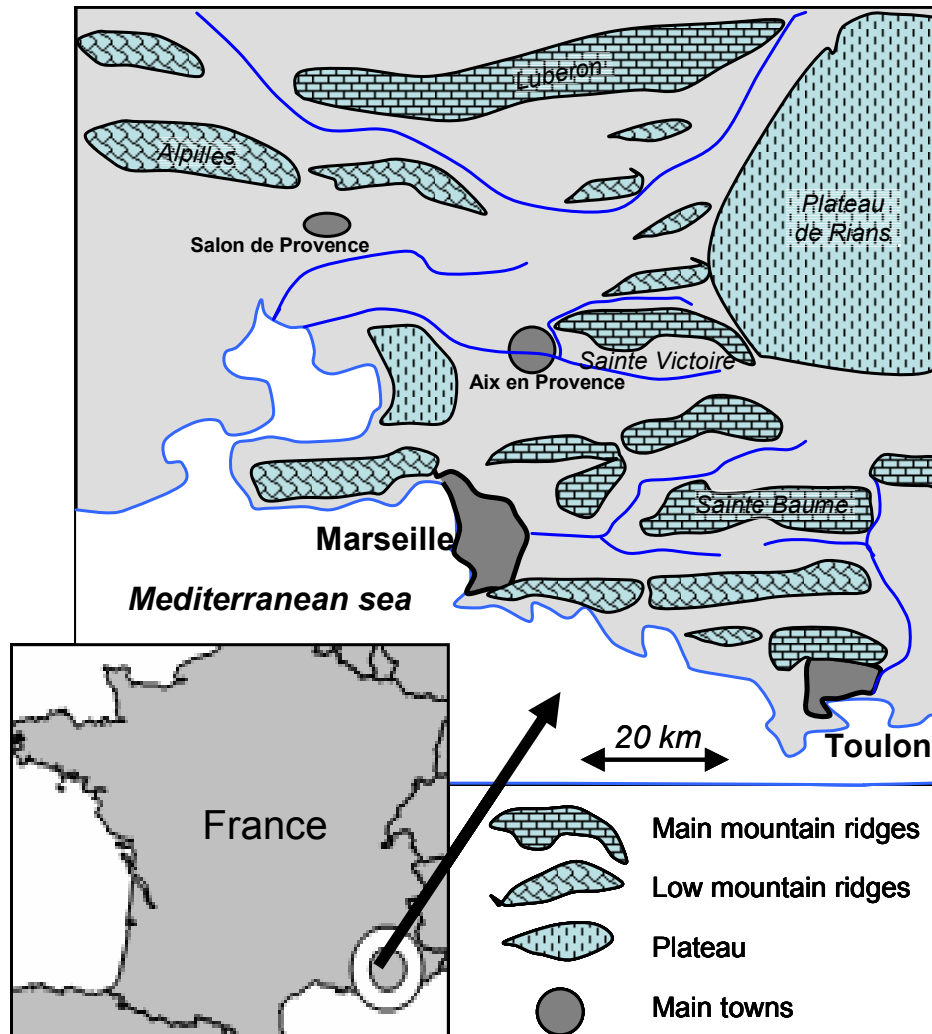


Figure 1 : Zone d'étude

### 2.2.2 Description de la végétation

La forêt de la zone d'étude est dominée par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.), formant des peuplements irréguliers, souvent inéquiennes, pur ou plus fréquemment en mélange avec le chêne vert (*Quercus ilex* L.) ou le chêne blanc (*Quercus pubescens* Willdenow), et par des taillis de l'un ou l'autre de ces deux chênes (Bonin et al., 1996) De nombreuses garrigues sur sols squelettiques plus ou moins arborées témoignent de la dégradation de ces forêts par l'activité humaine depuis le néolithique (Barbéro et al., 1992; Blondel et al., 1999), ou de surfaces récemment conquises par la forêt sur des terres agricoles abandonnées. La zone d'étude empiète sur trois étages bioclimatiques (Braun-Blanquet, 1952):

\* **Thermo-méditerranéen** : il forme une mince frange le long de la côte, d'une largeur dépassant rarement quelques centaines de mètres à l'est et quelques kilomètres à l'ouest de la zone d'étude. Il est représenté par des faciès à myrte. Bien que peu représentatif de notre zone d'étude, il a été échantillonné car il devrait largement gagner vers l'intérieur des terres avec le changement climatique, et donc servir partiellement de référence dans le futur pour la végétation potentielle d'une partie de la basse Provence.

\* **Mésoméditerranéen** : la basse Provence correspond à 95% au bioclimat mésoméditerranéen dont la végétation naturelle actuelle est essentiellement constituée par l'étage du chêne vert et ses divers faciès :

- faciès à pin d'Alep sur substrat marneux, marno-calcaire, molassique ou grésocalcaire ou bien encore sur calcaire dur dans les stades de dégradation du chêne vert,

- faciès à chêne pubescent sur terrain profond, bien représentés dans la partie supérieure de cet étage et de manière plus localisée dans la partie inférieure, (vallons, dépressions, et bas de versants nord).

- faciès à genévrier de Phénicie, plus limité aux zones rupicoles, surtout dans la partie supérieure de l'étage.

\* **Supraméditerranéen** : c'est l'arrière-pays, dont la végétation naturelle est essentiellement constituée par l'étage du chêne pubescent. Celui-ci constitue des taillis parfois denses, souvent lâches et irréguliers, plus ou moins mêlés de pin d'Alep, parfois de pin sylvestre (*Pinus silvestris* L) aux plus hautes altitudes en versants frais ou de pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton) essentiellement sur les terrains décarbonatés, les dolomies ou les grès. On retrouve la série du chêne vert dans les situations les plus chaudes et les plus sèches, aux basses altitudes et aux expositions chaudes ou sur terrain superficiel. C'est alors souvent une formation de type garrigue surmontée de pins d'Alep plus ou moins dispersés.

### 2.3 Choix des sites et types de peuplements

Afin d'assurer l'homogénéité des zones étudiées vis à vis de la dynamique forestière et de limiter l'effet des perturbations, nous n'avons retenu que des sites :

- de forêts "anciennes" ou issues de la déprise agricole depuis au moins 70 ans et si possible plus, et d'âge en moyenne assez élevé (> 70 ans).
- peu perturbés par des activités humaines récentes (pas d'exploitation forestières depuis 30 ans, pas de pâturage, ni de culture, ni de débroussaillage), assez loin de zones urbaines ou périurbaines pour limiter le piétinement,
- n'ayant pas subi d'incendie destructeur depuis l'installation des arbres dominants, ni de feu courant depuis au moins 30 ans,
- présentant suffisamment d'ouvertures ou discontinuités dans la canopée ( $\geq 20\%$ ), dans la placette même et ses alentours immédiats, pour permettre à la flore de s'exprimer sans être trop limitée par la lumière.

L'âge des résineux a été systématiquement évalué par sondage à la tarière de Pressler. L'âge des chênes, contrôlé par un sondage à la tarière ou la coupe de quelques individus, est aussi un bon indicateur du passage de la dernière exploitation ou du dernier incendie. Là où elle est écologiquement possible, la présence de chêne vert ou de chêne blanc abondants en sous-bois ou sous forme de grands individus en mélange avec les pins dans l'étage dominant a été considérée comme un bon indicateur d'un degré de maturité élevé, ces chênes s'installant habituellement en sous-étage dans les peuplements de pin d'âge avancé (Tatoni et al., 1994b). L'abondance de gros genévriers et de grosses phillaires est aussi une preuve de l'absence de feux dans les 50 dernières années ou plus.

### 2.4 Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage stratifié a utilisé 4 variables principales à l'échelle régionale, et 3 variables secondaires d'échelle locale (détail de l'échantillon en Annexe 3).

Les 4 variables principales sont :

- la zone bioclimatique. Deux classes principales : bioclimats méso-méditerranéen et supra-méditerranéen. Un échantillonnage restreint a été réalisé dans la frange thermo-méditerranéenne. La délimitation s'appuie sur la limite Basse Provence/Arrière-pays du découpage en Petites Régions Naturelles du Cemagref (Boisseau et al., 1992b).
- l'altitude (alti) en 4 classes de 200m d'amplitude entre 0 et 800m.
- le type de matériau dominant du sol. Deux classes : matériau autochtone = altérite et roche mère ; matériau allochtone = colluvions, alluvions, éboulis). Cette distinction est particulièrement importante sur les roches dures.
- l'exposition. Trois classes : chaude, fraîche, neutre. Nous avons utilisé l'indice de climat lumineux de Becker (1984) que nous nommons par la suite ikr, qui combine exposition et pente pour calculer le pourcentage d'énergie solaire reçue par mètre carré par rapport à une surface plane et horizontale de référence (Annexe 4.5). Les situations nettement chaudes ou fraîches ont été privilégiées par rapport aux situations intermédiaires, afin d'obtenir un nombre suffisant de situations contrastées aux extrémités de la distribution.

Le croisement de ces 4 variables principales produit 48 combinaisons possibles dont 36 sont présentes sur le terrain, en raison de l'absence locale du bioclimat méso-méditerranéen au dessus de 600 m d'altitude, et du supra-méditerranéen en dessous de 400 m. Pour chacune de ces 36 combinaisons, un minimum de 7 placettes et un maximum de 12 placettes ont été choisis, en équilibrant autant que possible pour chaque combinaison et globalement les classes des 3 variables secondaires :

- la topographie générale (topG) à l'échelle du paysage (pente, haut de versant, bas de versant, crête, thalweg, plaines et plateaux, terrasses),
- la topographie stationnelle (topS) localement concave, plane ou convexe,
- la profondeur totale du sol (totE) en 3 classes : superficiel < 40 cm ; moyen 40-70 cm ; profond >70cm (cette variable délicate est discutée au paragraphe 4.2.2)

Enfin, nous avons veillé à ce que les placettes de chaque combinaison des variables principales soient spatialement réparties de façon homogène sur toutes les parties de la zone d'étude où cette combinaison était présente.

Au total, 325 placettes ont été inventoriées sur trois ans, de 1996 à 1998. La taille standard des placettes est de 400 m<sup>2</sup>, surface habituelle pour les bases de données botaniques et phytosociologiques dans les formations forestières méditerranéennes françaises (Brisse et al., 1996; De Ruffray et al., 1989; Gachet et al., 2005). La forme des placettes est ronde dans la plupart des cas. Mais nous nous sommes imposés que les placettes soient très homogènes localement pour le sol et la topographie, afin d'exclure toute variation de ces facteurs qui pourraient se traduire par des variations de la composition floristique ou de la productivité forestière au sein même des placettes. C'est pourquoi quelques placettes ont une forme rectangulaire sur les milieux linéaires de largeur réduite comme les thalwegs et les crêtes. Une ou plusieurs fosses pédologiques ont été ouvertes sur chaque placette aussi profondément que le permettaient les moyens, en général manuels, de l'étude. Des sondages à la tarière hélicoïdales ont permis de tester la variabilité du sol avant ouverture des fosses quand un doute existait sur son homogénéité, ou quand la station était par nature hétérogène (affleurements de roches stratifiées avec pendage fort, bancs rocheux formant des marches dans une pente, etc.).

## 2.5 Variables relevées

Les relevés de végétation comprennent :

- Des observations et mesures sur la flore :
  - un inventaire aussi exhaustif que possible de la végétation en abondance-dominance suivant la méthode de Braun-Blanquet (liste des plantes en Annexe 9). Quelques plantes rudérales de faible intérêt phytosociologique n'ont pu être déterminées qu'au niveau du genre. La méthode d'inventaire est celle du « temps variable avec durée minimum » : l'inventaire est réalisé durant ½ heure au moins et s'interrompt ensuite si au moins 5 minutes s'écoulent sans découverte d'une nouvelle plante (Archaud et al. 2006).
  - une description de la structure de la végétation par l'évaluation du pourcentage de recouvrement de la végétation globale dans 5 tranches de hauteurs en mètres (0-0.5 ; 0.5-3 ; 3-6 ; 6-10, >10), du pourcentage de recouvrement total de cette végétation, et du pourcentage de couvert total et par tranches de hauteur pour chacune des principales espèces d'arbres présentes.
  - un sondage à la tarière dans si possible cinq pins dominants, les plus proches du centre de la placette lorsque le pin d'Alep (principalement) ou plus rarement le pin maritime ou le pin sylvestre étaient présents, pour connaître précisément leur âge et une mesure de la hauteur et de la circonférence de ces arbres et des chênes dominants présents.
  - la coupe de quelques tiges représentatives du taillis ou du sous-étage pour évaluer leur âge.



- Des relevés et calculs de variables abiotiques (liste et détails en Annexe 4), qui se classent en deux catégories :
  - un premier groupe de variables globales régionalisables par SIG, que nous nommons globalement par la suite "**variables CG**". Il comprend des variables climatiques (température moyenne annuelle = "Tmoy", précipitations moyennes annuelles sans l'été = "Pmoy" et pluies cumulées des 3 mois d'été = "Pete"), une variable combinant exposition et pente, (l'indice de climat lumineux de Becker = "ikr") et des variables géographiques (altitude = "alti", distance à la mer = "Dmer", et masque à la mer = "Amax" qui est défini ci-dessous). Nous avons testé une variable plus complète que l'indice de Becker tenant compte des effets de confinement. En effet, dans les reliefs accentués, les crêtes et sommets interceptent les rayons du soleil par rapport aux versants et vallons. Cette interception varie en fonction de l'heure de la journée, de l'exposition et de la période de l'année. Elle peut réduire de plusieurs heures par jour l'ensoleillement d'un site, voire masquer totalement le soleil en hiver. L'intérêt de cette variable est discuté en Annexe 4.6.
  - un deuxième groupe de variables qui ne peuvent être relevées de façon fiable que localement, essentiellement topographiques et édaphiques, que nous nommons globalement "**variables TE**" : variables topographiques à l'échelle locale de la station et à l'échelle du versant et du paysage, variables géologiques (type de roche, pendage, fissuration, stratification, ...), variables pédologiques basées sur la description physique des horizons et couches de sol, l'estimation du calcaire actif par réaction à l'acide chlorhydrique (hcla), et une variable décrivant l'action anthropique (notamment la présence d'anciennes terrasses qui modifient la topographie locale ou les traces de cultures anciennes).

Les variables géographiques sont, suivant les possibilités, soit mesurées sur carte après repérage des sites au GPS (altitude) soit pour la plupart calculées sur SIG d'après le Modèle Numérique d'Altitude de l'Institut Géographique National (IGN) au pas de 50 m. La distance à la mer correspond à la distance entre le site et le trait de côte suivant une direction choisie (voir paragraphe suivant). Le masque à la mer correspond au point d'altitude le plus élevé entre le site et le trait de côte suivant la même direction. Plusieurs autres variables géographiques pouvant contribuer à déterminer la continentalité ont été testées sur des données réelles et sur des reliefs fictifs (Annexe 4.8). Dmer et Amax ont été retenus comme la combinaison optimale de deux variables par un test de régression multiple pas à pas sur l'ensemble de ces variables.

Trois directions ont été déterminées avec l'aide des services régionaux de Météo-France. Il s'agit :

- d'une part de la direction des vents apportant le plus fréquemment la pluie dans la zone d'étude (157 et 247°). La direction 247° correspond aussi à celle des principales vallées laissant pénétrer les influences maritimes à l'intérieur des terres,
- d'autre part du gradient thermique lié à l'effet tampon de la mer elle-même sur les températures, surtout perceptible à proximité de la côte. Cette dernière direction correspond pour chaque point de la zone d'étude à la direction du point de côte le plus proche. Elle est majoritairement nord-sud +/- 15° lorsqu'on se situe à plus de 10 km de la mer, mais varie de plus en plus fortement lorsqu'on s'en rapproche à cause de la forte irrégularité du trait de côte.

Deux autres directions potentiellement intéressantes pour l'extension du modèle aux régions voisines ont été testées (203 et 113°) ainsi que la direction nord-sud (Annexe 4.8).

Pour les variables climatiques, nous disposons sur la zone d'étude et ses alentours de 81 postes météorologiques présentant des séries complètes de données mensuelles sur 36 ans (1961-96). Vingt neuf postes complémentaires présentent des séries incomplètes (4 à 30 ans) mais sont situés pour certains dans les massifs montagneux, ce qui nous a permis d'évaluer les effets non linéaires et parfois localisés du relief sur les variables climatiques. Bien que disposant des données mensuelles, nous nous sommes limités à un petit nombre de variables synthétiques généralement disponibles pour tous les gestionnaires et décideurs, et facilement interprétables : pluviométrie moyenne annuelle, pluies d'été (juin-août), température moyenne annuelle.

Nous avons procédé à l'interpolation statistique des variables climatiques au pas de 50 m à l'aide du SIG Arc-info, sur l'ensemble de la zone d'étude et une zone tampon périphérique de 50 km afin

d'éviter les effets de bordure. Les cartes des pluies sont obtenues par krigeage simple. Pour la température, nous avons procédé par co-krigeage, tenant compte du gradient altitudinal local de 0.6°C par 100m d'altitude. Le semivariogramme de ces krigeages est estimé par une fonction exponentielle, qui s'est avérée la plus pertinente parmi les fonctions testées sur les données connues (l'influence d'un point imposé sur un pixel décroît de façon exponentielle avec sa distance au pixel). La valeur de chaque pixel est calculée à partir des points imposés situés dans un rayon de 25 km.

Les variables d'exposition sont déterminées sur le terrain pour l'échelle locale, et sur carte pour l'échelle du paysage.

## 2.6 Analyses statistiques

La présentation ci-dessous de la démarche de modélisation est générique pour tenir compte de l'ensemble des travaux réalisés et ne pas se focaliser sur l'aboutissement final, qui est présenté dans les résultats. On trouvera en Annexe 10 un détail des différents essais qui ont abouti à cette démarche.

Le modèle bioclimatique a été construit en plusieurs étapes successives (Figure 2) :

- Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur la flore codée en abondance dominance. Nous n'avons pris en compte que les espèces présentes dans au moins trois placettes, soit 192 sur les plus de 300 inventoriées.
- La vérification de la robustesse de cette analyse vis-à-vis des facteurs susceptibles de l'affecter (Archaux et al., 2007; Archaux et al., 2006) : non exhaustivité de l'inventaire floristique, oubli de plantes rares ou peu visibles, saison de réalisation des relevés, taille des placettes, effet du notateur, type de codage de la flore (abondance-dominance ou présence/absence). Cette vérification a été réalisée par Analyse Factorielle Multiple - AFM (Escofier et al., 1994) : nous avons testé la stabilité des axes factoriels et des coordonnées des placettes, d'une part lorsqu'on éliminait progressivement jusqu'à 75% des espèces présentes (en accroissant le nombre minimum de placettes où une plante doit être présente pour être prise en compte), et d'autre part en comparant trois types de codage de la flore : présence /absence, abondance-dominance et un codage intermédiaire spécifiquement conçu pour cette étude (détails en Annexe 5).
- La vérification de la pertinence de cette analyse vis-à-vis du bilan hydrique, en projetant en éléments supplémentaires dans les plans de l'AFC les variables abiotiques stratifiées en classes disjonctives, donc indépendamment les unes des autres (Becker, 1979). Cette vérification permet aussi de tester la pertinence des classes de certaines variables et éventuellement d'en corriger les limites. Elle met en évidence la non-linéarité de la réponse de certaines variables. La projection des variables qualitatives permet la sélection de celles dont les classes s'ordonnent de façon logique suivant le bilan hydrique, en vue de leur transformation en variable semi-quantitatives pour leur utilisation dans la modélisation avec les méthodes n'admettant pas les variables qualitatives.
- Le choix d'axes représentatifs du bioclimat (notamment gradient de bilan hydrique) et le calcul des coordonnées de chaque placette sur ces axes, ces coordonnées définissant leur indice floristique (If).
- La recherche des variables abiotiques pertinentes et d'un modèle permettant à l'aide de ces seules variables de prédire les coordonnées des placettes sur les axes.
- L'indice calculé pour chaque placette par le modèle est considéré comme son indice bioclimatique (Ib). Le calcul sépare deux composantes de cet indice : un indice global (Ib\_CG) basé sur le premier groupe de variables (CG), et un indice de bilan hydrique local basé sur le second jeu de variables (Ib\_TE).
- La cartographie de l'indice global Ib\_CG à l'échelle régionale et locale.

Nous n'avons pas utilisé l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) dans la première étape d'analyse floristique, bien que celle-ci soit réputée pour sa capacité à relier des compositions biologiques avec des variables descriptives du milieu. Plusieurs raisons ont décidé ce choix :

- d'une part l'ACC ne permet pas l'utilisation d'un grand nombre de variables explicatives (5-8 maxi), alors que nous disposions de plusieurs dizaines de variables.
- d'autre part nous souhaitions que la flore exprime seule le bilan hydrique, ce qui est notre hypothèse de départ. Or dans l'ACC, les axes principaux sont contraints a priori a la fois par les espèces et par les variables explicatives. Nous n'aurions pas pu déterminer un indice floristique indépendant des variables utilisées, et le choix a priori de ces variables n'aurait pas été objectif.
- Enfin, même en réalisant une ACC après une étape de sélection des variables suivant notre méthode, l'analyse aurait été réductrice puisque notre modèle final utilise 14 variables, bien plus que ce que peut accepter l'ACC.

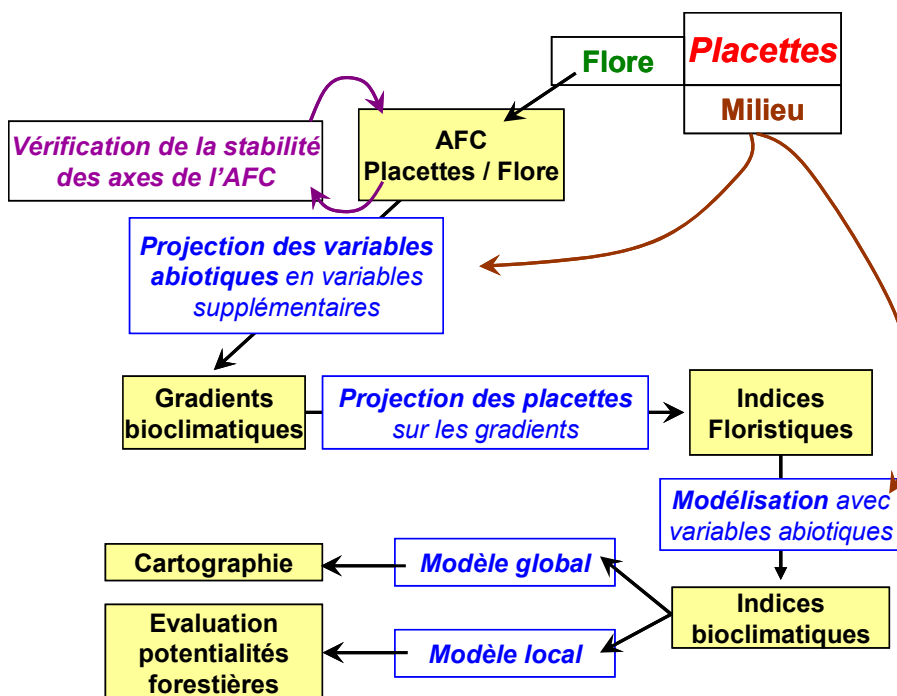


Figure 2 : Démarche d'analyse des données et de modélisation. Nous sommes partis de la projection des placettes sur plusieurs gradients (Annexe 10). Dans la pratique, le seul gradient bioclimatique retenu a été l'axe 1 de l'AFC (cf. 3.1 , et Figure 5); Les indices floristiques correspondent donc aux coordonnées des placettes sur cet axe.

Certaines variables semblent avoir à l'état brut des relations non-linéaires avec l'indice floristique, décelables dans l'ordonnement de leurs classes dans les plans de l'AFC ou en régression simple directe avec l'indice floristique (Figure 3). Cependant, la forme de ces relations peut être dépendante des interactions entre variables corrélées. Couplée avec les corrélations fortes entre plusieurs variables clefs de l'étude, cette non-linéarité interdisait l'usage de la régression multiple classique, qui de plus s'accommode mal d'un grand nombre de variables.

Deux méthodes très différentes se sont imposées pour leur capacité à contourner les difficultés ci-dessus :

- **les arbres de décision** : c'est une méthode de segmentation développée dans le logiciel S+® et sur laquelle s'est appuyé le début de notre travail de modélisation. Indépendants de la forme de la relation entre variables explicatives et variables à expliquer, ils permettent de mélanger variables qualitatives et quantitatives dans une même analyse et d'utiliser des variables corrélées ou non en nombre important. Ils intègrent automatiquement les interactions entre variables mais ils y sont sensibles et peuvent être très instables lorsqu'on modifie le nombre des variables prises en compte ou les limites de classes de variables. Comme toutes les méthodes de segmentation, ils sont de moins en moins fiables au fur et à mesure que l'arbre se développe car chaque branche comprend un nombre de plus en plus réduit d'individus. Le logiciel S+ intègre une validation croisée qui permet de choisir avec une grande robustesse le niveau de développement optimal de l'arbre sur la base de la déviance minimale. Les arbres de décision fournissent une valeur estimée découpée en classes d'amplitudes très variables, et parfois très irrégulièrement réparties dans son domaine de variation, ce qui constitue un handicap pour les applications cartographiques. Le nombre d'individus par « feuille » dans la segmentation finale peut aussi être très irrégulier : la gestion des paramètres de la segmentation (nombre minimal d'individus par groupe, écart minimal de déviance pour la segmentation d'un groupe en deux, etc...) demande de nombreux tâtonnements et reste subjective, tout en ayant un impact fort sur le résultat.

- **la régression Partial Least Squares (PLS)** (Ter-Braak et al., 1993) : elle permet la prise en compte de nombreuses variables même avec un nombre limité d'individus (Cramer et al., 1988), ainsi que de variables effectivement ou potentiellement corrélées (Tenehaus, 1998). Elle reste une méthode de régression linéaire, ce qui demande d'éventuelles transformations des variables explicatives continues ou discrètes. Elle n'admet pas les variables qualitatives, ce qui oblige à ordonner les classes de celles-ci pour en faire des variables discrètes lorsque c'est possible. Elle fournit une variable estimée continue dans laquelle on peut choisir ou non de faire des classes ayant des limites libres. Elle se prête à des tests de robustesse très fiables à différentes étapes de son utilisation par des méthodes de rééchantillonnage (Wold, 1995) : la significativité des composantes de la régression PLS a été évaluée par un test de permutation des observations avec 10 000 itérations (Good, 1994). On n'a retenu que les composantes pour lesquelles la fréquence des permutations aléatoires donnant un pourcentage de variance expliquée supérieur ou égal à celui de la base de données non permutée était inférieure à 5%. La significativité des variables sur les composantes retenues a ensuite été testée par validation croisée (Amato et al., 2003) avec 1000 rééchantillonnages dans notre cas. On n'a retenu que les variables dont l'intervalle de confiance à 5% du coefficient de corrélation partiel ne comprenait pas la valeur 0. Il faut noter que le nombre de composantes jugées significatives sur le même jeu de données pour la même analyse PLS varie fortement d'un logiciel à l'autre en fonction de la méthode de validation (bootstrap, validation croisée, permutation aléatoire, ...) et du critère associé de décision (intervalle de confiance, PRESS, variance expliquée). Ce point et le choix de notre procédure standard de traitement des données sont discutés en Annexe 6.

La régression PLS été finalement retenue pour le modèle bioclimatique car elle fournissait une estimation de l'indice floristique sous forme de variable continue, directement cartographiable et segmentable en classes d'amplitude contrôlée, cette souplesse de représentation cartographique étant une des contraintes initiales du projet. Elle conservait un poids significatif aux variables locales quand elles étaient utilisées simultanément avec les variables globales. L'équilibre entre variables géographiques et autres variables globales était satisfaisant. Les modèles intermédiaires testés étaient assez stables lors de la suppression de certaines variables ou de modification de limites de classes. La robustesse des résultats était garantie sans subjectivité possible dans le paramétrage de l'analyse.

Dans les arbres de décision, les variables géographiques lorsqu'elles étaient utilisées prenaient trop de poids et le modèle découpait d'entrée le territoire en grandes zones biogéographiques proches des petites régions naturelles définies par le Cemagref (Boisseau et al., 1992a). Les variables globales intervenaient de façon logique dans chaque branche des arbres mais les principales (pluie, température,

exposition et altitude) n'étaient pas toujours représentées sur chaque branche, et leurs limites à l'origine des segmentations étaient instables suivant les paramètres initiaux (subjectifs) de construction de l'arbre. Les variables locales n'arrivaient toujours que très tardivement dans la hiérarchie et avec un poids faible, ne pouvant s'exprimer de façon fiable en raison du faible nombre de placettes par branche dans ces niveaux avancés de segmentation.

Le travail réalisé sur les arbres de décision a cependant été d'une grande utilité pour interpréter certaines interactions entre les variables, détecter des relations non linéaires entre indices floristiques et variables explicatives et définir les limites des classes de certaines variables ; tous les scénarios de modélisation réalisés en PLS ont été doublés par la même analyse en arbre de décision. Quelques résultats principaux des calculs réalisés avec les arbres de décision figurent à titre d'illustration en Annexe 8.

Pour optimiser les modèles en régression PLS, nous avons testé la non-linéarité des relations entre variables explicatives et indices floristiques (Figure 3) à l'aide de réseaux de neurones mis en œuvre dans le logiciel PPPhalos (Guiot, 1991). Le détail de cette optimisation et de la résolution des difficultés de la méthode sont présentés en Annexe 7. Un réseau regroupe 6 variables au maximum pour des raisons de fiabilité, ce qui oblige à tester chaque variable dans plusieurs associations possibles. Chaque réseau est optimisé par bootstrap (100 à 400 itérations), chaque itération comprenant  $10^4$  boucles de rétroaction pour l'apprentissage. Après calibration du réseau, la réponse de chaque variable est mesurée sur toute l'étendue de son domaine de variation, les autres étant maintenues à leur moyenne pour celles qui sont indépendantes de la variable testée, ou successivement à leur quartile inférieur, leur moyenne et leur quartile supérieur pour celles qui lui sont corrélées. Le degré d'optimisation de chaque réseau de neurone doit être testé par tâtonnements successifs car la réponse des variables devient très dépendante de la structure et des éventuels déséquilibres de l'échantillon au-delà d'un certain seuil. La forme et la fiabilité de la réponse des variables dépendent aussi du nombre de classes choisies pour réaliser ce test, et des valeurs extrêmes dont la gestion attentive est obligatoire.

Nous n'avons pris en compte que les formes de relations stables au cours des essais successifs pour linéariser cette relation lorsqu'elle ne l'était pas. La pertinence de ces transformations a été testée en comparant systématiquement la variable brute et la variable transformée d'abord en réseaux de neurones (pour vérifier la linéarisation effective) puis dans la régression PLS. Seules les transformations apportant une amélioration significative du résultat en PLS ont été retenues : soit qu'elles améliorent le coefficient partiel de la variable, soit qu'elles améliorent le pourcentage global de variance expliquée par la régression dans son ensemble. Le choix final des variables a été effectué par une régression PLS pas à pas descendante et ascendante, permettant d'éliminer progressivement les variables les moins significatives et les plus redondantes.

L'équilibre entre les variables en général, et entre les deux groupes de variables CG et TE en particulier pourrait varier entre les principales zones bioclimatiques, basse Provence et arrière-pays. Le déficit en eau d'origine climatique n'y a pas la même acuité, et les variables géographiques comme les climatiques ont sur chacune de ces zones séparément un domaine de variation qui se réduit, relativement à celui des variables TE qui reste inchangé. C'est pourquoi nous avons, au cours des travaux, testé la calibration de deux modèles séparés et la possibilité de faire cartographiquement le lien entre les deux modèles et les deux zones. Ce travail est détaillé en Annexe 12.

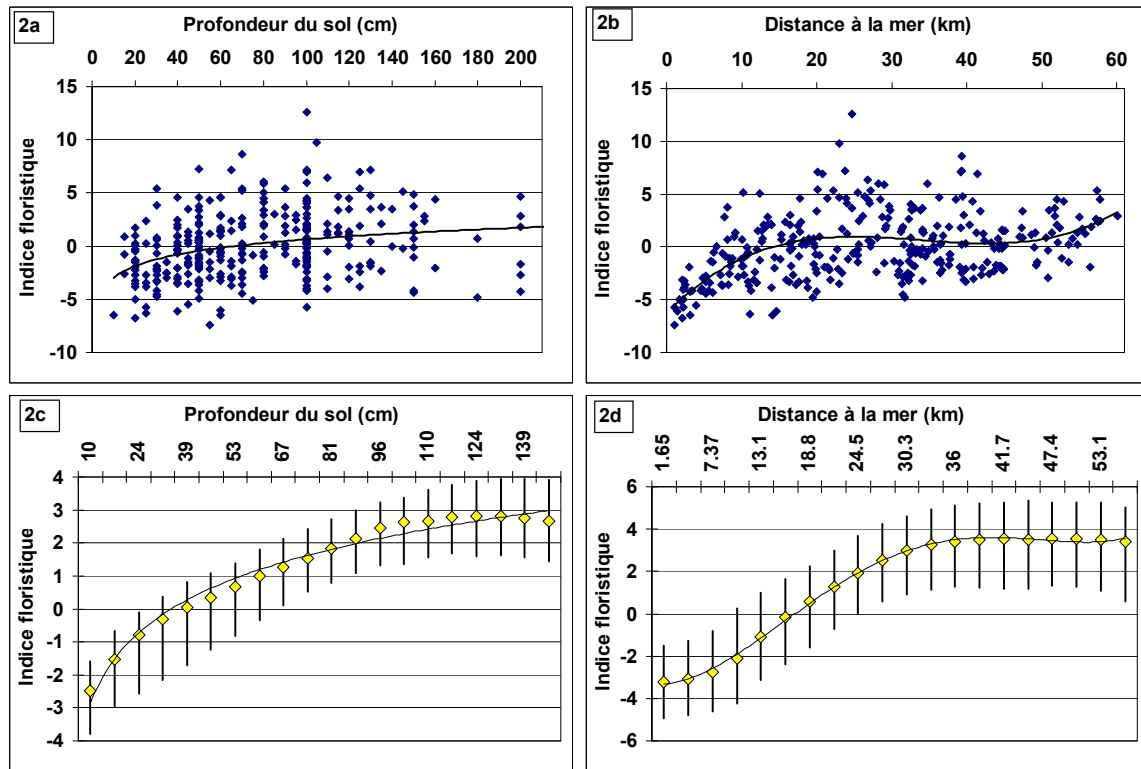


Figure 3 : Exemples de relations non linéaires entre variables et indice floristique, à l'état brut (2a, 2b) et par simulation en réseau de neurones après éventuelle transformation (2c, 2d). Pour 2c et 2d, les traits verticaux représentent l'intervalle de confiance à 10% (5ème à 95ème percentile de la prédiction).

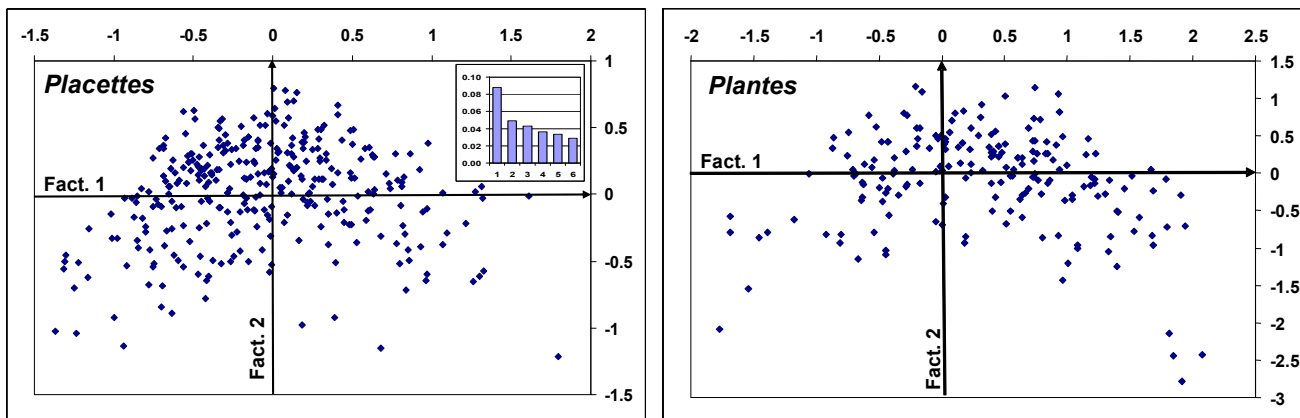
Les calculs statistiques ont été effectués avec le logiciel ADE4 (Thioulouse et al., 1997) pour l'AFC, l'AFM et la première phase de la régression PLS (choix du nombre de composantes), le logiciel R (R Development Core Team, 2004) pour la validation croisée de la régression PLS, le logiciel Statgraphics® pour la PLS descendante et ascendante pas à pas, le logiciel S+® pour les arbres de décision et le logiciel PPPhalos pour les réseaux de neurones.

### 3 RESULTATS

#### 3.1 Analyse de la flore et mise en évidence du bilan hydrique

L'axe 1 de l'AFC est nettement prépondérant, avec 8.8 % de la variance expliquée, contre 4.9 % pour l'axe 2 et 4.3 et 3.6 % respectivement pour les axes 3 et 4. La Figure 4 montre l'histogramme des valeurs propres et la distribution des placettes et des plantes dans le plan principal de l'AFC. Les figures détaillées avec n° de placettes et nom des plantes figurent en Annexe 9.

Figure 4 : Distribution des placettes et des plantes dans le plan 1/2 de l'AFC.



L'interprétation du plan principal de l'AFC est illustrée par la Figure 5. Dans la Figure 5a, on constate que les variables CG sont toutes bien représentées : leurs modalités extrêmes ont des coordonnées élevées sur l'axe 1 et les différentes classes de chaque variable s'alignent logiquement entre les extrêmes. En procédant de la même manière avec l'ensemble des variables (Annexe 9), on constate que la quasi-totalité de celles qui concourent au bilan hydrique sont aussi bien représentées dans ce plan, et s'alignent de la même manière. Les variables décrivant la structure de la végétation y sont par contre mal représentées, et n'apparaissent que sur les axes 3 à 5, montrant que le couvert végétal ne constitue pas un facteur clef de la distribution de la majorité des espèces dans ces milieux. Pourtant, la variabilité du couvert en termes d'ouverture et de structure (étagement, recouvrement des étages) est importante. Seuls les forts couvert de chêne blancs sont représentés dans ce plan, parce qu'ils sont très corrélés aux variables qui décrivent les sols profonds dans l'arrière-pays. De même les variables liées au pH et au taux de calcaire actif de la roche ou des horizons pédologiques n'apparaissent clairement qu'à partir de l'axe 3, bien que le taux de calcaire actif soit extrêmement variable entre sites et parfois entre horizons sur un même site, et malgré la présence de roches dépourvues de carbonate de calcium dans notre échantillonnage (dolomie, grès, sables, ...).

La figure 5b synthétise la représentation des principales variables abiotiques, qui se distribuent en quatre groupes, représentant quatre gradients écologiques :

- gradient climatique et géographique: pluie, température, altitude et continentalité,
- gradient d'exposition, à l'échelle locale et à l'échelle des grands versants,
- gradient de texture du sol : sable/argile et réserve utile texturale (RU),
- gradient de topographie (à l'échelle locale et à l'échelle du paysage) et de qualité du sol (pourcentages d'éléments grossiers et d'affleurements rocheux, profondeur totale du sol et de la colluvion de surface, fissuration de la roche mère...).

Le détail des projections des variables formant les gradients 2 à 4 figure en Annexe 9.2.

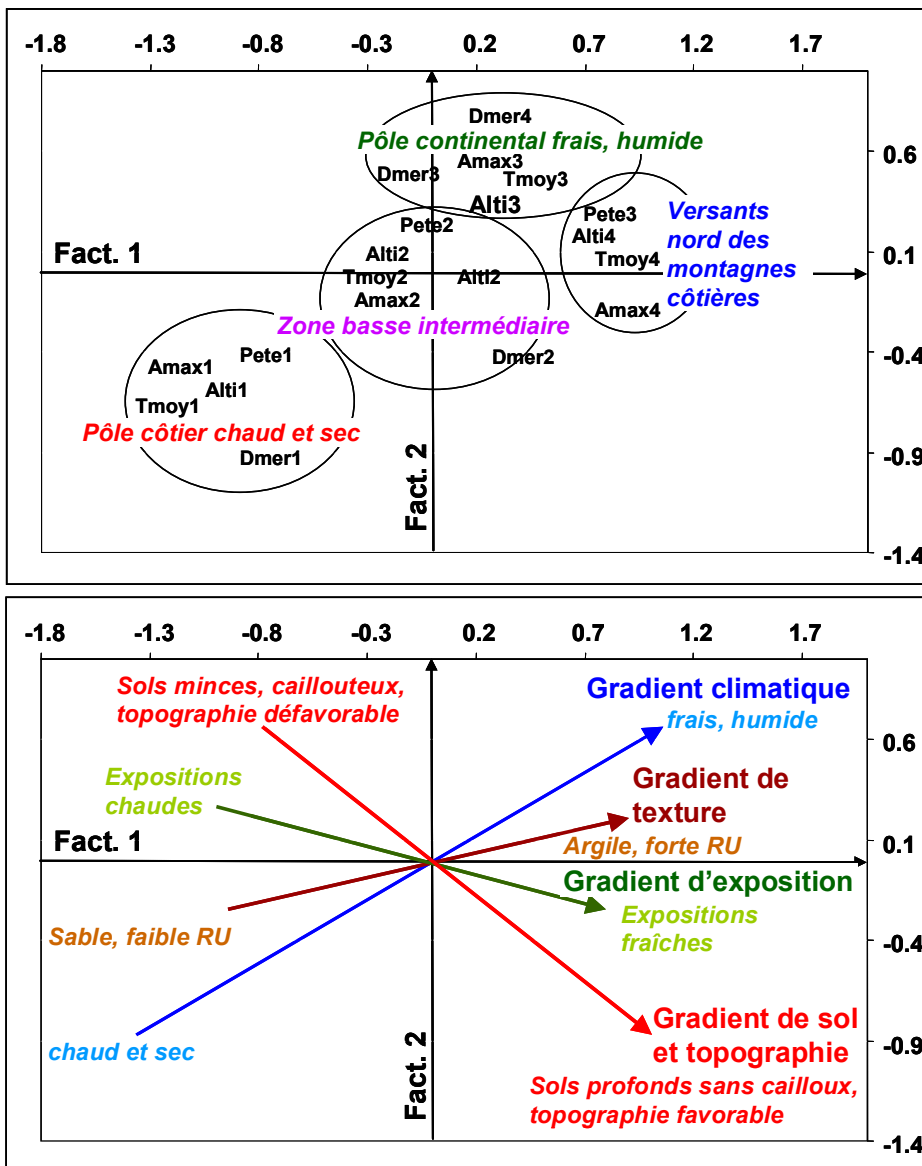


Figure 5 : Distribution des variables climatiques et géographiques dans le plan principal de l'AFC (en haut 5a) et représentation synthétique des gradients écologiques (en bas 5b).

Les deux premiers gradients cités correspondent aux variables spatialisables et cartographiables par SIG à l'échelle régionale. Les deux suivants aux variables relevant d'observations locales. Les variables des 1<sup>er</sup> et 4<sup>ème</sup> gradients sont les mieux représentées dans le plan principal de l'AFC. Les quatre gradients sont concordants sur l'axe 1, avec à gauche les classes de variables des niveaux les plus secs, les plus chauds et de bilan hydrique faible, et à droite les classes des niveaux les plus humides, les plus frais et de bilan hydrique favorable.

La résultante des 4 gradients de la Figure 5b se confond avec l'axe 1. Celui-ci exprime donc clairement le bilan hydrique et thermique global, confirmant notre hypothèse de départ. On remarque que les groupes de variables CG d'une part, TE d'autre part sont assez indépendants, seules les variables d'exposition et de texture étant en position intermédiaire. Cela montre que le plan d'échantillonnage a été relativement bien équilibré.

Les axes 3 et 4 de l'AFC apportent peu d'informations originales supplémentaires (Annexe 9.3) et ne sont donc pas retenus dans la modélisation.



**Pour la modélisation finale, nous n'avons retenu que le premier axe de l'AFC, très synthétique et dominant. La coordonnée des placettes sur cet axe est considérée comme leur indice floristique (If), interprété comme un indice bioclimatique très lié au bilan hydrique. C'est cet indice qu'il faut modéliser à partir des variables abiotiques pour en obtenir une estimation (Ib).**

Une forme d'arche (que l'on pourrait interpréter comme un effet Gutman) apparaît dans le plan principal de l'AFC. Il n'est pas exagérément marqué mais indique que la dispersion des plantes obéit à des variables relativement corrélées entre elles. Habituellement, il est possible de relâcher à cette courbure par une analyse de tendance. Dans notre analyse, il ne nous a pas semblé nécessaire de la faire pour trois raisons :

- d'une part nous n'utilisons que l'axe 1 en modélisation, et l'effet arche ne pose de problème que sur l'axe 2.
- D'autre part, la courbure du nuage trouve une explication partielle dans la structure de la zone d'étude. Alors que la distance à la mer contraint partiellement le gradient climatique de façon linéaire sur toute la zone d'étude, s'alignant du bas à gauche vers le haut à droite du plan, des reliefs côtiers élevés (Massifs de la Sainte Baume notamment) créent des pôles de froid et d'humidité à proximité des zones côtières chaudes et sèches, mélangeant des plantes thermophiles et des plantes mésophiles. Les relevés correspondant se retrouvent décalés vers le bas du plan et y créent une rupture dans le gradient (cf. zone « versants nord des montagnes côtières » dans la Figure 5a).
- enfin, l'amplitude croissante de la largeur du nuage lorsqu'on le considère par rapport au seul gradient climatique peut être interprété en termes d'interaction climat/variables locales, celles-ci ayant d'autant plus de poids relatif que le climat est moins limitant (cf. 4.2.3 et dans la figure 46, au 4<sup>ème</sup> chapitre, le poids très fort des variables locales pour des placettes très voisines de même climat).

Nous avons dans une première approche considéré deux axes pour la modélisation (Annexe 10): un axe correspondant au gradient CG, servant à définir un indice bioclimatique spatialisable par SIG, et un axe correspondant au gradient TE qui peut être interprété comme un axe de bilan hydrique local. Les placettes étaient projetées orthogonalement sur ces axes et leurs coordonnées étaient modélisées respectivement à l'aide des variables CG et TE. On recherchait ensuite la meilleure combinaison linéaire de ces deux modèles pour expliquer la coordonnée des placettes sur l'axe 1 de l'AFC. Cette approche a été confrontée à une modélisation directe des coordonnées des placettes sur l'axe 1 à l'aide de l'ensemble des variables, telle qu'elle est présentée dans la version finale de cette thèse, et il s'est avéré que les deux méthodes donnaient des résultats très proches au niveau de la qualité prédictive et au niveau du poids relatif des variables.

### **3.2 Contrôle de la robustesse des bases du modèle**

Les placettes comptent en moyenne 25 plantes (de 8 à 53) avec un écart type de 7.8

Le plan des deux principaux axes factoriels et les coordonnées des plantes et placettes sur ces axes sont extrêmement stables lorsqu'on diminue le nombre de plantes prises en compte. Entre les limites d'occurrence de 3 et 25 placettes, les axes des analyses dans le plan principal de l'AFM sont quasiment confondus, et les coordonnées des placettes inchangées ( $R^2 > 0,98$  ; Figure 6). Seules quelques placettes extrêmes se déplacent de façon significative vers le centre du nuage de points, à cause de l'élimination de plantes rares très caractéristiques de ces milieux très secs ou très frais, sans que leur position relative par rapport à leurs voisines soit affectée. Le modèle en est d'autant moins affecté que les déplacements importants se font surtout sur l'axe 2.

Il faut atteindre une limite d'occurrence de 30 placettes (76 plantes restantes), c'est-à-dire éliminer plus de 75% de l'ensemble des plantes et 60% des espèces présentes au moins 3 fois pour que des effets significatifs apparaissent sur la rotation des 3 premiers axes et les coordonnées des placettes sur ces axes, donc sur la construction du modèle.

Le plan principal de l'AFC et les coordonnées des placettes dans ce plan sont par ailleurs insensibles au mode de codage de la flore ( $r^2 > 0,99$  sur les axes 1 et 2).

Le calcul d'un modèle basé sur les coordonnées des placettes sur l'axe 1 ou dans le plan  $\frac{1}{2}$  de l'AFC est donc très robuste vis-à-vis des facteurs pouvant classiquement affecter l'inventaire floristique. Le détail des résultats des deux AFM figure en Annexe 5

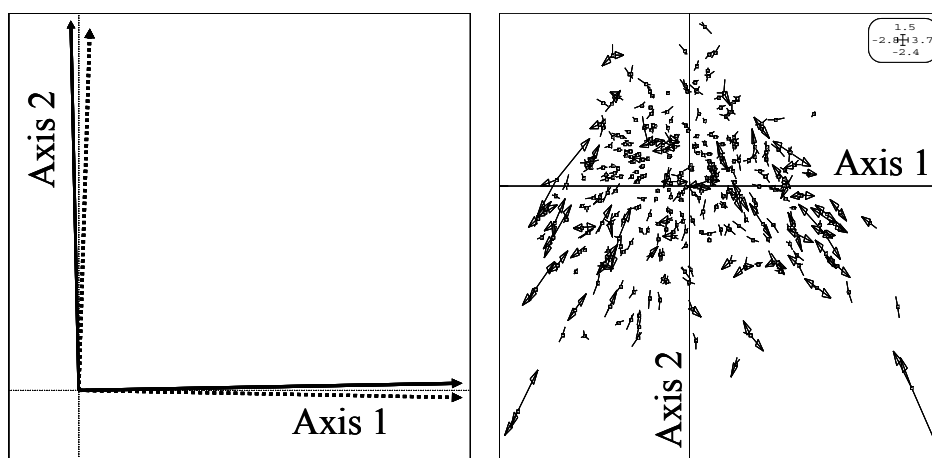


Figure 6 : plan synthétique de l'AFM montrant : (i) à gauche la corrélation des axes de l'AFC en fonction du nombre de plantes prises en compte. En trait plein : minimum 3 occurrences, en pointillé : minimum 25 occurrences. (ii) à droite le mouvement relatif des placettes dans ce plan en fonction de 3 limites d'occurrence (3, 10 et 25 placettes).

### 3.3 Modélisation de l'indice floristique par régression PLS

L'objectif de cette étape est de prédire au mieux l'indice floristique (If) défini par la coordonnée des placettes sur l'axe 1 à l'aide des seules variables abiotiques.

#### 3.3.1 Transformation et choix des variables

Nous disposons au départ de près de 70 variables d'environnement. Il était exclu de les utiliser toutes. Nous avons donc procédé dans une première phase à une sélection et à des regroupements :

- Elimination des variables purement indicatrices, ou de repérage, (commune, département, ...), et de variables à trop large champ (petites régions naturelles),
- Elimination de variables présentant un nombre très élevé de modalités que nous n'avons pas pu regrouper de façon satisfaisante, ou dont les classes regroupées ne présentaient aucun lien logique avec les indices floristiques (roche mère, ...),
- Création de variables synthétiques. Par exemple à l'échelle des placettes, regroupement de la topographie transversale et de la topographie longitudinale en une variable topographie stationnelle ou création pour les variables édaphiques d'un « sol moyen » synthétisant en les pondérant par leur épaisseur les différents horizons décrits.

Le lien entre les variables restant après cette première phase de sélection ou transformation et les deux principaux gradients de la figure 5 ont été testé (test du Khi2). Le tableau en Annexe 11 donne le détail de la liaison entre les variables topographiques, édaphiques et géologiques et le 4<sup>ème</sup> gradient de la figure 5, confirmant la nature topographique et édaphique de ce gradient.

Les réseaux de neurones ont permis de montrer que les relations entre les variables abiotiques et l'indice floristique ne sont pas toutes linéaires, mais pour certaines de type sigmoïde, polynômiale ou logarithmique (cf. tableau 1 et Figure 3). Parmi les variables TE, nous avons testé pour la modélisation les variables continues et parmi les variables en classes ou qualitatives celles qu'il était possible d'ordonner logiquement suivant le gradient de bilan hydrique, soit 27 variables. Pour les variables en classes et qualitatives, la valeur accordée à chaque classe correspond à la coordonnée du barycentre de cette classe sur l'axe 1 de l'AFC après projection en variables supplémentaire ; cela linéarise la relation avec l'indice floristique If, lui-même issu de l'axe 1. Les variables TE n'ont pas demandé de transformation à l'exception de la profondeur du sol (transformation logarithmique).

Le choix des variables s'est fait par élimination progressive dans la régression PLS pas à pas descendante et ascendante, chaque étape étant validée par une validation croisée testant la significativité des variables retenue. On a finalement retenu les 14 variables brutes ou transformées figurant au tableau 1. Avec ce choix, les tests de permutations montrent que 2 composantes de la régression PLS sont très hautement significatives ( $p < 10^{-3}$ ) et doivent donc être retenues pour la modélisation. La troisième composante n'est pas significative au seuil de 5% mais de peu ( $p=0.079$ ). Toutes les variables retenues dans ce modèle sont hautement significatives en validation croisée (tableau 1).

Ce modèle permet d'obtenir l'indice bioclimatique général Ib, qui peut se décliner en deux parties, intrinsèquement liées par leurs interactions puisque issues d'un modèle commun, mais calculables indépendamment à l'aide des deux groupes principaux de variables: l'indice bioclimatique global (Ib\_CG), et l'indice de bilan hydrique local (Ib\_TE). Le modèle explique 80,3% de la variance de l'indice floristique If, les variables CG et TE en expliquant respectivement 47.7 et 32.6 %.

Les paramètres climatiques (pluies et températures) sont variables temporellement. Nous avons considéré en première analyse que la flore intégrait ces variations annuelles et pluriannuelles, et que le changement climatique n'avait pas été suffisamment fort au cours de cette période pour qu'une dérive floristique significative se produise. En pratique, le climat des années 70 a été un tout petit peu plus frais que celui des années 60, mais pas plus humide, celui des années 80 en moyenne plus sec (20%) que celui des autres décennies prises en compte, et identique pour les températures à celui des années 60, mais en alternant des années très froides (2005-2007) et plus chaudes, les années 91-96 ayant été plus humides et aussi plus chaudes que toutes les décennies précédentes. Il y a donc une certaine compensation entre pluies et températures en termes de bilan hydrique.

Tableau 1 : Coefficients des variables normées et intervalles de confiance à 0.2% (1<sup>er</sup> et 99<sup>ème</sup> millième) issus de la validation croisée. Les transformations appliquées aux variables sont notées dans la 2<sup>ème</sup> colonne. Premier groupe : Variables CG. Deuxième groupe : variables TE

Variabiles	Transformation	0.1%	Coef	99.9%	P-value	Variance expliquée
Alti	Sigmoïde	0.097	<b>0.131</b>	0.1639	***	47.7
Amax0	Polynôme 3	0.1323	<b>0.169</b>	0.2107	***	
amax247	/	0.1135	<b>0.146</b>	0.178	***	
dmer247	Sigmoïde	0.0509	<b>0.106</b>	0.1494	***	
ikr	^2	-0.2436	<b>-0.183</b>	-0.1227	***	
pete	log	0.0702	<b>0.115</b>	0.1499	***	
pmoy	/	0.0366	<b>0.082</b>	0.1225	***	
tmoy	/	-0.1882	<b>-0.153</b>	-0.1194	***	
topg	/	-0.2045	<b>-0.136</b>	-0.0731	***	32.6
TopS	/	-0.1626	<b>-0.107</b>	-0.0485	***	
afr	/	-0.1413	<b>-0.083</b>	-0.0272	***	
RU	/	0.047	<b>0.100</b>	0.1565	***	
eg%	/	-0.1477	<b>-0.091</b>	-0.0314	***	
tote	log	0.0624	<b>0.119</b>	0.1656	***	

### 3.3.2 Cartographie de l'indice bioclimatique global Ib\_CG

La Figure 7 présente la carte obtenue en spatialisant par SIG l'indice Ib\_CG. Pour la clarté de la représentation, 9 classes ont été créées (Tableau 2) en faisant en sorte que chacune représente environ 1/9 de l'intervalle de variation de l'indice, après exclusion des 5% de valeurs extrêmes (2.5% à chaque extrémité). Les valeurs extrêmes de l'indice ont été intégrées dans la première et la dernière classe. C'est essentiellement dans les valeurs élevées de l'indice (milieux les plus frais) que se situent les points extrêmes: ils correspondent à des sites confinés dans des corniches exposées au nord ou à leur pied en haut des ubacs des massifs les plus élevés, et aux zones de plus de 900 m d'altitude. Ces milieux particuliers et marginaux se situent en dehors des limites d'échantillonnage et n'ont pas été inventoriés. La valeur qu'ils obtiennent à partir du modèle, tout en étant logique, n'est pas fiable en valeur absolue. Les limites de classes ont été ajustées sur l'histogramme des valeurs de l'indice sur l'ensemble de la région : on a cherché à ce que ces limites tombent plutôt dans les creux de cet histogramme, afin de ne pas risquer de couper des grands ensembles homogènes.

Tableau 2 : Classes pour la réalisation de la cartographie de l'indice Ib-CG à l'échelle régionale.

Indice Ib_CG				Plages de couleur de la Figure 7
moy	min		max	
-6.5	-8.0	à	-5.0	plage rouge
-4.3	-5.0	à	-3.6	plage rose
-2.9	-3.6	à	-2.2	plage orange
-1.4	-2.2	à	-0.5	plage jaune
0.0	-0.5	à	0.5	plage grise
1.3	0.5	à	2.2	plage bleue
3.0	2.2	à	3.8	plage verte clair
4.9	3.8	à	6.0	plage verte
7.5	6.0	à	11.0	plage verte foncé

Les valeurs utilisées pour la carte correspondent à l'indice Ib-CG normé multiplié par 10 pour tenir dans une fourchette d'environ +10 / -10. En fait, les limites ne sont pas symétriques par rapport à 0 car on trouve des valeurs plus extrêmes du côté positif que du côté négatif (cf. paragraphe précédent).

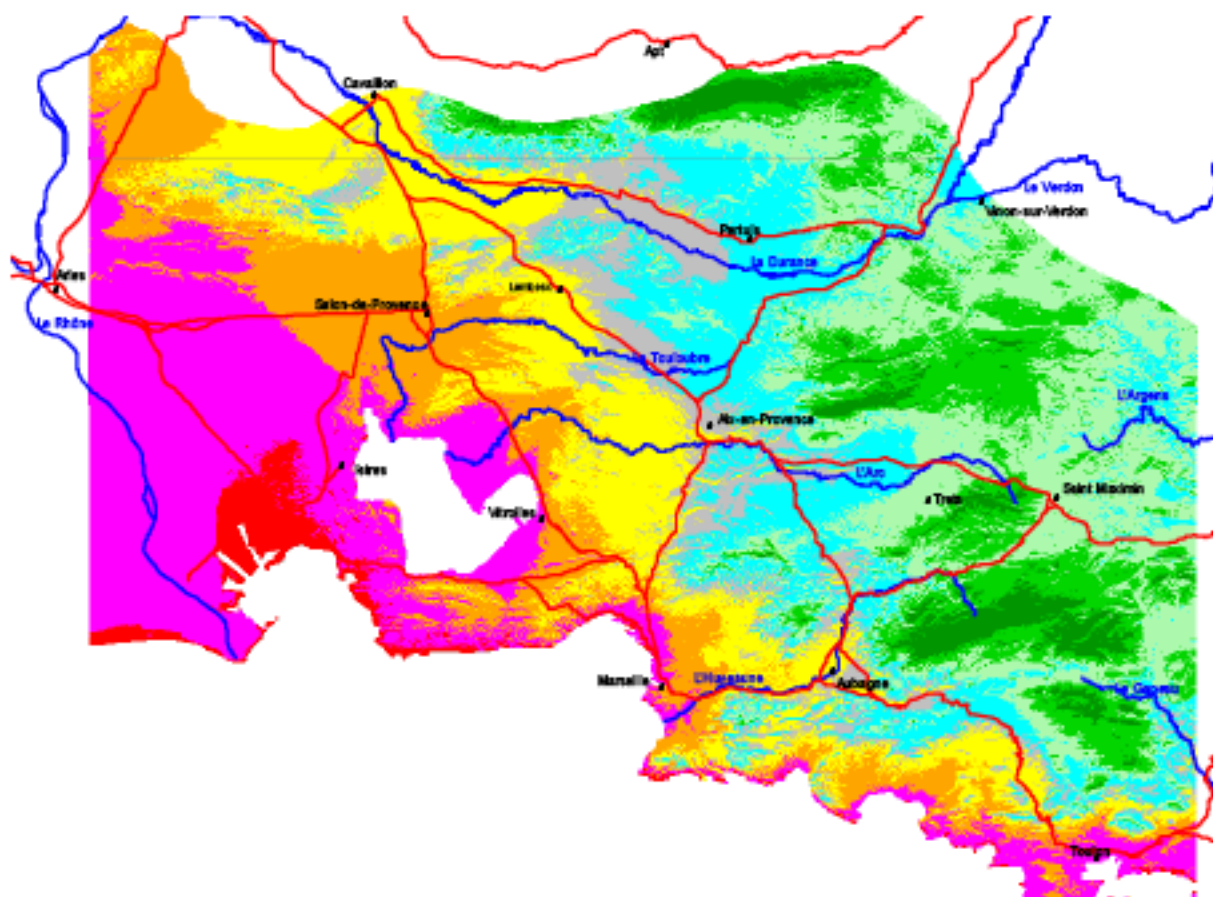
### 3.3.3 Calcul de modèles séparés pour Basse Provence et arrière-pays.

Le détail des résultats est présenté en Annexe 12. Les variables CG ont moins de poids sur chacun des domaines séparés que sur l'ensemble de la zone d'étude. Le poids relatif des variables géographiques change également : la direction du point de côte le plus proche notamment a plus de poids en Basse Provence, car la direction concernée y varie beaucoup plus que dans l'arrière-pays. Le bilan hydrique local a d'autant plus de poids que la zone considérée se réduit, ce qui est logique, les variations des variables globales devenant négligeables sur un petit territoire : à l'extrême, l'exposition en général, et l'exposition stationnelle en particulier est la seule variable CG qui conserve du poids à une échelle très locale. Le poids des variables CG est proportionnellement plus fort en basse Provence que dans l'arrière-pays. Le modèle arrière-pays explique une moins grande proportion de variance de l'indice If que celui de la basse Provence. La robustesse de chaque modèle séparé est moindre que celle du modèle global, car le nombre de placettes est divisé par deux et les tests de rééchantillonnage moins performants. Cela se traduit par des variables significatives à des niveaux plus faibles que dans le modèle unique.

La cartographie des deux indices séparés donne une carte très proche de celle du modèle unique. La corrélation entre les valeurs de chaque pixel en carte unique et les valeurs dans les deux cartes partielles est forte :  $r^2$  = respectivement 0.95 dans la basse Provence et 0.93 dans l'arrière-pays. Les différences sont surtout visibles à la jonction entre les deux zones, où chaque modèle est moins performant que le modèle unique, car en limite de sa zone de calcul. Il est possible de retrouver une carte quasi-similaire à la carte unique en faisant une moyenne, pondérée par la distance à la limite, des valeurs calculées par les deux modèles dans une bande tampon de 10 km de large (5 de chaque côté)

suivant la limite entre les deux zones bioclimatiques. Le calcul de chaque modèle partiel avec un groupe de placettes débordant légèrement dans l'autre zone améliorerait sans doute la jonction des deux cartes, mais le choix de ces placettes à intégrer dans l'autre zone serait arbitraire et demanderait un travail préalable d'équilibre au niveau des variables TE.

Nous avons finalement choisi de conserver le modèle unique : pour une plus grande simplicité, le résultat en termes de prédiction des indices bioclimatiques et en termes de cartographie est similaire à celui des deux cartes séparées. D'autre part il est difficile de savoir dans quelle limite l'équilibre entre les variables CG et TE est bon sur les sous-ensembles.



*Figure 7: Cartographie à l'échelle régionale de l'indice bioclimatique  $Ib_{CG}$  estimé par le modèle et présenté en 9 classes. On va de la classes rouge (le plus chaud et sec à la classes vert foncé (le plus frais et humide), l'amplitude des classes étant donnée dans le Tableau 2. Malgré une structuration spatiale forte à l'échelle régionale, on note la fragmentation importante et la dispersion spatiale de chaque classe d'indice dans le paysage à une échelle plus fine (voir aussi Figure 9).*

## 4 DISCUSSION

La flore méditerranéenne, lorsqu'elle n'est pas trop perturbée, apparaît comme un bon indicateur des conditions écologiques, conformément à ce qui est observé généralement dans d'autres régions (Gégout et al., 2005). L'analyse fait ressortir clairement un gradient bioclimatique dans lequel le bilan hydrique tient une place prépondérante en interaction avec la température, l'équilibre entre ces deux composantes essentielles étant discuté par la suite.

### 4.1 Robustesse de notre approche basée sur la flore

La stabilité du plan principal de l'AFC et des coordonnées des placettes quand on diminue le nombre de plantes prises en compte démontre la fiabilité des bases du modèle : bien que la flore soit assez riche (plus de 300 espèces recensées sur les placettes), les 25 à 30% de plantes les plus fréquentes, toutes pérennes ou reconnaissables en toutes saisons, suffisent pour exprimer ce gradient de façon pertinente. La direction et l'amplitude des axes principaux ne sont donc pas déterminés par quelques plantes rares ou spécifiques des milieux extrêmes de la zone d'étude, qui seraient présentes dans un petit nombre de placettes, ni par la flore trop particulière de quelques placettes originales, comme cela aurait pu se produire pour une l'AFC (Greenacre, 1984).

On peut aussi sereinement s'accommoder d'une éventuelle variabilité ponctuelle dans la notation des classes d'abondance-dominance entre les quelques notateurs expérimentés qui ont participé à l'étude : l'AFC sur laquelle se construit le modèle est totalement insensible au mode de codage de la flore comme le démontre la stabilité des quatre premiers axes quand on fait évoluer le mode de codage.

Notre modèle est donc très robuste vis-à-vis des variations aléatoires ou d'origine humaine qui entachent habituellement les relevés floristiques. Du fait de cette robustesse, l'oubli dans les inventaires de quelques espèces secondaires ou rares ne saurait modifier l'interprétation du milieu ni les bases de notre modèle construit sur l'ensemble de la flore. Les relevés pourraient être réalisés en toute saison.

Les observations précédentes peuvent s'expliquer par la dominance du bilan hydrique qui structure l'ensemble de la flore très loin devant tout autre facteur, et reste donc opérationnel sur un sous-ensemble de la flore comme sur un sous-ensemble réduit de placettes.

La taille importante de notre échantillon, sa bonne distribution spatiale et son équilibre vis à vis des principaux facteurs structurants du milieu sont aussi une des causes et un gage de la robustesse du modèle.

En retour, un nombre restreint de variables abiotiques permet d'évaluer de façon fiable l'indice floristique des placettes, et donc les conditions bioclimatiques. Notre objectif de prédiction des potentialités d'un site quel que soit son niveau de perturbation ou d'évolution est atteint. On devrait aussi pouvoir évaluer statistiquement la flore potentielle d'un site de la zone d'étude à un niveau d'évolution et de perturbation proche de celui de la moyenne de l'échantillon (Franklin, 1998; Guisan et al., 2005; Hirzel et al., 2006), au moins pour les plantes abondantes. Nous n'avons pas testé cette possibilité dans le cadre de la thèse, car elle implique de s'intéresser aux espèces individuellement ce qui n'était pas notre objectif dans cette étude.

### 4.2 Poids des variables et leurs interactions

#### 4.2.1 Variables CG

L'ikr apparaît comme la variable individuelle la plus puissante. Cette variable traduit le contraste entre versants "frais" (ubacs) et versants "chauds" (adrets), particulièrement marqué dans la zone d'étude à cause du fort ensoleillement et de l'orientation dominante est-ouest des massifs montagneux, qui crée une majorité de grands versants nord et sud et peu de versants est ou ouest. L'exposition est la seule variable globale qui reste structurante aux échelles très locales d'ordre hectométrique ou même décamétrique.

L'altitude ayant directement un rôle thermique, les contributions conjuguées de la température ( $t_{\text{moy}}$ ), de l'altitude ( $\text{alti}$ ) et de l'exposition ( $\text{ikr}$ ) semblent attribuer un poids globalement fort à la température. Mais une corrélation positive existe entre pluie et altitude ( $r^2=0.54$ ) : très classiquement, l'ascension de l'air sur les versants perpendiculaires à la côte, face aux vents venant de la mer et chargés d'humidité provoque nébulosité et précipitations. Les reliefs étant plus élevés à l'est de la zone d'étude, ils renforcent un gradient pluviométrique indépendant, positif entre l'ouest de la zone d'étude (basse vallée du Rhône) et la Côte d'Azur à l'est (Ascensio, 1983). De ce fait, une corrélation négative se crée entre pluie et température ( $r^2=0.44$ ), toutes deux liées mais en sens inverse à l'altitude. De plus, le mistral soufflant depuis la vallée du Rhône, et donc plus fréquent et violent dans la partie ouest de la zone d'étude, accentue le déséquilibre du gradient pluviométrique par un gradient inverse d'évapotranspiration. Il est donc impossible dans le modèle de différencier les parts respectives de la température et de la pluie et la part de leur interaction. De plus, un accroissement de la température augmente sensiblement l'évaporation au sol et l'évapotranspiration par les plantes, et joue donc fortement sur le bilan hydrique global et local. Cette augmentation est mesurable à 2 échelles temporelles : instantanément, au niveau physiologique et physique, et à l'échelle annuelle, par allongement de la période de végétation et accroissement du nombre de mois secs. Ainsi fonctionnellement, la différence entre adrets et ubacs et entre basse et haute altitudes relève autant du contraste de sécheresse que du contraste thermique.

Des effets directs de la température, via les extrêmes de froid ou de chaleur en hiver et en été, peuvent expliquer la distribution spatiale de certaines plantes aux extrémités inférieure et supérieure de la zone d'étude (Braun-Blanquet, 1952). Mais ils n'expliquent pas la répartition des principaux groupes de plantes représentatifs du bilan hydrique, notamment des 25% d'espèces dominantes qui ont démontré leur pertinence dans les tests de robustesse du modèle : les mêmes plantes indicatrices se retrouvent de la côte jusqu'à assez loin dans l'arrière-pays lorsque la combinaison des conditions topographiques et édaphiques locales le permet.

Globalement le bilan hydrique apparaît bien, directement ou indirectement, comme l'élément clef de la répartition de la flore en interaction avec la température.

Il est impossible d'enlever l'altitude dans le modèle car si la relation avec pluies et température est forte, elle est compliquée par les gradients géographiques.

Bien que corrélées, pluies d'été et pluie moyenne annuelle sans l'été apportent chacune une contribution significative, et ne peuvent être supprimées ni l'une ni l'autre sous peine d'une perte significative de la variance expliquée. Cela traduit la présence de différents régimes pluviométriques dans la zone d'étude, avec de fortes variations du pourcentage des pluies d'été dans le total annuel, ces différences suivant à la fois un gradient de continentalité mais aussi un gradient ouest-est (Boisseau et al., 1992a; CNRS, 1986). Le poids des deux variables exprimant la pluie dans le modèle est sans doute sous-estimé en raison de la corrélation entre ces variables et les variables géographiques, ainsi que la corrélation avec l'altitude et la température, comme expliqué précédemment.

Les variables géographiques ont ensemble un poids important dans le modèle. La modélisation de l'indice floristique  $I_f$  à l'aide des seules 6 variables géographiques (Amax et Dmer dans les 3 principales directions testées : 0, 157 et 247°) permet d'expliquer plus de 50% de la variance de cet indice. Ensemble, ces variables définissent un indice de continentalité. La direction 247° est dominante, suivie de la direction du point de côte le plus proche.

Bien qu'il y ait une redondance relative entre ces variables et les variables climatiques, on ne peut les enlever sans une perte de plus de 10% de la variance expliquée. Elles intègrent des effets locaux des massifs montagneux (nébulosité, coulées d'air froids, circulation des vents, barrière aux influences maritimes) que l'interpolation des variables climatiques ne peut expliquer faute de stations météo en nombre suffisant dans ces massifs et de modèle climatique fonctionnant à cette échelle. Si l'on calcule le modèle en ne conservant que la première composante de la PLS, ces 6 variables sont significatives en même temps que les autres variables CG. Cela démontre la pertinence de ces variables et directions, même si certaines ont été par la suite éliminées du modèle final en raison de leur redondance relative avec l'ensemble des variables CG. L'indice de continentalité introduit comme variable dans un modèle PLS a un poids supérieur à toutes les autres variables (Tableau 3 et figure 8).

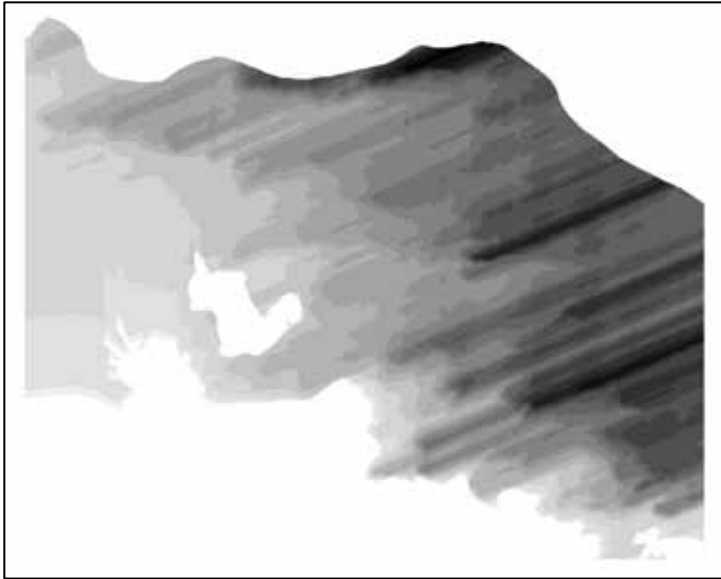


Tableau 3 : Coefficients des variables CG dans le calcul intégrant l'indice de continentalité (indcont) de la figure 8.

variable	coef des variables normées
alti	0.069699
pmoy (Log)	0.057079
pete (Log)	0.13254
tmoy	-0.13752
ikr (^2)	-0.29034
indcont	0.44077

Figure 8: Cartographie régionale de l'indice de continentalité défini par les seules variables géographiques. Les classes de cet indice suivent un gradient proche de celui de l'indice bioclimatique final. La direction 247° se montre ici très dominante.

#### 4.2.2 Variables TE

Dans un contexte où l'eau est le facteur déterminant de la potentialité du milieu pour la flore, la réserve utile en eau du sol apparaît comme un facteur clef du modèle. Ce facteur est une combinaison de plusieurs des variables TE utilisées : profondeur du sol (Tote), réserve liée à la texture (RU), pourcentage d'éléments grossiers (eg%). Son évaluation se heurte dans la pratique à plusieurs obstacles spécifiques dans notre zone d'étude. D'une part, en raison du type de roche mère dominant (roches carbonatées dures) et de la forte érosion des sols liée aux pratiques anciennes (Butzer, 2005), les horizons superficiels comprennent un fort taux d'éléments grossiers (Combes et al., 1970) : 57% en moyenne sur l'ensemble de l'échantillon et plus de 75% pour la moitié des placettes. Ce taux est variable d'un horizon à l'autre sur chaque placette, et pas toujours croissant avec la profondeur en raison de la présence fréquente en surface de colluvions hétérogènes et d'horizons pierreux liés à l'érosion. D'autre part ces éléments grossiers peuvent retenir de l'eau, en quantité très variable en fonction de leur nature, de leur degré d'altération et de microfissuration: de moins de 1% pour un calcaire très compact et peu fissuré à 10% ou plus pour un calcaire marneux altéré ou un tuf. Cette eau n'est pas toujours facilement disponible mais elle est restituée lentement donc durablement, et les racines de nombreuses plantes de ces milieux calcaires ont la capacité d'exploiter les micro-fissures de la roche. Enfin, la profondeur utile du sol sur ces types de roche n'est généralement pas mesurable avec précision. En raison de la fissuration profonde des bancs de roche, les racines des espèces ligneuses pérennes peuvent s'enfoncer dans le substrat et les poches d'altérite jusqu'à plus de 15 m de profondeur pour les arbres, mais aussi jusqu'à plus de 5 m pour les autres ligneux et 2 à 6 m pour les herbacées (Canadell et al., 1996). Cette pénétrabilité est également variable à l'échelle métrique et décimétrique, et des espèces pérennes peuvent trouver avec le temps des sites favorables latéralement à plusieurs mètres de leur base. Par ailleurs, la pierrosité du sol, bien qu'elle contribue à la réduction de la réserve utile, participe aussi à l'économie d'eau. D'une part en créant des ruptures dans la remontée capillaire de l'eau, d'autre part en faisant office, ce qui est fréquent, de paillage naturel en surface limitant l'évaporation.

Ces difficultés peuvent contribuer à expliquer que le poids des variables édaphiques soit en moyenne inférieur à celui des variables climatiques. Elles contribuent sans doute pour une majorité aux écarts les plus forts entre observation et prédiction par le modèle.

Nous avons testé au cours de l'étude la construction d'une variable synthétique qui combine 4 variables édaphiques pour rendre le modèle plus robuste : la profondeur du sol, la RU texturale, le



pourcentage d'éléments grossiers et la capacité de rétention en eau de ces éléments grossiers. Cette variable s'est avérée intéressante et performante, mais souffrait d'incertitudes. Sa formule figure en Annexe 4.

Nous n'avons pas trouvé de plantes indicatrices des milieux localement les plus décarbonatés ou des plus pauvres en carbonate de calcium (dolomie, grès faiblement calcaire, sables) en y étant particulièrement abondants : seuls le pin maritime et le pin sylvestre marquent régulièrement ces substrats, mais ils sont parfois aussi présents sur des sols fortement carbonatés (y compris le pin maritime!) et ne créent donc pas d'axe particulier dans l'AFC. Cette absence peut avoir deux explications :

- d'une part, les milieux faiblement carbonatés sont en Provence calcaire très minoritaires et dispersés par petites surfaces disjointes dans notre zone d'étude. Ils ne peuvent entretenir de fortes populations de plantes spécifiques, et les nombreuses et fréquentes perturbations passées ont sans doute nivelé leurs éventuelles particularités d'origine. L'absence de sources de graines à proximité n'a pas permis le retour de ces plantes spécifiques.
- d'autre part l'absence de significativité des variables liées au pH et au taux de calcaire actif montre que malgré une forte hétérogénéité des valeurs de ces variables, le bilan hydrique les écrase sans doute de son poids prédominant.

Dans l'arrière-pays plus lointain, on trouve des plantes indicatrices de milieux superficiellement décarbonatés même sur de faibles surfaces (Nouals et al., 1996) comme la callune (*Calluna vulgaris*). Mais ces zones, tout en étant méditerranéennes, sont beaucoup moins soumises à la sécheresse que notre zone d'étude, et comprennent de plus vastes étendues de milieux acides, pouvant entretenir des populations importantes de plantes spécifiques.

#### 4.2.3 Poids relatif des variables CG et TE

La calibration du modèle en deux parties séparées (basse Provence et arrière-pays) apporte des informations intéressantes sur l'équilibre des variables CG et TE. Le poids moindre des variables CG sur les domaines séparés s'explique par leur moindre amplitude sur chacun de ces domaines, relativement aux variables TE dont le plan d'échantillonnage a équilibré les classes dans toutes les parties de la zone d'étude.

Globalement, le poids des variables CG décroît dans l'arrière-pays, par rapport aux variables TE. On peut interpréter ce résultat comme une confirmation du poids du bilan hydrique dans la composition de la végétation. En basse Provence, où le bilan hydrique pluvio-thermique est très défavorable, la moindre amélioration de ce bilan se traduit par une amélioration significative de l'indice floristique. L'eau manque dans le sol même là où les conditions édaphiques et topographiques sont favorables, car ces conditions locales ne peuvent compenser que partiellement le déficit global. Le nombre de mois sec est fréquemment important même dans les fonds des thalwegs et sur les anciennes terrasses de culture avec des sols profonds. De ce fait, une forte variation des conditions stationnelles n'induit qu'une variation faible de coordonnées dans le sens du gradient topoédaphique. Au contraire dans l'arrière-pays, le déficit hydrique global est moindre. Les conditions locales peuvent jouer un rôle plus important et compenser intégralement les déficits globaux. C'est pourquoi le nuage de point s'élargit dans le sens du gradient topoédaphique au fur et à mesure que l'on remonte le gradient climatique. Cet élargissement contribue à l'effet d'arche observé dans le nuage de point.

### 4.3 Sensibilité du modèle aux changements climatique et son intérêt pour évaluer ces changements

#### 4.3.1 A l'échelle régionale

Aux frontières de la zone d'étude, et dans les situations extrêmes de bilan hydrique, se trouvent des espèces en limite supérieure ou inférieure de leur aire, de ce fait présentes dans peu de placettes. Ces espèces, les plus mésophiles d'un côté et les plus xérophiles et thermophiles de l'autre, sont les premières à disparaître quand on accroît la limite du nombre d'occurrences nécessaires pour la prise en compte d'une espèce dans les calculs. Il est logique que, dans les tests de robustesse du modèle, les placettes les plus extrêmes en termes de bilan hydrique soient les plus sensibles à la disparition des espèces peu abondantes et se rapprochent plus du centre du nuage de points, proportionnellement à

leur distance à ce centre. Les placettes du centre du nuage contiennent moins de plantes rares à l'échelle de la zone d'étude, et ces plantes disparaissent indifféremment du côté positif ou négatif de l'axe. En cas de réchauffement climatique, les disparitions d'espèces seraient polarisées, disparaissant toutes du même côté positif de l'axe, ce qui devrait entraîner un déplacement général des placettes vers son côté négatif en réduisant la valeur de leur indice floristique. De plus, ce changement devrait logiquement faire apparaître des plantes nouvelles du côté négatif de cet axe ce qui accentuerait la réduction de l'indice floristique.

La structure de notre modèle permet d'évaluer la relation entre changement climatique et variations de la composition floristique.

En faisant ajoutant ou supprimant de façon contrôlée un nombre donné de plantes aux limites de la distribution de la flore de certaines placettes, et en introduisant ces placettes en élément supplémentaire dans l'AFC d'origine, on peut évaluer leur déplacement sur l'axe 1, et donc tester la sensibilité de l'analyse aux modifications de la flore. On peut aussi rechercher les fluctuations des variables climatiques (pluies et température) qui produisent par calcul du modèle la même variation de coordonnées des placettes sur cet axe 1. Ce point est traité en détail dans la deuxième partie de la thèse. De la même façon, on peut comparer les variations observées de climat et de flore entre deux inventaires successifs de nos placettes.

On peut cependant penser que l'inertie naturelle du système est assez forte: d'une part les espèces présentes ne disparaissent pas toujours rapidement même quand les conditions ne leur sont plus vraiment favorables, à cause de leur capacité d'adaptation (Jump et al., 2006), de survie à partir de refuges (Petit et al., 2005) et de reproduction lors d'années favorables; d'autre part les espèces qui sont adaptées aux nouvelles conditions peuvent ne pas apparaître aussi facilement dans le paysage, ne serait-ce que parce qu'elles ne sont pas forcément présentes initialement dans les environs, ou à cause de la compétition avec les espèces déjà présentes et adaptées (Arora et al., 2006; van der Werf et al., 2003).

Mais le changement climatique n'est pas que progressif. Il se fait aussi au gré d'événements climatiques exceptionnels comme des séries d'années sèches ou chaudes (Liang et al., 2006) et des canicules comme 2003 (Jolly et al., 2005; Zaitchik et al., 2006) qui ont des conséquences directes et différées importantes. Ainsi, chaque année de 2003 à 2006, le déficit annuel de pluie dans notre zone d'étude a été de 20 à 40% et le déficit de pluies de printemps de 40 à 60%. Dans la région de la Sainte-Baume à l'est de la zone d'étude, sur les 9 dernières années, la température a augmenté de 1.4°C en moyenne annuelle mais de 2°C sur les 4 mois chauds (mai-août), avec un pic à +3°C pour le mois de juin (Vennetier et al., 2005a). Ces à-coups peuvent faire évoluer la flore de façon brutale en provoquant des mortalités plus ou moins généralisées des essences les plus sensibles de la canopée ou du sous-bois que le changement progressif du climat moyen avait déjà fragilisé (Martinez-Vilalta et al., 2002) (Rebetez et al., 2004). Ces disparitions ou affaiblissements favorisent par contre-coup l'expansion des espèces les plus xérophiles. La fréquence de tels événements violents et de périodes d'instabilité climatique est susceptible de s'accroître dans le futur (Meehl et al., 2004; Schar et al., 2004), et de jouer un rôle clef dans l'évolution de la flore. Notre approche globale sur l'ensemble de la flore a l'avantage de lisser ces accidents sur le moyen terme en évitant la réaction particulière qu'on pourrait observer en se focalisant sur quelques espèces qui se révéleraient particulièrement sensibles.

Ces événements peuvent toucher de façon tout aussi importante l'ensemble des milieux quel que soit leur niveau de bilan hydrique et d'altitude (Vennetier et al., 2007b). Dans les zones les plus sèches, les plantes sont habituées et adaptées à des conditions difficiles, mais ces conditions deviennent extrêmes en cas d'accident particulier et peuvent dépasser des seuils létaux. Dans les zones les plus fraîches et humide (au sens des variables CG ou des variables TE) les conditions sont moins extrêmes, mais les plantes ne sont pas habituées ni adaptées au niveau de stress qui se produit alors.

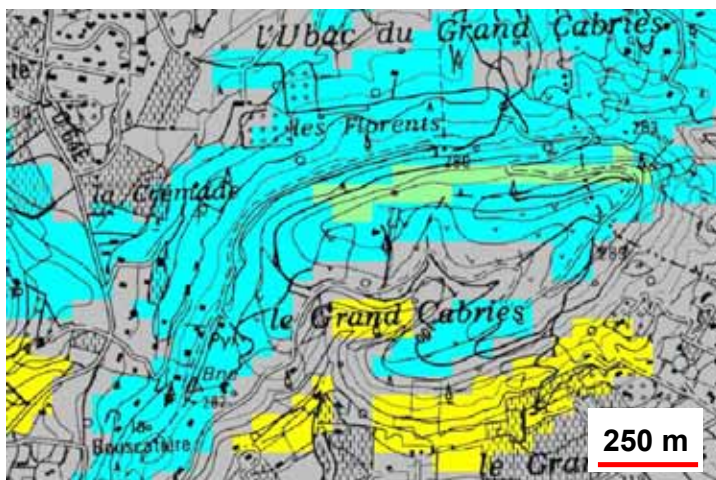
Un rééchantillonnage de nos placettes sur les moyen et long termes sera le meilleur moyen de vérifier la capacité du modèle à prédire les changements de la flore à différentes échelles, la robustesse du couplage entre les variables globales et locales, et la capacité de résistance et d'inertie de l'écosystème face au changement.

#### 4.3.2 A l'échelle locale

Le modèle intègre la compensation positive ou négative entre les deux composantes CG et TE du bilan hydrique. La première permet de cartographier la répartition des microclimats locaux avec un pas de 50m. En intégrant dans le modèle de nouvelles données issues des scénarios de changement climatique, l'indice global  $Ib\_CG$  permet de visualiser et cartographier l'impact potentiel de ces changements. Les classes choisies pour la Figure 7 sont arbitraires et peuvent être adaptées pour mettre en évidence les spécificités de sites particuliers. On peut scinder ou regrouper ces classes et modifier leurs limites pour les faire coïncider avec les limites observées d'une espèce ou d'une réserve naturelle par exemple. Ainsi dans la Figure 7, la classe d'indice la plus élevée correspond à l'aire observée du pin sylvestre.

En se basant sur la seule composante CG du modèle, les paysages de la zone d'étude apparaissent déjà comme un patchwork de différents niveaux de bilan hydrique à une échelle très fine ( ). Le contraste entre les deux versants d'un petit relief correspond à 4 classes sur les 9 de la carte régionale. Si l'on ajoute la composante TE, on ne peut qu'accroître la variabilité de cette mosaïque: chaque classe de l'indice  $Ib\_CG$  étant susceptible de comprendre plusieurs classes très contrastées de l'indice  $Ib\_TE$ . Avec l'addition des deux composantes du modèle, on peut noter à quelques dizaines ou centaines de mètres de distance des stations présentant des écarts correspondant à 5 ou 6 classes de l'indice  $Ib\_CG$  pour l'expression de la flore.

Les limites des enveloppes bioclimatiques sont donc très irrégulières et fragmentées : de nombreuses enclaves de microclimat thermo ou méso-méditerranéen existent très loin dans l'enveloppe globale du supraméditerranéen et vice-versa. Les plantes des milieux très chauds et secs, susceptibles de remplacer les plantes moins thermophiles en cas de réchauffement climatique marqué, sont déjà dispersées dans le paysage d'arrière-pays et prêtes à se disséminer à partir de ces bases avancées. A



l'opposé, de nombreux pôles microclimatiques et édaphiques frais et humides existent dans les paysages de basse altitude et à proximité de la mer. Ils devraient permettre aux espèces plus mésophiles de se maintenir malgré le réchauffement climatique au delà de la limite moyenne de leur aire, même si la fragmentation de leur population peut limiter leur capacité de survie (Jump et al., 2006).

Figure 9 : détail de la carte des classes de l'indice  $Ib\_CG$  à l'échelle d'un petit relief local.

La notion de niche telle que redéfinie par Chase and Leibolt, (2003) permet d'intégrer les phénomènes d'évolution écologique à travers différentes échelles d'organisation. Quelques modèles ont tenté de prédire les assemblages d'espèces en couplant variables globales et locales (Franklin, 2002). Mais notre travail est le seul à descendre le niveau de ce couplage à une échelle très locale en faisant le lien avec la structure paysagère. D'ailleurs, c'est le seul modèle dans lequel la structure topographique du paysage est intégrée sous forme de variables, de façon à automatiser l'analyse par SIG à cette échelle.

Si l'on sait cartographier de façon assez fiable la répartition de la variable décrivant la topographie générale (topG) dans le paysage, on peut faire basculer cette variable dans le groupe des variables CG. Cela permettrait une approche encore plus fine de la structure spatiale des niches écologiques par cartographie automatique de l'indice  $Ib\_CG$ . C'est une amélioration du modèle à envisager pour le futur. Simuler les variables édaphiques est aussi possible en combinant des modèles existant de répartition des sols dans le paysage (Gessler et al., 1995; Scull et al., 2003) et des validations et

calibrations locales (Lagacherie et al., 1995). C'est donc potentiellement une grande partie du modèle dont la cartographie pourrait être automatisée, pour une approche précise des niches écologiques et de l'analyse spatiale de leur évolution future. En caractérisant la niche écologique des principales espèces ou groupes d'espèces par une combinaison des nos deux composantes du bilan hydrique, on peut contribuer à l'évaluation de la dispersion actuelle et future de ces espèces dans le paysage, et donc à l'évaluation de l'impact du changement climatique sur la biodiversité ; la résolution spatiale de notre modèle est en effet supérieure à la distance moyenne ou maximale de dispersion de la majorité des espèces végétales (Clark et al., 1999). C'est un des objectifs et des originalités de ce modèle. De plus, le fait de pouvoir intégrer plusieurs échelles permet d'aborder l'impact du changement climatique aussi bien à l'échelle de l'espèce que des métacommunautés (Leibold et al., 2004).

#### **4.4 Perturbations de la flore non prises en compte dans l'échantillonnage**

Il est démontré que, depuis quelques décennies, les dépôts de pollution azotée atmosphérique ont provoqué des modifications de la flore à travers l'eutrophisation du milieu, l'acidification ou l'accroissement du rapport C/N (Bobbink et al., 1998; Fischer, 1998). Cela pourrait créer un biais dans notre modèle.

Cependant, la zone d'étude fait partie des régions peu touchées par ces dépôts, avec entre 1.2 et 4 kg d'ammonium et 1.6 à 3 kg de nitrates par hectare et par an, pour respectivement 1 à 14 kg et 1.5 à 10.5 kg sur la France (Croisé et al., 2002), et 30 à 50 kg/ha/an au total dans les régions européennes les plus touchées (ICP-Forests, 1997). Même si les valeurs locales sont tirées de calculs géostatistiques et d'interpolations, donc peu précises, elles sont confortées par une analyse géographique : (i) les principaux sites industriels, grandes villes et grands axes routiers qui contribuent majoritairement aux pollutions azotées sont situés à proximité de la mer au sud, alors que le vent dominant vient presque toujours du nord ;(ii) les zones agricoles et d'élevage qui contribuent aux apports de nitrates sont proportionnellement peu développées dans la zone d'étude et ses alentours comparativement à d'autres régions ; (iii) la région étant très ventée, les pollutions sont diluées, et s'il devait y avoir un effet de ces dépôts azotés, ils seraient relativement homogènes et ne remettraient pas en cause la domination du bilan hydrique sur la composition floristique ; (iiii) les dépôts azotés sont assez fortement corrélés à la pluviométrie et au nombre de jours de pluie par an, et notre zone se situe parmi les moins arrosées en France.

De plus, les sols de la zone d'étude ne sont que rarement carencés en azote, ce qui limite l'effet potentiel de faibles dépôts. Or les dépôts azotés agissent en synergie avec les autres facteurs du changement global (CO<sub>2</sub> et température), mais principalement lorsqu'ils comblent une carence préexistante (Bontemps, 2006). Symétriquement, l'accroissement de température ou du taux de CO<sub>2</sub> ne joue significativement que lorsque la nutrition (notamment azotée) ne souffre pas de carence ou quand elle est améliorée par fertilisation (Nowak et al., 2004).

Au niveau de la perturbation, on estime que notre flore n'est pas réellement en équilibre avec le milieu dans la mesure où 95% du territoire était soumis à des pratiques intensives d'utilisation au moins jusqu'au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle : surpâturage, ramassage du bois mort et des litières, récolte des mousses et de nombreuses espèces du sous-bois, écobuages réguliers pour le renouvellement et le maintien des herbacées pour l'élevage, surexploitation des feuillus pour le bois de feu et le charbon. Mais on peut considérer que la végétation méditerranéenne étant forgée par plusieurs milliers d'années de telles pratiques (Blondel et al., 1999; Pons, 1981), elle est relativement en équilibre avec ces perturbations. D'autre part, notre échantillon est à un niveau relativement homogène de la dynamique forestière, et le temps écoulé depuis la dernière perturbation a été suffisant pour permettre au bilan hydrique de s'exprimer pour diriger cette dynamique. Le fait que les plus vieux taillis de chêne pur, classés comme forêt depuis beaucoup plus longtemps que la moyenne de notre échantillon, soient ressortis dans l'analyse comme la seule variable significative de structure de la végétation montre que la dynamique forestière peut quand même jouer à long terme un rôle dans la composition floristique (Tatoni et al., 1994a).

#### **4.5 Autres usages possibles du modèle**

Sur une zone où la végétation n'est pas en équilibre avec le milieu (incendie, déprise agricole récente, urbanisation, ...) les indices abiotiques développés dans cette étude permettent d'évaluer le bilan hydrique et donc sa végétation potentielle. On peut placer dans le même repère le point représentant l'état actuel de la végétation d'un site, et le point représentant son état potentiel en les introduisant comme individu supplémentaire dans l'AFC. Il est ainsi possible de comparer la situation actuelle d'un site perturbé ou en évolution et son état potentiel à moyen terme. Cela permet de savoir si la végétation actuelle est loin ou non d'avoir atteint un état de relatif équilibre. Si l'on dispose d'un suivi diachronique sur un nombre suffisant d'années, on peut évaluer la trajectoire d'un site après perturbation dans son retour à l'équilibre.

Avec un réchauffement climatique important, la multiplication des incendies et l'accroissement de leur intensité risquent d'être, pour l'évolution de la végétation, des facteurs encore plus forts que le changement climatique lui-même et s'y ajoutant (Cary et al., 2006). A une échelle régionale, le modèle apporte une réponse intéressante à l'évaluation de ce risque, qui est d'autant plus important que le bilan hydrique global est faible. Dans la Figure 7 les zones à fort stress hydrique, correspondant aux 6 classes les plus basses, se superposent très bien à la « zone rouge » actuelle de risque maximal. La simulation du changement climatique sur cette carte permet de cartographier son évolution spatiale. Les deux indices  $Ib_{CG}$  et  $Ib_{TE}$  peuvent être utilisés comme des entrées dans les travaux qui s'intéressent à la modélisation du risque d'incendie.

## 5 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude a permis la mise au point d'un nouveau modèle bioclimatique adapté au contexte méditerranéen. La méthode s'appuie sur l'analyse de la flore pour calibrer un modèle abiotique qui travaille de façon intégrée à plusieurs échelles emboîtées :

➤ sur la base de variables régionalisées essentiellement géographiques et climatiques, il permet la cartographie automatique à l'échelle régionale d'un indice bioclimatique global, fortement corrélé au bilan hydrique. Cette cartographie peut être détaillée en restant fiable à des échelles beaucoup plus fines (précision d'ordre hectométrique).

➤ une deuxième partie du modèle calcule un indice de bilan hydrique local à partir des principales variables topographiques et édaphiques, permettant d'ajuster l'indice global à l'échelle locale (précision d'ordre décimétrique).

Par construction, les deux parties du modèle sont totalement intégrées, et leur interaction est prise en compte.

L'eau étant le principal facteur limitant pour la végétation en région méditerranéenne, ces indices expliquent une grande partie des variations observées dans la composition de la végétation. Cela conforte l'hypothèse posée au départ, même si, au sein des variables climatiques, les rôles respectifs de la température et de la pluie ne peuvent être clairement dissociés.

Notre modèle est apparenté aux modèles statistiques (Guisan et al., 2002) dont les objectifs sont de proposer des bases mathématiques pour l'interprétation des relations écologiques observées ou supposées par les modèles généraux : pertinence, qualité et significativité statistique des ajustements, décomposition du rôle et de la force respectifs des variables explicatives dans le modèle. Notre modèle joue parfaitement ce rôle, en hiérarchisant les variables, en vérifiant la robustesse des relations établies, et en contribuant à la compréhension des interactions entre variables globales et variables locales.

Basé sur une analyse de la composition floristique globale des sites étudiés, ce modèle n'a pas d'équivalent actuel en termes de fonctionnement, d'échelles de travail et de capacité opérationnelle. En intégrant directement et précisément les variables topographiques, ce qui est rare au niveau des modèles bioclimatiques actuels, il permet d'analyser finement la structure des paysages. Cela lui ouvre de nombreux débouchés potentiels, notamment dans l'évaluation de l'impact du changement climatique ou le suivi de dynamiques végétales. Ces potentialités doivent être évaluées par des tests de sensibilité qui sont présentés dans la deuxième partie de la thèse. Il sera aussi primordial de réinventorier les placettes initiales du projet pour chercher une correspondance entre le changement climatique observé depuis 10 ans et les changements de flore observés s'il y en a.

Le modèle a aussi des applications pratiques : choix de sites comparables ou contrastés, même à distance, pour des protocoles expérimentaux (Vennetier et al., 2005b; Vila et al., 2003), évaluation de sites pour les placer dans le contexte régional et évaluation de l'évolution de leur productivité (Guiot et al., 2007a), utilisation en cartographie de stations, préparation des aménagements forestiers et évaluation des potentialités forestières (Ripert et al., 2005b; Vennetier et al., 2001; Vennetier et al., 2003). Le dernier point est traité dans la troisième partie de la thèse et détaillé en Annexe 13.

L'extension de la méthode à toute la zone méditerranéenne française est envisageable, et au delà son extension à toute zone méditerranéenne où on trouve encore un minimum de forêts en état correct de conservation.

*Note de l'auteur post-soutenance: ce chapitre de thèse a été publié après la soutenance sous forme d'article scientifique :*

*Vennetier Michel, Ripert Christian, Maille Eric, Blanc Laurence, Torre Frank, Roche Philip, Tatoni Thierry, Brun Jean-Jacques - 2008. A new bioclimatic model calibrated with flora for Mediterranean forested areas. Annals of Forest Science 65 (711).*

*Cet article est annexé à la thèse.*

## B – DEUXIEME PARTIE : EVALUATION DE L'INFLUENCE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA FLORE

Dépérissements généralisés ou partiels sur les zones rocheuses, et parfois sur des bons sols, éclaircissement des houppiers de pins, microphyllie des chênes, biomasse morte s'accumulant en sous bois, ...

Le changement climatique a durement frappé la Provence de 2003 à 2007.

*Photos Vennetier M.*



## 6 CONTEXTE ET OBJECTIFS

Avec le réchauffement climatique, la flore est susceptible de varier de deux façons au sein des écosystèmes, et donc de nos placettes : par apparition et disparition de plantes (Bakkenes et al., 2002), mais aussi de façon plus subtile par des variations de l'abondance-dominance des plantes déjà présentes, les plantes mésophiles perdant du terrain sur les plus xérophiles à l'échelle locale. Cette tendance pourrait être renforcée par l'affaiblissement de l'étage dominant des arbres dont la surface foliaire, donc la densité du couvert, diminue en cas de sécheresse prononcée ou prolongée (Guiot et al., 2007a; Vennetier et al., 2007b), et peut même en large partie disparaître par mortalité (Bigler et al., 2006; Breshears et al., 2005; Liang et al., 2003; Rebetez et al., 2004) : ces modifications de couvert rendent le microclimat au niveau du sol plus lumineux, plus chaud et plus sec.

De nombreux modèles ont été utilisés pour tester ces modifications potentielles de la flore et de la biodiversité (Botkin et al., 2007; Hansen et al., 2001; Thuiller, 2003), que ce soit le déplacement des aires potentielles ou réelles de répartition, des enveloppes bioclimatiques et des niches, par espèce (Heikkinen et al., 2006; Thuiller et al., 2005) ou pour des groupes d'espèces (Gaucherel et al., 2007). La résolution spatiale de ces modèles est assez faible, les principaux résultats étant obtenus à l'échelle de pays (Badeau et al., 2004; Chuine et al., 2001) ou de continents ou de biomes (Malcolm et al., 2006) plus rarement à l'échelle régionale (Gaucherel et al., 2007), et avec des incertitudes et différences importantes (Hampe, 2004; Thuiller, 2003, , 2004) : soit en fonction des choix de paramétrisation de chaque modèle, soit entre modèles, soit en fonction de la précision spatiale ou temporelle des paramètres du modèle (Morin et al., 2005).

Notre modèle comble potentiellement un vide en permettant une évaluation des variations de la flore à l'échelle très locale (Botkin et al., 2007), tout en prenant en compte l'interaction entre variables globales et variables locales, et donc en permettant une généralisation au moins à l'échelle des milieux méditerranéens.

Pour valider ce potentiel, il était nécessaire de tester d'abord la sensibilité du modèle aux variations de la flore : c'est-à-dire dans quelle mesure des modifications orientées de la flore, imitant l'impact potentiel du changement climatique, faisait varier l'indice floristique des placettes. On a vu dans la première partie de la thèse que l'élimination progressive d'une proportion importante des plantes ne modifiait pas leur position relative, lorsque cette élimination n'était pas polarisée. Le modèle est aussi insensible au type de codage de la flore (abondance-dominance ou présence-absence) dans le cadre d'un recodage d'ensemble, où les modifications touchent indifféremment le côté positif et négatif de la flore de chaque placette. Mais le turn-over des plantes dans le cadre du changement climatique sera forcément orienté, avec réduction relative des plantes peu résistantes à la chaleur et la sécheresse, et éventuellement accroissement des plantes thermo-xérophiles. L'AFC initiale a toutes les chances d'être sensible à ces variations orientées de présence ou d'abondance des plantes, qui sont ici mathématiquement assimilées à des variations de proportions de classes dans l'analyse d'un tableau de contingences, avec des variables qualitatives (Escofier et al., 1998).

D'un autre côté, il était aussi nécessaire de tester la sensibilité des indices bioclimatiques calculés par le modèle aux variations des paramètres climatiques. Il existe deux limitations à cet usage du modèle initial, liées aux variables utilisées et à la variabilité climatique au sein de la zone d'étude (Figure 10) :

- d'une part, l'utilisation des variables géographiques absorbe une partie de la variabilité climatique. On peut admettre que dans les limites d'un changement qui ne dépasse pas la moitié de la variabilité existante au sein de chacune de nos deux principales régions bioclimatique (2 à 2.5°C et 150 à 200 mm), la relation entre climat et variables géographiques reste inchangée. Depuis le début du XX<sup>e</sup> siècle, la température s'est élevée de près de 2°C dans la zone d'étude en moyenne trentennale, sans que les gradients géographiques de température et de pluie changent significativement. On ne peut pas garantir qu'au-delà de cette limite, ces relations ne changent pas fondamentalement.



- d'autre part, la forte différence entre la température moyenne en basse Provence et arrière-pays et celle des placettes les plus chaudes inventoriées dans la frange côtière thermo-méditerranéenne permet d'appliquer à la plus grande partie des placettes (respectivement 93 et 81%) un réchauffement de 1 à 2°C sans sortir de la plage des valeurs de calibration du modèle, mais on ne peut pas aller au-delà.

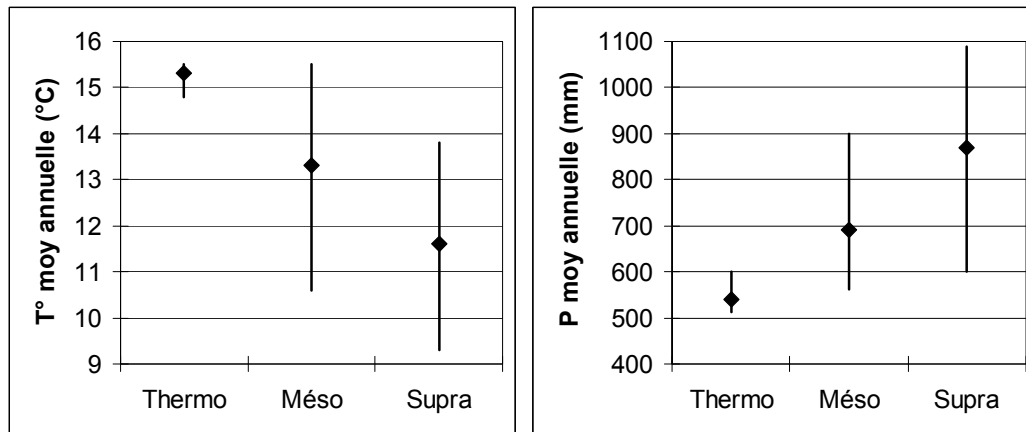
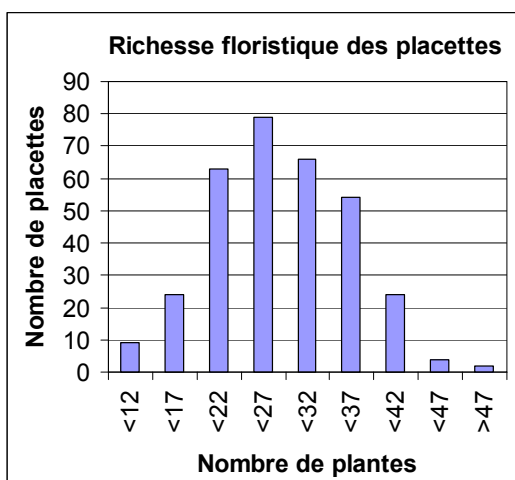


Figure 10 : Variabilité des pluies et températures dans les sous-domaines biogéographiques de la zone d'étude. Les barres verticales représentent l'amplitude totale des variables. Source Météo-France, période 1961-1998. Base de données, compilation et corrections par Panini et al. (1999).

Les précautions ci-dessus étant respectées, l'objectif de ce travail était de mettre en relation les variations de paramètres climatiques et les variations de flore aboutissant à des déplacements identiques des placettes dans le plan de l'AFC : variations comparées de l'indice floristique (If) et de l'indice bioclimatiques (Ib). En raison de la bonne corrélation entre If et Ib ( $r^2 > 80\%$ ), la correspondance de ces déplacements pourrait être interprétée comme une relation potentielle de cause à effet entre changement climatique et transformation de la flore. La structure et le fonctionnement de notre modèle permettraient ainsi de simuler et quantifier cet effet.

## 7 MATERIEL ET METHODES

Nous sommes repartis de l'AFC de base sur la flore inventoriée en 1996-98 pour obtenir les coordonnées sur l'axe 1 des plantes et des placettes. Nous avons trié le fichier, comprenant en ligne les 325 placettes et en colonne les 192 plantes présentes au moins trois fois, dans l'ordre croissant des



coordonnées des plantes sur l'axe 1. Les placettes comprennent de 8 à 53 plantes avec une moyenne de 25 et un écart-type de 7.8. La distribution de ce nombre de plantes est assimilable à une loi normale au seuil de 5% comme le montre la Figure 11 (test de Shapiro-Wilks  $W=0.11$  et test de Kolmogorov-Smirnov  $p=0.27$ ). La valeur moyenne pourra donc être prise comme référence.

Figure 11 : Histogramme des classes de nombre de plantes par placette

### 7.1 Sensibilité de l'analyse de base aux variations de flore

Nous sommes partis de l'hypothèse que le changement climatique éliminerait prioritairement les plantes les plus intolérantes à la sécheresse et à la chaleur, donc celles qui ont les coordonnées les plus élevées sur l'axe 1. A l'inverse, les plantes les plus xérophiles et thermophiles, donc celles qui ont les coordonnées minimales sur l'axe 1, devraient se renforcer, soit par l'accroissement de leur coefficient d'abondance-dominance, soit par apparition dans des placettes d'où elles étaient absentes.

A l'aide d'une macro-commande spécialement écrite pour cet usage, nous avons éliminé successivement la première, la deuxième puis la troisième plante de coordonnées les plus élevées sur l'axe 1 pour chaque placette. Nous avons obtenu ainsi 3 nouveaux fichiers, où les placettes modifiées peuvent être assimilées à de nouvelles observations.

L'apparition de plantes xérophiles a été testée de la même façon. La transformation du fichier est plus difficile car lorsque l'une des 2 ou 3 plantes de rangs minimaux sur l'axe 1 sont présentes, il est impossible d'ajouter une plante de rang inférieur : l'introduction de nouvelles plantes est mathématiquement incompatible avec l'utilisation des nouvelles observations dans l'AFC initiale. Il faut donc dans ce cas utiliser des plantes existantes de rang immédiatement supérieur (Figure 12). Lorsque la première plante présente (coefficient d'abondance-dominance non nul) était dans la 4<sup>ème</sup> colonne ou plus, nous avons utilisé pour les plantes devant "apparaître" les colonnes immédiatement à gauche de celle-ci : dans la plus proche (coordonnée la plus élevée) avec code 2, dans la ou les plus lointaines avec code 1 (cas 1 de la Figure 12). Pour les lignes où la première plante présente était dans l'une des trois premières colonnes de gauche, nous avons rajouté des coefficients positifs aux plantes des 2 ou trois premières colonnes vides en partant de la gauche, avec là encore le code 2 pour celle de coordonnée la plus élevée et le code 1 pour les plus lointaines négativement sur l'axe 1 (deux exemples du cas 2 dans la Figure 12).

Le même travail a été réalisé en modifiant les coefficients d'abondance-dominance des plantes. Les coefficients des deux (respectivement trois) plantes ayant les coordonnées maximales ont été réduits d'une unité. Lorsqu'une plante a un coefficient de 1, cela revient à l'éliminer (427 cas sur les 325 placettes). A l'inverse les coefficients des deux (respectivement trois) plantes de coordonnées minimales ont été augmentés d'une unité. Bien que le coefficient maximal réel soit parfois dépassé d'une unité dans cette opération (code 7 dans 11 cas), le calcul n'est pas faussé, car l'ajout d'une unité dans un tableau de contingence a mathématiquement un effet à peu près similaire quelle que soit la valeur initiale. La question se pose de la même façon pour la réduction de 1 à 0 du coefficient de plantes côté positif. Nous avons pris le soin de vérifier que cette suppression n'avait pas d'effet

supérieur à la réduction de 1 unité en faisant un calcul ou les codes 1 étaient remplacés par 0.01, ce qui revenait à enlever une unité mathématiquement au poids à ces plantes mais sans les faire totalement disparaître.

Avant	Plante 1	Plante 2	Plante 3	Plante 4	Plante 5	Plante 6	Plante 7
Cas 1	0	0	0	0	1	0	3
Cas 2	0	2	0	0	3	1	0
Cas 2	2	1	0	0	2	0	3
Après	Plante 1	Plante 2	Plante 3	Plante 4	Plante 5	Plante 6	Plante 7
Cas 1	0	1	1	2	1	0	3
Cas 2	1	2	1	2	3	1	0
Cas 2	2	1	1	1	2	2	3

Figure 12 : Simulation de l'apparition de plantes xéro-thermophiles dans les placettes côté négatif de l'axe 1. Les plantes observées sont en bleu clair, celles qui apparaissent sont en saumon et jaune. Trois premières lignes en haut = situation actuelle ; trois lignes du bas = situation simulée. Dans le cas 1, les plantes "ajoutées" sont de rang inférieur à la dernière plante de la placette réelle. Dans le cas 2 (deux exemples), on utilise les 3 plantes absentes des rangs les plus bas.

Les placettes modifiées par ajout ou suppression de plantes ou par la modification des coefficients d'abondance-dominance, considérées comme des nouvelles observations, ont été introduites en éléments supplémentaires dans l'AFC d'origine. A l'aide de leurs nouvelles coordonnées, nous avons pu mesurer sur l'axe 1 de l'AFC le déplacement de chacune des placettes, le déplacement du centre de gravité de l'ensemble des placettes et la variabilité de ces déplacements. Le déplacement d'une placette sur l'axe 1 correspond à une modification de son indice floristique (If). Pour comparer objectivement les déplacements correspondant aux différents niveaux de modification floristique et les confronter aux déplacements induits par les changements climatiques simulés (paragraphe suivant), nous avons recherché l'intervalle de confiance de la moyenne de ces déplacements à l'aide d'une validation croisée. Pour celle-ci, nous avons procédé à 3000 tirages au sort aléatoires sans remise de placettes par lots de 10% du total (soit 36 placettes par lot). L'intervalle de confiance des valeurs calculées sur notre échantillon est égal à la moyenne des 3000 tirages plus ou moins deux écart-type de ces 3000 tirages.

Trois autres paramètres ont été testés :

- a - Nous avons cherché s'il existait une relation entre le nombre de plantes initialement présentes dans une placette et l'importance du déplacement de cette placette sur l'axe1, ce qui pourrait biaiser l'interprétation des résultats.
- b - L'élimination d'une plante ayant un fort coefficient d'abondance dominance a aussi mathématiquement un impact plus fort que l'élimination d'une plante de faible coefficient, et il fallait le mesurer.
- c - Nous avons quantifié la relation entre la coordonnée des placettes sur l'axe 1 et leur sensibilité aux modifications de la flore. En effet, le nuage de points étant moins dense aux extrémités des axes, les écarts de coordonnées entre plantes y sont plus importants que la moyenne (Figure 13). Les modifications de flore appliquées aux extrémités du nuage ont donc des chances d'avoir plus de poids que celles appliquées au centre de celui-ci.

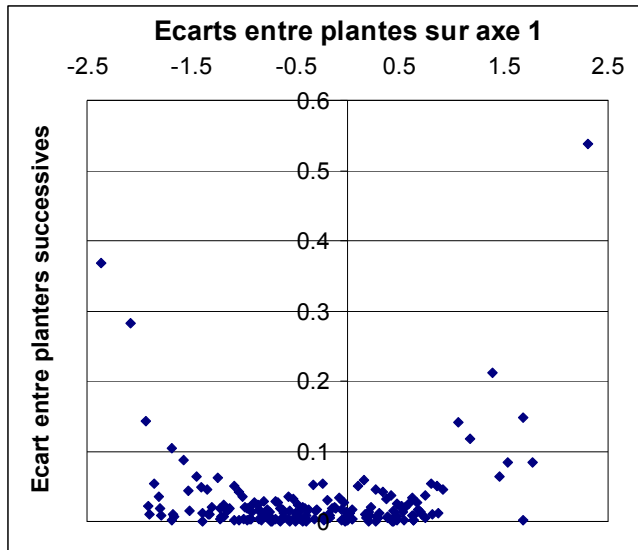


Figure 13 : Variabilité de la distance entre plantes successives en fonction de leur position sur l'axe 1. Plus l'on s'éloigne en abscisse du centre du nuage, plus la distance moyenne entre plante augmente

Nous avons testé les effets des paramètres ci-dessus sur notre jeu de données pris en globalité. Mais pour mesurer des effets plus précisément, indépendamment de la variabilité forte de notre échantillon, nous avons créé des placettes fictives basées sur le tableau réel des plantes, mais ayant des caractéristiques parfaitement contrôlées et permettant de tester spécifiquement chacun de ces effets dans notre AFC (Tableau 5).

Les placettes réelles de notre échantillon ont

de 8 à 53 plantes avec une moyenne de 25. D'autre part, l'amplitude de la flore de chaque placette en termes de rang et de coordonnées des plantes sur l'axe 1 est donnée dans le Tableau 4. Une description détaillée de l'échantillon pour ces paramètres figure en Annexe 15.

Tableau 4 : amplitude sur l'axe 1 des plantes observées pour chaque placette

	Rang plantes	% de l'amplitude des rangs	Coordonnées plantes	% de l'amplitude des coordonnées
Nombre total de plantes	192	100%	5.04	100%
Amplitude min des plantes par placette	52	27.1%	0.73	14.5%
Amplitude max des plantes par placette	183	95.3%	3.45	68.5%
Amplitude moy des plantes par placette	125	65.0%	1.86	36.9%

Quelques placettes ont une flore qui couvre la quasi-totalité de la variabilité de la zone d'étude. En moyenne, une placette comprend des plantes qui s'étendent sur un peu plus du tiers de l'amplitude total du nuage de point sur l'axe 1 et sur 64% de l'amplitude des rangs. Elle possède donc des espèces assez contrastées en termes d'adaptation à la chaleur et à la sécheresse.

C'est sur ces chiffres que s'appuie le tableau des placettes fictives (Tableau 5), qui couvrent tout le champ des variations des placettes réelles. Il comprend une placette de 25 plantes sur une amplitude de rangs de 125 qui correspond à la moyenne de notre échantillon.

n°	Nb plantes	Amplitude (rang plantes)
1	10	36
2	25	36
3	25	60
4	25	100
5	50	100
6	50	150
7	25	125

Tableau 5 : placettes fictives de base

Ces placettes fictives sont créées dans le tableau de plantes de l'AFC initiale pour pouvoir être injectées comme éléments supplémentaires dans ce tableau. On met systématiquement un coefficient d'abondance-dominance de 1 à la plante extrême de chaque côté et 2 à la deuxième vers l'intérieur qui est accolée à la première. Les autres plantes sont positionnées en remplissant l'amplitude choisie, avec une densité un peu plus forte et des coefficients d'abondance-dominance en moyenne supérieurs au

centre de l'intervalle. Les coefficients sont modulés pour que leur moyenne par placette soit égale (à 0.1 près) à la moyenne de notre échantillon (2.09), de façon à ce que l'inertie mathématique de ces placettes vis-à-vis des changements appliqués soit identique à celle de l'échantillon réel. Une illustration des placettes fictives est donnée en Annexe 15.

Ces placettes fictives sont ensuite déclinées de plusieurs façons (cf. tableau complet des placettes fictives en Annexe 15):

- avec ou sans les deux premières plantes de coordonnées les plus faibles sur l'axe 1. Ces plantes ont des coordonnées assez lointaines par rapport au reste de la flore (Figure 13). Leur présence tire donc les placettes côté négatif. On veut mesurer le poids de ces coordonnées extrêmes quand on supprime les plantes correspondantes dans notre travail de simulation du changement climatique (il y a symétrie avec les plantes extrêmes du côté positif donc on ne regarde que d'un côté).

- avec des coordonnées faibles, moyennes ou fortes sur l'axe 1 (placettes calées respectivement à l'extrême limite gauche du tableau, centrées sur la plante de rang moyen ou à la limite supérieure droite du tableau). On veut mesurer les différences de variation de coordonnées pour les mêmes transformations de composition floristique suivant ces 3 positions.

- partant des placettes en position moyenne, on accroît la valeur de l'abondance dominante de la première plante à gauche du tableau, de 1 à 6, pour mesurer le poids de l'abondance dominante dans les variations d'indice floristique.

- pour mesurer en continu le rôle de l'étirement des axes de l'AFC vers les extrémités, on fait glisser les placettes fictives n°1, 4 et 6 ainsi que la placette 7 moyenne (25-125), plante par plante de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure du tableau des plantes. Ce qui représente 155, 92 et 42 placettes fictives successives. Ces placettes fictives représentent respectivement les placettes de plus faible amplitude et plus petit nombre de plantes, moyenne pour les deux critères, et de plus forte amplitude et nombre de plantes.

## 7.2 Sensibilité du modèle initial aux variations de climat

Nous avons limité l'accroissement de température à 2°C avec le modèle initial pour ne pas exclure trop de placettes des limites de la calibration du modèle (cf. chapitre contexte de cette 2<sup>ème</sup> partie). Cela correspond sur notre région à une prévision pour les 50 prochaines années dans le scénario moyen B2 du rapport IPCC 2007.

Pour tester l'influence du climat sur le modèle, nous avons modifié le tableau des données en simulant différentes hypothèses de changement climatique, combinant les modifications suivantes : de +1 à +2°C de température moyenne annuelle et -10 ou -20% de pluviométrie moyenne annuelle, de pluies d'été ou de pluies de printemps, afin de balayer différents scénarios de changement climatique à moyen terme et leurs marges d'incertitude.

Nous avons aussi introduit un scénario qui correspond aux changements moyens observés récemment sur une grande partie de la zone d'étude (Vennetier et al., 2007b) où le climat de ces 10 dernières années (1998-2007) a été significativement plus chaud et plus sec que celui des 35 années précédentes (Figure 14) avec des canicules et des périodes de sécheresse très importantes notamment entre 2003 et 2007. L'accroissement de la température a été de 1.4°C pour la moyenne annuelle, 1.6°C sur la saison de végétation (mars-octobre) et 2°C sur la période de grande sécheresse potentielle (mai-août). La pluviométrie a par ailleurs significativement régressé, avec une baisse marquée de -32% sur les pluies d'été, de -11% sur le total annuel et de -18% sur les pluies de printemps (- 40 à 60% sur les 4 dernières années).

Nous avons recalibré le modèle PLS en intégrant la variable « pluies de printemps » (Pp) à la place de la variable pluie moyenne annuelle sans l'été (Psansete), afin de bien prendre en compte la réduction particulière des pluies de printemps, qui sont primordiales d'un point de vue écologique. En fait, il existe une corrélation très forte entre les variables Pp et Psansete ( $r^2=0.95$ ). Les pluies d'automne de plus en plus abondantes ayant tendance à compenser la baisse des pluies de printemps, et ces pluies saisonnières étant du même ordre de grandeur, on peut assimiler la réduction de la variable Psansete à une réduction des pluies de printemps (Pp). Le coefficient de Pp dans le modèle (-0.067) est à peine inférieur à celui de Psansete (0.077), les coefficients des autres variables étant tous stables.

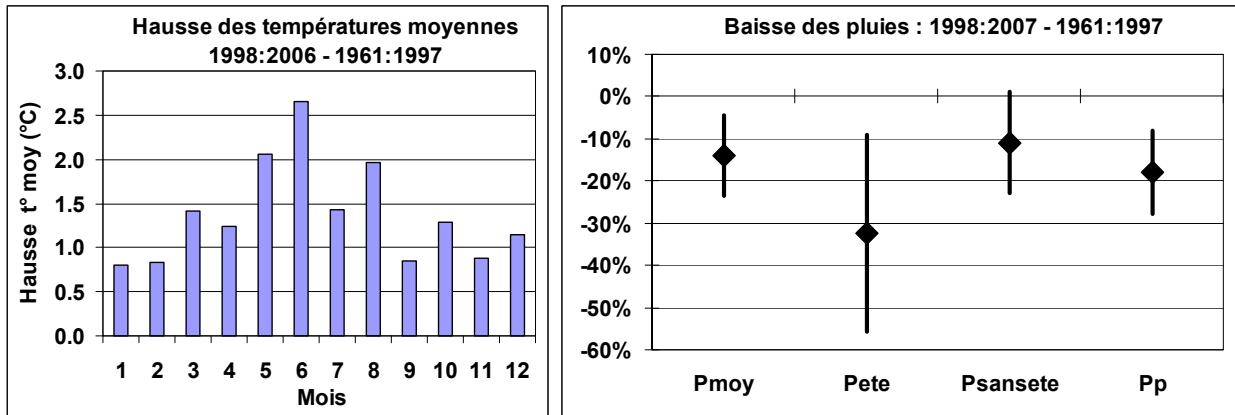


Figure 14 : Changement climatique observé sur les 10 dernières années dans la zone d'étude. A droite, les barres verticales donnent la variabilité totale entre stations météo. Les plus fortes réductions s'observent dans le centre et l'est de la zone d'étude : Pmoy = pluie moyenne annuelle, Pete = pluies d'été, Psansete = total annuel sans l'été, Pp= pluies de printemps

Pour les valeurs du réchauffement prédit sur 1 siècle ou moins par les derniers scénarios climatiques (IPCC, 2007), soit 3 à 4°C de plus en moyenne annuelle, respectivement 58 et 78% des placettes sortent de la plage de calibration, seules celles de l'arrière-pays et des plus hautes altitudes de la zone méso-méditerranéenne en versant sud restant dans cette plage. Les résultats seraient à considérer avec la plus grande prudence pour la basse Provence, et nous n'avons donc pas testé ces scénarios. Cela demanderait notamment de recalibrer le modèle sans les variables géographiques, car il n'est pas sûr que les gradients géographiques des variables climatiques soient conservés avec de tels bouleversements.

Toutes les simulations climatiques ont été utilisées avec le modèle initial en régression PLS pour prédire les nouvelles coordonnées des placettes. Nous avons mesuré ainsi les déplacements des placettes sur l'axe 1 de l'AFC.

Dans une dernière étape, nous avons cherché la correspondance entre différentes combinaisons de changements climatiques et les variations de flore provoquant le même déplacement des plantes sur l'axe 1 de l'AFC. Cela revient à comparer le nouvel indice floristique des placettes avec leur nouvel indice bioclimatique, ces deux indices étant calculés indépendamment.

## 8 RESULTATS

### 8.1 Sur les placettes réelles

#### 8.1.1 Ajout-suppression de plantes

Les Figure 15 à Figure 18 ainsi que le Tableau 6 montrent et quantifient les déplacements des placettes sur les deux premiers axes de l'AFC en fonction du nombre de plantes éliminées et ajoutées.

<p>Figure 15 : Déplacement du centre de gravité des placettes dans le plan 1-2 de l'AFC pour 1 et 2 suppressions de plantes du côté positif de l'axe 1. Les points représentent les placettes.</p>	<p>Figure 16 : Déplacement du centre de gravité des placettes dans le plan 1-2 de l'AFC pour 2 suppressions de plantes du côté positif de l'axe 1 (0) et pour ces 2 suppressions plus deux ajouts côté négatif (4).</p>
<p>Figure 17 : Histogramme des déplacements de placettes sur l'axe 1 pour la suppression de deux plantes.</p>	<p>Figure 18 : déplacement des placettes dans le plan 1-2 de l'AFC après suppression de 2 plantes côté positif et ajout de 2 plantes côté négatif de l'axe 1</p>

Le déplacement du centre de gravité des placettes est d'environ 0.05 unités de l'axe 1 par plante éliminée du côté positif ou ajoutée du côté négatif de cet axe, sur une amplitude totale d'environ 5 unités. Ce déplacement varie de 0.02 à 0.18 suivant la position de la plante par rapport au centre de gravité de la placette et les caractéristiques de la placette : la disparition ou l'apparition d'une espèce a un effet d'autant plus grand qu'elle a une coordonnée éloignée de la moyenne de la placette. L'élimination ou l'ajout d'une ou deux plantes ont d'autant moins d'effet que le nombre de plantes sur cette placette est élevé. Sur l'axe 1, la suppression de plantes que nous avons effectuée provoque toujours un déplacement négatif ce qui est normal par construction. La majorité des déplacements pour

2 suppressions se situent entre -0.06 et -0.14 unités. Quatre placettes se déplacent entre 0.28 et 0.35 unités. Cette valeur très importante tient à l'élimination de plantes ayant des coordonnées extrêmes avec un fort coefficient, et se situant loin des plantes suivantes. L'ajout de 2 plantes n'a pas déplacé tout à fait autant les placettes sur l'axe 1 que la suppression de 2 plantes, car les ajouts se sont faits à proximité de la première plante présente côté négatif, tandis que les suppressions se sont faites sur une gamme plus large de coordonnées. Mathématiquement, il y a une symétrie entre ajout et suppression de plantes pour des distances identiques au centre de gravité de la placette et le même nombre de plantes présentes.

Sur l'axe 2, le déplacement est majoritairement positif pour les suppressions de plantes, ce qui correspond à un déplacement vers des stations moins favorables sur le plan topographique et édaphique, ou vers des expositions plus chaudes. Mais ce n'est pas systématique : 1/3 des placettes se déplace négativement sur l'axe 2, correspondant à un déplacement vers le quart inférieur gauche, donc vers des conditions climatiques plus chaudes et sèches. Avec les ajouts de plantes, les déplacements positifs et négatifs s'équilibrent sur l'axe 2, avec des valeurs absolues en moyenne beaucoup plus importantes que sur l'axe 1. En raison de l'effet arche sur cet axe 2, les déplacements sur cet axe sont à considérer avec prudence. On peut cependant les mettre en relation avec le gradient topoédaphique, car les déplacements se font très précisément suivent ce gradient. Une interprétation est proposée dans la discussion.

Il existe une corrélation significative ( $P < 0.01$ ) entre le nombre de plantes présentes dans une placette et l'effet de la suppression de 2 d'entre elles Figure 19a, mais cette corrélation est très faible ( $r^2 = 0.078$ ). Elle est brouillée par l'effet de la distance des plantes supprimées au centre de gravité de la placette et du coefficient d'abondance-dominance de ces plantes. L'effet de la suppression d'un nombre donné de plantes diminue logiquement avec le nombre initial de plantes. On voit ainsi l'importance d'une bonne exhaustivité de l'inventaire pour évaluer l'impact du changement climatique. La position de la placette sur l'axe 1 joue aussi (Figure 19b), en raison de l'écart grandissant entre coordonnées des plantes vers les extrémités de l'axe (Figure 13).

Les placettes se déplacent suivant deux directions : côté gauche, on gagne surtout sur le gradient CG, c'est-à-dire vers des climats plus secs et plus chaud. Côté droit, la tendance suit le coude qui était observé pour la plupart des variables de pluie et température à cause des massifs montagneux assimilés à l'arrière-pays près de la côte, mais aussi les gradients TE et d'exposition qui ont la même direction globale dans cette partie du plan de l'AFC. Cette tendance vient de l'élimination de plantes situées dans le quart en bas à droite du plan.

L'ajout-suppression de trois plantes fonctionne de façon quasi-additive par rapport à 1 et 2 plantes : la valeur moyenne du déplacement sur l'axe 1 pour cette transformation (-0.27) est intégrée dans le Tableau 12. La suppression de la 3<sup>ème</sup> plante a cependant un peu moins d'effet que la première, car cette troisième plante est plus proche du centre de gravité de la placette. Elle a beaucoup moins d'effet sur les valeurs maximales car la troisième suppression ne fait jamais disparaître une plante de l'extrémité de la distribution.

### 8.1.2 Modification d'abondance dominance

Quand on diminue d'une unité le code des premières plantes côté positif de l'axe 1, la différence des variations de coordonnée entre le code 0.01 et l'élimination (code 0) des plantes ayant la valeur 1 initialement correspond à moins de 1/10 de ce que produit l'élimination d'une plante (Tableau 7). Elle ne mérite pas que l'on fasse cette distinction.



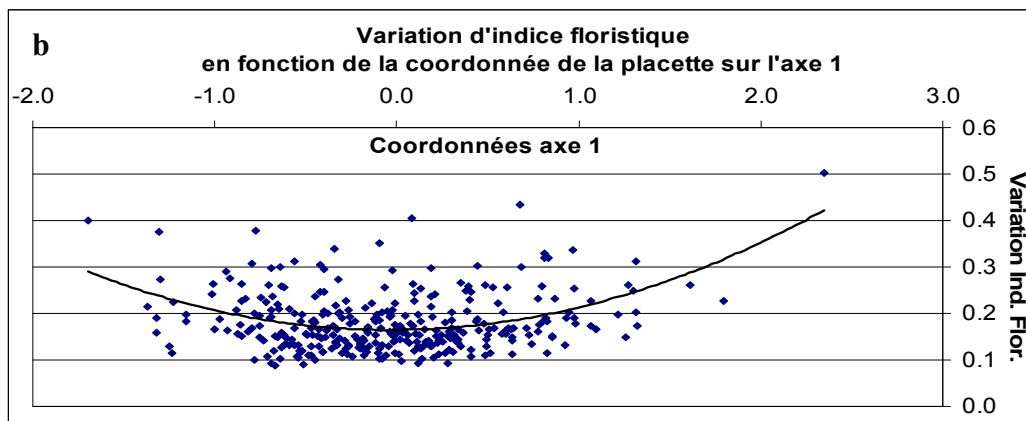
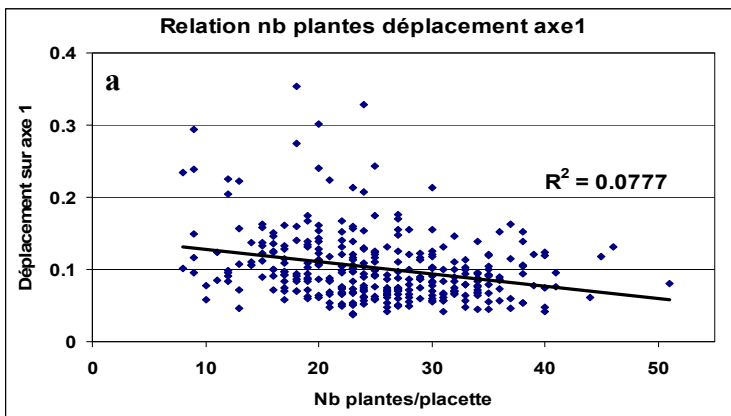


Figure 19 : Relation entre les variations d'indice floristique et d'une part le nombre de plantes (a), d'autre part les coordonnées des placettes sur l'axe 1 (b) pour la suppression de 2 plantes

Suppression 1 plante		
N° axe	1	2
Moyenne	-0.053	0.026
Ec. type	0.030	0.061
Min	-0.018	-0.359
Max	-0.260	0.093
Suppression 2 plantes		
Moyenne	-0.102	0.035
Ec. type	0.047	0.106
Min	-0.038	-1.045
Max	-0.354	0.604
Suppression 2 plantes + Ajout 2 plantes		
Moyenne	-0.181	-0.009
Ec. type	0.063	0.155
Min	-0.088	-1.258
Max	-0.503	0.641

Tableau 6 : Déplacement des placettes sur les deux premiers axes de l'AFC en fonction du nombre de plantes éliminées ou ajoutées

Tableau 7 : Différence entre les variations de coordonnées des placettes suivant que l'on affecte la valeur 0 ou 0.01 aux plantes ayant initialement la valeur 1.

moyenne	Ecart-type	min	max
0.004	0.003	0.000	0.018

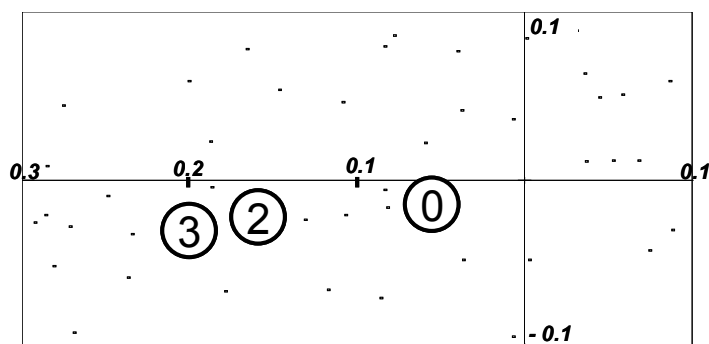


Figure 20 : Déplacement moyen des placettes pour 2x2 et 2x3 modifications des coefficients

Dans la suite, nous avons donc systématiquement remplacé les 1 par des 0 en diminuant les indices.

Le changement d'abondance-dominance de 1 classe pour 6 plantes (3+ et 3-) se situe entre les turn-over de 2 et 4 plantes, et donc correspond à un turn-over de 3 plantes : 2 disparitions et 1 apparition ou l'inverse (Figure 20 et Tableau 8).

Tableau 8 : Variations de coordonnées des placettes avec les modifications d'abondance -dominance

	Abondance dominance: +/-1 sur 4 plantes				Abondance dominance: +/-1 sur 6 plantes			
	Moy	E.T.	min	max	Moy	E.T.	min	max
Axe 1	0.106	0.029	0.046	0.282	0.145	0.036	0.067	0.348
Axe2	0.006	0.078	-0.347	0.469	0.012	0.096	-0.424	0.51

Les valeurs maximales sont un peu inférieures à celles des suppressions-ajouts de plantes, car on ne supprime ou ajoute jamais que 4 ou 6 points d'indice, ce qu'une seule suppression peut suffire à faire. Les déplacements sur l'axe 2 sont supérieurs en valeur absolue et en variabilité (écart-type) à ceux observés sur l'axe 1. Leur moyenne est faible, car les mouvements vers le haut dans la moitié droite du plan de l'AFC sont compensés par les mouvements vers le bas dans la moitié gauche. On retrouve les déplacements suivant le gradient climatique et géographique dans la partie gauche, et suivant le gradient topoédaphique dans la partie droite.

### 8.1.3 Intervalle de confiance des variations d'indice

	Ajout/suppression plantes			Modif abond-domin	
	-1	-2	-2 / +2	4 plantes	6 plantes
Moy	0.053	0.102	0.181	0.106	0.145
Ec type	0.006	0.010	0.013	0.005	0.006
min	0.042	0.084	0.158	0.094	0.129
Max	0.070	0.143	0.235	0.121	0.165

Tableau 9 : Valeur, écart-type et extrêmes de la moyenne des variations de coordonnées des placettes sur l'axe 1 par validation croisée. L'intervalle de confiance au seuil de 5% est donné par la moyenne +/- 2\*Ecart- type.

## 8.2 Sur les placettes fictives

Les variations d'indice sur les placettes fictives confirment et valident les résultats obtenus sur la flore réelle. Elles apportent des précisions intéressantes sur la sensibilité des indices floristiques aux modifications imposées de la flore, qui facilitent l'interprétation des résultats.

Les indices sont d'autant plus sensibles aux modifications de la flore que le nombre de plantes est faible, et que l'amplitude de la flore est importante.

Pour le **nombre de plantes**, la relation est presque inversement proportionnelle : doubler le nombre de plantes (entre 10 et 50) revient à diviser par deux la sensibilité. L'accroître de 150% diminue la sensibilité de 72%.

Pour l'**amplitude**, la relation est forte et de type logarithmique (Figure 21). Les placettes sont d'autant plus sensibles que l'amplitude de leur flore est forte. Ce résultat est lié au fait que lorsque l'amplitude augmente, la distance entre plantes extrêmes augmente aussi, ainsi que la distance entre plantes extrêmes et centre de gravité

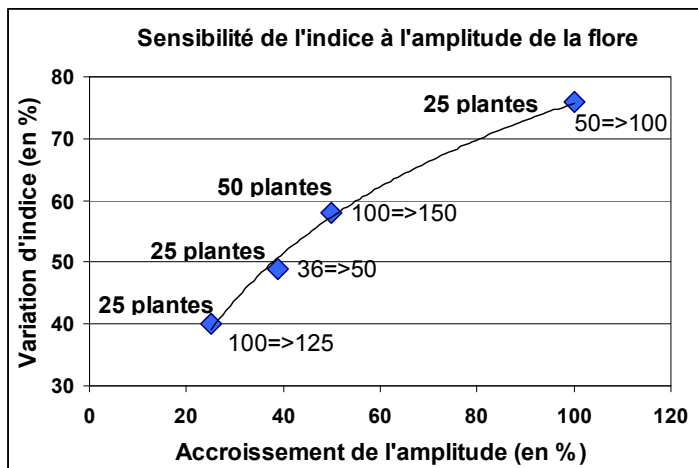


Figure 21: Variation de la sensibilité de l'indice  $I_f$  à l'amplitude de la flore sur l'axe 1 (amplitude en % des rangs des plantes). Le graphique précise le nombre de plantes de la placette concernée (à gauche de chaque point) et le gain d'amplitude relative (à droite).

Cette sensibilité différente se retrouve dans les valeurs moyennes des variations d'indice pour les différents types de placettes fictives en fonction de la transformation imposée à la flore (Figure 22). Les variations de la placette

représentative de la moyenne de l'échantillon initial sont très proches de la moyenne des placettes réelles. Les valeurs extrêmes sont identiques pour l'abondance dominance, un peu inférieures pour les additions/suppression (Tableau 10).

Figure 22: Variations absolue d'indice des 7 placettes fictives en fonction des transformations de la flore, lorsqu'elles sont situées au milieu du tableau de la flore : ad2-sup2 = addition de 2 plantes et suppression de 2 plantes. Ab-dom +3/-3 = modification de l'abondance dominance de 6 plantes, 3 en négatif (-1), 3 en positif (+1).

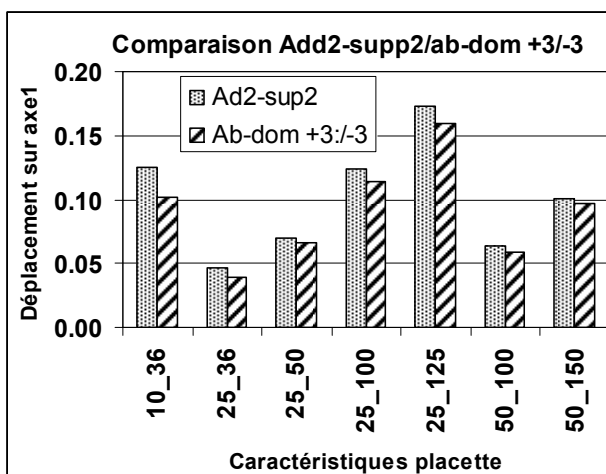


Tableau 10: comparaison placettes fictives / placettes réelles pour les variations d'indice  $I_f$

Placettes	Addition 2 / suppression 2			Abondance-dominance +3/-3		
	moy	min	max	moy	min	max
Réelles	0.181	0.088	0.503	0.16	0.036	0.348
Fictives	0.173	0.047	0.393	0.145	0.04	0.346

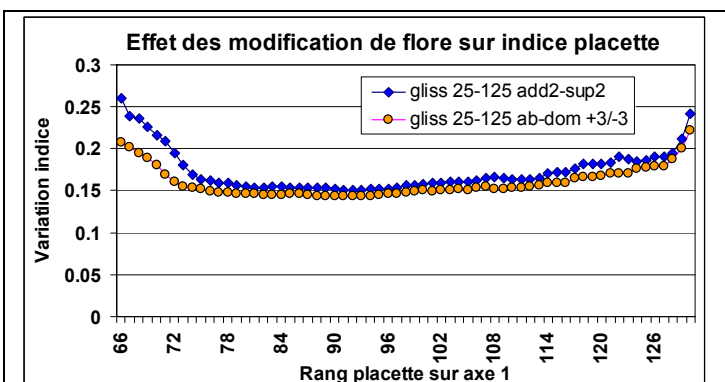


Figure 23: Variation d'indice de la placette 25-125 glissant le long de l'axe 1.

On retrouve les extrêmes des variations d'indice floristique observés sur l'échantillon réel en traçant les variations d'indice lors du glissement des placettes fictives le long de l'axe 1, d'une extrémité à l'autre. La Figure 23 montre le résultat pour la placette fictive 25-125 représentative de l'échantillon réel, en fonction de sa position sur l'axe 1, repérée par le rang de la plante centrale. On retrouve bien l'accroissement de la variation d'indice aux extrémités de l'axe. Les variations d'indice sont stables pour une large partie centrale du tableau floristique.

Les figures pour les 3 autres placettes glissantes sont en annexe 15. Les variations extrêmes sont le fait de la placette 10-36 aux extrémités de l'axe 1, cette placette ayant la plus faible inertie. La placette 50-150 montre une variation d'indice faible lors des modifications imposées de la flore (max. = 0.1) et quasi-constante sur son domaine de glissement.

On montre ainsi le lien complexe entre changement de flore, nombre de plantes, amplitude de la flore et position de la placette.

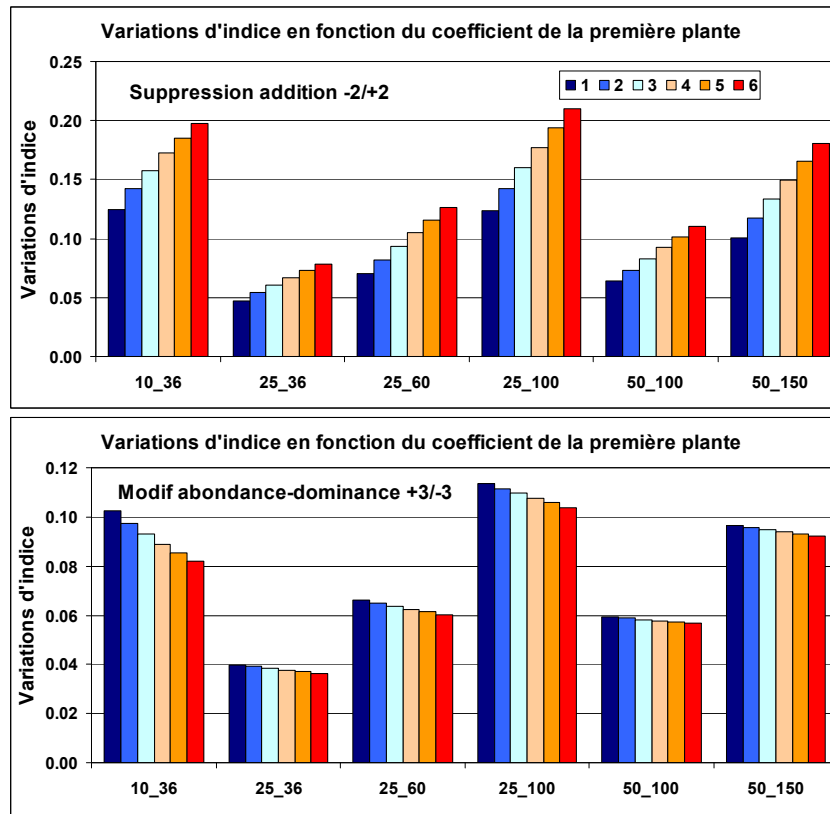


Figure 24: Influence du coefficient d'abondance-dominance de la plante la plus lointaine sur l'axe 1 dans la réactivité d'une placette fictive aux variations imposées de flore.

Le coefficient d'abondance-dominance de la première plante à l'extrémité de la distribution par placette a aussi une importance considérable sur la variation d'indice.

Comme le montre la Figure 24, la suppression de cette plante a un impact d'autant plus fort que son coefficient est élevé : suivant les autres caractéristiques de la placette, un coefficient de 6 produit une majoration de 58

à 80% du déplacement sur l'axe 1 par rapport à un coefficient 1. Cela explique que les variations maximales d'indice pour la suppression de plantes soient supérieures dans l'échantillon réel par rapport à notre échantillon fictif de référence, où les deux premières plantes ont des coefficients de respectivement 1 et 2.

A l'inverse, les modifications imposées d'abondance-dominance se font à l'identique (+ ou -1) quel que soit le coefficient des premières plantes. Le coefficient élevé d'une plante de l'extrémité de la distribution (coefficient 6) accroît fortement la moyenne des coefficients de la placette fictive, surtout si le nombre de plantes est limité, ce qui augmente son inertie face aux modifications. C'est pourquoi les variations d'indice des placettes fictives sont négativement corrélées au coefficient de la première plante, et d'autant plus que l'inertie globale de la placette est faible.

Globalement, on peut conclure que les placettes sont d'autant plus sensibles aux variations imposées de flore que leur « inertie » est faible : cette inertie est d'autant plus faible que le nombre de plantes est réduit, que la moyenne des coefficients d'abondance-dominance est basse et que l'amplitude de leur flore sur l'axe 1 est grande.

### 8.3 Simulation du changement climatique

La simulation de différents changements de pluie et température, seuls ou combinés, provoque des déplacements de placettes sur l'axe 1 conformément au Tableau 11 ci-dessous. Soumises au même modèle qui ne pondère pas les variables en fonction du niveau de leurs indices bioclimatiques, toutes les placettes subissent le même déplacement.

Tableau 11 : Déplacement des placettes sur l'axe 1 en fonction des scénarios de changement climatique

Climat appliqué	+1°C	+2°C	-10%P	-20%P	+1°C -10%P	+2°C -20%P	Climat 98-2007
Déplac <sup>1</sup> axe 1	-0.070	0.141	-0.0253	-0.0535	-0.0957	-0.1943	-0.264

La correspondance entre les changements climatiques simulés et toutes les variations imposées de flore apparaît dans le Tableau 12.

Mathématiquement, les effets des changements opérés sur les différentes variables sont additifs. Donc l'effet conjugué de +1°C et -10% Pete est égal à la somme des effets de ces deux variables prises séparément. De même, les effets de -20% des pluies annuelles sont double de l'effet de -10%, et les effets de +2°C sont doubles de +1°C. Pour Pete qui est en log dans le modèle, l'effet de la réduction de -20% est un peu inférieur au double de l'effet de -10%.

Changement	Déplacement
-10%Pete	-0.03
-10%Pp	-0.03
-1 plante	-0.05
-20%Pp	-0.05
-20%Pete	-0.05
+1°C	-0.07
-1 + 1 plante	-0.09
+1°C -10%Pete	-0.10
-2 plantes	-0.10
<i>Abond-Domin +/-1 : 4 plantes</i>	-0.11
+2°C	-0.14
<i>Abond-Domin +/-1 : 6 plantes</i>	-0.15
-2 + 2 plantes	-0.18
+2°C -10% Pete -10% Pp	-0.19
+2°C -20% Pete	-0.19
+1.4°C -32% Pete-15% Pp	-0.26
-3 + 3 plantes	-0.27

Tableau 12 : Correspondance entre changement climatique et turn-over de la flore.

Dans la pratique, les variations d'abondance-dominance pourraient être de plus d'une unité pour certaines plantes arborescentes ou arborées en difficulté, et donc jouer de façon tout aussi forte que les ajouts-suppression.

## 9 DISCUSSION

### 9.1 Comparaison entre variation de l'indice floristique et variation de l'indice bioclimatique

Notre modèle a permis la comparaison des variations d'indice floristique et d'indice bioclimatique lors de modifications imposées respectivement de la flore ou du climat. La validation croisée montre que les variations moyennes d'indice floristique liées à des modifications de la flore sur notre jeu de données sont fiables et que leur intervalle de confiance est réduit, ce qui permet cette comparaison.

L'utilisation de placettes fictives dont la flore est basée sur le tableau floristique réel, mais contrôlée pour éliminer tous les biais, valide ces valeurs moyennes des variations d'indice.

Sur une moyenne de 25 plantes par placette, il faut :

- pour un turn-over de 1 plante, c'est-à-dire voir disparaître la plante la moins xéro-thermophile (ou apparaître une plus xérophile) : un réchauffement d'environ 0.8°C ou une réduction de 10% des pluies annuelles (-10% Pete - 10% Pmoy) ou une réduction de 20% soit des pluies d'été soit des pluies de printemps.
- pour un turn-over de 2 plantes, c'est-à-dire voir à la fois apparaître une plante et disparaître une autre, ou soit disparaître soit apparaître 2 plantes : soit +1.3°C, soit une réduction de 20% des pluies annuelles, soit une combinaison de 1°C avec un réduction de 10% des pluies d'été ou de printemps,
- pour un turn-over de 4 plantes : soit +2.5°C, soit une combinaison de +1°C et -20% des pluies annuelles, soit +2°C et -5 à 10% des pluies annuelles, ou +2°C et -20% des pluies soit d'été soit de printemps.
- Si on applique le changement observé sur la zone d'étude au cours des 10 dernières années (+1.4°C, -32% Pete et -15% Pp ou Psansete), on a une baisse d'indice bioclimatique de -0.26, correspondant à un turn-over de 5 à 6 plantes. Cela représente 20 à 24% de variation dans la composition floristique moyenne des placettes (25 plantes) ce qui n'est pas négligeable. Il est donc assez probable que la composition floristique ait évolué sur 10 ans (1996-2007) et que des espèces aient disparu de nos placettes ou y soient apparues, même si la flore possède une inertie et une capacité de résistance

On montre ainsi que le réchauffement climatique de +1°C observé au XX<sup>e</sup> siècle dans notre zone d'étude (Vila et al., 2003), et plus encore les variations rapides du climat local au cours des 10 dernières années (Venetier et al., 2007b) sont d'un ordre de grandeur susceptible de provoquer des modifications significatives dans la composition floristique des milieux forestiers.

Mesurer cette variation floristique par rééchantillonnage de nos placettes permettrait de tester cette hypothèse et la résilience de l'écosystème face à des changements de courte durée et des années exceptionnelles comme 2003 et les sécheresses qui ont suivi.

Mais une question importante se pose dans l'observation des changements de biodiversité sur ces placettes : la prise en compte du temps. En effet Adler *et al.* (2003) ont démontré que la loi régissant le nombre d'espèces trouvées dans des placettes permanentes avec un temps croissant d'observation avait la même forme que celle qui régit l'accroissement du nombre d'espèces avec la surface inventoriée (loi de l'aire minimale). Le turn-over de la flore a donc une dynamique propre indépendante du changement climatique. Cette variabilité temporelle de la flore est d'autant plus forte dans la zone méditerranéenne que les écosystèmes sont loin d'un état stable après les multiples perturbations qu'ils ont subies dans le passé et continuent de subir. Dans notre cas, l'évolution de nos placettes vers un écosystème forestier de plus en plus mature devrait favoriser les espèces plutôt sciaphiles et mésophiles, au détriment des espèces pionnières opportunistes généralement xérophiles et héliophiles (Tatoni et al., 1994b). C'est ce qui est observé dans les très anciens taillis de chêne blanc de notre échantillon, où la flore semble un peu plus mésophile en moyenne que dans les pinèdes à conditions stationnelles égales. Si une tendance inverse se dessine, elle sera d'autant plus significative de l'accroissement global du stress hydrique et thermique. Ce stress d'origine climatique pourrait être renforcé par la diminution de la densité du couvert arboré, en raison de la perte de surface foliaire des arbres. Une telle perte est déjà observée dans notre zone d'étude à la suite de stress hydriques répétés

(Vennetier et al., 2007b) et du développement de maladies parasitaires (Martinez, 2002). Mais le phénomène est noté aussi dans d'autres régions (Département Santé des Forêts, 2003-2007; Moorcroft et al., 2006), comme cela a été souligné en introduction de cette partie.

Par ailleurs, le nombre de plantes dans des placettes permanentes est extrêmement dépendant du régime de gestion ou de perturbation qui peut affecter les placettes à une échelle locale, et donc non généralisable. Ce nombre ne peut en aucun cas être utilisé directement comme indicateur de la direction ou de l'importance d'un processus de changement ou de succession floristique (Fischer, 1998).

Les deux derniers points développés ci-dessus montrent qu'une approche basée sur des espèces particulières tout comme un approche basée sur le nombre total de plantes ne peuvent être totalement pertinentes pour suivre les effets du changement climatique et sont entachées d'incertitudes difficiles à lever. Cela conforte notre approche basée sur l'ensemble de la flore (mais pas en termes de nombre d'espèces) et sur un grand nombre de placettes. Dans ce cas, seule compte la relation des plantes au bilan hydrique et à la température : une plante disparaissant momentanément d'un site pour des raisons autres que climatiques peut être remplacée par une plante fonctionnellement très différente mais avec des caractéristiques semblables du point de vue bioclimatiques, ou plusieurs plantes dont le comportement moyen se rapproche du sien. Une plante peut même disparaître sans que cela change l'indice floristique de la placette si elle est située près de son centre de gravité sur l'axe 1. Malgré tout, on peut facilement imaginer que les indices floristiques individuels des placettes varient de façon rapide avec des événements aléatoires violents (coups de vent, bris de neige, ruissellement, mort d'un ou plusieurs arbres dominants, ...) comme avec des événements plus discrets liés à la dynamique des espèces et leur compétition, la fermeture du couvert, les années de bonne et mauvaise reproduction qui ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces, le passage d'herbivores, ...

Le fait que les variations d'indices floristiques que nous calculons sont basées sur la moyenne d'un grand nombre de sites (325) est donc en soi un gage de robustesse, les effets positifs et négatifs des facteurs de perturbation et de dynamique cités précédemment ayant des chances de s'annuler en moyenne sur l'échantillon, faisant ressortir les tendances communes d'origine climatique.

## **9.2 Les variables et variations climatiques**

Dans notre zone d'étude, il y a une assez forte corrélation négative entre pluies et températures : la combinaison d'une faible augmentation de la température avec une faible réduction des pluies a donc un effet à peu près identique à l'accroissement seul mais plus fort de température ou la réduction seule mais plus forte de la pluie, au moins dans les limites que nous avons testées.

Dans la pratique, les effets cumulés des modifications des différentes variables et des doublages de ces modifications seraient sans doute différents du doublement des effets, à cause d'interactions et d'effets de seuil. Cependant, les variations que nous imposons restant dans les limites de la zone de calibration du modèle, et les variables ayant été linéarisées pour l'optimisation du modèle, on peut penser que nos calculs ne s'écartent pas trop de la réalité moyenne sur la zone d'étude. Ce sont plutôt les variations spatiales de la réactivité des placettes aux paramètres climatiques (notamment différences entre arrière-pays et basse Provence) qui ont été gommées par le modèle.

Le modèle ne permet pas de prévoir l'effet ponctuel d'un événement exceptionnel comme la sécheresse/canicule de 2003. La répétition régulière de tels événements provoquerait sans doute une modification très profonde de la flore, correspondant aux écarts par rapport au climat moyen, soit une variation de près de 3°C sur la saison de végétation et 4°C durant l'été, ainsi qu'une réduction simultanée de la pluie d'été. Le dépérissement de quelques espèces arborées comme le pin sylvestre, faciles à repérer dans le paysage, montre que les changements floristiques et la disparition ou la réduction de l'abondance d'espèces peuvent être une réalité (Bigler et al., 2006; Rebetz et al., 2004; Vennetier et al., 2005a). Mais il ne nous a pas été possible de mesurer précisément l'impact à court terme sur la flore de cet événement. La flore analysée sur nos placettes, inventoriées entre 1995 et 1998, intègre le climat sur le long terme, et certains événements extrêmes comme les grands gels de 1985, les grandes sécheresses des années 1979, 1982, 1989 et 1990 mais aussi une série d'années très

favorables entre 1991 et 1995. Notre analyse et nos résultats ne sont donc valables que sur les moyen et long termes.

La réduction de la pluie d'été au cours des 10 dernières années correspond essentiellement à une réduction des pluies de juin, car en juillet la pluie moyenne a toujours été très faible sur l'ensemble de la zone (en moyenne < 25mm). Les pluies du mois d'août sont plus importantes que celles de juillet mais parmi les plus irrégulières à l'échelle inter-annuelle, leur moyenne ayant peu changé avec le temps. Il y a eu par contre de nombreuses concomitances entre absence de pluies en juin et en août, provoquant des étés très secs.

Les pluies de septembre et octobre sont celles qui ont le plus augmenté depuis 20 ans. Si la moyenne de septembre a augmenté de près de 35%, sa variabilité annuelle a aussi beaucoup augmenté, avec des années quasiment sans pluie et parallèlement des cumuls dépassant de plus en plus souvent 150 mm. Cet accroissement de pluies d'automne est inutile pour la végétation : par rapport aux pluies d'automne habituelles sur le XX<sup>e</sup> siècle, qui suffisaient à relancer la végétation pour la période automnale et recharger les réserves du sol, l'excès de ces 20 dernières années n'apporte sans doute rien de plus. Il est le fait d'orages violents avec une perte par ruissellement, et il est trop précoce pour que l'intégralité de l'eau infiltrée soit conservée jusqu'au printemps suivant dans le sol.

Les réductions de pluie en fin d'hiver et au printemps ont par contre un impact majeur, en limitant fortement l'eau disponible pour la croissance printanière des plantes.

Même en absence de réduction de la pluviométrie moyenne annuelle, notre modèle montre que le changement du régime des pluies que l'on observe depuis quelques dizaines d'années suffirait à provoquer une modification potentielle de la flore.

### **9.3 Biais liés à la structure de l'échantillon**

Notre modèle est sensible à la position des placettes sur l'axe 1, au nombre de plantes par placette et à la distribution de la flore sur ces axes. Ces phénomènes sont purement liés à la structure de nos données et aux limites de notre zone d'étude et donc non représentatifs.

Pour affiner la réactivité du modèle aux variations de plantes et de climat, il faudrait ajuster placette par placette la suppression des plantes les plus lointaines sur l'axe 1 en fonction de la distribution de ces plantes sur cet axe et du nombre de plantes présentes initialement. Plusieurs plantes situées assez loin de la moyenne côté positif de l'axe et loin également des autres plantes de la placette sur cet axe ont plus de chance de disparaître ensemble que des plantes groupées près de la moyenne dans une distribution compacte. Il faudrait aussi faire apparaître des plantes à des coordonnées inférieures au minimum actuel, donc des plantes qui n'existent pas dans l'analyse, peut être en piochant dans celles qui ont été trouvées moins de 3 fois mais uniquement dans les placettes les plus chaudes et sèches. Elles devraient alors être introduites dès l'AFC d'origine, les placettes avant et après modification de la flore étant injectées ensemble dans l'analyse.

Les manipulations de la flore que nous effectuons sont aussi sensibles à l'abondance-dominance des plantes extrêmes au sein de chaque placette. Le cas d'une plante à fort coefficient d'abondance-dominance en limite de la distribution de la flore d'une placette n'est pas rare, en raison du bornage de cette flore par les plantes les plus fréquentes et abondantes, notamment du côté négatif de l'axe 1 (voir l'explication du phénomène en Annexe 15).

La disparition d'une plante à fort coefficient d'abondance-dominance dans une placette, donc a priori très présente et bien adaptée, est moins probable que celle d'une plante à faible coefficient. Il peut y avoir cependant des exceptions, notamment dans le cas des arbres. Un seul individu de fort recouvrement peut donner un coefficient élevé à l'espèce. Or la mort d'un arbre unique sur une parcelle est un événement relativement probable s'il est en limite de survie. Même les arbres qui sont a priori bien dans leur milieu peuvent subir des pertes importantes : on note ainsi que sur les placettes du réseau de suivi national de l'état de santé des forêts, le pin d'Alep a subi une mortalité bien plus élevée que la normale depuis 2006 (+50%), ainsi que le chêne blanc et de façon plus surprenante le chêne vert, crédité de 10% de mortalité depuis 2003 en région méditerranéenne (Département Santé des Forêts, 2003-2007).



Mais globalement, les variations de nombre d'espèces, d'amplitude de la flore et de distribution des coefficients d'abondance-dominance au sein de notre échantillon n'ont pas une grande importance pratique. L'analyse des placettes fictives a quantifié les biais qui en découlent et montré que les valeurs moyennes obtenues sur notre échantillon pouvaient être considérées comme représentatives du contexte local, indépendamment de la structure des données. La correspondance entre variation d'indice floristique et variation d'indice bioclimatique est donc valide.

Les placettes de faible indice floristique (partie gauche de l'axe 1), essentiellement la basse Provence côtière, ont une flore qui répond surtout au climat, puisque leurs déplacements avec les suppressions/additions de plantes se font parallèlement au gradient CG et quasi perpendiculairement au gradient TE (sauf texture). Les placettes à fort indice floristique (arrière-pays) ont une flore qui se différencie de façon plus équilibrée entre gradient CG et gradient TE, et ce d'autant plus que l'on s'éloigne vers l'extrémité positive de l'axe 1. Cela confirme un des résultats de la calibration du modèle en deux parties (basse Provence-Arrière-pays), qui montrait que les variables CG avaient plus de poids en basse Provence qu'en arrière-pays, et vice-versa pour les variables TE. Là où le climat est très limitant, la flore varie moins avec les conditions locales qui ne peuvent compenser les déficits hydriques au cours des années les plus sèches, tandis que là où le climat est moins limitant, les conditions locales peuvent faire la différence et éviter les plus gros stress hydriques même les mauvaises années. Du coup, le maintien de plantes assez exigeantes en eau est possible. En tenant compte de la position des 4 gradients (figure 5) dans le plan de l'AFC, on peut aussi déduire du mouvement des plantes qu'il y a plus de différences entre un adret et un ubac en arrière-pays qu'en basse Provence.

Avec le changement climatique, les zones d'arrière pays vont avoir un climat de plus en plus contraignant, et la sécheresse estivale ne sera plus compensée par les conditions topoédaphiques. Dans ces conditions, un seuil critique peut être dépassé et la disparition des plantes les plus mésophiles risque d'être rapide. Le turn-over de la flore risque d'être beaucoup plus fort dans l'arrière-pays qu'en basse Provence, au moins dans un premier temps. Ce changement sera d'autant plus rapide que la station est actuellement favorable.

Ces résultats et discussions confirment que sur notre échantillon actuel, le modèle gagnerait sans doute à être calibré en 2 parties, mais soit avec plus de placettes, soit en regroupant les 2/3 des placettes en plusieurs groupes glissants pour conserver un nombre suffisant de placettes dans chaque analyse et en observant les variations progressives du poids des variables dans la régression avec le glissement. Il gagnerait aussi à être étendu à une zone d'étude plus large qui accroîtrait la variabilité des facteurs globaux et varierait les combinaisons de ces facteurs. Un renforcement de l'échantillonnage aux limites de la zone d'étude éliminerait sans doute partiellement les biais liés aux écarts grandissants entre plantes en bordure du tableau de la flore.

## 10 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

La relation que nous établissons entre variations climatiques et modifications de la flore apporte un éclairage original dans ce domaine qui a fait l'objet de très nombreuses publications au cours des dernières années (voir le paragraphe contexte de cette 2<sup>ème</sup> partie).

Notre approche se distingue sur cinq points :

- elle permet de travailler à une échelle locale et régionale, avec une résolution très inférieure à celle de tous les autres modèles utilisés jusqu'alors,
- elle est générique au niveau de la végétation, étant basée sur une analyse de l'ensemble de la flore et pas sur une plante particulière ou un groupe précis de plantes. Cela la rend indépendante de l'autécologie et du nombre de ces plantes, et permet son extrapolation de principe à d'autres zones,
- elle est valide théoriquement à des échelles plus vastes,
- elle prend en compte les interactions entre facteurs globaux et facteur locaux, du fait que toutes les variables sont intégrées ensemble dans le calcul du modèle, même si ces interactions ne sont pas détaillées,
- la relation entre variations de la flore et variations des variables du milieu (notamment climatiques) n'est pas directe. On n'établit à aucun moment de modèle liant un ou des espèces précises à des facteurs climatiques.

On peut donc envisager l'extrapolation de la méthode à tous les milieux méditerranéens subissant des contraintes hydriques du même ordre, et plus généralement à tous les milieux où le bilan hydrique constitue le principal facteur limitant. Les résultats par eux-même seraient assez faciles à adapter, car les variables principales qui ressortent de cette étude sont les mêmes que pour les typologies de stations et études autécologiques de toute la zone méditerranéenne française. Il est par exemple probable que l'extrapolation de notre modèle donne des bons résultats globalement dans la Provence cristalline, avec quelques nuances pour les variables liées au sol (pas de milieux karstiques profonds), et en adaptant les directions des variables géographiques au contexte local. Le turn-over de la flore doit y être identique. La typologie des stations forestières de cette régions (Ladier et al., 1996) montre que les facteurs structurant sont exactement les mêmes, autant pour les facteurs globaux que les facteurs locaux, que la flore y a une richesse du même ordre de grandeur (296 plantes au total sur 500 placettes), le nombre moyen, minimum et maximum de plantes par placette non brûlée récemment étant respectivement de 24, 8 et 50, donc quasi-identiques à ceux de Provence calcaire, et de même que l'écart-type.

Le fait que d'autres facteurs comme le pH ou la richesse trophique du sol puisse avoir une influence forte sur la composition floristique n'enlève rien par ailleurs à la possibilité d'aborder l'impact du bilan hydrique avec la même méthode. Notre approche de modélisation des coordonnées des placettes sur un ou plusieurs axes issus d'une analyse multidimensionnelle et liés au bilan hydrique est réalisable même en présence d'axes indépendants et dominants liés à d'autres facteurs structurants. Se pose alors simplement le problème de l'interaction entre le bilan hydrique et les autres facteurs, qui peut être forte (Gégout et al., 2005; Gégout et al., 2003)

Le cinquième point mérite une attention particulière. L'indice floristique des placettes et ses variations par manipulation de la flore sont obtenues par une AFC sur le tableau placette/flore, où n'intervient aucune variable d'environnement. Les variations de l'indice bioclimatique des placettes par manipulation des données climatiques se fait de façon totalement indépendante (Figure 25). Le seul lien entre les deux approches est l'axe 1 de l'AFC, gradient fictif choisi par projection des classes des variables abiotiques dans les plans de l'AFC. Cette projection n'établi aucun lien formel entre flore et variables car elle est purement illustrative. C'est pourquoi la relation que nous faisons entre changement climatique et végétation prédit le turn-over potentiel de la flore globale, en pourcentage de la flore présente, et pas par addition de plantes individuelles.

Cela la différencie de tous les autres modèles qui établissent préalablement une relation directe entre la probabilité de présence/abondance de plantes ou groupes de plantes et les variables d'environnement ; dans ces modèles, cette relation est utilisée pour calculer la probabilité que telle plante disparaisse ou apparaisse suivant des scénarios de changement climatique, ou pour délimiter son aire potentielle.

Cette approche directe est sans doute plus performante quand on s'intéresse aux plantes représentatives individuellement, mais elle ne peut par contre s'intéresser qu'aux plantes abondantes pour lesquelles la relation est statistiquement fiable. Elle est, dans la région méditerranéenne, invalidée par les multiples perturbations anciennes qui font que l'aire actuelle des espèces est très différente de leur aire potentielle, et qu'il serait donc difficile d'établir des relations fiables entre plantes individuelles et milieu. Nous n'avons pas cherché à développer cette approche dans un premier temps, en dehors du pin d'Alep dont le cas est traité dans la 3<sup>ème</sup> partie de la thèse. Ce serait envisageable dans une prochaine étape avec de multiples précautions et pour les principales espèces.

La force de notre modèle est de contourner ces difficultés, en travaillant sur la flore globalement, et donc sur un ensemble et des groupes où la fréquence de chaque espèce est sans importance. En pratique, le modèle s'appuie sur la distribution statistique de la flore dans les placettes autour de leur centre de gravité sur l'axe 1. Déplacer une placette et sa distribution le long de l'axe 1 revient à la déplacer géographiquement dans l'espace sur la carte dans le gradient des classes d'indices bioclimatique.

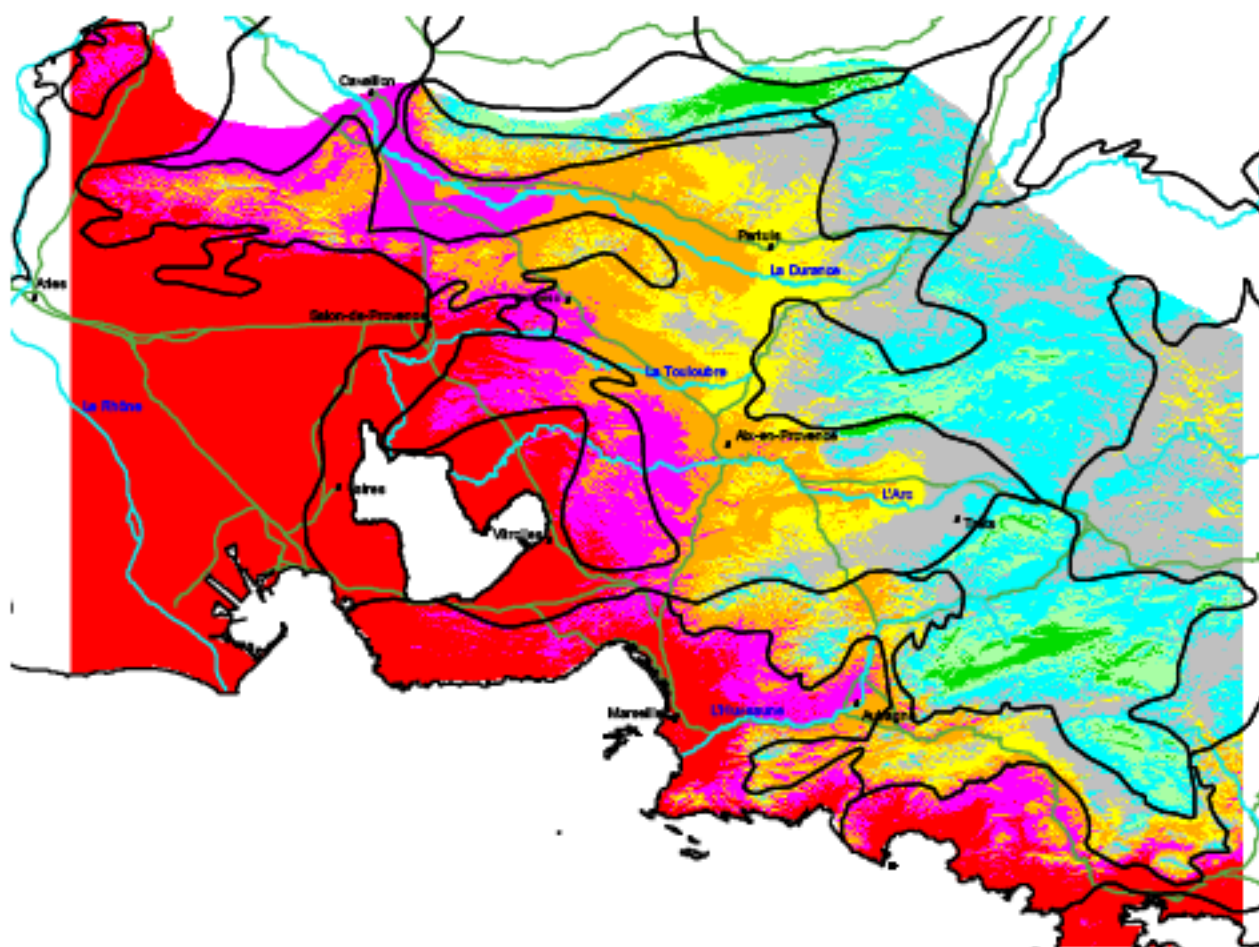


Figure 25 : Cartographie régionale de l'indice bioclimatique  $Ib\_CG$  avec un réchauffement de 2°C. Le déplacement des classes d'indice correspond au déplacement de la flore potentielle. Par rapport à la Figure 7, on voit disparaître entièrement la classe la plus élevée, qui n'était présente que dans les massifs montagneux. Cela correspond à la disparition de l'aire potentielle de plusieurs espèces qui se trouvaient en limite inférieure de leur aire, dont le pin sylvestre. Au niveau de la bande côtière, une frange base de la classe rouge sort des conditions de calibration, mais nous ne l'avons pas détaillée car elle est très marginale.

*Note de l'auteur post-soutenance: un travail de réinventaire des placettes a été réalisé en 2008, confirmant la forte dérive de la végétation sur 10 ans, un turn-over de 14%. Cette variation de flore est totalement orientée par le bilan hydrique: les plantes les plus mésophiles ont perdu beaucoup de terrain, en occurrences comme en abondance-dominance, tandis que les plantes thermo-xérophiles en ont gagné dans les mêmes proportions.*

*Ce travail est publié dans 2 articles annexés à la thèse:*

*Vennetier Michel et Ripert Christian - 2009. Forest flora turnover with climate change in the Mediterranean region. Soumis à Forest Ecology and Management.*

*Vennetier Michel et Ripert Christian - 2009. Impact du changement climatique sur la flore: théorie et pratique en région méditerranéenne. Accepté dans la Revue "Sciences" de l'AFAS. Actes du colloque "Changement climatique et biodiversité", AFAS, Paris, 22-23 mai 2008*

**C - TROISIEME PARTIE :  
ETUDE AUTECOLOGIQUE DU PIN D'ALEP EN FRANCE**



*Photo Vennetier M.*

## 11 CONTEXTE ET OBJECTIFS

### 11.1 *Le pin d'Alep : très bien et trop peu connu !*

Le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) est un des arbres les plus communs dans la partie ouest du pourtour méditerranéen, où il occupe environ 3.5 millions d'hectares (Barbéro et al., 1998; Le Houerou, 2005a). C'est l'essence résineuse dominante dans la zone méditerranéenne française à basse altitude (Loisel, 1976). Il y a connu au cours du 20<sup>ème</sup> siècle une rapide progression, très majoritairement grâce à une extension naturelle sur des terres pastorales et agricoles délaissées (Barbéro et al., 1992). En 2003, l'Inventaire Forestier National (I.F.N.) lui attribuait 208 000 ha dans la région Provence - Alpes - Côte d'Azur (PACA) et 36 000 ha en Languedoc-Roussillon, soit une surface totale de 244 000 ha dans le Sud-Est de la France (Figure 26). C'est six fois plus qu'à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, ce qui le place au 2<sup>ème</sup> rang des résineux pour la surface en région PACA (Thomas et al., 2006), juste derrière le pin sylvestre qu'il devrait rattraper dans les 20 ans à venir au rythme actuel de leur progression respective. Il n'occupe cependant que la 6<sup>ème</sup> place en France chez les conifères, et moins de 2% de la surface forestière du pays. Pendant longtemps, le pin d'Alep a été exploité en région PACA pour sa résine de très bonne qualité (Chakroun, 1986), le bois de mine, le papier, la caisserie et artisanalement pour la menuiserie (Maillé et al., 2002). Il a ainsi été semé à partir du milieu du 19<sup>ème</sup> siècle pour la reconstitution de forêt de protection et de production sur des terrains dégradés ou incendiés (de Ribbe, 1864) sur près de 30 000 ha pour les seules Bouches du Rhône. Le plateau d'Arbois, près d'Aix en Provence a notamment fait l'objet de semis de pin d'Alep sur plusieurs centaines d'hectares en réhabilitation de pâturages communaux.

Le pin d'Alep est plus particulièrement le conifère dominant des forêts de notre zone d'étude, à l'exclusion des altitudes supérieures à 800 m où le pin sylvestre prend le relais. Malgré cette place prépondérante, il n'avait fait l'objet depuis les années 50 et jusqu'à la fin des années 80 que de très peu d'attention : on manquait de données écologiques approfondies et de normes de sylviculture, en France comme ailleurs (Abbas et al., 1985a, 1985b; Quezel, 1985). On lui reprochait notamment sa faible production (Pardé J. , 1957) jugée économiquement non rentable. Au début des années 90, des études techniques ont démontré qu'il existait de nouveau en France pour cette espèce un réel potentiel (Belvaux, 1992; ONF et al., 1992a). Après des campagnes de sensibilisation (Neveux et al., 1986), les forestiers ont entrepris de valoriser la production de bois de façon assez empirique (Douheret, 1992; ONF et al., 1992b; Thibaut et al., 1992).

Une première étude systématique de la croissance en hauteur du pin d'Alep a été réalisée en 1992 sur des peuplements équiennes issus de plantations (Couhert et al., 1993), dont a été dérivé un modèle de production basé sur la croissance et la surface terrière. Mais les peuplements de pin d'Alep en France sont majoritairement issus de régénération naturelle, fréquemment irréguliers, mélangés avec des chênes et inéquiennes. Il était donc nécessaire de vérifier la pertinence de ce modèle pour les peuplements naturels. D'autre part, cette étude de 1992 ne permettait que de constater un niveau de productivité des milieux pour le pin d'Alep, exprimé par un indice de fertilité pour cette espèce, sans explication sur les facteurs déterminant cette potentialité. En absence de peuplement adulte existant, il n'était pas possible d'estimer le potentiel d'un site.

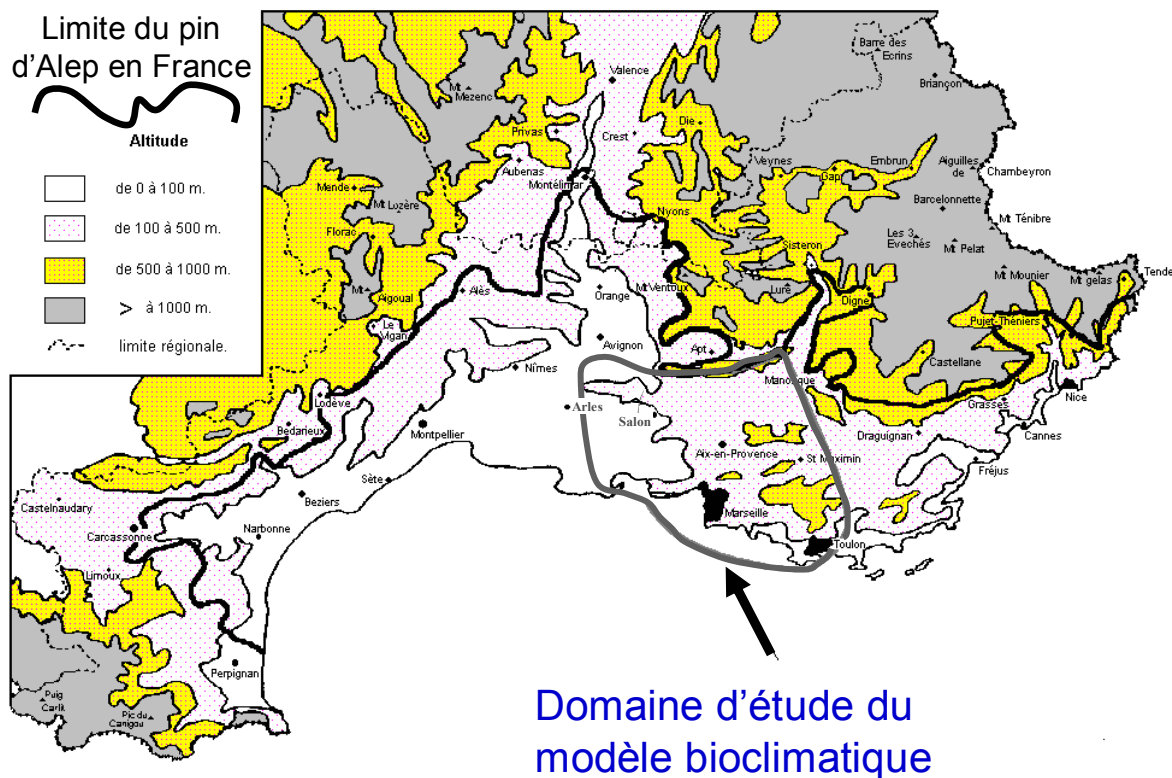


Figure 26 : limite de l'aire de répartition du pin d'Alep en France.

L'écologie du pin d'Alep a par ailleurs été étudiée sous différents angles dans de nombreux pays et sur toute l'étendue de son aire de répartition (Ne'eman et al., 2000; Quézel et al., 2003). Les limites de cette aire de répartition à partir de macro-facteurs climatiques sont bien documentées (Barbéro et al., 1998; Devaux et al., 1978; Le Houerou, 2005a, 2005c; Quézel et al., 1992), de même que les relations entre sa croissance en diamètre et les paramètres climatiques mensuels et annuels (Nicault, 1999; Serre-Bachet, 1992; Serre, 1976; Touchan et al., 1999; Vila et al., 2003). Sa dynamique après incendie ou sur les terres agricoles et pastorales abandonnées a fait l'objet de centaines de publications techniques et scientifiques à l'échelle de régions particulières (Acherar, 1981; Acherar et al., 1984; Barbéro et al., 1990; Buhk et al., 2006; Dubravac et al., 2006; Jose Martinez-Sanchez et al., 1999; Marcia et al., 2006; Pausas et al., 2004; Tatoni et al., 1994a; Tatoni et al., 1994b; Tsitsoni, 1997; Zalba et al.). Sa plantation en réhabilitation de milieux dégradés a également été bien étudiée (Garcia et al., 2000; Goberna et al., 2007; Huttermann et al., 1999; Maestre et al., 2003; Querejeta et al., 2001; Rincon et al., 2006). Cette littérature prolifique est liée au rôle essentiel que joue le pin d'Alep dans la dynamique des paysages méditerranéens, la protection du sol, la reconstitution forestière après incendie et le risque d'incendie lui-même.

Sa régénération contrôlée par la sylviculture, à partir de peuplements vivants, a été moins étudiée et certains problèmes ne sont pas encore résolus : régénération des vieux peuplements (Favand, 2007) ou des mélanges pin-chênes (d'Hanens, 1997), gestion de la biodiversité (Gondard et al., 2003; Zavala et al., 2004).

Par contre, les conditions locales de sa productivité n'ont quasiment pas été étudiées en France, et peu ailleurs. Si quelques bases étaient posées de façon générale (Quézel et al., 1992), il n'existait nulle part d'étude synthétique de type autécologique à grande échelle.

D'un point de vue scientifique comme technique, une étude autoécologique présente un grand intérêt pour la compréhension globale de l'écologie d'une espèce, en combinant facteurs locaux et macrofacteurs climatiques et géographiques pour déterminer ses conditions de croissance et de survie (Alexandrian, 1992; Ripert et al., 2002b). La démarche autécologique se base sur le calcul d'un indice

de fertilité du milieu pour une espèce. Cet indice est déterminé habituellement par la hauteur des peuplements à un âge de référence (Duplat et al., 1989), en se basant sur le postulat de Eichhorn (1904). Celui-ci stipule que la hauteur dominante<sup>1</sup> d'un peuplement forestier à un âge donné, et pour une espèce donnée, ne dépend que de la fertilité du site, indépendamment de la densité du peuplement (dans une large gamme de densités excluant les cas de peuplements très ouverts ou arbres isolés et de densités extrêmement fortes). Le modèle autécologique est construit pour estimer cette hauteur (traduite comme indice de fertilité) à partir des facteurs biotiques et abiotiques du milieu. La démarche statistique est donc très semblable à celle utilisée pour notre modèle bioclimatique, l'indice de fertilité remplaçant notre indice floristique.

Le pin d'Alep étant présent sur plus de 90% de nos placettes dans la zone d'étude du modèle, toutes les conditions étaient réunies pour réaliser son étude autécologique à partir du même jeu de données. Une approche expérimentale a été réalisée en 1997 sur 200 placettes de la zone d'étude comprenant du pin d'Alep (Brochiero et al., 1999). La clarté des grandes lignes qui s'en dégagent et l'intérêt qu'elle a suscité auprès des gestionnaires nous a poussé à étendre rapidement le travail à toute la zone méditerranéenne française, en utilisant les chaînes de traitement statistique que nous avons développées pour la calibration et la validation du modèle bioclimatique.

### 11.2 Des méthodes mises à l'épreuve par le changement global

Déterminer un indice de fertilité basé sur la hauteur pour un site suppose que la hauteur des peuplements à un âge donné soit invariable dans le temps sur ce site. Autrement dit, on doit admettre que la courbe de vitesse de croissance des arbres sur ce site soit fixée et unique pour toutes les générations. C'est la base du postulat de Eichhorn.

Or les résultats convergents de nombreuses études montrent que la vitesse de croissance des arbres en diamètre comme en hauteur a varié au cours du 20<sup>ème</sup> siècle, le plus souvent en marquant une sensible accélération. Ce phénomène a été mesuré à l'échelle de régions françaises : par exemple dans le Jura et les Vosges ou sur le plateau lorrain pour le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), l'épicéa (*Picea abies* Karst.), le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), les chênes rouvre et pédonculé (*Quercus robur* L. et *Quercus petraea* Liebl.) (Badeau et al., 1995; Becker et al., 1994; Bert, 1992; Bontemps, 2006) dans l'ouest de la France pour le pin laricio (*Pinus nigra ssp. laricio* Maire.) (Lebourgeois et al., 2000); en Provence calcaire pour le chêne pubescent ((Rathgeber et al., 1999), les résineux en limite altitudinale de la végétation dans les Alpes (Rolland et al., 1998) etc. Des résultats similaires se retrouvent sur l'ensemble de la terre (cf. introduction générale de la thèse), seules quelques régions d'Europe du nord ou de l'Est, minoritaires, montrant une tendance inverse avec ralentissement ou stagnation de la croissance.

Au cours des études autécologiques réalisées par le Cemagref dans le sud-est de la France, le phénomène avait été clairement identifié chez le cèdre de l'atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) en Provence et le pin laricio dans les Cévennes (Nouals et al., 1992; Ripert et al., 1993), les jeunes peuplements ayant un indice de fertilité en moyenne supérieur aux plus anciens. Mais il n'avait pas été quantifié et donc pas pris en compte dans la modélisation. Lors de notre étude du pin d'Alep, la tendance à l'accélération est apparue dès le départ d'une telle ampleur (Vennetier et al., 1998) qu'il n'était pas possible de l'ignorer.

Des variations dans les tendances temporelles de croissance et même dans les modèles de croissance ont été mises en évidence suivant des gradients de continentalité ou d'altitude, et entre régions voisines (Bontemps, 2006; Duplat et al., 1997). Ces auteurs les attribuent aux principales contraintes climatiques qui ne sont pas les mêmes pour une espèce donnée dans chaque région: ça peut être le manque de froid en hiver pour l'une, l'entraînant à gaspiller ses réserves, l'excès de sécheresse en été dans l'autre entraînant des désordres physiologiques et anatomiques (cavitation). Ils considèrent

---

<sup>1</sup> La hauteur dominante d'un peuplement régulier est définie comme la hauteur moyenne des 100 plus gros arbres par hectare. La loi de Eichhorn a été essentiellement définie pour les peuplements gérés équiennes et réguliers. Son principe peut cependant être étendu avec précautions à des peuplements irréguliers, si l'on compare des arbres poussant dans des conditions de concurrence comparables.



cependant que les tendances au sein même des principales régions naturelles ont une variabilité suffisamment faible pour ne pas remettre en cause la significativité des résultats. Certains travaux montrent que c'est au niveau des limites de répartition des espèces que les changements sont le plus marqués et qu'il peuvent aller à l'encontre de la tendance générale en limite inférieure de ces aires (Keller et al., 1997; Rathgeber et al., 2000a). Les inversions de tendance peuvent être particulièrement rapides le long de gradients altitudinaux, sur quelques centaines de mètres d'altitude (Vila et al., 2003). Or notre zone d'étude du pin d'Alep est assez étendue : elle comprend des gradients climatiques marqués notamment des gradients de pluviométrie d'ouest en est, et des contrastes marqués de types climatiques si l'on intègre régime des pluies et régimes thermiques (Boisseau et al., 1992b). Le pin d'Alep peut être trouvé du niveau de la mer jusque vers 800 m d'altitude. Une attention particulière doit donc être portée à la variabilité du modèle de croissance que peuvent induire les variations d'environnement global.

Dans l'ensemble des études citées ci-dessus ou en introduction de la première partie, les scientifiques s'accordent pour attribuer les modifications récentes de vitesse de croissance des arbres à la conjonction de plusieurs facteurs du changement global :

- le changement climatique (Ramaswamy, 2001) lié à l'accroissement des gaz à effet de serre parmi lesquels le CO<sub>2</sub>, (IPCC, 2007; Keeling et al., 2001; Prentice, 2001). Le réchauffement généralisé a tendance à allonger la durée de la saison de végétation (Fabian et al., 1999). Une température plus élevée peut favoriser la croissance des végétaux, notamment en limite supérieure de végétation en montagne (Rolland et al., 1998) mais aussi la réduire en accroissant le déficit hydrique en été (Hoff et al., 2000) (Lebourgeois et al., 2000).
- l'effet fertilisant direct du CO<sub>2</sub> (Curtis et al., 1998; Kirsbaum et al., 1996). Ces effets sont actuellement contestés sur le long terme et hors des environnements contrôlés (Handa et al., 2006), et surtout semblent dépendants du caractère non limitant de la nutrition (Nowak et al., 2004).
- les dépôts de pollution azotée atmosphérique (Nellemann et al., 2001), créditées généralement et de plus en plus souvent d'un impact positif (Bontemps, 2006).
- les autres pollutions atmosphériques (ozone, SO<sub>2</sub>, ...) donnant lieu à des attaques directes sur les organes aériens avec des conséquences sanitaires défavorables et des réductions de croissance (de Bauer et al., 2007; Gerosa et al., ; Karlsson et al., 2006; Kohut, ; Pina et al., 2007; Wieser et al., 2006), ainsi qu'à des dépôts acides (Whitfield et al., 2006) jouant un rôle directement négatif ou simplement aggravant lors d'épisodes de stress hydrique (Becker, 1987; Becker, 1989).
- la reconstitution progressive des sols dans les zones anthropisées de longue date, notamment en Europe, après abandon de pratiques traditionnelles néfastes et de la surexploitation du milieu (Glatzel, 1998). En l'absence de suivi à long terme, ce facteur est difficilement quantifiable.

Mais ces études concluent pour la plupart qu'il n'est pas possible d'attribuer un poids précis à chacun de ces facteurs ni à leurs interactions. Cannel (1998) a tenté d'attribuer une fourchette possible à l'influence du réchauffement, du CO<sub>2</sub> et des dépôts azotés, mais conclu que ces facteurs même additionnés n'expliquent pas en totalité les fortes accélérations de croissance généralement observées. Quelques contributions récentes attribuent un rôle potentiellement décisif aux dépôts de pollution azotée (Bontemps, 2006)(EFI, 2002, non publié, communication personnelle).

La très grande majorité des études citées précédemment, et la totalité des études ayant au départ exploré les variations temporelles de croissance des arbres pour les mettre en relation avec les changements d'environnement, se basent sur l'étude des cernes de croissance. L'étude de ces cernes est une discipline ancienne, au départ dendrochronologie, puis aussi dendroécologie ; elle a fait l'objet d'un grand nombre de travaux qui permettent d'aller au-delà de la simple observation de tendances et de remonter très loin dans le temps (Fritts, 1976). Elle est beaucoup moins lourde à mettre en œuvre sur le terrain que les analyses de tiges nécessaires pour l'étude des croissances en hauteur, permettant le choix d'un beaucoup plus grand nombre d'individus. Elle demande par contre un gros travail de mesure, interdatation et prétraitement des données.

Les études basées sur la croissance en hauteur sont beaucoup moins nombreuses. Elles peuvent utiliser deux approches différentes (Spiecker et al., 1996) :

- soit le suivi à long terme de la croissance de peuplements. On compare des peuplements d'âges différents mais gérés de façon similaire dans des conditions stationnelles identiques (Unthelm, 1996). Si une tendance se dessine avec le temps, les arbres jeunes auront une hauteur supérieure ou inférieure à celle des vieux arbres au même âge. On peut aussi comparer des indices de fertilité issus d'inventaires forestiers successifs à l'échelle de pays entiers (Kiviste, 1998), comparer deux générations successives sur la même parcelle (Keller, 1992), ou encore comparer les courbes de croissance actuelles avec des modèles plus anciens, préétablis sur un large échantillon dans les mêmes conditions (Kenk et al., 1991). Cette dernière approche est la plus fréquente car elle s'appuie sur de nombreux dispositifs permanents existant en forêt dans toute l'Europe.
- Soit une approche rétrospective par analyse de tige. Dans ce cas, on reconstitue la croissance de chaque arbre en comptant les cernes à différents niveaux de hauteur (cf. 12.1, (Bontemps, 2006; Duplat et al., 1989; Newberry, 1991). Cette méthode suppose de sacrifier les arbres mesurés. Elle est très consommatrice de main d'œuvre mais rend possible instantanément la comparaison de croissance de nombreux peuplements. On ne disposait que de quelques références avec cette approche lors de nos travaux. C'est l'approche que nous avons choisie, et notre contribution se situe donc sur un créneau peu exploré.

### *11.3 Objectifs et plan de travail de l'étude*

Les objectifs de cette étude du pin d'Alep correspondent aux étapes d'une étude autécologique, compliquée par la prise en compte du changement global et la nécessité de faire le lien avec le modèle bioclimatique :

- installation et relevé de placettes suivant un plan d'échantillonnage adapté, et analyse de tiges sélectionnées ;
- choix et calibration d'un modèle de croissance en hauteur à partir des analyses de tiges ;
- calcul des indices de fertilité pin d'Alep pour chaque placette, en tenant compte des variations temporelles de croissance ;
- choix et calibration d'un modèle permettant de prédire les indices de fertilité à partir des variables du milieu ;
- validation des résultats sur des relevés de contrôle et par des méthodes de rééchantillonnage ;
- recherche d'un lien entre les indices de fertilité et le modèle bioclimatique.

Une difficulté supplémentaire mais un point original et intéressant de l'étude est de travailler dans des peuplements irréguliers, ce qui n'avait jamais été fait jusqu'à présent. L'étude de la croissance des peuplements réguliers de pin d'Alep ayant déjà été réalisée sur des plantations (Couhert et al., 1993), sa reprise était de toute façon sans intérêt. La comparaison peuplements réguliers / peuplements irréguliers pouvait par contre être riche d'enseignements, sur le plan méthodologique comme sur le plan écologique. Ce point peut cependant poser des problèmes vis à vis des méthodes standards de la discipline : notamment dans l'interprétation de la croissance des arbres et de ses variations temporelles, en raison de la non-homogénéité de l'histoire des arbres choisis au sein même des placettes. Il n'a pas que des inconvénients, et nous a permis de nous fixer un objectif supplémentaire :

- mettre en évidence les variations de croissance du pin d'Alep entre différentes générations en éliminant a priori toute variation stationnelle entre les arbres comparés, ce qui est rarement possible lorsqu'on compare des peuplements réguliers situés sur des parcelles séparées.

Les avantages, inconvénients et risques de cette approche sur peuplements irréguliers sont discutés plus loin au vu des résultats.

## 12 MATERIEL ET METHODES

### 12.1 Plan d'échantillonnage, choix et mesure des arbres

L'étude autécologique du pin d'Alep ayant été initialement un sous-produit du modèle bioclimatique, elle partage intégralement avec ce dernier la structuration écologique du plan d'échantillonnage, les critères de choix des peuplements, les protocoles de relevé ainsi que 280 placettes (cf. paragraphe matériel et méthodes de la première partie de la thèse et Annexe 3, Annexe 4). Le domaine d'étude a été étendu à toute l'aire française du pin d'Alep (Figure 26), soit tous les départements de la bordure méditerranéenne française (Tableau 13). Le plan d'échantillonnage a été complété jusqu'à compter 515 placettes en tout, la densité finale de placettes étant proportionnelle aux surfaces couvertes par le pin d'Alep dans chaque département. L'échantillon a été réparti pour couvrir géographiquement de façon homogène le gradient sud-nord de continentalité, mais aussi les gradients Ouest-Est d'humidité et de pluviométrie.

*Tableau 13 : Répartition des relevés par région et département*

Alpes Hte Prov	32	Provence Alpes Côte d'Azur  <b>424</b>
Alpes Maritime	20	
Bouches du Rhône	168	
Var	129	
Vaucluse	75	
Aude	20	Languedoc Roussillon  <b>73</b>
Gard	21	
Hérault	28	
Pyrénées Orientales	4	
Drôme	15	<b>Rhône Alpes 15</b>

Les 280 placettes communes avec le modèle bioclimatique étaient en majorité des peuplements naturels mélangés, irréguliers et inéquiennes. Nous avons complété l'échantillonnage sur la même base, recherchant là où c'était possible la présence de plusieurs générations d'arbres par placette, sans que l'irrégularité du peuplement soit cependant un critère absolu de choix.

Pour les mesures sur les arbres, nous avons choisi les plus hauts du peuplement quand il n'y avait qu'une génération, et les plus hauts de leur génération quand plusieurs générations étaient présentes sur une même placette. Quelle que soit la génération considérée,

les arbres échantillonnés étaient toujours des arbres dominants, sains, ne présentant ni accident grave ni pathologie visible. Ils présentaient des grosses branches vivantes ou mortes, ou leurs restes sous forme de chicots et cicatrices, sur une hauteur suffisante pour qu'on puisse supposer qu'ils n'avaient jamais été dominés. Cinq arbres si possible ont été choisis par placettes, rarement jusqu'à 7 en cas de générations multiples. 2158 arbres (et donc couples âge / hauteur) ont ainsi été mesurés, soit en fin de compte un peu plus de 4 par placette. L'âge a été mesuré soit par sondage au cœur à la tarière de Pressler (3 sondages par arbre dont deux opposés à 1.30m du sol et un au pied le plus bas possible), soit sur souche après abattage en cas d'analyse de tige. Les carottes ou rondelles difficilement lisibles sur le terrain ont été ramenées au laboratoire pour lecture sous loupe binoculaire après ponçage. La lecture des cernes de pin d'Alep est souvent délicate sur les vieux arbres car ils sont très étroits sur les dernières années ou dizaines d'années. Les grands gels de 1929, 1956 et 1985-87 ont systématiquement produit entre 1 et 5 cernes successifs très minces sur toute la zone d'étude et souvent des cernes manquants pour les deux premiers (Devaux et al., 1978; Vila et al., 2003). Il est impossible de détecter visuellement ces cernes manquants même avec une loupe de terrain. Par chance, les variations climatiques ont aussi produit dans la plus grande partie de la zone d'étude d'autres cernes ou séries de cernes très caractéristiques pour à peu près chaque décennie (Vila et al., 2003) ce qui permet d'interdater les carottes et compter avec certitude ces cernes manquants : outre les repères des grands gels, on note une série de 3 cernes minces en 1979, 82, 85, les cernes 1917, 1948 et 1995 larges à très larges avec un bois final exceptionnellement épais, une série de faux cernes dans les années 30, le cerne de 1970 étroit avec un bois final exceptionnellement mince, les cernes de 1962 et 1947 généralement étroits, le cerne de 1992 systématiquement plus large que ses deux voisins, pour ne citer que les plus courants.

Les courbes de croissance en hauteur du pin d'Alep ont été reconstituées précisément par analyse de tige sur 113 individus principaux répartis dans l'ensemble de la zone d'étude et représentatifs de la plus grande variabilité écologique et géographique possible (Tableau 14). Ces arbres ont été choisis pour représenter les différentes générations d'arbres par placette quand il y en avait plusieurs. Les découpes en billons étaient effectuées suivant un protocole standard mais assez souple, les longueurs étant variables suivant la fertilité du site et la hauteur totale de l'arbre : 30 à 50 cm dans les premiers mètres du tronc et dans la cime, où la croissance est généralement assez lente, 1 à 2 m dans la partie médiane du tronc correspondant à une croissance plus rapide. Le but était d'obtenir au minimum 10 et jusqu'à 15 billons par arbre et une moyenne de 5 à 10 ans entre les découpes. La hauteur précise des découpes n'avait pas été fixée arbitrairement pour s'adapter à la morphologie très irrégulière des arbres, et éviter les nœuds et les grosses branches sur le tronc et dans le houppier. Il a été parfois difficile de déterminer un axe dominant dans le houppier des vieux pins qui présentent des cimes multiples de même hauteur et diamètre. Le nombre de cernes était compté sur la souche et sur la face inférieure de chaque billon.

L'âge d'un arbre à une hauteur donnée est obtenu par la formule :

$$ageh = age0 - nch$$

avec *ageh* : âge de l'arbre à la hauteur h, *age0* : âge actuel de l'arbre à la souche et *nch* : nombre de cernes à la hauteur h.

L'âge des arbres analysés varie de 25 à 150 ans.

Quand il a été possible d'en trouver, un ou deux individus jeunes ont été analysés plus sommairement dans leur globalité mais plus précisément à la base, dans toutes les placettes. Pour limiter le travail, ces individus ont été choisis parmi les arbres dominants très jeunes (10 à 25 ans) dans la placette ou dans l'environnement proche de celle-ci et dans des conditions stationnelles identiques. Elle a servi pour évaluer la variabilité de la croissance initiale des arbres dans les 2 premiers mètres, et pour améliorer l'évaluation de l'âge des arbres quand un sondage à la tarière ne pouvait pas se faire près du sol.

Tableau 14 : répartition des analyses de tige dans la zone d'étude

	<b>Echantillon complet</b>	Languedoc-Roussillon	Provence calcaire ouest	Est du var + Côte d'Azur
nb placettes d'analyses	<b>49</b>	13	26	10
nb analyses de tiges	<b>113</b>	22	76	15

## 12.2 Choix des modèles et calcul des indices de fertilité

Les modèles habituels de croissance en hauteur sont calibrés sur les caractéristiques moyennes des arbres dominants de peuplements réguliers (Duplat et al., 1989). Les méthodes standard ne s'appliquent donc pas à notre cas, sur peuplements inéquiennes et mélangés. Nous avons du adapter ces protocoles en calibrant des modèles de croissance arbre par arbre, et non par placette ou groupe de placettes. Cette méthode a l'inconvénient de multiplier les courbes à ajuster, ce qui ne change rien sur le principe, sinon que l'on peut avoir plusieurs ajustements différents par placette (voir ci-dessous). On ne peut pas avoir la certitude que les arbres sont représentatifs de la moyenne de leur génération. Mais elle présente aussi plusieurs avantages :

- donner des résultats a priori valides quel que soit le type de peuplement, y compris pour des pins isolés dans un peuplement feuillu et des peuplements très irréguliers,
- permettre la comparaison de plusieurs générations d'arbres sur le même site et mettre ainsi en évidence les variations de croissance avec le temps, indépendamment de la fertilité qui est constante au niveau intra-placette. Ce point faisait partie des objectifs importants de l'étude.

Nous avons testé 3 types de modèles tirés de la littérature, avec pour chacun plusieurs variantes.

- des modèles de type Chapman - Richards (Richards, 1959) dont la formule générique est :

$$h = a_i \cdot (1 - b \cdot \exp(-c \cdot \text{Age}))^e$$

- des modèles de type Bailey et Clutter (1974) : anamorphiques (ou proportionnels, pour lesquels l'accroissement relatif en hauteur est constant pour chaque âge, quels que soient les milieux concernés) et polymorphiques (non proportionnels).

$$h_i = \exp \left[ a_i + b \cdot \left( \frac{1}{\text{Age}} \right)^c \right] \qquad h_i = \exp \left[ a + b_i \cdot \left( \frac{1}{\text{Age}} \right)^c \right]$$

- Ainsi que des modèles de type Duplat et Tran-Ha (1986)

$$h = (a \cdot \text{Age} + b_i) \cdot \left[ 1 - \exp \left( - \left( \frac{\text{Age}}{c} \right)^d \right) \right]^r + p \cdot \text{Age}$$

Dans les équations de ces modèles, h représente la hauteur de l'arbre et Age son âge ; c, d, e, r et p sont des paramètres généraux ajustés statistiquement à l'ensemble du faisceau de courbes; ai et bi sont des paramètres "libres" ajustés statistiquement courbe par courbe. Pour chaque modèle, les paramètres généraux déterminent la forme générale commune de l'ensemble des courbes du faisceau, alors que les paramètres libres expriment l'indice de fertilité propre de chaque arbre (c'est à dire sa vitesse de croissance ou la hauteur maximale qu'il peut atteindre à un âge très avancé = quasi-assymptote). Suivant les variantes de chaque modèle, certains paramètres généraux ou locaux sont éliminés.

Nous avons optimisé les paramètres de chaque modèle par régression non-linéaire (Bard, 1974) pour qu'il s'ajuste au mieux aux courbes de croissance fournies par les analyses de tiges. Cet ajustement s'est fait simultanément sur l'ensemble des courbes. Soit, lorsque le modèle ne comprenait pas plus de 5 paramètres à optimiser dont 1 paramètre local, à l'aide d'un programme de régression non-linéaire sur le logiciel S+®. On utilise alors des variables indicatrices auxiliaires Xi prenant la valeur 1 si le couple âge / hauteur considéré appartient à l'arbre i et la valeur 0 dans le cas contraire (Duplat et al., 1989). Soit à l'aide du solveur du logiciel Microsoft EXCEL® dans les autres cas, ainsi que dans les cas précédents pour vérifier la correspondance entre les deux modes de calcul. Chaque modèle a été testé d'une part sur l'ensemble des analyses de tige, et d'autre part sur cinq sous-échantillons, correspondant aux ensembles naturels étudiés (Corbières et Minervois, Drôme provençale, Plateaux de Provence, Basse Provence, Côte d'Azur). La variance résiduelle a été utilisée comme un indicateur de la qualité de l'ajustement aux valeurs observées (Debouche, 1977) ainsi que le coefficient de corrélation entre valeurs prédites et valeurs observées pour tous les points des analyses de tige (soit près de 1700 valeurs).

Une fois le modèle choisi, l'indice de fertilité d'une placette pour un arbre donné est calculé par le modèle comme la hauteur de cet arbre à 70 ans. Cet âge a été choisi pour différentes raisons : d'une part c'est l'âge moyen des arbres de notre échantillon, d'autre part c'est l'âge d'exploitation des arbres dans les forêts gérées de la zone d'étude pour des niveaux moyens de fertilité (Couhert et al., 1993). L'indice de fertilité d'une placette est obtenu en moyennant les indices des arbres de cette placette.

Nous avons porté une attention particulière aux limites de validité des modèles en termes de classes d'âges, en testant la fiabilité des prédictions de ces modèles lorsque les valeurs observées s'éloignaient de l'âge de référence. Pour cela, nous avons calculé l'erreur relative (ER) par couple de valeur hauteur-âge au sein de chaque analyse de tige : dans chaque analyse de tige des arbres dont l'âge était compris entre 60 et 75 ans, nous avons pris comme référence le couple âge-hauteur le plus proche de 70 ans. Pour les arbres plus âgés, nous avons pris les deux couples âge-hauteur les plus proches de l'âge de référence de part et d'autre. L'indice de fertilité prédit à partir de ce couple ou de la moyenne

des deux couples est considéré comme l'indice de fertilité observé de cet arbre  $j$  ( $H70obs_j$  = hauteur réelle de l'arbre à 70 ans), car l'extrapolation sur quelques années ne permet pas de grosse erreur par rapport à la réalité. L'indice de fertilité a ensuite été calculé pour chaque couple âge-hauteur ( $i$ ) de la même analyse de tige et considéré comme indice estimé ( $H70est_i$ ), chaque valeur de  $H70est_i$  étant rapportée à la classe d'âge du couple âge-hauteur. L'erreur relative entre  $H70est$  et  $H70obs$  a enfin été moyennée, toutes analyses de tiges concernées confondues (soit 63 arbres), par classes de 5 ans en 5 ans. La formule de l'erreur relative est donnée ci-dessous :

$$ER_x = \frac{1}{n} * SS[(H70est_i - H70obs_j)/H70obs_j] \quad \text{avec}$$

$x$  = classe d'âge considérée,

$n$  = nombre de couples âge hauteur dans les analyses de tige pour la classe d'âge considérée,

$i$  = indice de chaque couple âge hauteur dans une analyse de tige,

$j$  = indice de l'analyse de tige.

Les analyses de tige des arbres n'atteignant pas 60 ans ont été exclues, car la valeur du  $H70obs$  ne pouvait pas être calculée de façon très fiable. Un travail équivalent a été effectué pour un âge de référence de 50 ans, et publié précédemment (Rathgeber et al., 2003), permettant la prise en compte d'un nombre d'arbres plus important.

### 12.3 Variations de la vitesse de croissance du pin d'Alep au 20<sup>ème</sup> siècle

Il est possible d'établir une relation directe entre l'âge des arbres et leur indice de fertilité, sur l'ensemble de l'échantillon et indépendamment des placettes. Mais cette relation peut être biaisée, car le plan d'échantillonnage n'a pas pu équilibrer systématiquement âge des arbres et fertilité. Nous avons donc calculé les variations relatives de vitesse de croissance du pin d'Alep au cours du 20<sup>ème</sup> siècle en utilisant les différences d'âge des arbres au sein des placettes, où le milieu est homogène et donc la fertilité spatialement constante. Pour chaque placette, nous avons calculé d'une part la différence entre l'âge de chaque arbre et l'âge moyen de la placette, et d'autre part la différence entre l'indice de fertilité de chaque arbre et l'indice de fertilité moyen de la placette. Une régression entre ces deux différences permet de mettre en évidence une éventuelle tendance : s'il existe une tendance générale à l'accélération de la croissance avec le temps (ou respectivement au ralentissement), les courbes de croissance des arbres les plus âgés seront en moyenne en dessous de celles des arbres plus jeunes (respectivement au-dessus). Les indices de fertilité calculés par le modèle de croissance pour les arbres les plus âgés seront donc inférieurs (respectivement supérieurs) à ceux des arbres plus jeunes pour une station a priori identique.

C'est là que réside l'intérêt de la modélisation arbre par arbre : un calcul moyen par placette gomme totalement ces différences à fertilité équivalente ; et les variations calculées sur des placettes d'âges différents ne permettent pas d'attribuer ces variations de croissance à l'âge seul, l'équivalence de fertilité des sites et d'histoire des peuplements n'étant pas garantie. D'autre part, pour un niveau de fertilité donné, le choix d'un peuplement jeune ou d'un peuplement plus âgé peut modifier l'indice de fertilité s'il existe une tendance temporelle de vitesse de croissance. Le calcul du modèle autécologique pourrait donc être biaisé par un déséquilibre des classes d'âge entre différentes parties de la zone d'étude ou différents niveaux de fertilité du plan d'échantillonnage. Notre approche élimine ces biais potentiels.

### 12.4 Modélisation des indices de fertilité et validation des modèles

Nous avons utilisé et comparé deux méthodes de modélisation, afin d'estimer les indices de fertilité des placettes pour le pin d'Alep à l'aide des variables abiotiques du milieu. Les arbres de décision et la régression PLS.

Le problème était mathématiquement strictement identique à celui que posait la modélisation des indices floristiques des placettes, en majorité communes, pour la mise au point du modèle bioclimatique. Les variables explicatives étaient similaires. Nous avons donc utilisé les mêmes chaînes

de traitement statistiques et les mêmes méthodes de validation. Elles ne sont pas re-présentées ici : se reporter au chapitre matériel et méthode de la première partie ainsi qu'aux Annexe 6 et Annexe 7.

La calibration des modèles pour le pin d'Alep pose cependant un problème spécifique d'équilibre de l'échantillon qui ne se posait pas dans le cas du modèle bioclimatique. On constate en effet que les indices de fertilité obtenus à l'aide du modèle de croissance sont répartis suivant une courbe en cloche (Figure 27). Les fertilités moyennes sont surreprésentées par rapport aux fertilités bonnes et mauvaises. Ces dernières risquaient de ne pas être correctement estimées. Nous avons donc testé une pondération qui donne à chaque placette un poids augmentant proportionnellement à son écart à la moyenne ou au carré de son écart à la moyenne. Cette pondération permet de rétablir partiellement l'équilibre de l'échantillon, sans exagérer le poids des placettes extrêmes qui sont peu nombreuses.

Trois formules de pondération ont été testées.

$$(1) P_i = 1 + 2 * \text{abs}(H70 - H_i70) / 10.5$$

$$(2) P_i = 1 + 4 * \text{abs}(H70 - H_i70) / 10.5$$

$$(3) P_i = 1 + (H70 - H_i70)^2 / 10.5$$

Avec

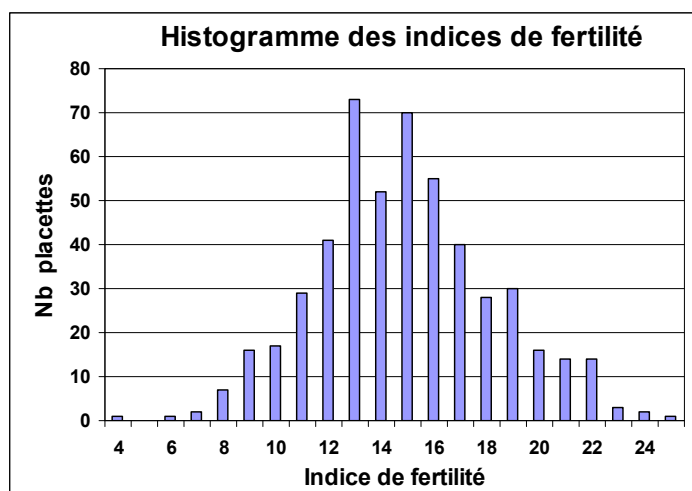
$P_i$  = pondération pour la placette  $i$ ,

$H70$  = moyenne de l'indice de fertilité toutes placettes confondues,

$H_i70$  = indice de fertilité de la placette  $i$ ,

abs = fonction valeur absolue

10.5 = constante égale à la moitié de l'amplitude de l'indice de fertilité



Avec les pondérations 1 et 2, on corrige le déséquilibre de fréquences des classes d'indice de fertilités sans l'effacer. Avec la pondération (3), ces classes ont pratiquement toutes le même poids, à l'exception des plus extrêmes.

Figure 27: Répartition des indices de fertilité dans l'échantillon, par classes d'un mètre.

### 12.5 Lien avec le modèle bioclimatique

Nous avons créé une variable d'indice de fertilité pour le pin d'Alep (HPA) en 5 classes, chaque placette se voyant affecter la classe correspondant à la moyenne de ses pins. Pour les 280 placettes de l'étude autécologique du pin d'Alep communes avec celles du modèle bioclimatiques, nous avons :

- d'une part projeté cette variable HPA en variable supplémentaire dans l'AFC. L'objectif était de rechercher une correspondance de l'indice de fertilité avec les axes principaux de l'AFC, et avec les classes des principales variables abiotiques,
- d'autre part vérifié sa correspondance avec les deux indices (global et local) calculés par le modèle bioclimatique. Il s'agissait alors de rechercher si la relation était directe avec chacun de ces indices indépendamment ou si des interactions compliquaient cette relation.

## 13 RESULTATS

### 13.1 Choix du modèle de croissance en hauteur

Une variante des modèles de type Duplat et Tran-Ha donne les meilleurs résultats en terme de variance résiduelle, suivi de près par un modèle du type Chapman-Richards (Tableau 15). Ce sont les mieux adaptés à la modélisation des courbes du pin d'Alep sur notre échantillon d'analyse de tiges. Le modèle de type Duplat et Tran-Ha a cependant l'inconvénient de présenter une croissance négative (donc des hauteurs négatives), pour les très mauvaises fertilités dans les premières dizaines d'années ; ses écarts avec le modèle Chapman-Richards sont surtout importants en valeur relative dans les trente premières années (démarrage plus lent), tout en restant faibles en valeur absolue, et faibles en valeur absolue et relative par la suite. La variance résiduelle des modèles de type Bailey et Clutter est supérieure à celles des deux autres types, notamment pour le modèle anamorphique.

Modèles	Variance Résiduelle	r <sup>2</sup>
Chapman-Richards	0.55	0.98
Anamorphique	1.25	0.96
Bailey & Clutter - Polymorphique	0.62	0.98
Duplat & Tran-Ha	0.46	0.99

Tableau 15 : comparaison des variances résiduelles et coefficients de corrélation pour les différents modèles testés

Nous avons donc retenu le modèle de type Chapman-Richards déjà proposé par Brochiéro et al. (1999) ainsi que Vennetier *et al.* (1998) pour la Provence calcaire.

*L'écart entre ce modèle global et ses variantes calculées sur les sous-ensembles régionaux est faible (*

Tableau 16. Les variances résiduelles sont du même ordre de grandeur. Ils ne justifient pas les complications qu'entraîne l'utilisation de plusieurs sous-modèles, d'autant que le nombre d'analyses de tige dans certains de ces sous ensembles est relativement réduit, ce qui ne garanti pas un équilibre entre classes de fertilité et âge moyen des arbres analysés.

Tableau 16 : coefficients de corrélation et résidus moyens des différents sous-modèles régionaux comparés au modèle général. Le r<sup>2</sup> des sous-modèles régionaux pour l'échantillon complet correspond au r<sup>2</sup> des prédictions réunies des 3 sous-modèles. Le résidu des sous-modèles régionaux pour l'échantillon complet correspond à la moyenne des résidus des 3 sous-modèles.

		Echantillon complet	Languedoc-Roussillon	Provence calcaire ouest	Est du var + Côte d'Azur
	nb analyses de tiges	113	22	76	15
Modèle général	r <sup>2</sup>	0.98	0.97	0.98	0.98
	Résidu moyen	0.53	0.46	0.55	0.51
Sous-modèles régionaux	r <sup>2</sup>	0.99	0.99	0.98	0.99
	Résidu moyen	0.47	0.37	0.52	0.38



La formule finale du modèle retenu est donnée dans l'équation ci-dessous :

$$h_j(a) = H_j \max \{1 - \exp(-0.021 \text{ age})\}^{1.5385} + \varepsilon \quad \text{avec :}$$

\*  $h_j$  et  $a$  : hauteur de l'arbre  $i$  à une âge donné  $a$ ,  $H_j \max$  = hauteur maximale de l'arbre  $i$  à un âge très élevé (asymptote de la courbe). Paramètre libre de chaque arbre.  $-0.021$  et  $1.5385$  : coefficients d'ajustement du modèle aux courbes de croissance. Paramètres généraux de toutes les courbes.

$\varepsilon$  = erreur résiduelle

$H_j \max$  peut être estimé pour chaque arbre en inversant l'équation précédente du modèle, en se basant sur la hauteur et l'âge réellement mesurés pour cet arbre sur le terrain. L'indice de fertilité de la placette pour chaque arbre  $i$  est donc obtenu avec la formule suivante :

$$H70_j \text{ (estimé)} = h_j \{(1 - \exp(-0.021 * 70)) / (1 - \exp(-0.021 \hat{\text{age}}_j))\}^{1.5385} \quad \text{avec}$$

\*  $H70_j$  : indice de fertilité de la placette pour l'arbre  $i$  = hauteur estimée ou mesurée à 70 ans,

\*  $h_j$  et  $\hat{\text{age}}_j$  : hauteur et âge actuels de l'arbre  $i$  mesuré,

\* 70 : l'âge de référence,

\*  $-0.021$  et  $1.5385$  : paramètres généraux d'ajustement du modèle aux courbes de croissance.

Sur la base de ce modèle, on peut dessiner les courbes de croissance moyenne des arbres pour différentes classes arbitraires de fertilité. Nous avons choisi de faire 5 classes de fertilité qui partagent de façon homogène le domaine de variation des courbes de croissance observées (Figure 28). L'amplitude d'une classe de fertilité est de 3.15 m pour l'indice H70. Des exemples de l'ajustement des courbes modèles aux courbes observées et l'ensemble des courbes des 113 analyses de tige figurent en Annexe 14.

A partir du modèle, les indices de fertilité ont été calculés pour la totalité des 2158 couples âge-hauteur mesurés, incluant les arbres ayant fait l'objet d'une analyse de tige.

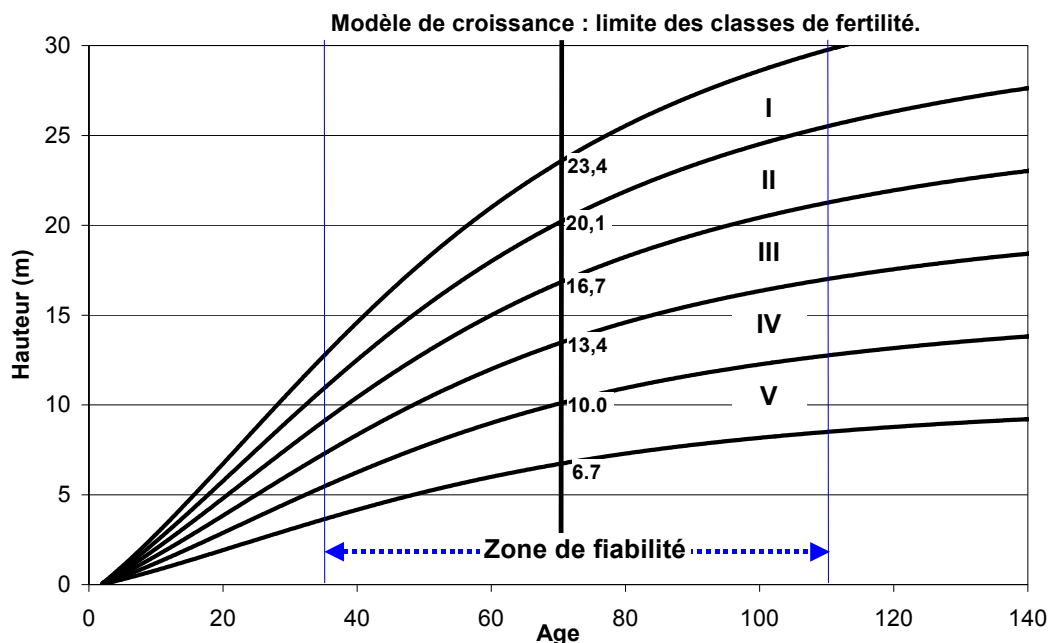
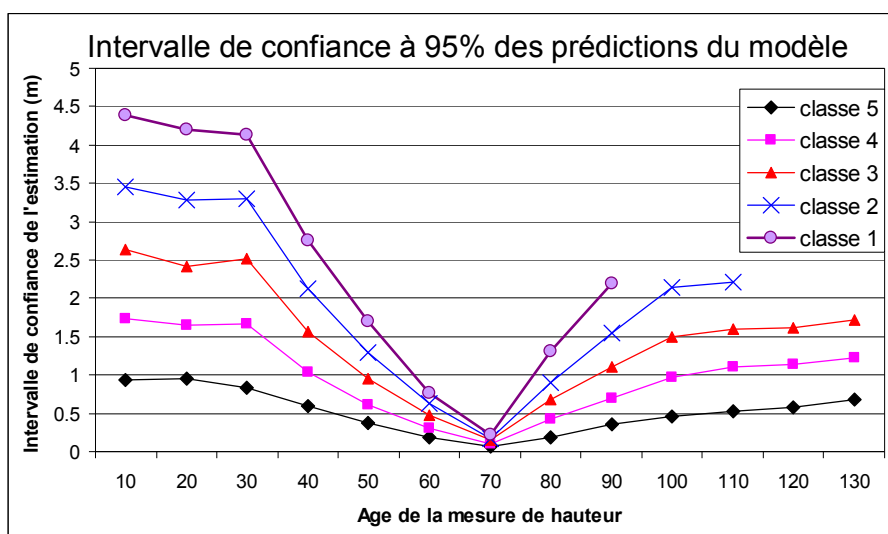


Figure 28 : limites de classes de fertilité pour le pin d'Alep en France

### 13.2 Domaine de validité du modèle

L'erreur entre les estimations de l'indice de fertilité ( $H70_{est}$ ) et l'indice de fertilité observé ( $H70_{obs}$ ) à partir des couples âge-hauteur des analyses de tige s'accroît avec l'écart entre la classe d'âge du couple âge-hauteur considéré et l'âge de référence. Le risque d'erreur se creuse rapidement jusqu'à 30 ans au-delà et 40 ans avant l'âge de référence, puis plafonne (Figure 29). Les classes de fertilité 1 et 2 ne sont pas représentées au dessus de 90 et 110 ans respectivement car il n'y a pas d'arbres dans ces catégories. L'erreur potentielle de prédiction s'accroît régulièrement en valeur absolue avec l'indice de fertilité.

Figure 29 : intervalle de confiance à 95% de l'erreur de prédiction de l'indice de fertilité H70 en fonction de l'âge de la mesure de la hauteur.



Dans les classes de fertilité 1 et 2, les prédictions à partir de mesures faites à moins de 35 ans ont un intervalle de confiance qui dépasse l'amplitude d'une classe de fertilité. Par contre, le risque d'erreur de prédiction varie peu entre classes de fertilité en valeur relative comme le montre la Figure 30. Les erreurs moyennes, maximales et surtout relatives sont particulièrement faibles pour la classe de fertilité 5 qui n'est pas représentée sur ce graphique : mais il y a peu d'arbres dans cette catégorie, la faible croissance ne permet de toutes façons pas d'erreur importante et les enjeux sont négligeables, puisqu'il s'agit de milieux où les arbres arrivent juste à survivre.

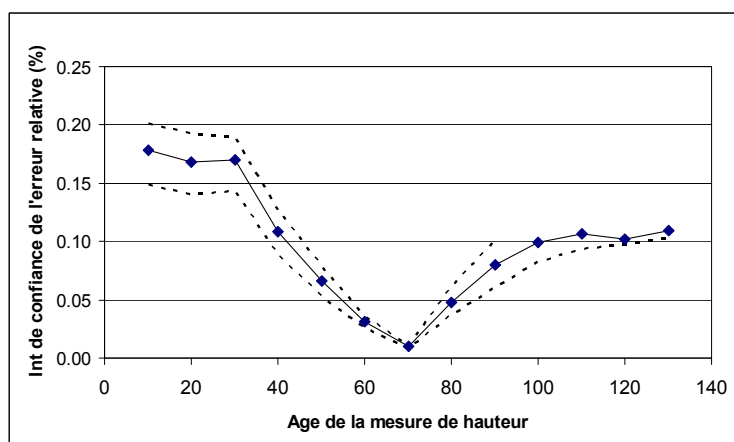


Figure 30 : variation avec l'âge de l'intervalle de confiance à 95% de l'erreur relative de prédiction de l'indice de fertilité de l'observation (hors classe de fertilité 5). En pointillé, intervalle de confiance pour les valeurs maximales (classe 1, au dessus) et minimales (classe 4, au dessous de la moyenne).

L'analyse visuelle individuelle des faisceaux de courbes d'analyse de tige montre que la croissance est très irrégulière dans le jeune âge, subissant entre 10 et 35 ans des accélérations et décélérations brusques qui semblent aléatoires, et sans que le comptage des cernes ne montre de traces d'accidents.

Les courbes se régularisent quasiment toutes au-delà de 35 ans. Les arbres qui marquaient des ralentissements brusques et nets à des âges supérieurs ont été éliminés, car le comptage des cernes à intervalles rapprochés de part et d'autre de la rupture confirmait systématiquement un accident à ce niveau, correspondant en général à la casse de la cime (perte de 5 à 15 cernes en moins de 30 cm). Ces accidents étaient particulièrement fréquents aux altitudes élevées et à la limite nord de la zone d'étude. Les résidus moyens entre valeurs prédites par le modèle et valeurs observées sur les analyses de tige pour chaque couple âge-hauteur ne montrent aucune tendance avec l'âge des arbres. Ils sont par contre très liés à l'âge de la mesure : 0.82 m en dessous de 40 ans, 0.55 m entre 35 et 110 ans, 0.70 m au dessus de 110 ans, mais avec seulement 27 valeurs pour cette dernière classe.

Finalement, sauf cas rare d'absence d'arbres de moins de 110 ans, seuls les arbres dont l'âge était compris entre 40 et 110 ans ont été pris en compte dans le calcul de l'indice de fertilité des placettes : les arbres plus jeunes ne permettent pas un calcul fiable ; les arbres plus âgés ne sont pas assez nombreux ni représentés dans toutes les classes de fertilité et leur histoire ancienne présente des incertitudes importantes.

### 13.3 Accélération de la croissance des arbres et corrections des indices de fertilité

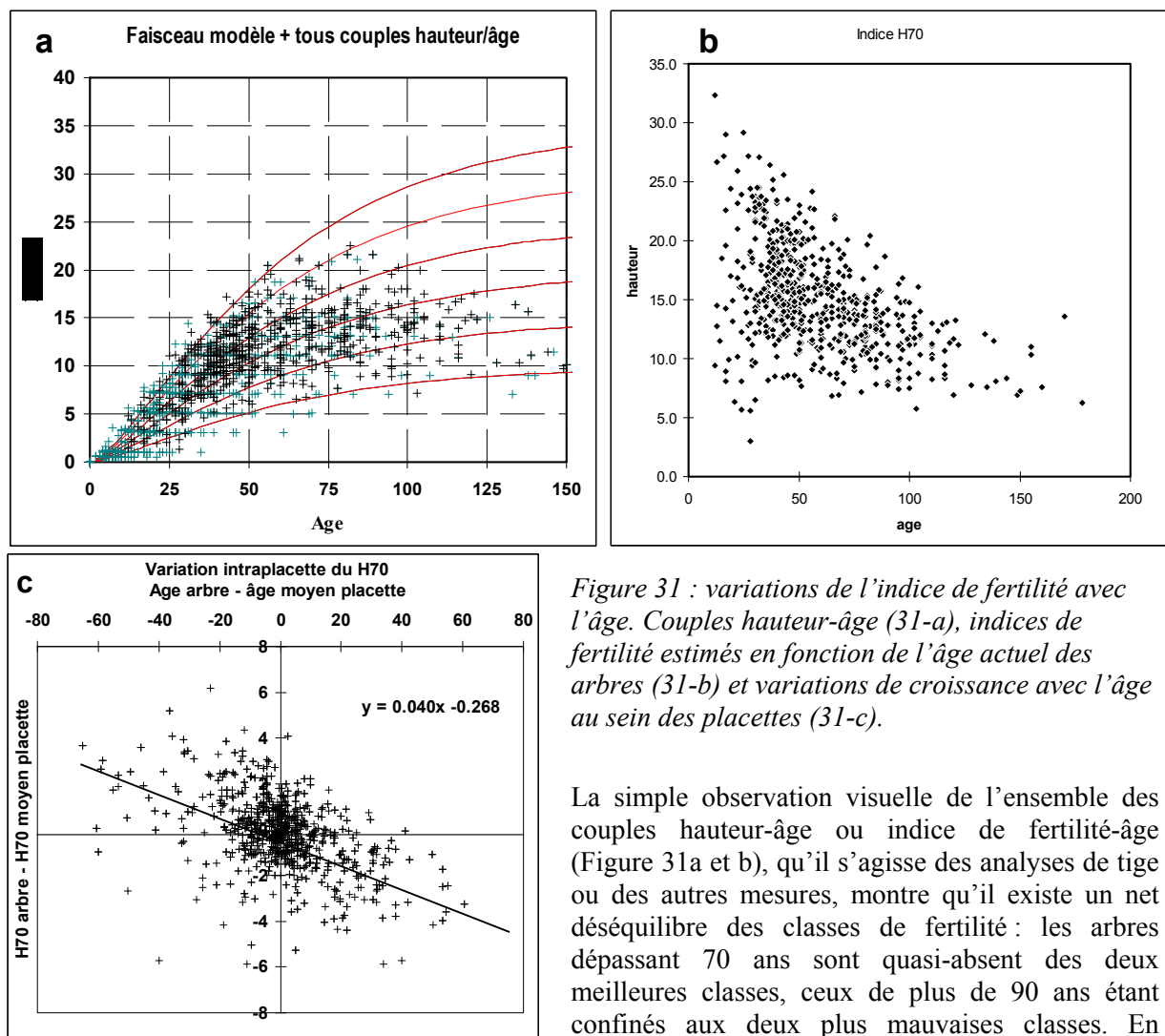


Figure 31 : variations de l'indice de fertilité avec l'âge. Couples hauteur-âge (31-a), indices de fertilité estimés en fonction de l'âge actuel des arbres (31-b) et variations de croissance avec l'âge au sein des placettes (31-c).

La simple observation visuelle de l'ensemble des couples hauteur-âge ou indice de fertilité-âge (Figure 31a et b), qu'il s'agisse des analyses de tige ou des autres mesures, montre qu'il existe un net déséquilibre des classes de fertilité : les arbres dépassant 70 ans sont quasi-absents des deux meilleures classes, ceux de plus de 90 ans étant confinés aux deux plus mauvaises classes. En traçant une régression directe  $H70 = f(\text{âge})$ ,

l'évolution temporelle du H70 avec le temps est de l'ordre de 7 cm/an. Toutefois, ces relations directes pouvant être biaisées par l'échantillonnage et l'histoire des peuplements, seules les différences d'indice de fertilité à l'intérieur même des placettes (Figure 31c) ont été retenues pour le calcul des

variations de croissance avec le temps. L'accélération sur les 515 placettes de l'échantillon principal est de 4.1 cm/an. Elle est de 4.64 cm/an sur les 280 placettes de la zone d'étude du modèle bioclimatique, de 3.4 cm/an sur les 235 placettes de l'échantillon complémentaires, situées majoritairement hors de cette zone initiale.

Si l'on décompose le calcul par classes d'âge des arbres que l'on compare au sein des placettes, la tendance à l'accélération n'apparaît pas linéaire : l'accélération s'accroît avec le temps et devient très rapide au cours des 40 dernières années, avec des inflexions à plus court terme de l'ordre de 10 ans (Figure 32).

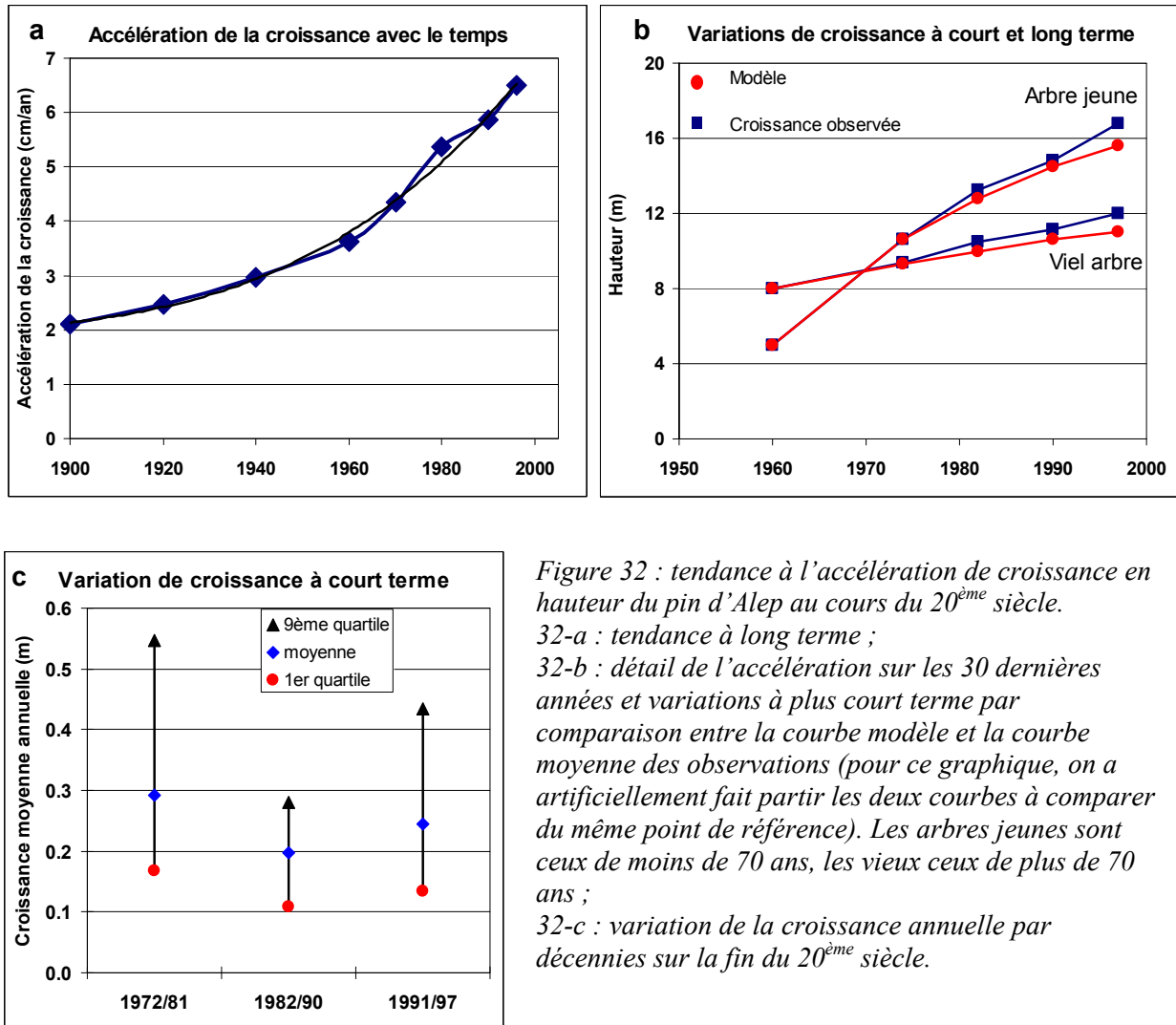


Figure 32 : tendance à l'accélération de croissance en hauteur du pin d'Alep au cours du 20<sup>ème</sup> siècle.

32-a : tendance à long terme ;

32-b : détail de l'accélération sur les 30 dernières années et variations à plus court terme par comparaison entre la courbe modèle et la courbe moyenne des observations (pour ce graphique, on a artificiellement fait partir les deux courbes à comparer du même point de référence). Les arbres jeunes sont ceux de moins de 70 ans, les vieux ceux de plus de 70 ans ;

32-c : variation de la croissance annuelle par décennies sur la fin du 20<sup>ème</sup> siècle.

Une telle accélération impose de corriger les indices de fertilité calculés pour chaque arbre en fonction de son âge. En l'absence de correction, des écarts de 3 à 4 m soit plus d'une classe de fertilité seraient possibles suivant l'âge des arbres pris en compte pour le calcul de l'indice d'une placette (Figure 33), cet écart s'ajoutant à l'incertitude de calcul démontrée au paragraphe précédent (13.2). En raison de cette incertitude d'une part, d'autre part du fait que les individus les plus âgés et les plus jeunes étant exclus, la majorité des arbres pris en compte sont dans la fourchette d'âges intermédiaires, la correction a été opérée en prenant la valeur moyenne de 4.1 cm/an et non de façon variable avec l'âge des arbres.

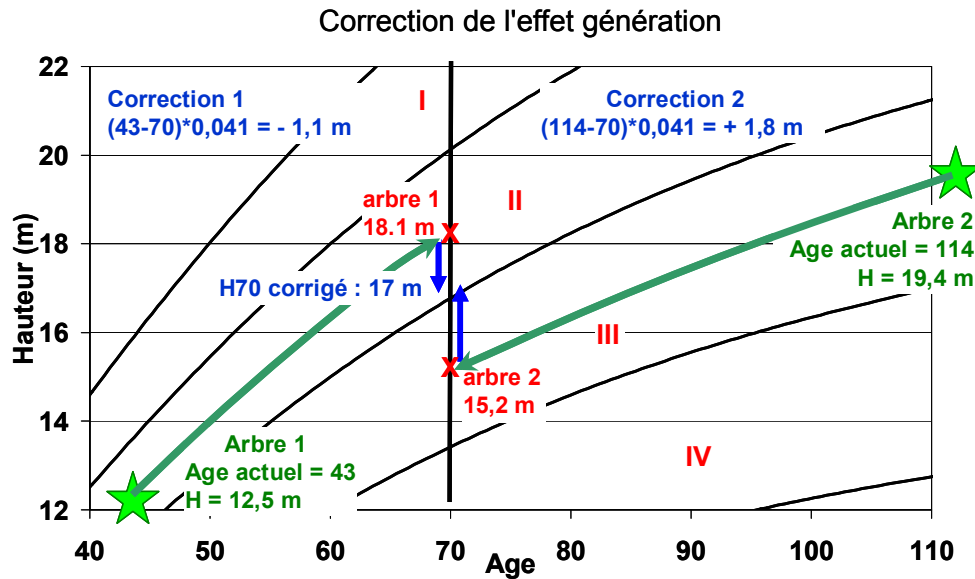


Figure 33 : Calcul de l'indice de fertilité avec et sans correction de l'effet âge. Dans l'exemple présenté, un écart de 3 m soit une classe de fertilité est obtenu pour 2 arbres de la même placette avant correction, écart qui s'annule avec le correction. Les courbes noires et les chiffres romains en rouge correspondent aux classes de fertilité.

### 13.4 Modélisation des indices de fertilité

#### 13.4.1 Modèle en arbre de décision

Le modèle en arbre de décision peut se résumer dans la Figure 34.

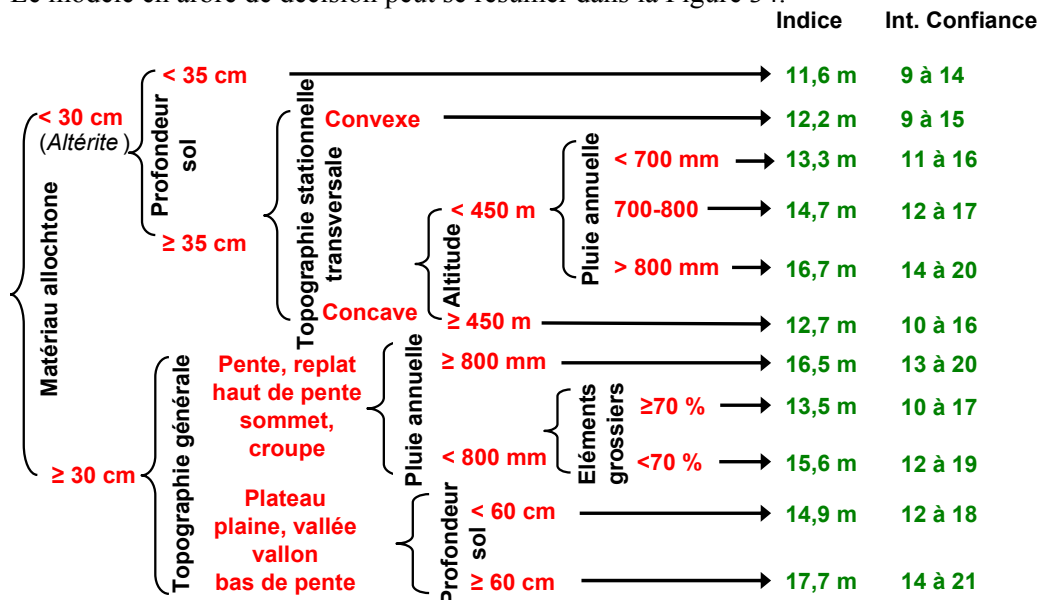


Figure 34: Modèle en arbre de décision. Valeur des indices sur chaque branche et intervalle de confiance à 85%

Ce modèle butte assez vite sur le faible nombre de placettes par branche, ce qui limite sa fiabilité au-delà de 5 niveaux hiérarchiques. Mais de nombreux autres facteurs doivent être pris en compte pour une meilleure prédiction des indices. Comme il n'est pas possible de les prendre en compte directement dans l'analyse en arbre de décision, nous les avons regroupés dans un tableau complémentaire. En se

basant sur les résultats du modèle en régression PLS (paragraphe suivant), nous avons fixé pour chaque variable des classes avec un poids relatif traduit par une valeur qui varie entre +2 et -2 (variables fortes) ou entre +1 et -1 (variables faibles). En faisant la somme des valeurs des facteurs complémentaires, on obtient un indice de compensation qui permet de savoir si l'on se trouve dans la fourchette supérieure, moyenne ou inférieure de l'intervalle de confiance de chaque branche de l'arbre. Ces facteurs mis en classes sont donc considérés globalement. Le détail de ce calcul et la jonction entre l'arbre de décision et le tableau de compensation se trouve en annexe 14.

Le résidu moyen des prédictions par rapport aux valeurs observées pour le modèle en arbre de décision seul est de 1.6 m (Ec type = 1.1), avec une répartition décroissante de façon presque linéaire entre 0.6 et 4.6 m. Dix résidus ont une valeur supérieure à 4 m et 35 supérieures à 3.35 m soit une classe de fertilité. Il y a donc une queue de placettes très mal prédites (Figure 35).

Avec les facteurs de compensation, qui s'avèrent tout à fait utiles et pertinents, le résidu moyen tombe à de 1.25 m, ce qui est meilleur, avec encore cependant 6 valeurs supérieures à 4 m et 22 valeurs supérieures à 3.4 m. Il existe donc des placettes dont l'indice de fertilité observé semble incompatible avec les facteurs du milieu qui peuvent être observés ou mesurés. L'élimination de 5% des placettes (les plus mal prédites) diminue de 0.2 la moyenne des résidus mais ne change pas la structure de l'arbre de décision. On note que la majorité des placettes les plus mal prédites se situent sur roches fluides (marnes ou argilites), et qu'elles sont majoritairement surestimées, quelques unes étant au contraire sous-estimées.

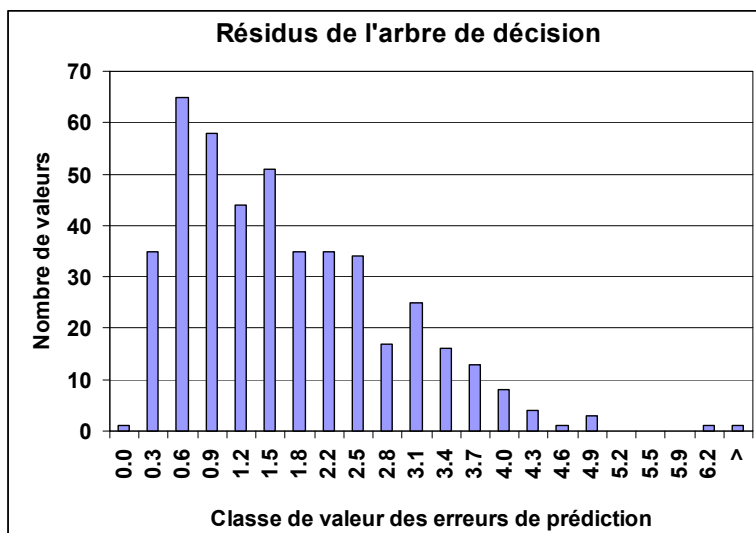


Figure 35 : Histogramme des résidus de l'arbre de décision seul.

La combinaison de l'arbre de décision et des facteurs de compensation forme un modèle hybride, combinant l'approche par segmentation et une approche par système expert.

Ce premier modèle n'exige pas et ne permet pas de variante pour les roches fluides.

- D'une part les résultats globaux sont presque aussi bons en termes de résidus moyen avec que sans ces dernières. Les résidus pour les roches fluides avec le modèle en arbre et les facteurs de compensation sont identiques à ceux obtenus avec le modèle PLS spécifique pour roches fluides.
- D'autre part, le nombre de placettes sur roches fluides est de toute façon trop faible (40) pour permettre une segmentation au-delà de quelques branches.

Ce premier modèle, qui utilise des variables non transformées, est directement opérationnel pour les gestionnaires et très simple d'utilisation.

#### 13.4.2 Modèle PLS

Le modèle PLS doit être décliné en deux parties (Figure 36 et Figure 37). La prédiction des indices de fertilité sur roche fluide est en effet mauvaise avec un modèle global. Ces roches fortement carbonatées et très compactes (marnes et argilites) posent des problèmes particuliers à la croissance des arbres et des problèmes d'évaluation de certaines variables. Ces particularités sont détaillées dans la discussion.

En absence de pondération des placettes, la régression PLS prédit mal les classes extrêmes de fertilité. Les coefficients des variables s'ajustent sur les classes et combinaisons de variables les plus courantes : le modèle prédit correctement les valeurs comprises entre 11 et 17 m (318 placettes : résidu moyen = 1.3, Ec. type = 0.9), mais mal à très mal au-delà (résidus souvent supérieurs à 4 m, moyenne des résidus = 2.8 m). La pondération par le carré de l'écart à la moyenne donne le meilleur résultat : Elle conserve une prédiction très correcte pour les valeurs moyennes (résidu moyen 1.4, Ec. type = 1.0) tout en améliorant beaucoup les prédictions des valeurs extrêmes (résidu moyen = 2.3, Ec. type = 2.3). Elle fait gagner plus de 5% de variance expliquée globalement par le modèle. Pour l'ensemble des placettes, la moyenne des résidus avec la pondération est de 1.7 avec un écart type de 1.2. On est donc très proche du modèle en arbre de décision sans les facteurs supplémentaires.

Dans le calcul pour marnes et argilites s'appuyant sur toutes les placettes concernées (40), aucune composante de la régression PLS n'est significative. Cependant, la première n'est pas loin de l'être (seuil de 8%) et permet de dégager un modèle qui donne des résultats cohérents. Les résidus moyens sont élevés (2.2) avec un fort écart type (1.57), car ce modèle donne 7 résidus supérieurs à 4 m dont 4 supérieurs à 5 m soit près de 20% de placettes très mal prédites. Nous l'avons conservé à titre indicatif (Figure 36, partie haute).

Nous avons testé un modèle sans les 7 placettes présentant des résidus extrêmes (Figure 36, partie basse du tableau). La première composante PLS devient hautement significative ( $p < 0.01$ ) et les résidus reviennent à des valeurs très satisfaisantes, proches de celles du modèle général (moyenne 1.4, Ec. type 1.1). Ce modèle explique 56% de la variance de l'indice de fertilité. Par contre, il prédit encore plus mal les placettes éliminées puisque ces dernières n'ont pas contribué à sa définition. On ne peut pas de toute façon expliquer correctement l'indice de fertilité de ces placettes spéciales à partir de notre description du milieu.

Figure 36: Modèle PLS pour les roches fluides carbonatées (marnes et argilites) : coefficients de corrélation partielle des variables normées.

Modèle marnes et argilites avec toutes les placettes										
ColE	ProT	TopT	RU	Pent	Pété	PenS	AffG	Tmoy-t		
0.208	0.171	0.158	0.142	0.093	0.083	0.070	0.069	0.067		
Modèle marnes et argilites sans les 7 placettes à résidus extrêmes										
ColE	TopT	ProT	Pent	RU	PenS	AffG	Pété	Tmoy	TopG	Anth
0.261	0.194	0.172	0.150	0.148	0.142	0.121	0.082	0.054	0.049	0.037

L'épaisseur de la colluvion de surface quand elle existe a un poids fort car elle compense partiellement les facteurs défavorables liés à ces roches. Le climat n'a qu'un rôle secondaire dans le modèle sans les extrêmes, sans doute parce que les roches fluides ne couvrent pas toute la variabilité du climat de la zone d'étude. Il prend plus de poids avec toutes les placettes, mais sans que la prédiction des placettes extrêmes s'améliore très sensiblement. C'est donc le modèle sans ces extrêmes qui a été retenu.

Deux composantes de la régression PLS sont significatives pour le modèle sans les roches fluides. Elles expliquent ensemble 55% de la variance de l'indice de fertilité (respectivement 49 et 6%). Les variables dominantes (Figure 37) sont globalement les mêmes que pour le modèle bioclimatique mais dans un ordre différent. S'y ajoutent les variables de fissuration et pendage des roches dures (Fiss et PenS), la profondeur de la colluvion de surface (ColE), qui a un poids important (c'est la variable qui segmente en premier l'arbre de décision), une variable (Anth) qui prend en compte la présence des terrasses de culture (surtout) et les autres modifications positives du milieu liées à l'action anthropique (épierrage labours, ...), et le calcaire actif de la terre fine traduit par la réaction à l'acide chlorhydrique (Hclt). Toutes les variables retenues sont significatives au seuil de 1 ou 0.1% en validation croisée.

Pmoy	ProT	TopG	TopT	fiss	Ru	Alt	Tmoy
0.186	0.182	0.172	0.168	0.147	0.132	-0.127	0.123

colE	Anth	Pété	PenS	AffG	AffC	Eg%	Hclt
0.115	0.115	0.112	0.098	-0.086	-0.081	-0.081	-0.062

Figure 37: modèle PLS pour toutes les roches sauf roches fluides carbonatées (traitées dans la figure 36) Coefficients de corrélation partielle des variables normées.

Le modèle en arbre de décision segmentant d'entrée les milieux avec et sans colluvion significative, nous avons testé un modèle PLS pour chacun de ces deux types de milieux. La Figure 38 en montre les résultats. Deux composantes sont significatives pour chacun des modèles. Elles expliquent 44 et 48% de la variance pour respectivement les altérites et les colluvions. Les résidus moyens et leur écart type sont cependant du même ordre de grandeur que pour le modèle global car la variabilité est moindre dans chaque sous-ensemble. La variable épaisseur de la colluvion est logiquement inexistante sur la modalité altérite. Les affleurements rocheux ne jouent pas de rôle dans les zones dominées par les colluvions. Il existe de grosses différences dans le poids des autres variables. Sur altérite, la profondeur totale, la fissuration de la roche, les affleurements de cailloux et de roche mère ainsi que les pluies d'été et la température moyenne jouent beaucoup plus que sur colluvion. C'est l'inverse pour la topographie stationnelle, la réserve utile, l'action anthropique et le pourcentage d'éléments grossiers.

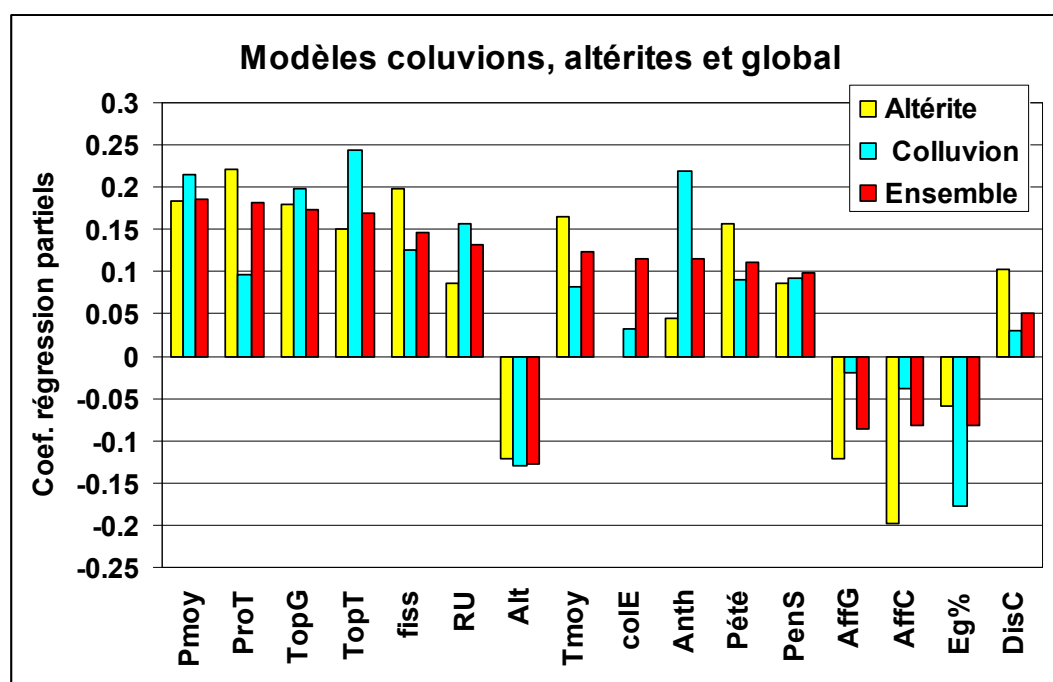


Figure 38 : Coefficient de régression partielle des variables pour les modèles "colluvion" et "altérite", et comparaison avec le modèle général.

Les transformations de variables pour les linéariser, en vue de leur utilisation en régression PLS sur l'indice de fertilité pin d'Alep, ne sont pas toutes identiques à celles du modèle bioclimatique. Leur détail figure en Annexe 14. Ces transformations (log, sigmoïde, tronquage) exigent un calcul à partir de coefficients comprenant plusieurs chiffres significatifs, ce qui les rend difficiles à utiliser directement par des gestionnaires. Nous avons donc décliné ces modèles sous une forme opérationnelle (Annexe 14), en mettant chaque variable en classes, et en affectant à ces classes des coefficients dont l'amplitude est proportionnelle au poids des variables dans le modèle. La somme des coefficients des variables pour une placette donne un indice qui varie en gros de +10 à -10, et qui est mis en relation avec l'indice de fertilité des placettes. Les limites de classes ont été choisies en tenant



compte de la transformation des variables. Les résidus de ces modèles « édulcorés » sont bien sûr supérieurs à ceux des modèles PLS d'origine, mais de peu. L'intervalle de confiance de leurs prédictions est illustré par la Figure 39.

De façon globale, les modèles (arbre de décision comme PLS) ont du mal à prédire les valeurs très faibles des indices de fertilité, qu'il surestime, et ses valeurs très fortes qu'il sous-estime.

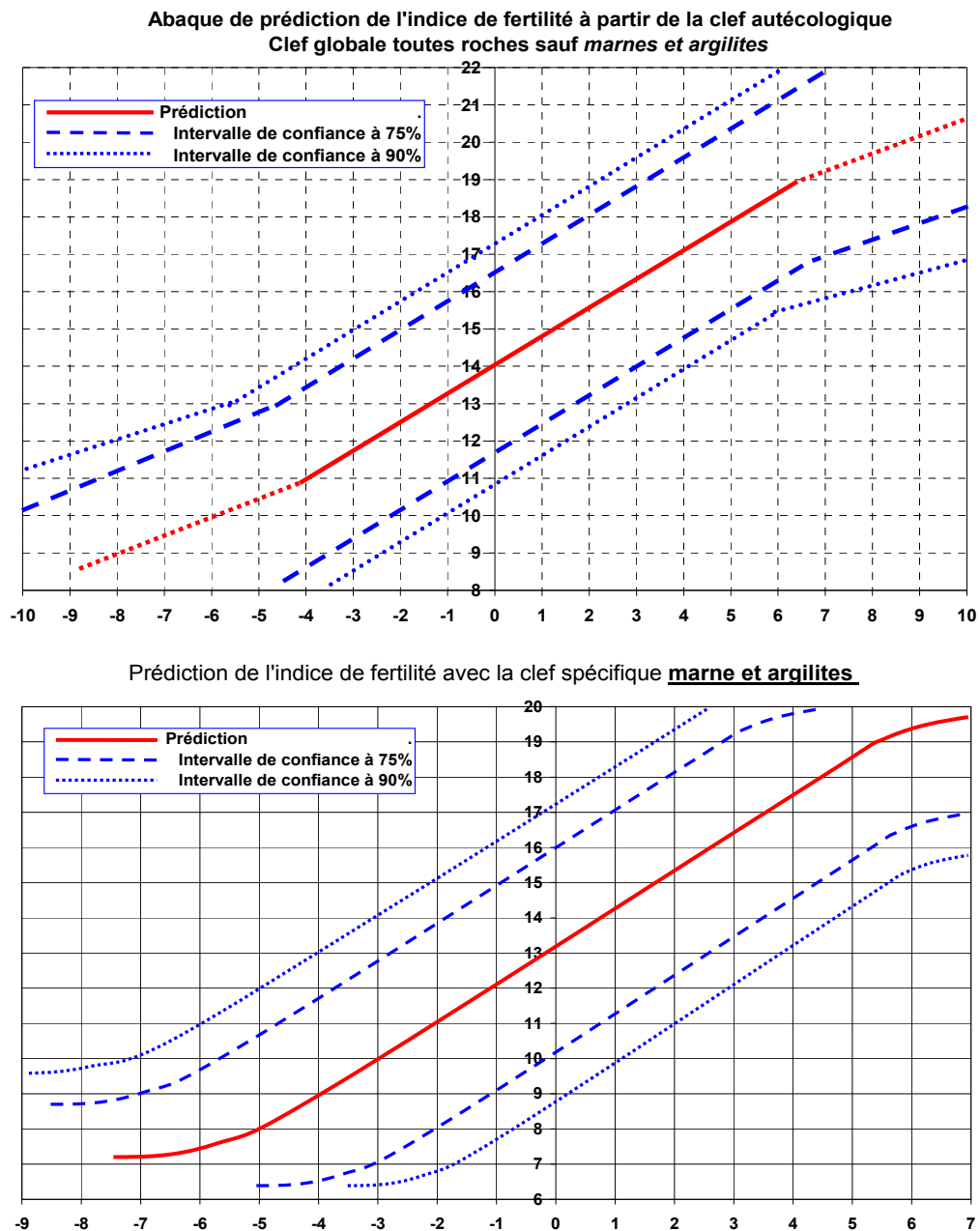


Figure 39: Prédiction et intervalle de confiance des modèles opérationnels (clefs autécologiques figurant en Annexe 14 basés sur la régression PLS).

## 14 DISCUSSION

### 14.1 Modèles de croissance en hauteur

Les modèles de croissance en hauteur qui s'adaptent bien aux courbes du pin d'Alep sont de type sigmoïde, mais assez tendus : la phase d'installation est très irrégulière d'un arbre à l'autre et d'un peuplement à l'autre mais en général assez courte (moins de 20 ans avant que la pente moyenne ne prenne une valeur qu'elle conservera jusque vers 50 ans. Après un début d'inflexion vers 50 ans, le ralentissement se fait lentement, les arbres conservant une croissance significative jusqu'à 150 ans, âge pourtant considéré habituellement comme maximum en France pour le pin d'Alep (Cf. tous les auteurs cités précédemment pour l'étude du pin d'Alep et toutes les flores françaises). Les modèles en compétition sont concordants sur ce point : celui de Duplat et Tran-Ha optimisé sur notre échantillon donne des courbes assez proches, démarrant un peu moins vite, à peine moins tendues dans leur partie médiane (écart maximal de 1.3 m pour la meilleure classe de fertilité à 70 ans) et ralentissant juste un peu plus vite dans les âges maximums. Ce modèle calculé sur des plantations (Couhert et al., 1993) donne des résultats quasi-identiques dans la partie jeune et moyenne ; mais les courbes ayant été optimisées sur des plantations en moyenne jeunes (50 ans) et en l'absence d'arbres âgés de plus de 80 ans, il n'est pas possible de le comparer avec le notre au-delà de cet âge.

Les résultats sont aussi très concordants entre les différents sous-ensembles régionaux de l'aire française du pin d'Alep, malgré des petites variations liées à un biais d'échantillonnage inévitable : pour le Languedoc-Roussillon, le développement des pinèdes est plus récent qu'en Provence, et il a été difficile de trouver des peuplements de plus de 70 ans. Pour la Drôme provençale, il existe des peuplements assez âgés mais tous sont marqués par de forts accidents, essentiellement des casses de cime, très probablement liées à la neige. Nous n'avons donc pu prendre que des arbres très jeunes (30-50 ans) pour les analyses de tiges ; les arbres jeunes ne présentant pas encore de ralentissement marqué, les modèles ajustent les paramètres locaux à des valeurs élevées, et donc prédisent une croissance soutenue à un âge avancé, qui est probablement surestimée. Globalement, et quel que soit le type de sol et de topographie, la fertilité apparaît meilleure que la moyenne dans l'Est du Var et sur la côte d'Azur, en relation avec les facteurs climatiques (cf. paragraphe 14.4).

Nos résultats confirment donc pour les peuplements naturels et irréguliers, et avec un autre type de modèle, l'essentiel des résultats précédemment obtenus sur des plantations, avec une petite nuance en ce qui concerne la forme des courbes.

Il existe de grandes différences entre les bonnes et les mauvaises classes de fertilité du pin d'Alep : de 6.7 à 24 m à 70 ans.

Cette croissance en hauteur sur les bons sols n'a rien d'exceptionnel. Elle est même faible comparée à celle d'autres résineux sur les bons sols, qui peuvent atteindre au même âge 35 à 45 m pour le douglas en France et en Belgique (Decourt, 1967; Rondeux et al., 1996), 30-36 m pour l'épicéa et 25-32 m pour le sapin pectiné dans le Jura (Duplat, 1980), 20 à 28 m pour le pin maritime dans les Landes (Decourt et al., 1969), 28 à 32 m pour le pin laricio et 20-28 m pour le pin sylvestre en Sologne (Decourt, 1965), 25 à 32 m pour le pin laricio dans les Cévennes (Nouals et al., 1992) et pour le cèdre dans l'arrière-pays méditerranéen (Ripert et al., 1993). Pour la zone méditerranéenne, elle se rapproche de celles du cyprès vert (Bouvet, 1983) et du pin pignon (Labadie, 1983) en Provence, du pin noir dans les montagnes (Toth et al., 1983) ou du chêne blanc à moyenne altitude (Duché, 1983) qui atteignent 15 à 22 m à 70 ans. Elle est équivalente à celle du pin sylvestre dans des conditions climatiques difficiles dans le massif central (Ottorini et al., 1981) celui-ci pouvant cependant atteindre des hauteurs totales nettement plus élevées à un âge avancé (>30 m). Par contre, en dehors du pin sylvestre et du pin pignon, peu de résineux présentent un indice de fertilité aussi faible pour la plus mauvaise classe de fertilité, ce qui démontre la capacité du pin d'Alep à survivre dans des sites très défavorables.

## 14.2 Limites de validité des courbes de croissance

Le domaine de validité du modèle doit être respecté dans l'estimation de la fertilité d'un site, sauf cas particulier ou absence d'arbres d'âge adapté. La croissance initiale des pins est particulièrement variable en zone calcaire. Cette variabilité se retrouve chez des arbres de tous âges. Elle a été mise en évidence à la fois sur les analyses de tige principales, et sur les analyses complémentaires rapides mais bien plus nombreuses faites sur des arbres très jeunes dans de nombreuses placettes.

Elle peut être attribuée à deux facteurs :

- la difficulté à développer le système racinaire dans des milieux généralement très caillouteux et rocheux, ou dans des roches fluides défavorables comme les marnes et argilites. Chaque arbre trouve rapidement ou non des opportunités d'installer profondément ses racines : soit au niveau de fissures, diaclases et poches d'altérite se situant à proximité de sa base ou plus lointaines sur les roches dures (Loisel, 1976), soit sur les roches fluides dans des poches d'altérite ou des bancs intercalés de roches plus dures mais altérées ou fissurées
- la concurrence très variable rencontrée dans le jeune âge par les semis de pins avec les autres végétaux dans les sites qui constituent les principales origines des peuplements actuels : soit des sites incendiés où les rejets feuillus peuvent être très vigoureux et les systèmes racinaires installés très puissants (chêne kermès par ex.), soit des zones agricoles ou pastorales abandonnées. Cette concurrence dépend du peuplement préexistant à l'incendie ou à la coupe et du type d'occupation du sol précédant l'abandon (culture ou pâturage)

Cette concurrence peut être suivant les cas surtout herbacée, surtout ligneuse ou mixte, et très hétérogène spatialement à l'échelle métrique (Favand, 2007). Sur les pâturages et dans les coupes ou incendies de pinèdes pure, la concurrence herbacée est immédiate et défavorable : Acherar (1981) montre que le pin d'Alep ne colonise que très peu les zones où le couvert herbacé dépasse 75% et d'Hannens (1997) a mesuré une diminution de plus de moitié du nombre de semis vivants dès que le couvert de graminées atteignait 20% dans des coupes d'exploitation, et lorsque les herbacées en général étaient fortement présentes. L'effet défavorable des couverts herbacés et notamment de la concurrence des graminées sur la régénération et la croissance initiale des ligneux est un phénomène général et bien connu en milieu méditerranéen comme ailleurs dans le monde en milieu naturel (Harmer et al., 2003; Maguire et al., 1983; Picon-Cochard et al., 2006; Sharam et al., 2006; van Wijk et al., 2002) et en régénération contrôlée (Coll et al., 2007; Mason, 2006; Willoughby et al., 2006). Les pins d'Alep peuvent cependant s'installer lentement dans les milieux herbacés, en profitant des surfaces de sol nu et localement, ou avec le temps, de l'abri de ligneux pionniers. Elhamrouni et al. (1975) notent que les touffes de romarin favorisent la germination et la survie des semis de pin d'Alep. Abbas et al. (1984) confirment que les jeunes pins d'Alep craignent les très fortes insulations et que leur croissance et leur survie sont favorisées par un abri latéral. Ce dernier point est aussi confirmé par d'Hannens (1997) qui, dans les coupes de peuplement mélangés chêne-pin, trouve 3 à 4 fois plus de semis pour un couvert de rejets de chêne vert compris entre 5 et 25% et une croissance supérieure de 25% pour des pourcentage d'abri latéral moyens (20 à 50% de pourcentage du périmètre occupé par des rejets ligneux) par rapport à des pourcentages supérieurs ou inférieurs de ces variables. Les mêmes auteurs notent que si l'abri latéral est favorable, la croissance des jeunes pins est par contre très ralentie dès qu'ils sont dominés par d'autres ligneux.

La relation de facilitation ou concurrence entre ligneux préétablis et jeunes pins dépend de l'espèce. D'Hannens (1997) montre que, contrairement aux rejets de chêne vert qui semblent faciliter l'établissement et la croissance des semis de pin (cf. ci-dessus), le chêne blanc à densité comparable et dans les mêmes situation d'abri latéral est nettement défavorable. Sur les analyses de tiges sommaires d'arbres très jeunes sur les placettes, nous avons pu observer que la concurrence du chêne kermès était particulièrement redoutable : les jeunes pins poussant au milieu des rejets de chêne kermès même sans être dominés ne présentent généralement pas de dominance apicale avant 10 ans ou plus, et certains peuvent mettre jusqu'à 20 ans pour s'extraire de ces fourrés.

Malgré les précautions prises dans le choix des arbres au-delà de 110 ans, les accidents repérables ou non sont inévitables dans le temps : casses de neige ou de vent (les tempêtes de mistral sont fréquentes dans la région), attaques de chenilles processionnaires. L'histoire de ces arbres dans leur structure et sur leur tronc est moins lisible que pour des arbres jeunes. L'incidence de chaque accident est d'autant plus forte que l'arbre est âgé, et a du mal à reconstituer une cime et reprendre sa croissance en hauteur. Le nombre d'arbres très âgés mesurés est par ailleurs trop faible pour que les courbes soient entièrement fiables, même si ces courbes sont très ressemblantes.

La neige apparaît comme un des facteurs limitants de la croissance et de la survie du pin d'Alep, dans la marge supérieure de son aire en altitude et vers le nord. Ce point est confirmé par les accidents provoqués dans une large partie de la Provence calcaire ouest en 2001 par une chute de neige exceptionnelle (de 30 à 60 cm de neige lourde en quelques heures) et par d'autres chutes de neige plus limitées dans l'espace mais aussi très destructrices en 1999 et 2000. Les dégâts se sont traduits par des bris de cime et de branches généralisés sur les pins d'Alep concernés, suivis par un très net ralentissement de la croissance en diamètre, de la croissance des rameaux, du nombre et de la taille des aiguilles (Guiot et al., 2007a; Vennetier et al., 2007b). De tels accidents dans les années précédant notre étude auraient rendu très difficile la sélection des placettes et des arbres, que ce soit pour le calcul de l'indice de fertilité ou pour les analyses de tige. Aucun modèle de changement climatique ne prédit la fréquence et l'abondance des chutes de neige en Provence. On ne peut donc pas prendre en compte ce facteur dans les scénarios de modélisation actuels ou futurs de croissance du pin d'Alep, sauf à l'introduire de façon aléatoire à des fréquences arbitraires.

Les arbres cassés par la neige sont aussi plus sensibles à des accidents climatiques survenant dans les années suivantes : c'est parmi les plus cassés en 2001 qu'on trouve la quasi totalité des arbres morts des suites de la canicule de 2003 (Département Santé des Forêts, 2003-2007; Vennetier et al., 2007b).

Le pin d'Alep est donné pour vivre environ 130 à 150 ans (Chakroun, 1986; Ne'eman et al., 2000; Quézel et al., 1992). Nous en avons trouvé dix de 155 à 180 ans dans les placettes, dont 7 ont été conservés pour les analyses. Cet âge très avancé n'était pas décelable à l'œil, ces arbres étant encore en bonne santé et ne se différenciant pas clairement d'individus voisins ayant 30 à 50 ans de moins. Dans les analyses de tige, les arbres les plus âgés montrent comme les plus jeunes et avec la même intensité les signes d'une accélération récente de la croissance (cf. paragraphe suivant). Tous ces arbres très âgés étaient situés dans des situations assez chaudes climatiquement (basse Provence) ou topographiquement (versant sud). Dans l'arrière-pays, à haute altitude et dans les versants très frais, les pins d'Alep âgés présentaient souvent des pourritures dans le tronc (carphophores apparents sur une grande hauteur). Ces pourritures les fragilisent et provoquent leur mortalité directe ou par casse en cas de grand vent. Il nous a ainsi été difficile dans ces zones de trouver des vieux arbres sains, permettant un sondage au cœur pour la lecture de leur âge.

Cette difficulté a été accentuée par le fait que les vieux arbres dans les situations favorables ont souvent été gemmés dans leur jeunesse (Maillé et al., 2002), ce qui laisse des cicatrices longitudinales caractéristiques au pied. Ces cicatrices déforment les cernes de croissance jusqu'à l'époque actuelle et s'accompagnent généralement de pourritures au cœur de l'arbre sur plusieurs mètres. Les arbres gemmés ont été éliminés des analyses de tige et des relations âge-hauteur, car le gemmage ralentit la croissance de l'arbre.

### ***14.3 Impact du changement climatique et global***

Les changements d'environnement jouent un rôle majeur dans les résultats de cette étude.

La croissance en hauteur du pin d'Alep s'est accélérée sur l'ensemble du 20<sup>ème</sup> siècle. Le gain de hauteur moyenne des peuplements à 70 ans est de 4.1 m sur le siècle, pour un indice de fertilité moyen actuel de 14.1 m. Cet indice était donc de 10 m au début du 20<sup>ème</sup> siècle, pendant lequel il a gagné 40%.

Ces résultats sont à rapprocher des études réalisées dans toute l'Europe, qui donnent des ordres de grandeur équivalents pour les gains de hauteur. Ainsi la synthèse coordonnée par Spiecker et al (1996) donne une moyenne de +2 à +5 cm par an suivant les pays et les espèces pour les zones où la tendance est positive. A l'échelle de la France, quasiment toutes les études concluent à une tendance positive

pour la croissance en hauteur. Les valeurs sont du même ordre de grandeur sur épicéa et sapin dans les Vosges (Becker et al., 1990) et pour le pin laricio (Gilbert et al., 1994), et contrastées pour le chêne et le hêtre dans le nord de la France (Bontemps, 2006) : de 50 à 100% pour le chêne et de 25 à 50% pour le hêtre sur le 20<sup>ème</sup> siècle, suivant les régions et les conditions de milieu, notamment la fertilité des sites.

Les accroissements de productivité globale des peuplements perçus par les largeurs ou surfaces de cernes à travers les méthodes dendroécologiques donnent en France et en Europe (références citées en introduction des 1<sup>ère</sup> et 3<sup>ème</sup> partie de la thèse) des résultats qui sont généralement du même ordre de grandeur que pour les hauteurs (+30 à +100%) mais parfois très supérieurs pour les résineux (100-200%). Il y a une bonne cohérence des tendances entre hauteur et croissance radiale quand ces deux paramètres sont étudiés simultanément (Bontemps, 2006).

Les gains de croissance mentionnés ci-dessus n'ont pas été acquis de façon régulière sur le 20<sup>ème</sup> siècle. Les études mentionnent généralement des irrégularités fortes de la tendance, avec des crises qui sont souvent rapportées à des combinaisons d'événements climatiques exceptionnels et de séries d'années défavorables (sécheresse de 1976 en France, froids de 1956, déficits hydriques des années 40 etc.), parfois variables suivant les régions. Certains ralentissements sont attribués à la conjonction de ces événements climatiques et de facteurs aggravant comme la pollution (Becker et al., 1990). Une constante de ces tendances, qu'il s'agisse de la croissance en hauteur ou en diamètre, est qu'une part importante des gains de croissance ont été acquis au cours des 30 à 40 dernières années.

C'est exactement ce qui est observé chez le pin d'Alep, où l'augmentation de croissance en hauteur n'a pas été uniforme, s'accroissant régulièrement au cours du temps, pour atteindre des valeurs proches de 6 cm/an dans les années 90. Cette accélération récente, nettement visible dans la Figure 32, est incompatible avec la forme sigmoïde des modèles classiques : leur conception mathématique ne prévoit pas la possibilité que la croissance puisse réaccélérer ou simplement se maintenir à un niveau constant dans la phase de décélération des arbres vieillissants. Cela explique le décalage entre les courbes moyennes de croissance des arbres et celles du modèle dans la partie terminale de ces courbes. L'inflexion positive des courbes dans les 30 dernières années touche tous les arbres y compris les plus vieux. On peut donc considérer que par contrecoup et par construction, l'ajustement du modèle qui sous-estime la hauteur de chaque arbre dans les trente dernières années de la courbe surestime légèrement cette hauteur dans la période précédente. La durée de la période de surestimation n'est pas précisément déterminable, car les paramètres de forme du modèle ont ajusté la courbe au mieux dans sa partie médiane pour rattraper ce décalage. Il faut se rappeler que ces modèles de croissance liés à l'indice de fertilité sont basés implicitement sur le postulat d'Eichhorn, et que celui n'est valable, pour une essence et un niveau de fertilité donnés, que dans un contexte géographique et climatique invariant.

Pour l'optimisation de nos courbes, il aurait donc fallu dans l'absolu ajouter un ou plusieurs paramètres supplémentaires et modifier les équations pour s'ajuster à la partie terminale de la courbe sans trop en modifier les phases antérieures de croissance. Nous ne l'avons volontairement pas fait pour deux raisons : d'une part l'inflexion générale et les variations de plus court terme (cf. paragraphe suivant) sont certes significatives sur la moyenne des individus mais entachées d'une forte variabilité. On ne pouvait donc pas appliquer une correction statistique systématique, et l'ajout de paramètres supplémentaires compliquait des modèles déjà très complexes ; d'autre part la correction à appliquer aurait été faible et finalement assez négligeable par rapport à l'ensemble de la courbe ; enfin, cette accélération pouvait n'être que conjoncturelle et ne pouvait pas être intégrée sans compromettre la fiabilité du modèle à plus long terme. Les évolutions climatiques depuis 1998 et leurs conséquences sur la productivité du pin d'Alep (cf. 4<sup>ème</sup> partie de la thèse) nous ont donné raison sur ce dernier point.

Les variations à court terme de la croissance en hauteur du pin d'Alep touchent en moyenne toutes les générations d'arbres au cours de la période 1960 - 97 (Figure 32) : on note une accélération dans les années 70, un ralentissement relatif dans les années 80 puis une nouvelle accélération dans les années 90. Elles peuvent être mises en relation avec des variations climatiques de même amplitude temporelle dans la zone d'étude (Figure 40) en particulier une alternance de périodes plus humides et plus sèches, les années 80 étant aussi marquées par des gels exceptionnels qui ont un impact fort sur la croissance du pin d'Alep (Devaux et al., 1978; Serre, 1976; Vila et al., 2003).

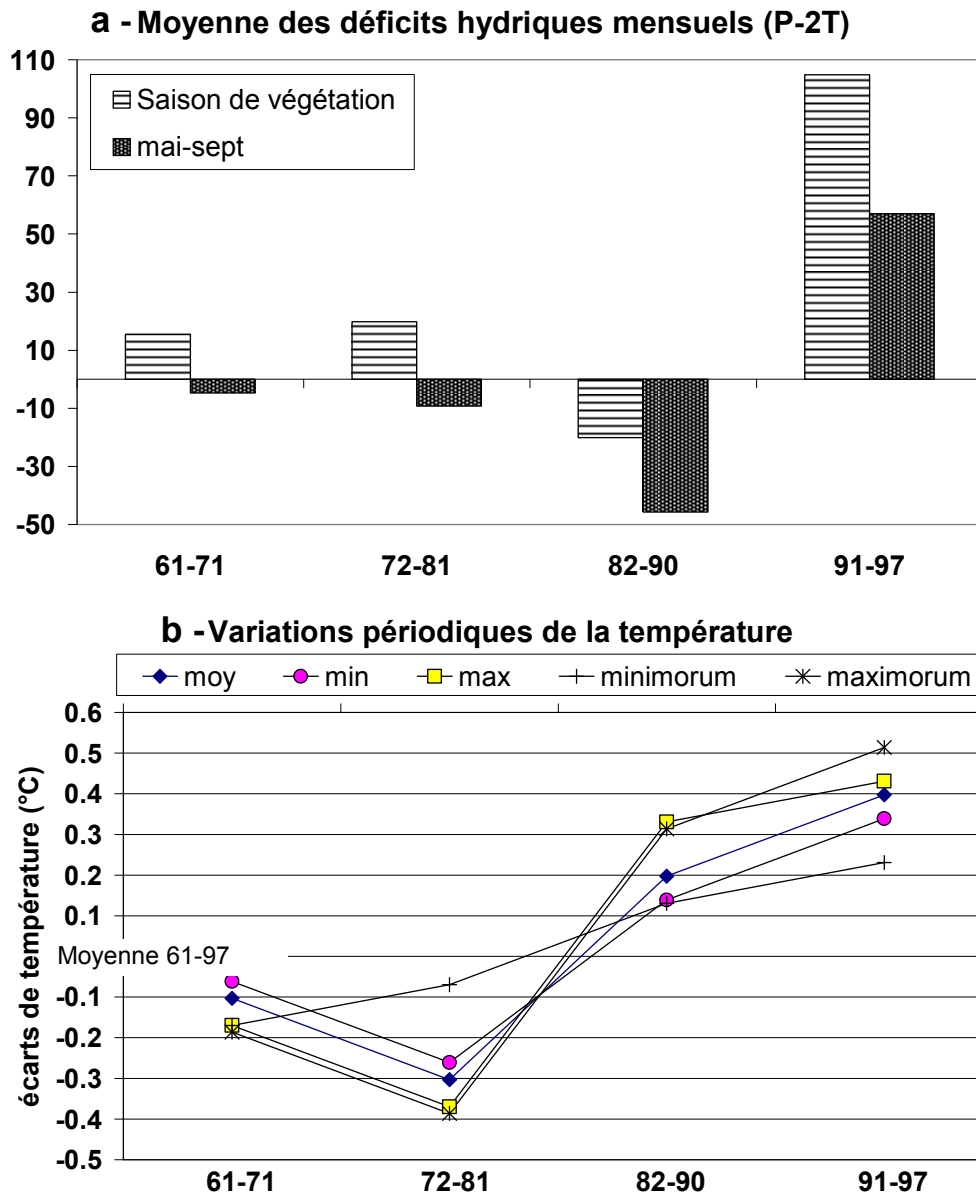


Figure 40 : variations climatiques au cours des décennies 60 à 90.

40-a : alternance de périodes en moyenne plus humides et plus sèches, traduite par la moyenne des indices mensuels  $\{P(\text{mm})-2T(^{\circ}\text{C})\}$ .

40-b : variations des paramètres de la température. Chaque variable est centrée sur sa moyenne pour la période afin de faire ressortir les variations relatives. Moy = température moyenne annuelle, min = moyenne des minimums, max = moyenne des maximums.

Malgré un léger refroidissement dans les années 70, la température moyenne annuelle a gagné 0.5°C en 38 ans, soit presque autant que le réchauffement moyen de la planète au 20<sup>ème</sup> siècle (IPCC, 2007). Les températures maximales (+0.6°C) et maximorum (+ 0.7°C) ont progressé plus vite que les températures minimales et minimorum (+0.4°C). La faible progression des minimorum des années 80 par rapport aux années 70, comparée aux variations des autres paramètres, est due à une série d'hivers très froids entre 1984 et 1887, le gel de janvier 1985 ayant été un des plus sévères du 20<sup>ème</sup> siècle. Les années 70 ont à l'opposé été marquées par l'absence de grands froids l'hiver, facteur favorable à un démarrage précoce de la croissance du pin d'Alep au printemps.

Les années 80 sont caractérisées par un déficit hydrique important (pluviométrie moyenne inférieure de 30%) par rapport aux décennies voisines, particulièrement en période chaude (mai-septembre), ce qui accentue le stress hydrique estival. La conjonction d'années sèches et d'hivers très froids, tous deux défavorables à la croissance du pin d'Alep, explique le ralentissement relatif de croissance au cours des années 80. Le début des années 90 a été très favorable en moyenne, avec des hivers doux, des printemps pluvieux, des étés chauds mais sans excès et des automnes chauds, particulièrement et précocement pluvieux, favorisant la reprise de croissance du pin après la pause de l'été (polycyclisme tardif).

Le jeu de données météo pour cette étude s'arrête à la période des analyses de tige (1997). Cette limite correspond à un tournant dans la tendance climatique. A partir de 1998, une très forte accélération du réchauffement climatique est observée dans toute la Provence, ainsi que la multiplication des printemps très secs et des années de fort déficit hydrique (Vennetier et al., 2007b). Une nouvelle inflexion de la croissance du pin d'Alep est donc probable. Elle est discutée dans la 4<sup>ème</sup> partie de la thèse.

Le pin d'Alep ne se distingue donc pas de la moyenne des espèces européennes pour sa réactivité au changement global.

Dans les peuplements naturels, les variations de croissance avec le temps se traduisent par une hauteur qui peut être uniforme dans des parcelles où coexistent plusieurs générations. La Figure 41 l'illustre parfaitement : trois générations coexistent dans la même placette de fertilité médiocre (H70 entre 13 et 14 m, classe de fertilité 4), toutes ayant une hauteur égale à l'exception du plus vieil arbre. Ce dernier ne dépasse cependant les plus jeunes que de 1 à 2 m malgré une différence de 20 à 70 ans.

Dans ces cas, les différences de croissance en hauteur peuvent aussi être en partie interprétées comme une conséquence du changement d'environnement concurrentiel forestier : les arbres les plus âgés ont souvent poussé en pionnier dans des milieux assez ouverts ou des peuplements de faible densité. En témoignent les grosses branches ou leurs chicots et cicatrices descendant assez bas sur le tronc. Les générations suivantes présentent des troncs élagués sur des hauteurs supérieures, témoignant d'une croissance dans un environnement plus concurrentiel.

Or si la croissance en hauteur ne dépend pas, en principe, de la concurrence dans une large gamme de densité en peuplement régulier, elle est moins rapide sur des pins isolés : Vila et al. (2001) trouvent ainsi une différence de 20 % dans le jeune âge entre des pins sylvestres isolés et des peuplements de densité moyenne dans l'arrière-pays méditerranéen français. Ces différences ne peuvent cependant pas expliquer la très forte différence de croissance entre les arbres les plus âgés et les jeunes, et encore moins entre les générations les plus récentes ayant poussé dans des conditions assez similaires.

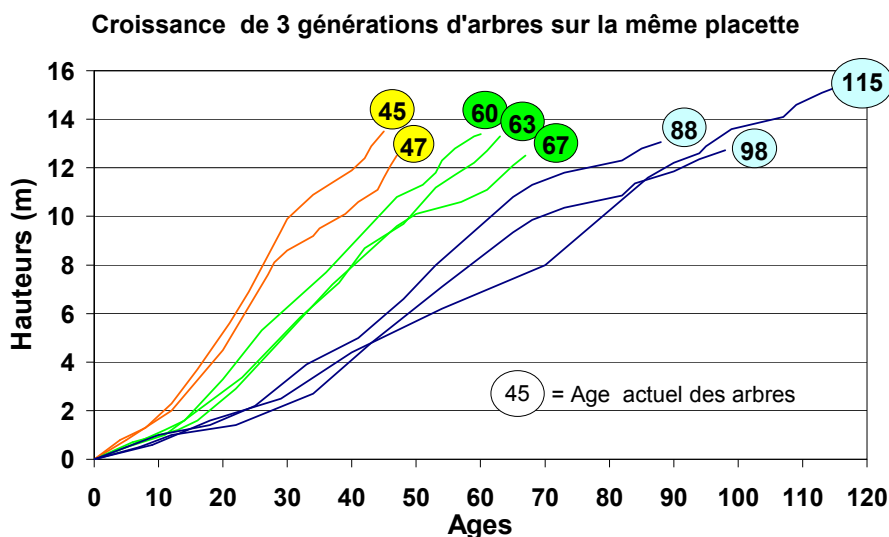


Figure 41 : Analyses de tige dans un peuplement présentant 3 générations successives.

L'absence d'arbres vieux dans les bonnes classes de fertilité n'est pas due qu'au changement climatique. La relation brute entre âge et hauteur des arbres toutes placettes confondues (Figure 32 centre) donne une tendance moyenne sur le 20<sup>ème</sup> siècle de 7 cm/an qui est très supérieure à celle décelée au sein des placettes. Plusieurs raisons peuvent être avancées :

- sur les milieux fertiles, les arbres poussent en moyenne plus droits et plus hauts que sur les milieux plus pauvres. Ils sont donc d'une part plus susceptibles d'être exploités, d'autre part exploités plus jeunes car ils atteignent rapidement les dimensions requises. Avant la dernière guerre mondiale et pendant celle-ci, la plupart des parcelles exploitables l'ont été dans les milieux favorables, en raison de la forte demande en bois.
- d'autre part, la déprise agricole des meilleures terres cultivables, qui correspondent aussi aux meilleures classes de fertilité pour le pin d'Alep, est aussi plus récente que celle des terres moins fertiles. Les restanques, bas de pente, vallons et vallées n'ont donc été conquises que récemment par le pin d'Alep.

Ces deux raisons expliquent la difficulté de trouver des placettes comprenant des pins de plus de 50 à 70 ans dans les deux premières classes de fertilité, et répondant en même temps à nos critères sévères d'échantillonnage.

Dans nos résultats comme dans la quasi-totalité des études préexistantes, le poids respectif des différentes composantes du changement global ne peut pas être mesuré précisément.

Dans notre cas, le rôle des dépôts azotés devrait être faible en raison de leur faible valeur moyenne et de leur dispersion par le vent (Croisé et al., 2002). Les sols de la zone d'étude n'étant pas généralement carencés en azote, ces apports ne sont pas vitaux. Cependant, dans les zones où les incendies sont très fréquents, l'azote pourrait être un facteur limitant car il est l'élément le plus volatilisé au moment de la combustion de la matière organique (Gray et al., 2006; Johnson et al., 1998).

Le rôle du changement climatique est assez évident puisqu'il est marqué à l'échelle de la décennie (cf. chapitre précédent). Le froid est un facteur limitant de la croissance du pin d'Alep, et ce dernier est particulièrement sensible aux températures des mois de fin d'hiver (cf. 4<sup>ème</sup> partie) (Nicault, 1999; Serre, 1976; Vila et al., 2003). Il est probable que le réchauffement important observé sur la zone d'étude au cours du 20<sup>ème</sup> siècle a favorisé sa croissance, notamment par un démarrage précoce au printemps. En fin de cycle annuel, le pin d'Alep étant polycyclique, il a pu aussi profiter de l'allongement des périodes de croissance automnales pour faire des pousses supplémentaires et cernes plus larges. Le réchauffement des mois du printemps et d'été ont pu en contrepartie accentuer le stress hydrique. Mais le pin d'Alep d'après tous les auteurs précédents est peu sensible aux températures



élevées. Hors des événements extrêmes, il a donc sans doute résisté à ce stress, en profitant même de l'élévation de la température les années où l'eau était disponible dans le sol.

#### 14.4 Les modèles écologiques du pin d'Alep

Comme pour la plupart des essences forestières méditerranéennes (Alexandrian, 1992), c'est le bilan hydrique du sol qui conditionne en premier lieu la croissance du pin d'Alep. La pluie y contribue également beaucoup.

Certains facteurs de type stationnel et méso-facteurs ont une influence importante dans ce bilan. Les principaux facteurs favorables sont :

- ✧ en topographie générale, les vallées, vallons principalement, les plaines et plateaux secondairement ;
- ✧ une bonne profondeur du sol et notamment des matériaux d'origine colluviale ;
- ✧ une texture équilibrée ou au moins mixte ;
- ✧ une topographie stationnelle concave. C'est encore le rôle de cette topographie dans le bilan hydrique qui est en cause ;
- ✧ des traces d'activités agricoles passées, notamment les terrasses ;
- ✧ une faible charge en éléments grossiers et en cailloux superficiels ou affleurements rocheux ;
- ✧ une terre fine pauvre en calcaire actif.

L'effet très favorable des matériaux colluviaux ressort dans les trois modèles : arbre de décision (où c'est le premier facteur de segmentation), PLS pour les roches fluides et PLS sans les roches fluides. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce phénomène. D'une part, les matériaux colluviaux (ou alluviaux) traduisent généralement des positions topographiques favorables, et il y a donc interaction avec les variables topographiques : zones concaves, bas de pentes, thalwegs et vallées. Les colluvions s'accumulent là où l'eau se concentre ou s'infiltrer. D'autre part, la présence d'une épaisseur significative de colluvions va de pair avec une érosion limitée (Biro, 1981) : il peut s'agir d'un phénomène temporel (zones partiellement épargnées par la dégradation passée), ou spatial (zones soumises à une érosion modérée de par sa situation topographique et paysagère, pentes douces ou replats, plateaux, plaines). De plus, les matériaux colluviaux ont généralement une structure et une organisation pédologique plus favorables que les altérites en place (Duchaufour, 1977) : ils ont été brassés et sont donc moins compacts que les matériaux d'origine ; les éléments grossiers n'y présentent plus d'imbrication, facteur défavorable à la pénétration racinaire notamment quand il s'agit de débits en plaques ou plaquettes sur calcaires durs (Ripert et al., 2002a; Ripert et al., 2002b). Enfin les matériaux colluviaux, surtout s'ils sont originaires d'autres types de roches, masquent partiellement les facteurs défavorables spécifiques des roches fluides (cf. paragraphe 14.5).

Deux seuils sont observés pour la colluvion de surface (Figure 42). Le premier à 25 cm. En dessous de cette limite, la colluvion ne semble pas modifier les propriétés du sol par rapport à une altérite pure. Au dessus de 25 cm, l'effet favorable de la colluvion est très rapide, avec une réponse logarithmique jusqu'à un nouveau seuil de 100 cm. Au dessus d'un mètre de colluvion, on ne voit plus de différence entre un sol purement colluvial et une colluvion sur altérite. Cette limite est à rapprocher du seuil observé pour la profondeur totale du sol.

La variable profondeur du sol se heurte rapidement à un seuil (120 cm) au-delà duquel le pin ne semble rien gagner (Figure 42). La difficulté d'observation des sols profonds est peut-être en partie à l'origine de ce seuil. La courbe de réponse logarithmique de l'indice de fertilité à cette profondeur montre cependant une certaine logique. L'indice augmente très vite avec l'épaisseur entre 0 et 50 cm car chaque centimètre gagné est crucial pour la réserve utile du sol dans les moments de stress hydrique. Au-delà, le gain est important mais moins vital, et les incertitudes sur l'observation vont croissantes.

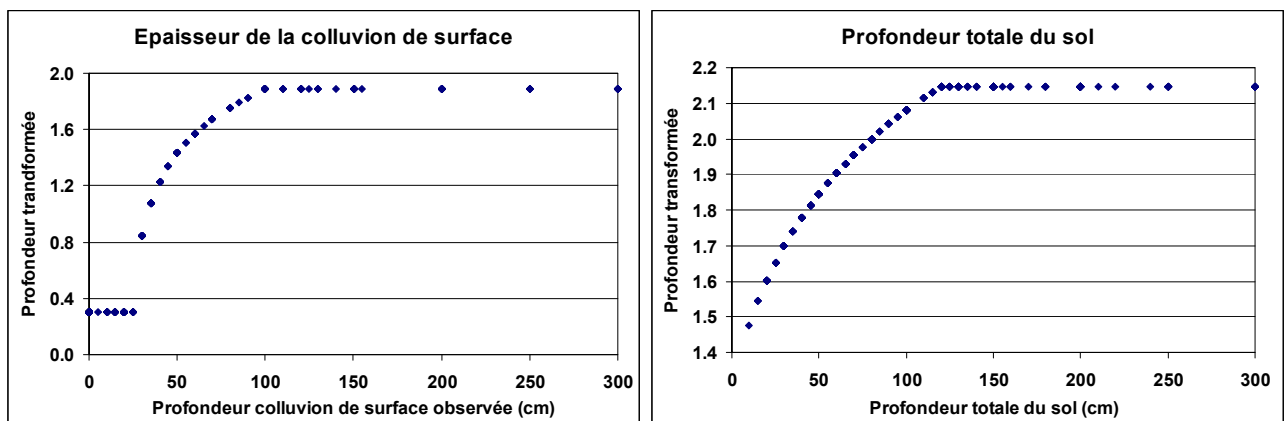


Figure 42 : Forme de la réponse de l'indice de fertilité à la profondeur de la colluvion de surface et à la profondeur totale.

Les activités agricoles passées ont transformé de façon très durable le milieu, qu'il s'agisse des terrasses, de l'épierreage ou du labour, mais aussi simplement la construction de murettes qui cloisonnent le paysage. Ces travaux peuvent influencer la fertilité du milieu sur plus de mille ans (Dupouey et al., 2002; Koerner et al., 1997). Les terrasses même effondrées coupent la pente, limitent l'érosion, favorisent l'accumulation de matériaux donc l'épaisseur du sol et l'infiltration de l'eau (Ambroise et al., 1997). Dans notre échantillon, leur présence accroît de 2 à 3 m l'indice de fertilité pour le pin d'Alep, indépendamment des facteurs descriptifs du milieu pris en compte par ailleurs. L'épierreage, qui se traduit par des tas de cailloux dispersés dans le paysage parfois très densément (appelés clappes, clappas, ou clappiers), a un effet facilement compréhensible car il a réduit la pierrosité des horizons superficiels. Ces cailloux prélevés sont souvent aussi rassemblés dans des murets de pierre sèche. Clappes et murets limitent localement l'érosion, favorisent l'infiltration, paillent le sol en limitant l'évaporation, et ont donc un effet positif sur le bilan hydrique. Toutes les traces de culture s'accompagnent généralement d'horizons superficiels décompactés, et généralement enrichis chimiquement (Compton et al., 2000). Ces facteurs et notamment la richesse chimique (Curt et al., 1997a, 1997b) peuvent expliquer les bons indices de fertilité liés aux traces d'activité humaine, en l'absence dans notre cas d'analyse chimique du sol.

Les textures équilibrées favorisent la croissance du pin d'Alep. La réserve utile en eau des sols à texture SLA est théoriquement et en laboratoire plus faible (1.7 mm/cm) que celle de sols argileux (A), argilo-limoneux (AL) ou limono-argileux (LA) qui se situe entre 1.8 et 1.95 mm/cm (GEPPA-SESCPF, 1981) (Annexe 4). Cependant, leurs indices de fertilité sont toujours supérieurs, toutes autres variables égales par ailleurs. Ce phénomène peut être expliqué par les caractéristiques spécifiques que donne au sol cette texture. En présence d'activité biologique et de matière organique, ceux-ci nous sont apparus systématiquement plus structurés et moins compacts que leurs homologues à textures non équilibrées. L'enracinement y est dense jusqu'à une profondeur plus importante. A l'aide d'une optimisation itérative (Solveur Microsoft EXCEL®) du modèle général PLS version « opérationnelle », nous avons recherché la valeur optimale à donner à la réserve utile des textures SLA pour minimiser les résidus du modèle, et obtenu une valeur de 2.0 mm/cm.

Le pin d'Alep pousse mieux sur les sols pauvres en calcaire actif, qu'il s'agisse de roches initialement pauvres en carbonate de calcium ou de sols partiellement décarbonatés. Le calcaire actif est réputé pour inhiber certaines fonctions de la nutrition des plantes, notamment l'absorption du fer (Callot et al., 1980; LAFOND et al., 1992), même si certaines d'entre elles, directement ou par le biais des mycorrhizes y sont adaptées.

Les sols décarbonatés sont d'une certaine manière indicateurs d'une relative ancienneté, et dans le contexte de la Provence calcaire le signe d'une dégradation limitée (Aubert, 2002; Aubert et al., 1981;

Bonneau et al., 1979; Duchaufour, 1977). La décarbonatation touche en effet principalement les horizons superficiels. Si ceux-ci sont éliminés par l'érosion, on retrouve en surface les horizons carbonatés. Or érosion et profondeur du sol sont assez liées. Il existe donc une corrélation négative entre profondeur du sol et taux de calcaire actif dans les horizons de surface sur les sols dominés par les altérites, cette corrélation renforçant le gradient de fertilité lié aux problèmes nutritionnels. D'un autre côté, il est fréquent dans notre échantillon que des colluvions dont la terre fine est carbonatée, car issue récemment de l'érosion d'altérites découpées, recouvrent des anciennes altérites partiellement ou totalement décarbonatées. Dans ce cas, des forts taux de calcaire actif sont compensés par les effets bénéfiques des colluvions et par une bonne épaisseur du sol. La relation entre calcaire actif et indice de fertilité est donc en partie brouillée par des phénomènes contradictoires. Il est difficile d'apprécier sa réalité.

Le pin d'Alep supporte cependant remarquablement bien les sols les plus riches en calcaire actif même si sa croissance y est un peu ralentie.

Sur les roches dures qui dominent largement dans la région méditerranéenne française (Debrand-Passard et al., 1984) la fissuration et le pendage des bancs de roche jouent un rôle essentiel. La fissuration permet aux racines de descendre en pénétrant par l'intérieur des bancs. Elle offre de nombreuses niches pour les racines dans les poches profondes d'altérite, et pour les radicelles dans la microfissuration. Un pendage incliné est favorable sur trois points : d'une part il offre aux racines et à l'eau des plans obliques potentiels de pénétration en profondeur, à l'interface entre les bancs de roches et dans les couches tendres qui s'intercalent fréquemment dans les roches dures, d'autre part il favorise l'infiltration de l'eau en surface, les bancs plus durs formant des marches d'escalier qui coupent la pente, enfin il favorise l'infiltration de l'eau en profondeur, les couches peu fissurées ou imperméables ne constituant pas des barrières continues à une profondeur constante. Le fait que ces facteurs ressortent dans l'analyse montre que le pin d'Alep exploite les ressources profondes du sol (Canadell et al., 1996) en pénétrant les couches géologiques.

Le pin d'Alep est un peu sensible à la pente, mais seulement quand elle devient très forte. Cette variable ne s'est pas révélée significative, bien que les indices de fertilité des pentes supérieures à 30° soient presque toujours faibles. Ces très fortes pentes s'accompagnent généralement de sols peu profonds qui expliquent le phénomène.

Les autres facteurs favorables sont communs avec le modèle bioclimatique et traduisent le bilan hydrique local.

Sur le plan climatique, la croissance en hauteur du pin d'Alep est logiquement favorisée par un accroissement de la pluie, conformément à la littérature (El Korchani, 2006; Nicault, 1999; Serre-Bachet, 1992; Vila et al., 2003). Le lien avec la température est plus compliqué. Mais le lien entre croissance du pin et ces deux facteurs est brouillé par leur corrélation. Au sein des grands ensembles géographiques (Languedoc-Roussillon, Provence et Côte d'Azur), l'accroissement favorable de la pluie lorsqu'on gagne en altitude ou en continentalité est presque entièrement compensé par la diminution néfaste de la température et de la longueur de saison de végétation qui vont avec. En dehors des zones côtières les plus chaudes et sèches, où les 3 à 4 mois de sécheresse estivale constituent un fort handicap (Ne'eman et al., 2000), et des zones les plus élevées où le froid et le gel sont rédhitoires (Devaux et al., 1978; Serre-Bachet, 1992), le pin d'Alep répond surtout à l'indice topo-édaphique. C'est uniquement le long du gradient est-ouest, où la pluviométrie varie pour des niveaux de température équivalents (C.N.R.S., 1986), que l'on peut voir le rôle positif de la pluie. On détecte ce phénomène en comparant les résultats de l'étude sur l'ensemble de la France méditerranéenne avec ceux de la pré-étude sur la Provence calcaire (Brochiero et al., 1999), dans laquelle le climat ne joue aucun rôle décisif. Certains seuils peuvent être précisés pour les variables climatiques (Annexe 14) :

La tranche altitudinale optimale se situe entre 100 et 500 m avec un maximum vers 200 m et :

- une pluviométrie moyenne annuelle comprise entre 700 et 950 mm,
- des pluies d'été (juin juillet août) comprises entre 100 et 125 mm,
- une température moyenne annuelle comprise entre 12 et 15°C avec l'optimum à 13.8°C.

Le seuil des 100 m d'altitude s'explique par une pluviométrie très faible sur la plus grande partie de la frange littorale méditerranéenne (zone centre et ouest) où néanmoins des bonnes croissances sont observées lorsqu'existe une forte compensation par des facteurs topographiques et édaphiques (vallons, terrasses). Dans la partie orientale du littoral méditerranéen, à l'est de Toulon, ce seuil n'existe plus car les précipitations deviennent plus abondantes. Mais l'urbanisation réduit à peu de chose dans ce secteur la place et l'importance de la forêt, et donc celle du pin d'Alep.

Au-delà de 950 mm pour la pluviométrie annuelle et 125 mm pour les pluies d'été, le pin d'Alep n'est plus favorisé par un accroissement de la pluviométrie. Ces limites correspondent dans notre zone d'étude à des zones d'arrière pays où le froid devient un facteur limitant et compense en partie l'effet bénéfique des pluies abondantes, gommant les gradients est-ouest de pluviométrie.

Le seuil des 500 ou 600 m d'altitude suivant les versants (exposés respectivement au nord et au sud) correspond à une température annuelle de 11° C qui semble être une limite pour la croissance rapide du pin d'Alep. Dans l'étage supérieur, il entre en concurrence aussi avec d'autres espèces plus dynamiques et mieux adaptées au froid (chêne blanc, pin sylvestre, pin noir, cèdre...) (Braun-Blanquet, 1952; Emberger, 1930; Le Houerou, 2005a; Ozenda, 1975) qui limitent son extension et le cantonnent sur les sols superficiels en versant sud.

Ni l'exposition stationnelle ni l'indice de climat lumineux de Becker (cf. Annexe 4) ne se sont avérés significatifs. Il y a une inversion entre la basse Provence et l'arrière-pays : cette inversion s'explique par le caractère limitant des hautes températures et de la sécheresse près de la côte, où le pin d'Alep est favorisé par le caractère frais des versants nord, et au contraire des températures basses limitantes dans l'arrière pays, où le pin d'Alep est plus performant sur les versants sud plus chauds. Cette inversion est bien décrite par l'analyse en arbre de décision, mais non-significative en raison du nombre limité de placettes au niveau concerné de segmentation.

Il existe une interaction entre les facteurs climatiques et les facteurs topo-édaphiques. Les vallons et vallées en particulier, et toutes les situations où le bilan hydrique local est très favorable, ont des indices de fertilité d'autant plus élevés que la disponibilité de l'eau peut être valorisée par une longue saison de végétation, donc des températures moyennes assez élevées. C'est pourquoi on trouve les meilleures classes de fertilité dans les vallons de la basse Provence à des altitudes inférieures à 300 m.

Aucun des modèles directement calculés (arbre de décision ou régression PLS) ne permet de prédire de façon très correcte les valeurs les plus faibles et les plus fortes de l'indice de fertilité. On peut interpréter cette difficulté comme l'impossibilité d'intégrer directement dans ces modèles les synergies positives ou négatives entre variables. En effet, on constate que lorsque plusieurs des variables clefs présentent sur une placette une classe très favorable, il se crée une synergie qui leur donne un poids global supérieur à la somme de leurs poids individuels. A l'inverse, la conjonction de nombreux facteurs très défavorables produit une synergie négative qui réduit significativement le résultat.

Nous avons testé la possibilité de réaliser une correction pour "synergie" en se basant sur un "système expert" qui analyse le tableau des variables. Nous avons obtenu des résultats positifs avec la règle suivante : lorsque plus de 3 variables présentent leur classe la plus favorable sans variables présentant une classe très défavorable, ou lorsqu'aucune variable ne présente de classe défavorable, l'indice de fertilité est augmenté de 15 à 20%. On inverse la correction en jouant symétriquement sur les classes défavorables pour les indices de fertilité les plus faibles. Dans la majorité des cas, la correction permet de réduire les plus gros résidus. Il existe des exceptions. Une telle correction qui peut être utilisée avec prudence dans une clef opérationnelle pour les gestionnaires est difficile à intégrer dans un processus de modélisation mathématique.

Le fait que le modèle en arbre de décision couplé avec un tableau manuel global de correction donne d'excellents résultats, de même que la correction du modèle PLS par des combinaisons de facteurs, montre les limites de toute démarche de modélisation face à un système écologique très complexe.

L'interprétation du milieu et des clefs autécologiques par des experts peut donner dans ce cas des résultats meilleurs.

A l'intérieur de la zone méditerranéenne française et en dessous de 600 m d'altitude, le pin d'Alep, s'il présente des variations fortes de croissance liées à ses exigences écologiques, ne rencontre pas de contraintes rédhibitoires. Il s'adapte plus ou moins bien à tous les types de stations et permet de valoriser, ou au moins d'occuper forestièrement, des situations difficiles où peu d'autres essences s'adaptent.

#### **14.5 Particularité des stations sur marnes et argilites (roches fluides)**

Les marnes et les argilites donnent naissance à des milieux particuliers dont la fertilité pour le pin d'Alep, comme pour les autres végétaux, est très difficile à évaluer.

Les cas extrêmes, bien connus et identifiés, sont les "*bad-lands*", zones érodées sur roche fluide affleurante, où très peu d'espèces végétales arrivent à s'implanter et à survivre, avec une croissance extrêmement lente.

##### 14.5.1 Contraintes de croissance sur marnes et argilites

Les contraintes exercées sur la végétation par ces roches sont de plusieurs natures (Bonneau et al., 1979; Burylo, 2006; Esteves et al., 2005; Froux et al., 2002; Millot, 2000):

- contrainte chimique, avec des teneurs en calcaire actif qui peuvent être très élevées ;
- contraintes mécaniques, avec :
  - une compacité souvent très forte, aidée par la faible variabilité texturale,
  - une tendance à devenir très dures lors du dessèchement,
  - et pour certaines de forts phénomènes de rétraction et gonflement avec les variations de teneur en eau, qui peuvent mécaniquement endommager les racines ;
- contrainte hydrique, avec à la fois :
  - une tendance à se dessécher profondément par évaporation en période sèche (effet de mèche), aucune discontinuité texturale ni élément grossier ne s'opposant à la remontée capillaire de l'eau ;
  - une tendance à s'engorger et devenir asphyxiant en surface lors des épisodes pluvieux ;
  - une imperméabilité partielle qui empêche l'eau de pénétrer en profondeur lors des épisodes de pluies violentes caractéristiques du climat méditerranéen, seules les pluies fines et prolongées, rares ici et inconnues en été, participant à la réhydratation des horizons profonds.
  - et une très forte capacité de rétention de l'eau, qui freine l'absorption de l'eau par les plantes.

Les sols développés sur marnes et argilites sont facilement érodables (Brochot et al., 1995; Cosandey et al., 2002; Rey et al., 2000), de par leur texture et leur perte de structure quand ils sont appauvris en matière organique (Di Giovanni et al., 2000), mais aussi faute d'éléments grossiers paillant la surface du sol, et de bancs de roche dure pour limiter et canaliser le ruissellement. Dans les secteurs en pente forte, ils ont fréquemment été dégradés à l'extrême dans le passé (Vallauri, 1998), les difficultés de réinstallation de la végétation derrière incendie ou exploitation ayant accentué les phénomènes érosifs (Cohen et al., 2005).

Les croissances observées sur ces sols peu évolués sont souvent inférieures à très inférieures aux prédictions par la clef globale. C'est pourquoi une clef particulière a été développée pour les stations sur marnes et argilites.

Pour l'évaluation de la fertilité des milieux sur ces roches fluides, on a obtenu de bons résultats en considérant que les horizons peu ou pas altérés se comportaient comme une roche dure non altérée, c'est à dire qu'ils ne contribuaient pratiquement pas à la fertilité ni à la profondeur du sol. On leur attribue un taux "d'éléments grossiers" de 95% lorsqu'on les prend en totalité ou en partie en compte dans le calcul de la profondeur, notamment lorsque des racines peuvent y être observées en nombre significatif.

De même l'affleurement de couches non altérées doit être considéré dans l'esprit des clefs autécologiques comme affleurement rocheux.

#### 14.5.2 Milieux favorables sur marnes et argilites profondément altérées.

Par contre, les sols développés sur des marnes et argilites très profondément et intensément altérées peuvent se révéler particulièrement fertiles : les contraintes chimiques y ont été levées par la décarbonatation partielle et l'altération, les contraintes mécaniques sont également limitées car le matériau d'altération, surtout lorsqu'il est enrichi en matière organique, est beaucoup moins compact que la roche mère. Sur ces sols, la croissance des arbres est souvent sous-évaluée par les clefs autécologiques, mais dans une fourchette imprévisible sans analyse chimique détaillée.

La différence entre les états "peu altérée" et "fortement altérée" d'une roche fluide n'est pas toujours facile à évaluer. Elle se remarque :

- à la disparition progressive de la structure grossière et du litage de la roche mère, qui a tendance à fondre pour donner une structure beaucoup plus fine et floue,
- à la décompaction des horizons qui deviennent beaucoup plus pénétrables par une lame de couteau par exemple.

Mais la levée des contraintes chimiques n'est pas possible à évaluer sans analyse et contribue à une grande variabilité des croissances sur des milieux qui paraissent physiquement semblables.

#### 14.5.3 Facteurs de compensation sur marnes et argilites

Lorsqu'on se trouve dans des alternances de marnes ou argilites avec d'autres types de roches, notamment des roches dures, la fertilité du milieu s'accroît en général avec la proportion des autres roches, particulièrement si les bancs de roches intercalés sont bien fracturés et permettent le passage et le développement des racines. Cet effet favorable des bancs de roche intercalés est d'autant plus favorable que le pendage est incliné par rapport à l'horizontale, permettant aux racines de descendre via ces bancs à grande profondeur en profitant à l'interface des couches de la réserve en eau des roches fluides voisines, sans souffrir de leurs contraintes chimiques et mécaniques. Les bancs de roche dure inclinés permettent aussi à l'eau de pluie et de ruissellement de s'infiltrer en profondeur rapidement, même en cas de pluie courte et forte, compensant l'imperméabilité des roches fluides.

Pour que les effets négatifs de marnes ou argilites non profondément altérées soient compensés, il faut que des bancs de roches dures et fracturées ou de roches très perméables occupent au moins 50% du volume dans le premier mètre de sol, et si possible dans les 2 premiers mètres. Cette proportion peut être réduite (40%) si le pendage est incliné par rapport à l'horizontale.

Les effets négatifs des substrats de roches fluides s'atténuent aussi avec la présence d'une colluvion d'épaisseur supérieure à 50 cm. Au-delà de 80 cm de colluvion, les effets négatifs disparaissent le plus souvent, surtout si l'origine de la colluvion n'est pas la roche fluide. On peut alors utiliser la clef globale.

### ***14.6 Particularité de quelques autres types de roches et sols***

#### 14.6.1 Substrats sableux

Les substrats sableux purs peuvent se rencontrer dans deux cas différents :

- soit des altérites de roches en place : les grès et dolomies pures peuvent donner des altérites entièrement sableuses.
- soit dans le cas de sables sédimentaires, représentant la roche mère en place.

Dans le premier cas, les clefs définies pour l'ensemble des autres substrats (sauf marnes et argilites) donnent des résultats en moyenne corrects malgré de fortes variations autour de cette moyenne. La faible capacité de rétention en eau de ces altérites peut être plus ou moins compensée par la grande profondeur de l'altération et sa bonne pénétrabilité par les racines.

Dans le cas de sables en place, les fertilités observées sur le terrain sont souvent un peu surévaluées par les clefs, mais pas systématiquement. On considérera donc avec prudence les valeurs obtenues. Les

très faibles surfaces concernées par ces substrats dans les régions étudiées ne rendent pas nécessaire l'établissement d'une clef particulière.

#### 14.6.2 Sols acides lessivés

C'est un cas rare dans l'aire française du pin d'Alep, mais il a été rencontré quelque fois au cours de l'étude. La végétation de ces sols traduit ces conditions de milieu particulières : forte présence de la callune (*Calluna vulgaris*) par exemple.

Dans ces cas, le pin d'Alep souffre d'un déficit nutritionnel qui réduit de plusieurs mètres l'indice de fertilité prédit par les clefs. Les faibles surfaces concernées et le tout petit nombre de relevés qui y ont été réalisés ne permettent pas de faire une clef particulière.

Il faut dans ce cas utiliser les clefs normales et réduire de 25 à 30% la valeur obtenue.

D'autres espèces que le pin d'Alep sont mieux adaptées à ces conditions dès que la pluie est suffisante, notamment le pin maritime.

#### 14.6.3 Le pin d'Alep sur roches acides

Alors que les variations du pH et du taux de calcaire actif ne jouent qu'un rôle mineur dans le modèle bioclimatique, elles ressortent chez le pin d'Alep, ce dernier poussant mieux sur les substrats non carbonatés et sur les sols à terre fine décarbonatée.

C'est en partie lié au fait que la zone d'étude du pin d'Alep sur toute la France méditerranéenne comporte une bien plus grande amplitude de ces facteurs que la zone d'étude du modèle bioclimatique. Elle permet donc à ces variables de s'exprimer.

Le pin d'Alep se plaît et pousse très correctement sur roches acides dès que le sol n'est pas particulièrement pauvre. On le trouve ainsi sur la bordure occidentale du massif des Maures et dans d'autres régions naturelles acides du Languedoc-Roussillon. C'est en général la concurrence naturelle exercée par le pin maritime sur ces milieux qui l'en a exclu, ainsi que la préférence de l'homme pour le pin maritime, plus droit, meilleur producteur de résine en quantité (pas en qualité), et à croissance potentiellement plus rapide dans les zones acides pas trop sèches. La prédiction par les clefs dans les stations à sols profonds développés sur ces substrats acides sous-estime souvent un peu la croissance réelle du pin d'Alep. Mais cette sous-estimation n'est pas suffisamment forte pour être statistiquement fiable et ne mérite pas de correction systématique ou une clef séparée.

### 14.7 *Mise en relation des indices bioclimatiques et hydriques avec la productivité forestière*

Les classes de productivité du pin d'Alep s'alignent bien dans le plan principal de l'AFC sur la flore (Figure 43), montrant qu'il existe une relation claire entre nos indices et la productivité de cette espèce. Le gradient de fertilité pour le pin d'Alep est mieux corrélé au gradient de topographie et de sol qu'au gradient climatique, mais il est tout de même ordonné de façon logique sur l'axe 1. La fertilité n'augmente pas avec les pluies les plus fortes et les températures les plus fraîches (extrémité positive à droite de l'axe 1), conformément à ce qui a été discuté précédemment. Les meilleures classes de fertilité sont liées aux topographies les plus favorables (vallons, thalwegs), avec un climat-moyen pour la zone d'étude, ni trop chaud, ni trop froid.

<b>HPA1</b> <b>Topo défavorables</b> <b>Mauvais sols</b> <b>HPA2</b>	<b>Climat frais et humide</b> <b>Arrière pays</b> <b>Sols argileux</b> <b>Forte RU</b>
<b>Sols sableux</b> <b>Faible RU</b> <b>HPA3</b> <b>Climat chaud et sec</b> <b>Zone côtières</b>	<b>HPA4</b> <b>Topo favorables</b> <b>Bons sols</b> <b>HPA5</b>

de droite de l'axe 1), conformément à ce qui a été discuté précédemment. Les meilleures classes de fertilité sont liées aux topographies les plus favorables (vallons, thalwegs), avec un climat-moyen pour la zone d'étude, ni trop chaud, ni trop froid.

Figure 43: Projection des classes de l'indice de fertilité des placettes pour le pin d'Alep (HPA) dans le plan 1/2 de l'AFC sur la flore. L'indice de fertilité s'accroît avec le numéro de la classe.

L'indice de fertilité du pin d'Alep complète bien les modèles d'évaluation des potentialités, pour faire le lien entre les zones peu perturbées prises

comme référence et des zones perturbées, ou en pleine évolution, où la flore n'est pas représentative mais où un peuplement de pin d'Alep est en place.

Si on met en classes l'indice de bilan hydrique topo-édaphique avec la même méthode que l'indice bioclimatique global, on peut faire un tableau à double entrée (Ib\_CG/Ib\_TE) et y classer les placettes en fonction de leur indice de fertilité pour le pin d'Alep (Tableau 17). On obtient ainsi un outil d'évaluation de la productivité du pin d'Alep à partir de l'ensemble des variables du modèle.

Tableau 17 : classes de productivité du pin d'Alep en fonction des classes deux indices Ibh\_CG et Ibh\_TE

	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)	Classe 1	0	0	1	2	2	3	4
	Classe 2	0	0	1	2	3	4	4
	Classe 3	0	1	2	2	4	4	5
	Classe 4	0	1	2	3	4	5	5
	Classe 5	1	1	2	3	4	5	5
	Classe 6	1	1	2	3	4	5	5
	Classe 7	1	1	2	3	4	5	5
	Classe 8	1	1	2	3	4	4	4
	Classe 9	0	0	1	2	2	2	2

Ce tableau précise la Figure 43, en confirmant ce qui a déjà été dit sur les limites altitudinales et thermiques du pin d'Alep. On observe que la croissance est optimale pour les meilleurs indices topo-édaphiques (Ib\_TE) dans les classes moyennes de l'indice global (Ib\_CG), mais qu'elle peut être bonne pour les plus mauvaises classes de l'indice global s'il y a compensation par la topographie et le sol.

Nous disposons de bases de données similaires à celle du pin d'Alep pour les 15 principales essences de la forêt méditerranéenne française. Les relevés de terrains ont été réalisés avec les mêmes protocoles Il est donc possible de relier nos indices de bilan hydrique à la productivité potentielle de la majorité de ces essences dans la zone d'étude. Nous avons réalisé cette généralisation, publiée dans différents rapports et articles (Ripert et al., 2005a; Vennetier et al., 2001; Vennetier et al., 2003) et détaillées en Annexe 13. Le découplage des deux parties de l'indice de bilan hydrique permet de prendre en compte les exigences particulières de chaque espèce, plus ou moins exigeantes indépendamment sur le plan climatique ou sur le plan du bilan hydrique local. Les variables prises en compte sont suffisamment générales pour que l'extension de l'étude puisse être envisageable avec des adaptations aux régions voisines, du moins tant que la richesse chimique du sol ne constitue pas un facteur limitant.



## 15 CONCLUSION ET SYNTHESE

L'étude autoécologique du pin d'Alep conforte les conclusions du modèle bioclimatique sur le rôle du bilan hydrique dans la croissance des végétaux méditerranéens.

La pluviométrie, la profondeur et la texture du sol, la topographie locale et générale sont les facteurs dominants. La température n'intervient qu'ensuite. Le pourcentage d'éléments grossiers, les affleurements rocheux et de cailloux contribuent à renforcer le poids du bilan hydrique local dans le modèle. Les facteurs topographiques confirment leur rôle primordial.

Ce modèle pin d'Alep voit apparaître des variables nouvelles par rapport au modèle bioclimatique, confortant encore plus ce bilan hydrique local en intégrant des variables géologiques. A travers des variables descriptives simples des couches de roches superficielles, il nous éclaire sur l'exploration du sol en profondeur par les arbres.

Les matériaux colluviaux montrent une fertilité globale supérieure aux matériaux altéritiques pour la croissance des arbres, à épaisseur équivalente.

Les facteurs trophiques jouent ici un rôle visible (calcaire actif) mais secondaire.

L'impact des activités humaines passées, même très anciennes, qui ont façonné le paysage et le sol de façon durable est un phénomène difficile à qualifier et quantifier sur le terrain. Le pin d'Alep le révèle et en permet une évaluation.

Cette étude met en lumière la difficulté à modéliser les interactions complexes entre variables dans l'environnement. Des synergies et interactions entre facteurs apparaissent clairement : le rôle de plusieurs facteurs très favorables ou très défavorables agissant simultanément est largement supérieur à la somme de leur rôle respectif tel qu'il ressort de l'optimisation du modèle.

La synergie entre composantes du sol (texture) est aussi importante. Le mélange équilibré de sable, limon et argile crée des conditions très favorables à la structuration du sol et à son activité, que n'expliquent pas les valeurs de réserve utile en eau mesurées en laboratoire.

Le changement global et particulièrement le changement climatique ont conduit au cours du 20<sup>ème</sup> siècle à une accélération rapide et continue de la croissance en hauteur du pin d'Alep. La hauteur moyenne des pinèdes provençales d'âge moyen a gagné près de 4 m au cours de ce siècle. Cette accélération a du être prise en compte pour la détermination de l'indice de fertilité du pin d'Alep sur chacune de nos placettes. Des variations de climat à un pas de temps d'ordre décennal ont pu être détectées sur la croissance en hauteur, aussi bien sur les arbres jeunes que sur les plus âgés.

Le froid étant un facteur nettement limitant de la croissance du pin d'Alep, le réchauffement du climat et l'allongement de la saison de végétation sont sans doute des facteurs déterminants de cette accélération, les dépôts azotés étant faibles et les sols non carencés en azote. L'amélioration des sols laissés au repos et gagnés par la forêt, après des siècles ou des millénaires de dégradation et surexploitation, est sans doute aussi un facteur clef de cette accélération.

Le modèle de croissance que nous avons calibré sur les peuplements hétérogènes et inéquiennes de notre échantillon est un peu différent de celui qui avait été établi précédemment sur des plantations, mais il n'en diffère pas fondamentalement. La forme du modèle est une sigmoïde tendue : la croissance accélère relativement rapidement avec première inflexion vers 20 ans, une croissance très régulière de 20 jusqu'à 60 ans, qui ralentit ensuite lentement en restant soutenue jusqu'à un âge avancé (125 ans et plus).



## D - QUATRIEME PARTIE : INTERACTION CLIMAT - MILIEU : APPROCHE DENDROECOLOGIQUE ET CROISSANCE RADIALE DU PIN D'ALEP



Photo Vennetier M.

*Ci-dessus* : dépérissement en 2004 de pins d'Alep cassés par la neige en 2001 dans la région de la Sainte-Baume, et n'ayant pas supporté la canicule de 2003.

*Ci-dessous* : carottes de bois prélevées début mai 2004 sur un arbre vivant de ce peuplement. On note l'effet catastrophique de la casse de neige (40% de perte de surface foliaire) qui produit un cerne très étroit et presque sans bois final, et le début de rémission en 2002 qui a été une année favorable. L'année 2003 est marquée par un début de croissance presque normal, stoppé net en mai par la canicule qui a empêché l'arbre de faire du bois final. En mai 2004, alors que la croissance du cerne devrait être déjà très engagée, le cerne commence à peine à se former. La grande sécheresse du printemps 2004 a accentué les effets néfastes et cumulés de 2001 et 2003.



1998

1999

1999

2000

2001

2002

2003

## 16 CONTEXTE ET OBJECTIFS

Dans les 3 premières parties de cette thèse, nous avons analysé la composition de la végétation forestière méditerranéenne et la croissance du pin d'Alep avec deux éclairages séparés : d'une part celui du bilan hydrique, d'autre part celui du changement climatique.

Dans cette dernière partie, nous abordons l'interaction entre changement climatique et bilan hydrique.

Le contexte de ces travaux est commun avec les précédentes parties on se reportera donc à leurs introductions.

Nous utilisons les méthode de la dendroécologie pour le suivi des variations de productivité des arbres avec le temps (Fritts, 1976). L'utilisation de ces méthodes repose sur quelques hypothèses de base, vérifiées globalement depuis l'origine de la discipline, mais qui ont été rediscutées au cours des 10 dernières années.

D'une part les relations entre climat et croissance d'une espèce doivent être assez stables dans le temps. Les variabilités interannuelle ou décennale normales du climat ne joue pas à priori sur cette relation : elle sont prises en compte par construction dans l'établissement des modèles qui sont calibrés généralement sur des périodes de 50 à 100 ans. Mais le changement climatique peut modifier significativement les équilibres préétablis entre régime pluviométrique et régime thermique ; et les autres changements d'environnement comme les pollutions, les dépôts azotés et l'évolution des sols remettent en cause la stabilité des relations climat-croissance (Biondi, 2000; Briffa et al., 1998a). Pour des études de reconstitution des climats passés, ces variations récentes peuvent être un handicap (Briffa et al., 1998b). Pour des études centrées sur les dernières décennies, le problème est moins crucial, mais il réapparaît pour l'évaluation de la croissance future des arbres. Nous en discutons à la fin de cette quatrième partie. D'autre part les relations climat-croissance pour une espèce sont spatialement variables :

- à une assez large échelle avec les caractéristiques intrinsèques du climat (Bontemps, 2006; Briffa et al., 2002; Swetnam et al., 1999), toujours en raison des variations non synchrones de régimes thermiques et pluviométriques ;
- et à une échelle beaucoup plus fine en raison des variations de conditions stationnelles (Vennetier et al., 2005c). Cela implique que l'on ne peut extrapoler spatialement une relation établie dans une situation particulière qu'avec de multiples précautions. Mais ce point n'a que peu été exploré jusqu'à présent, et c'est pourquoi nous l'abordons dans cette thèse.

Cependant, les grandes lignes de la réponse d'une espèce au climat restent assez constantes dans de vastes domaines géographiques, en raison de ses exigences de fond, même si elles peuvent varier spatialement ou temporellement dans le détail (Cook et al., 2001). Par réciproque, des relations homogènes entre le climat et la croissance d'une espèce donnée au sein d'une unité géographique indiquent une certaine homogénéité climatique et probablement des conditions stationnelles assez proches (Di Filippo et al., 2007).

Dans ce cadre, l'observation de variations temporelles de la réponse de la croissance au climat peut traduire des changements d'environnement. Si la sensibilité d'une espèce à un paramètre (température ou stress hydrique par exemple) est forte, la réponse va varier de façon rapide quand on se déplace sur un gradient de ce paramètre. C'est pourquoi l'approche par transect a été parfois utilisée pour déterminer les variations de réponse des espèces au climat, ou définir l'autécologie des essences à des échelles larges, en général régionale ou nationale, voire continentale (Makinen et al., 2003; Piovesan et al., 2005).

Notre objectif dans cette étude a été, comme dans la première partie de la thèse, de combler le déficit de connaissance dans des échelles d'espaces peu explorées jusqu'alors en dendroécologie : d'une part la variabilité stationnelle à l'échelle très fine, d'autre part la variabilité climatique à une échelle très locale, suffisamment réduite pour éliminer les variations de régimes climatiques. Nous en attendons deux résultats : (i) une évaluation des interactions entre climat et bilan hydrique local dans la réponse de arbres au climat, et donc au changement climatique et (ii) une évaluation de l'impact potentiel du réchauffement climatique via l'approche d'un gradient local de température.

## 17 MATERIEL ET METHODES

Les placettes utilisées pour ces calculs font partie de la base de données du modèle bioclimatique développé dans la première partie de la thèse. Elles relèvent donc du même protocole de mesure pour la description du milieu et de la végétation, même si elles n'ont pas toutes été utilisées dans le calcul du modèle. Leurs coordonnées dans l'AFC sont obtenues en les projetant avec leur flore comme observations supplémentaires (Figure 46). On y rajoute simplement les mesures dendroécologiques, c'est à dire que l'on conserve les carottes de sondage, utilisées pour la datation des arbres, et qu'on les prélève avec une attention particulière pour respecter les normes de la discipline (perpendicularité des sondages par rapport aux fibres du bois). L'intérêt du couplage avec le modèle bioclimatique est de pouvoir attribuer à ces placettes les indices  $Ib_{CG}$  et  $Ib_{TE}$ , et donc de faire un lien entre réponse des arbres et conditions stationnelles. Il est aussi de choisir des placettes dont les caractéristiques stationnelles soient parfaitement maîtrisées, et comparables objectivement.

### 17.1 Le dispositif expérimental

Le dispositif a été conçu initialement pour étudier la limite pin d'Alep/pin sylvestre, et se prolonge donc dans l'aire du pin sylvestre jusqu'à 1100 m d'altitude, comprenant à altitude intermédiaire des placettes où les deux espèces se côtoient (Vila et al., 2003). Cependant, nous ne présenterons ici que les résultats concernant le pin d'Alep.

Nous voulions analyser les variations de productivité du pin d'Alep en relation avec les changements de température, en éliminant en grande partie les variations de régime de pluies susceptibles d'intervenir sur des aires trop étendues et en maîtrisant la variabilité stationnelle. Nous avons donc conçu un dispositif répondant aux critères suivants :

- transect situé sur un versant montagneux unique, présentant un fort dénivelé sur une courte distance, ce qui élimine la variabilité du régime des pluies, même si la pluviométrie annuelle totale peut varier légèrement entre le haut et le bas du versant,
- homogénéité du substrat, du sol et de la topographie le long du transect altitudinal principal, choisi à un niveau moyen de bilan hydrique stationnel (noté "B").

Afin d'étudier l'impact des conditions stationnelles, c'est à dire comparer différentes classes de bilan hydrique, nous avons choisi à plusieurs niveaux du transect des placettes complémentaires présentant des sols nettement plus (notés "A") ou nettement moins (notés "C") favorables (Figure 44).

Pour limiter les travaux de terrain et de laboratoire très coûteux en temps, tout en assurant une bonne représentativité statistique et en améliorant la résolution spatiale du dispositif, le transect principal comprend :

- quelques grandes placettes (15 à 20 arbres), situées aux altitudes où l'on a ajouté au transect des placettes de plusieurs niveaux de bilan hydrique stationnel ;
- des placettes intermédiaires plus petites (5 arbres au départ, 7 à 10 par la suite) mais plus nombreuses, traitées en moyenne glissante par groupes de 3 avec les grandes. A travail équivalent, cette conception facilite le choix de sites très homogènes, permet de lisser une partie des variations aléatoires non liées au climat et donne plus de chances d'évaluer la progressivité des phénomènes et les effets de seuil qu'avec un nombre plus limité de grandes placettes. Le choix particulièrement soigné des placettes pour le bilan hydrique stationnel permet de rendre les petites placettes successives très comparables et donc assimilables 3 par 3 à une grande placette. La moyenne glissante des petites placettes est validée par comparaison avec les grandes qui leur correspondent. Les valeurs obtenues sur chaque petite placette ne sont pas utilisées individuellement.

Le dispositif a été installé en 2001 dans le sud-est de la France, sur le grand versant nord du massif de la Sainte-Baume, à la limite entre les Bouches du Rhône et le Var (Figure 45). Les placettes du transect principal, au niveau moyen de bilan hydrique noté "**B**", se situent sur des bancs de roches carbonatées dures moyennement fissurées. Elles présentent une altérite de 40 à 50 cm de profondeur comprenant de 50 à 70% d'éléments grossiers. Une petite colluvion de moins de 20 cm d'épaisseur est parfois présente en surface. On a vu dans la 3<sup>ème</sup> partie de la thèse que de tels placages superficiels ne changeaient pas la nature de la station. Les placettes complémentaires à mauvais bilan hydrique,

notées "C", sont situées sur les mêmes roches mais au niveau de dalles rocheuses peu fissurées, avec une altérite discontinue, et un taux d'éléments grossiers supérieur à 90%. Les placettes complémentaires à très bon bilan hydrique, notées "A", sont situées dans des fonds de vallons ou de thalwegs, avec ou sans terrasses, sur des sols colluviaux ou alluviaux profonds (>70cm), peu caillouteux. Un exemple type de ces sols est présenté en Annexe 16. Toutes les placettes ont une exposition nord avec des pentes faibles (3-10%). Les placettes A et B ont une topographie stationnelle plane, les placettes C une topographie légèrement convexe.

Le Tableau 18 présente les placettes utilisées et leur regroupement par moyenne glissante.

Tableau 18 : Description des placettes du dispositif de la Sainte-Baume.

tableau 18.1 : Intercalation pin d'Alep et pin sylvestre dans le dispositif.

tableau 18.2 : Indices topo-édaphiques et nombre d'arbres des placettes de pin d'Alep.

tableau 18.3 : regroupement des placettes pin d'Alep de type "B" en groupes glissants (TR 1-6). Les groupes de 3 petites placettes voisines sont indépendants dès qu'ils sont décalés de 3 unités, c'est-à-dire ne contiennent pas de placette commune: par exemple TR1 = placettes A1+A2+A3 par rapport à TR placettes= A4+A5+A6.

Tableau 18.1

Espèce	n°/type	Alti	Nb arbres
<i>P.alep</i>	A.1 B	335	7
<i>P.alep</i>	A.2 B	350	8
<i>P.alep</i>	A.3 B	370	8
<i>P.sylv</i>	S.1 ABC	380	15/17/19
<i>P.alep</i>	A.4 B	390	7
<i>P.sylv</i>	S.2 B	480	7
<i>P.alep</i>	A.5 ABC	480	16/15/17
<i>P.alep</i>	A.6 B	540	8
<i>P.alep</i>	A.7 ABC	610	15/15/15
<i>P.sylv</i>	S.3 B	660	18
<i>P.sylv</i>	S.4 B	690	8
<i>P.alep</i>	A.8 B	690	7
<i>P.sylv</i>	S.5 ABC	875	18/15/15
<i>P.sylv</i>	S.6 B	960	10
<i>P.sylv</i>	S.7 ABC	1040	7/8/5

Tableau 18.2

n°/Type	Alti	Nb arbres	Ind
A.1 B	335	7	-7.5
A.2 B	350	8	-11
A.3 B	370	8	6.5
A.4 B	390	7	5.5
A.5 A	480	15	57
A.5 B	480	17	2.5
A.5 C	480	18	-29
A.6 B	540	8	-6.5
A.7 A	610	15	34
A.7 B	610	15	2
A.7 C	610	15	-30
A.8 B	690	7	16.5

tableau 18.3

n° groupe	Placettes groupées	Altitude moyenne
TR1	A1 + A2 + A3	352
TR2	A2 + A3 + A4	370
TR3	A3 + A4 + A5	413
TR4	A4 + A5 + A6	470
TR5	A5 + A6 + A7	543
TR6	A6 + A7 + A8	613

Comme le montre la Figure 44, l'indice topo-édaphique sépare très bien les 3 groupes de bilan hydrique, dont les moyennes respectives valent 9.4, 0.2 et -6.1. Il est difficile en conditions naturelles

d'obtenir des valeurs plus regroupées, en raison d'une part des nombreux facteurs qui concourent à cet indice, d'autre part parce qu'on est obligé de composer avec les peuplements existants, leur accessibilité, leur état sanitaire, leur âge, le nombre d'arbres dominants sans accidents, etc.

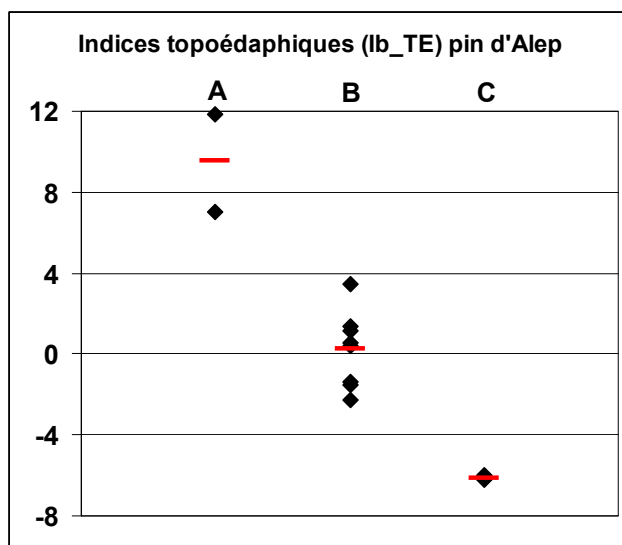


Figure 44 : Indice topo-édaphique des placettes de pin d'Alep suivant leur catégorie de bilan hydrique local (A, B et C). Cette valeur est calculée à partir de la clef opérationnelle de l'Annexe 14.3

L'alignement des groupes de placettes dans le plan de l'AFC est correct sur l'axe 1, en raison

de la bonne réponse de la flore au gradient altitudinal, et du lissage des variations individuelles des placettes par la moyenne glissante. Les variations sur l'axe 2 correspondent aux légères différences d'indice topo édaphique entre les placettes (Figure 44), notamment en termes de texture du sol, de fissuration de l'altérite, de position topographique dans le versant, et aux variations aléatoires de la flore.

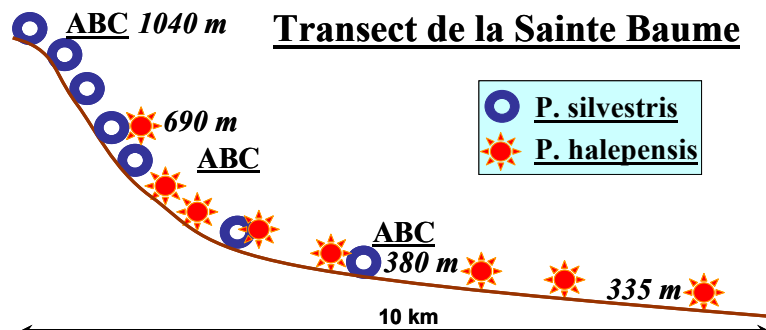


Figure 45: Coupe transversale sur le versant Nord de la Sainte-Baume. Les placettes du transect sont homogènes pour la fertilité et le bilan hydrique (classe B). A trois altitudes différentes, des placettes complémentaires sont choisies à 2 niveaux contrastés de bilan hydrique (notés A et C).

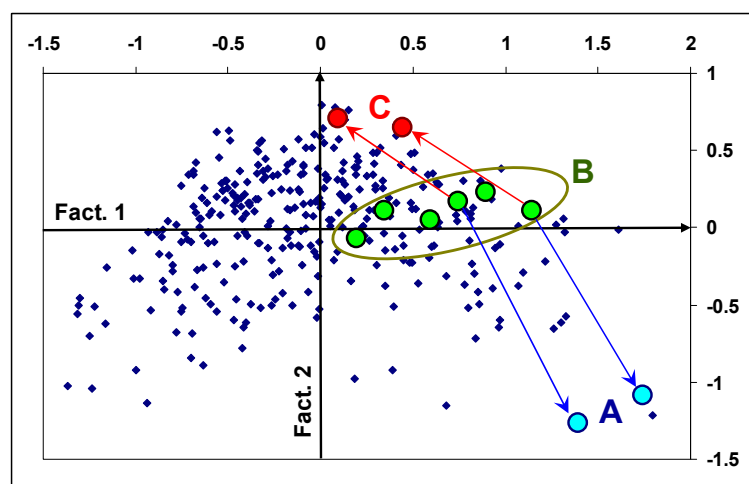


Figure 46 : Projection des groupes de placettes du transect dans le plan 1-2 de l'AFC. La position des groupes est la moyenne des coordonnées des placettes qui les composent. Les trois niveaux de bilan hydrique (ABC) sont centrés sur les groupes 4 et 6. Le transect recoupe les trois classes supérieures de l'indice  $Ib_{CG}$  (vert clair à vert foncé de la figure 7).

On observe sur ce graphique la grande amplitude suivant l'axe topoédaphique pour ces placettes situées dans une zone de faibles contraintes climato-thermiques (cf. discussion au chapitre 4.2.3)

### 17.2 Les mesures, données et analyses statistiques

Les données climatiques s'appuient sur les 10 stations météorologiques les plus proches de la zone d'étude : Méounes-les-Montrieux, Plan d'Aups, Roquefort-la-Bédoule, Roquebrussanne, Gémenos, Cuges-les-Pins, Barjols, Brignoles, Saint-Maximin-la-Sainte-Baume et Marseille. Certaines possèdent de longues séries (depuis 1865 pour Marseille, 1911 pour plan d'Aups, 1920 pour Brignoles, 1941 à 1961 pour les autres). Toutes ces séries sont complètes de leur origine jusqu'en 2006. Les éléments du climat de 2007 quand ils ont été nécessaires ont été obtenus séparément ou par internet.

Nous avons estimé les valeurs manquantes à l'aide du programme CALMRG du logiciel PPhalos (Guiot, 1991). A l'aide du programme RESIME (développé par J. Guiot in (Tessier du Cros et al., 2001) nous avons interpolé à chaque placette les données climatiques, (co-kriégeage prenant en compte l'altitude, la longitude et la latitude et tenant compte de la distance entre placettes et stations). Ceci nous a permis d'obtenir précisément pour chaque placette étudiée les paramètres mensuels de température et de précipitations. Nous avons utilisé exclusivement des données mensuelles, comprenant la pluviométrie (P), la température moyenne (Tmo), la moyenne des minimas (Tmi) et des maximas (Tma), ainsi que les minimorums (W) et maximorums (M).

Nous avons aussi utilisé un indice de déficit hydrique basé sur la combinaison des pluies et températures pour limiter le nombre de variables. Cet indice a été calculé pour les mois où pluies et températures avaient un effet opposé dans les modèles de relations climat/croissance, positif pour la pluie et négatif pour la température. Cet indice a été calculé comme la différence entre la pluie et la température mais sur des variables transformées. En effet, si la différence  $P-2*T_{\text{moy}}$  est couramment utilisée dans les diagrammes ombrothermiques, en se basant sur la moyenne de nombreuses années, elle ne peut être utilisée directement en modélisation en série de données annuelles. La variance de la pluie étant très supérieure à celle de la température, seules les variations de la pluie ont un impact significatif dans ces séries. Après une optimisation sur les groupes extrêmes de placettes (TR1 et 6), cet indice a été calculé avec la formule suivante :

$$s = P + 400 - 20 * T_{\text{moy}} \quad \text{avec } P \text{ en mm et } T_{\text{moy}} \text{ en } ^\circ\text{C}.$$

La formule se limite aux mois où la température moyenne mensuelle est toujours supérieure à  $0^\circ\text{C}$  dans les données que nous possédons.

La présence d'une station disposant d'une très longue série juste au milieu du versant à 750 m d'altitude (maison forestière de la Begude, commune de Plan d'Aups, températures depuis 1911) a été déterminante pour le choix du site. Nous pouvions en effet interpoler les valeurs en altitude sans les approximations habituelles qui sont liées à l'absence de stations météo en montagne. Les placettes du milieu du transect sont toutes proches de cette station. La Figure 47 montre la constance des régimes pluviométriques et thermiques entre le haut et le bas du transect, la différence se jouant essentiellement au niveau du gradient thermique altitudinal, qui peut reproduire l'effet d'un réchauffement climatique.

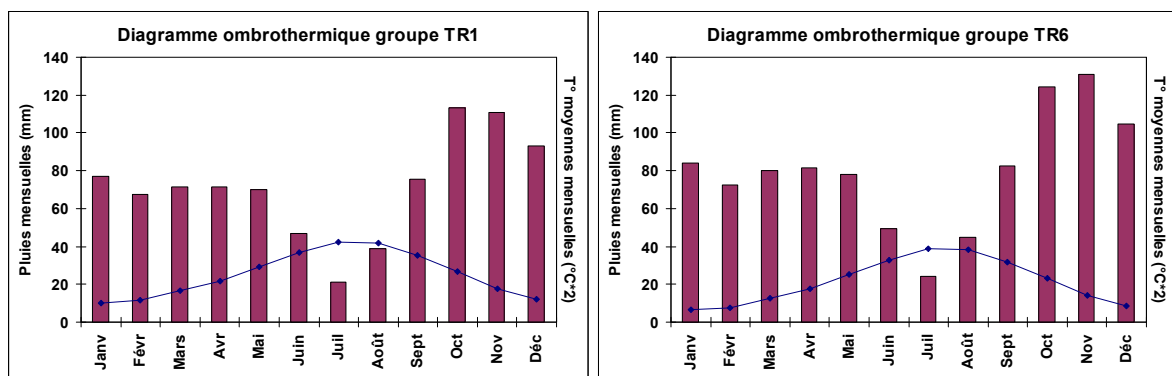


Figure 47 : diagrammes ombrothermiques des groupes de placettes TR1 et TR6 à l'extrémité du transect pin d'Alep. Une différence est observable au niveau du nombre moyen de mois secs. Cette différence est encore plus accentuée si l'on considère les placettes extrêmes, la première au bas du transect s'approchant de 3 mois secs (données Météo-France interpolées, moyennes 1911-2002).

Chaque pin concerné par placette a fait l'objet de 3 carottages à coeur à la tarière de Pressler, deux perpendiculairement à 1.30 m de hauteur, le troisième au pied. Les largeurs des cernes de ces carottes, après séchage, ponçage et interdatation, ont été mesurées au 1/100ème de mm avec un mesureur microscopique Eklund (ADDO®) à l'IMEP. Les séries de données ont ensuite été standardisées avec les méthodes classiques de la discipline pour l'élimination des tendances à long terme : logiciel PPhalos, programme Calfit avec filtre de 5 ans (Guiot, 1991). Un filtre de 10 ans a aussi été testé mais s'est révélé moins satisfaisant en raison des nombreux accidents de croissance, qui provoquaient des variations très fortes des indices sur plusieurs années.

En raison de la présence de ces accidents sérieux de croissance au cours de la période de calibration du modèle (gels de 1929, 1956 et 1985-87) et de séquelles de ces accidents sur plusieurs années successives, nous avons adapté la méthode de standardisation en procédant en plusieurs étapes (Vila et al., 2003) : dans un premier temps, le modèle de relations climat-croissance est calculé placette par placette (ou au préalable arbre par arbre pour les arbres qui présentent des accidents particuliers) à



l'aide de l'ensemble des années disponibles. Il est ensuite utilisé pour prédire les valeurs de l'ensemble des années. Si les années accidents ne peuvent être prédites correctement par le modèle (écart supérieur à 2écart-types de l'erreur moyenne de toutes les années), elles sont éliminées. On refait le calcul ensuite sans les années des accidents. Les années suivant immédiatement les accidents et qui sont largement sur-estimées par le nouveau modèle sont considérées comme années "séquelles", non prévisibles par le modèle, et donc éliminées à leur tour.

On recommence la calibration sans ces années "séquelles", et on applique le nouveau modèle. On regarde ensuite la 2<sup>ème</sup> année après accident et sur la base des mêmes critères, on la considère comme valide ou comme encore marquée par l'accident. On procède ainsi par itération jusqu'à éliminer toutes les années suivant un accident et qui sont largement sur-estimées et imprévisibles par le modèle. Nous avons ainsi éliminé des séries entre 1 et 3 ans après les accidents de 1956 et 1985-87, et 1 an ou aucune année après 1929, ainsi que des séries allant de 1 à 10 ans pour des arbres individuels après de très fort accidents liés à la neige. On note en particulier que, par construction mathématique, les séries de plusieurs années de séquelles dont les indices sont faibles induisent des indices anormalement forts pour les cernes qui les précèdent et les suivent. Du coup, ces indices précédant et suivant les périodes critiques ne sont pas non plus correctement prédits par les modèles, car sous-estimés. Les modèles calculés en éliminant les années d'accident et de séquelles sont beaucoup plus performants car ils éliminent ces artéfacts mathématiques.

L'analyse des données pour déterminer le poids des variables dans la croissance des arbres a fait appel à la même chaîne de traitement que pour la première et la troisième partie de la thèse, combinant réseau de neurone pour tester la linéarité des variables et régression PLS. Elles ne sont pas représentées ici : se reporter au chapitre matériel et méthode de la première partie ainsi qu'aux Annexe 6 et Annexe 7.

L'utilisation de la régression PLS se justifie pleinement en dendroécologie bien qu'elle figure dans les méthodes rarement employées par cette discipline (Hauksson et al., 2001; Kalela-Brundin, 1999) : on fait appel en effet à un grand nombre de variables climatiques (jusqu'à 24 ou plus), celles-ci étant fréquemment partiellement à fortement corrélées. Le nombre d'observations est réduit, en général quelques dizaines, au mieux quelques centaines sauf exception. L'inconvénient de la régression PLS vient de la réponse potentiellement non-linéaire des variables modélisées aux variables climatiques, qui n'est pas directement prise en compte.

Nous avons partiellement levé cette limite à l'aide des réseaux de neurones. Il faut noter que la méthode des fonctions de réponses calculées à l'aide d'une régression orthogonalisée (Guiot, 1991) et qui fait référence en la matière ne tient pas compte de ce problème, alors qu'il se pose de la même manière dans son cas. Quelques essais fructueux ont été réalisés pour modéliser directement les largeurs de cernes ou la densité du bois à l'aide des réseaux de neurones (Keller et al., 1997). Mais cette approche n'a pas eu beaucoup de suites, sans doute parce que les réseaux de neurones constituent une "boîte noire", efficace mais délicate à calibrer et dont les résultats sont plus difficiles à interpréter.

Pour mettre en évidence de façon globale les variations entre les placettes de fertilité différentes, nous avons réalisé un Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les séries indicées de cernes des placettes de type A, B et C à deux niveaux d'altitude.

## 18 RESULTATS

### 18.1 Modèle de relation climat croissance pour le transect

L'interdatation des groupes de placettes après normalisation des séries de cernes de croissance est excellente, comme le montre la Figure 48. La correspondance entre groupes voisins est logique puisque deux groupes successifs partagent 2 placettes communes, mais la synchronisation reste toute aussi bonne pour des groupes extrêmes qui ne partagent aucune placette. Dans le détail, on note des gradients de réponse à certaines années, sans inversion du sens de variation.

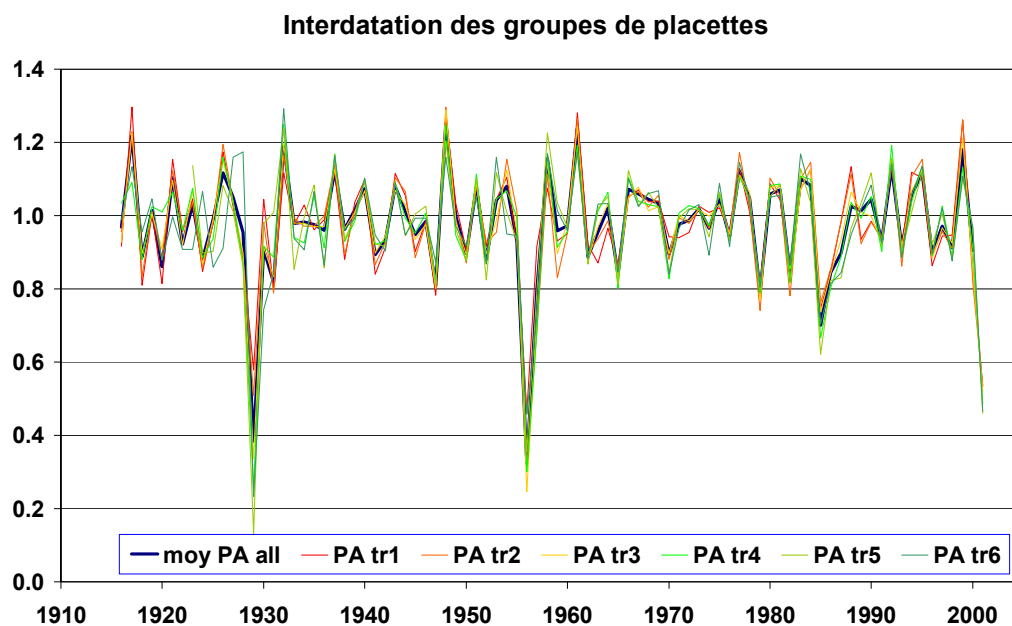


Figure 48 : interdatation des séries standardisées moyennes de cernes pour les groupes de placettes glissantes. Les groupes de placettes sont indépendants dès qu'ils sont décalés de 4 sous-placettes: par exemple TR1 par rapport à TR4, 5 ou 6, TR6 par rapport à TR 1, 2 ou 3.

Certaines différences importantes entre groupes, mais aussi entre placettes d'un même groupe et entre arbres d'une même placette viennent des périodes qui suivent immédiatement les principaux accidents. Elles correspondent à la phase de rémission de ces accidents, qui varie de 1 à 5 ans suivant les individus. Ces variations n'interviennent dans le calcul que lorsqu'elles n'ont pas été classées en tant que séquelles d'accidents. Mais il y a aussi des décalages progressifs des séries indexées sur de nombreuses années, notamment celles marquant les sécheresses principales. C'est la multiplication de ces petits décalages qui est à l'origine des variations de réponse des groupes de placette aux données climatiques.

Une transformation pour linéarisation n'a été nécessaire que pour 8 variables : les minimums et minimorums des mois de janvier à avril. Cette transformation correspond à la prise en compte des grands coups de froids, dont l'action pathologique sur les arbres est liée au franchissement de seuils critiques. Seuls des minimums et minimorums de janvier et février se sont en fait avérés significatifs, ce qui limite à quatre l'utilisation des variables transformées. Leur signification est donnée dans le paragraphe suivant.

### 18.1.1 Prise en compte des accidents majeurs.

Toutes les séries partagent les valeurs extrêmes des variations positives ou négatives, correspondant à des années exceptionnelles :

- d'une part les accidents majeurs que sont les grands froids (1929; 1956, 1985-87) ainsi que des sécheresses marquées (1947, 1970, 1979, 1982), et d'autres accidents non explicables par les données météo enregistrées, et qui correspondent à des chutes de neige lourde ou des tempêtes (1952, 1965, 2001),
- d'autre part les années avec un climat très favorable combinant un printemps précoce et pluvieux, un été court et frais, des pluies abondantes et précoces en automne accompagnées de températures élevées (1917, 1948, 1995).

Les indices des sécheresses exceptionnelles sont relativement bien prédits par les modèles.

*En l'absence de variables transformées, ce n'est pas le cas pour les grands froids (*

Tableau 19), que ce soit au niveau de l'année concernée ou des quelques années suivantes.

A basse altitude (premier groupe = TR1), il peut paraître surprenant que des froids intenses survenant en mars (jusqu'à  $-12.6^{\circ}\text{C}$ ) et en avril (jusqu'à  $-4.3^{\circ}\text{C}$ ), alors que les arbres sont généralement en pleine sève, n'aient pas d'incidence significative sur la croissance.

On remarque, sur des événements similaires récents pour lesquels on dispose de données horaires, que ces froids tardifs sont très fugaces. Les températures élevées de la journée précédente ont suffisamment chauffé le sol pour que la gelée ne se produise qu'en toute fin de nuit. Ils surviennent au ras du sol des jours où le ciel est totalement dégagé et s'atténuent dès le lever du soleil. Du fait de leur courte durée, relevée en plein découvert, ils sont fortement atténués sous couvert forestier, et sans doute beaucoup moins marqués dans les houppiers. Les froids exceptionnels de décembre n'ont pas non plus d'incidence sur la croissance des arbres, mais ils n'ont dépassé que 2 fois au XX<sup>e</sup> siècle la valeur considérée comme critique de  $-10^{\circ}\text{C}$  (Devaux et al., 1978), avec un minimorum absolu de seulement  $-11.1^{\circ}\text{C}$  en 1941.

Ces valeurs sont à comparer avec les minimorums de janvier et février qui ont été plus intenses et plus fréquents à basse altitude :

- dix fois en dessous de  $-10^{\circ}\text{C}$  pour janvier, dont 5 fois entre 1940 et 1947, avec des extrêmes de  $-11.6$  en 1987,  $-12.5$  en 1947,  $-13$  en 1940 et  $-15.5$  en 1985.
- sept fois en dessous de  $-10^{\circ}\text{C}$  pour février, avec des extrêmes de  $-11.4$  en 1986,  $-12.5$  en 1963,  $-15.1$  en 1956 et  $-16$  en 1929.

Les froids répétés de la décennie 1940 n'ont pas provoqué de grands accidents comme ceux de 1929 et 56, mais ils expliquent sans doute en partie la relativement mauvaise interdatation moyenne des arbres au sein de toutes les placettes au cours de cette décennie.

Ces coups de froid suivent avec l'altitude un gradient beaucoup plus rapide que le gradient thermique de  $0.55$  à  $0.6^{\circ}\text{C}$  par  $100$  m de la température moyenne annuelle. Pour chacun des événements où la température étaient descendue au dessous de  $-10^{\circ}\text{C}$  au niveau des placettes les plus basses, nous avons relevé les valeurs dans la station de plan d'Aups, située tout près de l'extrémité du gradient pin d'Alep et à la même altitude (à  $50$  m près), ainsi que dans toutes les stations des alentours de la Sainte-Baume. Le gradient altitudinal calculé est de  $1.2$  à  $2.0^{\circ}\text{C}$ , avec une moyenne de  $1.6^{\circ}\text{C} / 100$  m, soit  $2.6$  fois plus que le gradient altitudinal moyen en France. C'est ainsi qu'à partir de l'interpolation spatiale des données, on peut estimer que les pins d'Alep les plus élevés sur le versant nord de la Sainte-Baume ont subi  $20$  fois au cours du XX<sup>e</sup> siècle des températures inférieures à  $-13^{\circ}\text{C}$ , onze fois inférieures à  $-15^{\circ}\text{C}$  et six fois inférieures à  $-18^{\circ}\text{C}$  dont une fois en mars 1971, avec un record à  $-23.8^{\circ}\text{C}$  en 1985. La température à ce niveau descend au dessous de  $-10^{\circ}\text{C}$  pratiquement tous les hivers au moins une fois.

Nous avons cherché à savoir quelles étaient les limites de températures pour lesquelles on observait des séquelles visibles sur la croissance des arbres. On note que les froids exceptionnels à une date donnée ont un impact direct assez similaire quel que soit le niveau d'altitude. C'est en fait un seuil relatif qui est significatif : les froids en janvier et février commencent à marquer légèrement les croissances lorsque les minimums, les moyennes de minimums ou la moyenne mensuelle sont inférieurs de plus de 1.8 écart-type à la normale, et des dégâts importants apparaissent pour une valeur inférieure de 2.3 écart-type.

Le froid de 1956 est particulier dans la mesure où il est survenu tardivement en février, après un mois de janvier et un début février particulièrement chauds qui avaient permis aux arbres d'être en sève (Serre, 1976). C'est pourquoi les mortalités ont été importantes et les cernes manquants nombreux.

Si on considère les années où le démarrage de la végétation n'était pas effectif au moment du coup de froid, on note que des dégâts sérieux apparaissent systématiquement à partir de -15°C vers 350 m, -17 vers 480m, -18.4 à 610m et -19.8 à 690m.

	Déc n-1	janv	févr	mars	avr
1929		-13.9	-19.8		-7.5
1932					
1933		-14.8			
1940		-18.8	-14.0		
1941	-15.0	-16.8			
1942		-15.2			
1945		-16.3			
1947		-18.1			
1954			-14.4		
1956			-18.9		
1960		-14.8			
1963		-14.9	-16.0		
1964	-15.9				
1971				-18.4	
1975					-8.3
1985		-23.8			
1986			-15.3		
1987		-15.5			

Tableau 19 : Minimums des mois d'hiver et printemps au niveau de la limite supérieure du pin d'Alep sur le versant nord de la Sainte-Baume. D'après les données de la station de Plan d'Aups, située juste à cette limite.

Au dessus de 650 m, la température est passée en dessous de -18°C sans laisser de trace majeure sur la croissance moyenne des arbres en 1940, 1947 et 1971, dont une fois à -18.4 au mois de mars. On retrouve cependant des séquelles de ces froids sur une partie des arbres et sur toutes les placettes, sous forme d'un accroissement de la variabilité des largeurs de cernes pendant un à 3 ans.

Afin de prendre en compte les résultats ci-dessus, nous avons effectué la transformation exponentielle des variables concernées (minimums et minimum des mois de janvier et février de la façon suivante : si la valeur est supérieure à la moyenne de la variable moins 1.8\*Ecart-Type, elle est conservée inchangée. Au-dessous de cette limite, on lui enlève l'exponentielle de la différence avec la limite. La valeur obtenue est bornée par le bas à la valeur de -80. Lorsqu'on arrive à -2.3\*Ecart-Type, la valeur transformée est inférieure à -30 ou -40°C. Ces variables transformées (We et Tme) ont permis d'évaluer avec une bonne précision les indices des cernes des principaux accidents Figure 49 et

Pour reconstituer les séries observées complètes à partir des modèles, nous avons évalué de façon empirique la vitesse de convalescence de tous les arbres de notre échantillon sur l'ensemble des accidents graves observés. Pour cela, nous avons modélisé les séries de cernes de ces arbres et comparé les valeurs observées et les valeurs estimées des 5 années suivant les accidents. Le modèle empirique obtenu est simple : lorsque la valeur de l'indice d'un cerne tombe une année en dessous de 0.4, il faut multiplier la valeur estimée des deux cernes suivants par respectivement 0.6 et 0.9. Lorsque l'indice tombe en dessous de 0.6, il faut multiplier le cerne suivant par 0.8. Ce modèle empirique sert à corriger les valeurs estimées des indices de cernes obtenues par placette ou groupe de placettes par le

modèle général calibré sans les années concernées. Il est moins performant au niveau des séries individuelles des arbres, qui sont beaucoup plus variables, avec des rémissions s'étalant sur 1 à 5 ans pour les grands gels, et jusqu'à 10 ans pour des casses de neige.

Ces valeurs de correction ne valent que pour une indexation avec un filtre de 5 ans. Si le filtre est de 10 ans, les coefficients de correction sont de 0.6 et 0.8 pour les deux années suivant un cerne d'indice inférieur à 0.4, et de respectivement 0.8 et 0.9 pour un cerne inférieur à 0.6.

Ce modèle empirique est intéressant pour introduire les séquelles pluriannuelles d'accidents lors de l'utilisation des modèles climat-croissance pour extrapoler au climat futur.

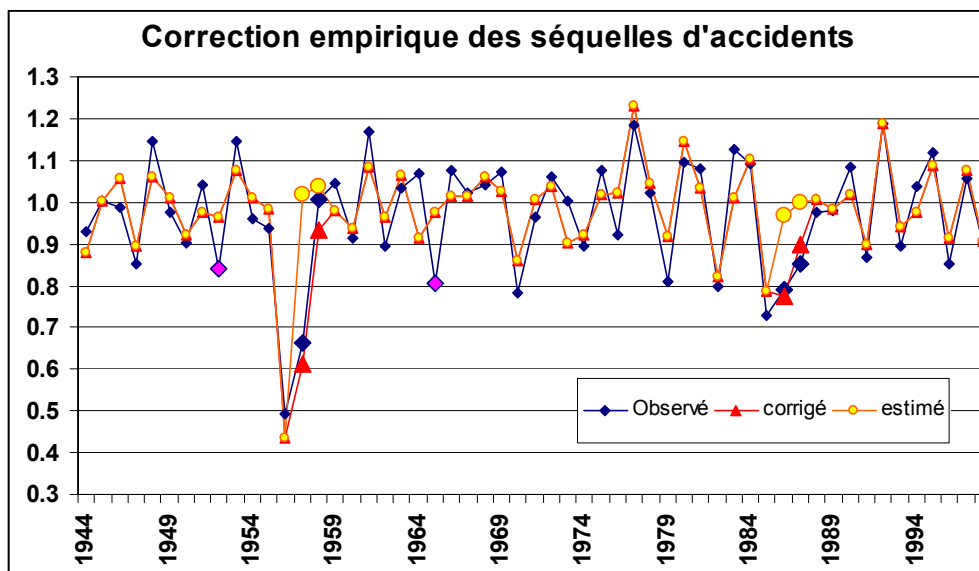
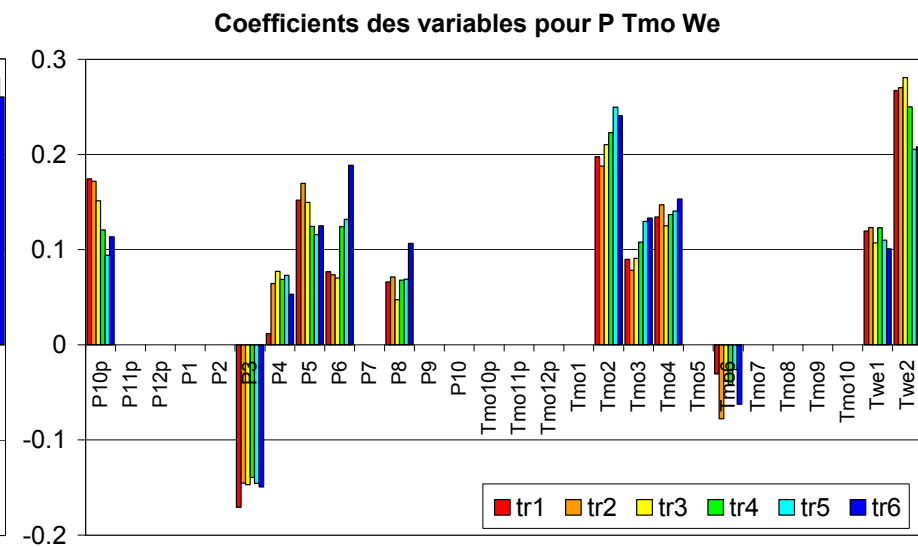
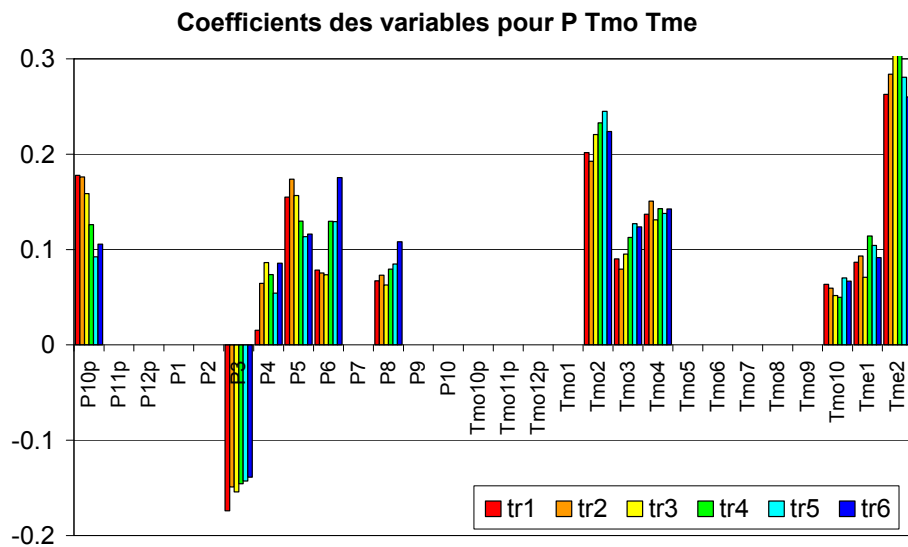
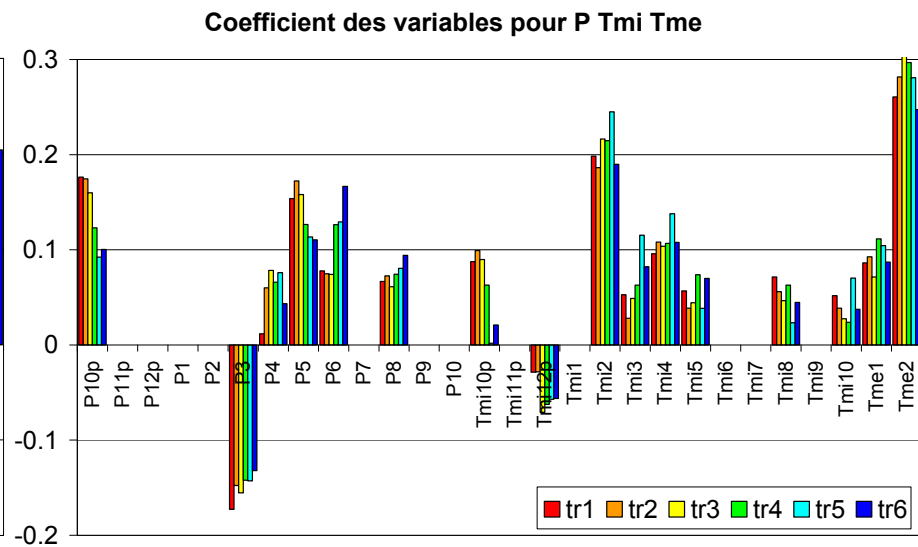
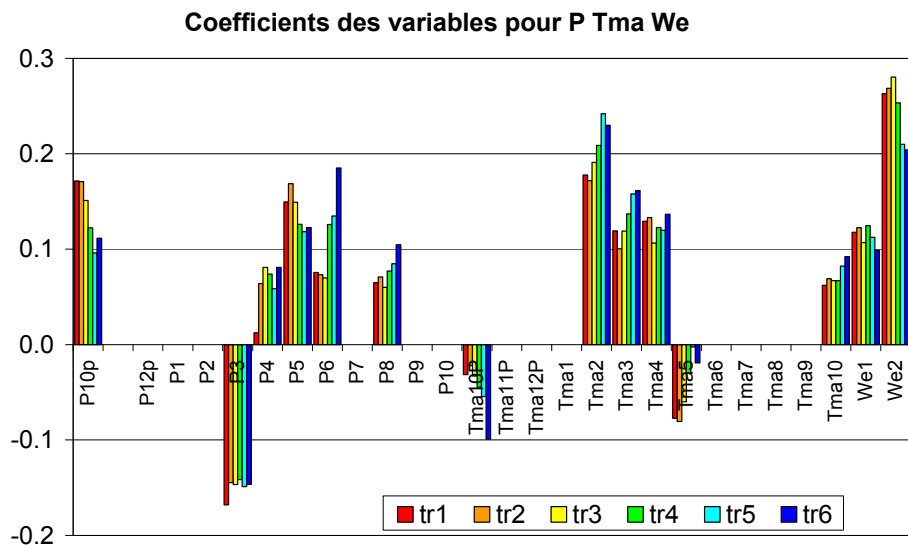


Figure 49 : Série observée et série estimée par le modèle pour une placette du groupe tr6. Prise en compte des accidents de froid et de neige dans les séries de cernes et dans l'indexation. Les années 1952 et 1965 (gros losanges roses) correspondent ici à des années de neige lourde, qui sont éliminées de la modélisation. Les années 1956 et 1985 sont prédites correctement avec les variables "exponentielles". Les années 1957-58 et 1986-87 (gros triangles rouges) sont éliminées des calculs car relevant des séquelles des accidents précédents. Elles sont réintroduites par la suite grâce à l'évaluation empirique de la vitesse de convalescence des arbres : les valeurs estimées par le modèle (gros ronds jaunes) sont corrigées ce qui donne les valeurs représentées par les triangles rouges, très proches des valeurs observées (losanges bleus).

### 18.1.2 Détermination des variables significatives.

Nous présentons en Figure 50 les modèles calculés pour les groupes de variables sur 13 mois (de octobre de l'année n-1 à octobre de l'année n) et associant la pluviométrie successivement à la moyenne des maxima, la moyenne des minima et la température moyenne mensuelle, ainsi que les variables minimum et minimorums janvier et février transformées par exponentielle et utilisées deux par deux (soit minimum, soit minimorum). Le même travail a été réalisé en associant l'indice de xéricité aux variables transformées. Chaque graphique présente les coefficients pour l'ensemble du transect, ce qui permet de noter les gradients de réponse en fonction de l'altitude et les effets de seuil.



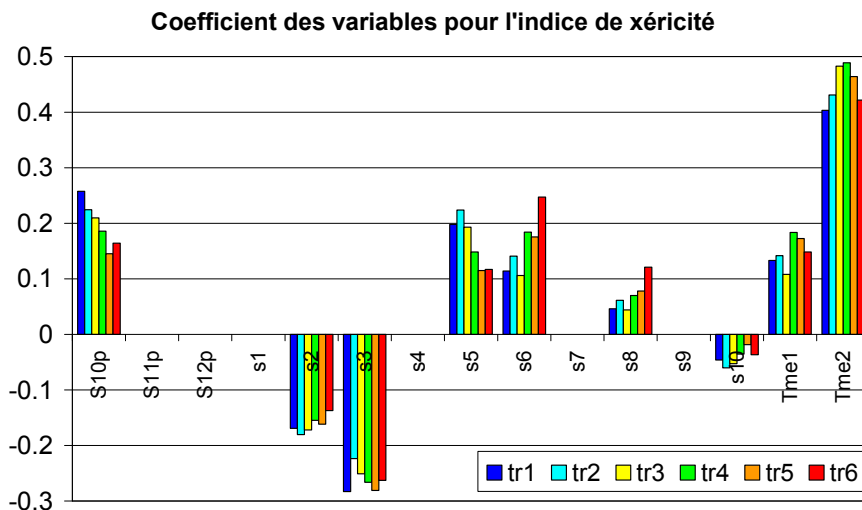


Figure 50 : (ci-dessus et page précédente) Coefficients de régression partiels des modèles PLS développés avec différents groupes de variables de pluie et température. Seules les variables pour lesquelles au moins une valeur est significative dans le transect sont présentées pour chaque cas. On observe des gradients très nets avec l'altitude pour certaines variables, des effets de seuil pour d'autres.

Il y a systématiquement une seule composante significative en PLS dans ces modèles (Annexe 16), et elle l'est au moins au seuil de 1%, le plus souvent au seuil de 0.1%, sauf quand on n'utilise que les variables pluie et température moyenne sans les variables transformées (seuil de 1 à 5%). La deuxième composante est toujours loin d'être significative ( $P > 0.2$ , le plus souvent  $> 0.5$ ), sauf pour le groupe TR1 où elle est en limite de significativité. Le pourcentage de variance expliquée par la première composante varie de 52 à 63%. Il est un peu plus élevé en général pour la partie basse du transect.

A la suite de cette première analyse, nous avons sélectionné les variables les plus performantes dans chaque analyse et les avons groupées. Nous avons utilisé d'une part les variables pluies et températures uniquement, et d'autre part un mélange entre pluies, températures et indices de xéricité. Dans cette deuxième phase, la première composante est très hautement significative ( $p < 0.001\%$ ), et une deuxième composante est significative au seuil de 5%, pour les groupes de placettes de basse altitude (tr1 à 3), mais pas pour les autres ( $p = 7$  à 15%). La variance expliquée par la première composante n'est pas supérieure à ce qui était obtenu avec les groupes de variables d'origine (52 à 64%). Par contre, la deuxième composante explique 12 à 14% de variance supplémentaire ce qui porte le total entre 74 et 76%.

Il n'est pas possible de comparer des groupes du haut et du bas du transect en prenant un nombre différent de composantes, à cause de la représentation très différente des variables sur ces différentes composantes (Annexe 6). On ne peut donc comparer le haut et le bas du transect qu'avec une seule composante. Toutefois, l'analyse des résultats avec deux composantes apporte des renseignements intéressants. L'utilisation des indices de xéricité rend le modèle un peu plus performant que le seul usage des variables classiques : meilleure significativité des composantes et variance expliquée un peu plus élevée. Nous présentons les résultats avec une et deux composantes dans la Figure 51.

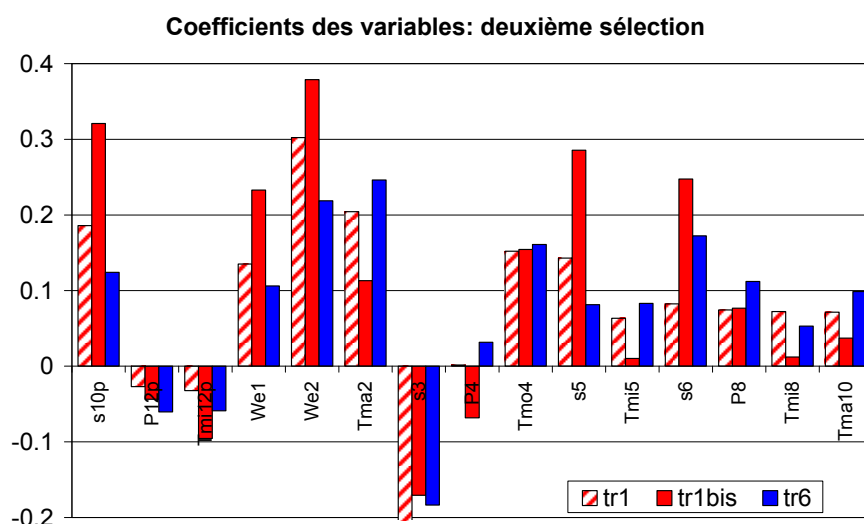
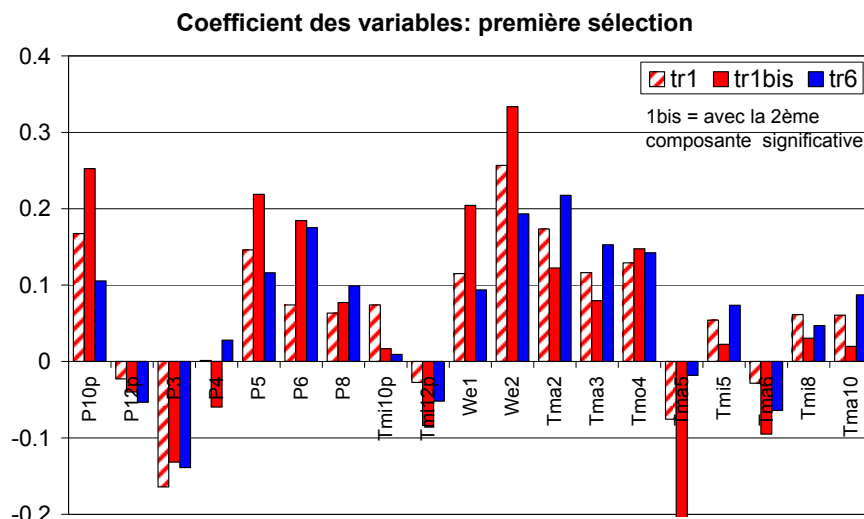


Figure 51 : Comparaison des groupes de placettes de basse altitude (tr1) et de haute altitude (tr6) sur la base d'une seule composante PLS, et résultats du groupe tr1 avec deux composantes (tr1bis). On a utilisé deux sélections de variables: l'une ne comprenant que des variables pluies et températures, l'autre incluant l'indice de séricité.

Certaines observations sont constantes sur l'ensemble des analyses :

- Sans les variables prenant en compte les froids exceptionnels de janvier et février, il faut exclure les années de grand froid. La transformation exponentielle de ces variables permet de prédire correctement les accidents dus au gel.

- les conditions qui contribuent positivement le plus à la croissance du pin d'Alep une année donnée sont des pluies abondantes en octobre de l'année précédente ainsi qu'en mai, juin et août de l'année en cours. Des températures élevées de février à avril et en fin de saison de végétation (octobre) sont très favorables. Des températures minimum pas trop basses en mai sont aussi favorables mais cette constatation est en partie contradictoire avec la suivante.

- car inversement, dans la saison de végétation, seules les températures maximales de mai semblent avoir un impact négatif marqué quand elles sont très élevées. Du côté négatif, des températures très basses aux mois de février, et dans une moindre mesure en janvier, ont un impact très fort, ainsi que curieusement des pluies abondantes en mars.

- en termes d'indice de xéricité, le bilan hydrique climatique des mois de mai et juin est capital à tous les niveaux d'altitude. Pluies et températures jouant dans le même sens en février (négativement) et en avril (positivement), l'indice n'est pas utile pour ces deux mois. Au mois d'août, la



variable pluie s'est révélée plus performante que l'indice de xéricité, ce qui signifie que le pin d'Alep est assez indifférent à la température de ce mois.

- des gradients de réponse en fonction de l'altitude apparaissent de façon systématique sur certaines variables : pour les pluies, octobre de l'année précédent, mai et juin pour lesquels les gradients sont inversés, août dans une moindre mesure, et pour les températures surtout celles de février et mars.

Lorsqu'on introduit une deuxième composante significative, pour les placettes de basse altitude, on constate globalement une augmentation du poids de la pluie et une diminution relative du poids des températures, sauf pour le mois de mai où des températures maximales deviennent significativement défavorables. Les indices de xéricité des mois de mai et juin prennent un poids très fort.

Nous avons retenu les modèles construits avec la deuxième sélection de variables (Figure 51), incluant les indices de xéricité, qui sont les plus performants en termes de variance expliquée, de significativité des composantes et de nombre réduit de résidus extrêmes. L'application de ces modèles aux séries de données climatiques réelles permet d'estimer les indices de largeurs de cernes et de les comparer aux valeurs observées. Après correction des valeurs obtenue à l'aide du modèle empirique de convalescence des arbres, nous avons obtenu les résultats présentés dans la Figure 52.

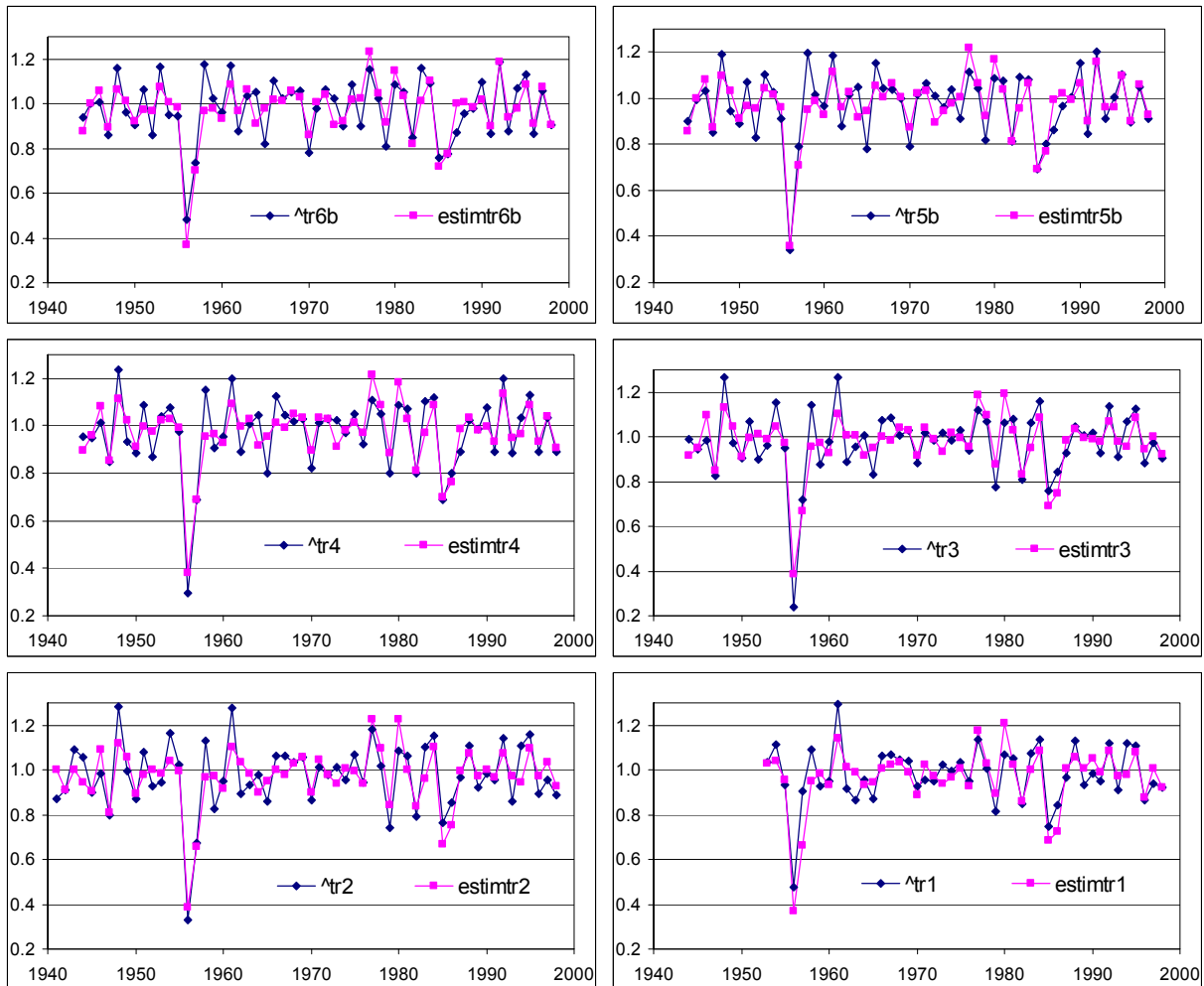


Figure 52 : comparaison des valeurs observées et des valeurs simulées par le modèle pour les 6 groupes de placettes du transect pin d'Alep.

La correspondance entre valeurs observées et valeurs estimée est bonne pour tous les groupes, avec des nuances : les années suivant les grands froids de 1985-87 et de 1956 sont un peu moins bien estimées pour les transects de haute altitude. C'est ce qui explique la légère différence de variance

expliquée pour ces derniers. Il existe une période de flou entre 1962 et 1967, suivant des casses de neige et une sécheresse en 1962. Les résidus du modèle sont cependant faibles car les séries sont peu contrastées dans cette période et le climat ne présente aucun autre événement particulier.

## 18.2 Influence de la station

L'ACP sur les séries indicées de cernes communs des 6 placettes n°5 ABC et 7ABC (Figure 53) fait ressortir le bilan hydrique et l'altitude sur les 4 premiers axes, qui expliquent respectivement 43, 27, 18 et 6% de la variance totale. L'axe 1 est interprété clairement comme un axe de largeurs de cernes à partir des années projetées comme variables dans ce plan, les années de larges cernes se retrouvant toutes à gauche, celles de petits cernes à droite. Les placettes s'alignent régulièrement dans l'ordre A→B→C sur cet axe principal. Les deux niveaux d'altitude sont aussi alignés dans le même ordre sur l'axe 1. L'écart entre les placettes A et B d'une part et B et C d'autre part, et pour les deux niveaux d'altitude, est supérieur à celui qui sépare sur ce même axe les placettes de même bilan hydrique à deux niveaux d'altitude. Dans le cadre de cette analyse restreinte à 6 placettes, le bilan hydrique stationnel peut être considéré comme facteur dominant de la variabilité de la réponse des arbres au climat, en raison de la forte dominance de l'axe 1 par rapport aux suivants. L'axe 2 fait ressortir l'altitude pour les 3 niveaux de bilan hydrique, mais mieux pour les placettes C qui sont les plus éloignées dans ce plan. Le plan des axes 3 et 4 sépare bien les placettes 5 et 7, donc les deux niveaux d'altitude, mais ne les ordonne plus dans la logique ABC. Les 2 placettes de bon bilan hydrique y apparaissent proches l'une de l'autre, à la différence des placettes B et surtout des placettes C qui y sont là encore les plus éloignées. Il semble donc y avoir une interaction entre altitude et bilan hydrique, les placettes de faible bilan hydrique réagissant plus fortement aux variations d'altitude, donc de température moyenne.

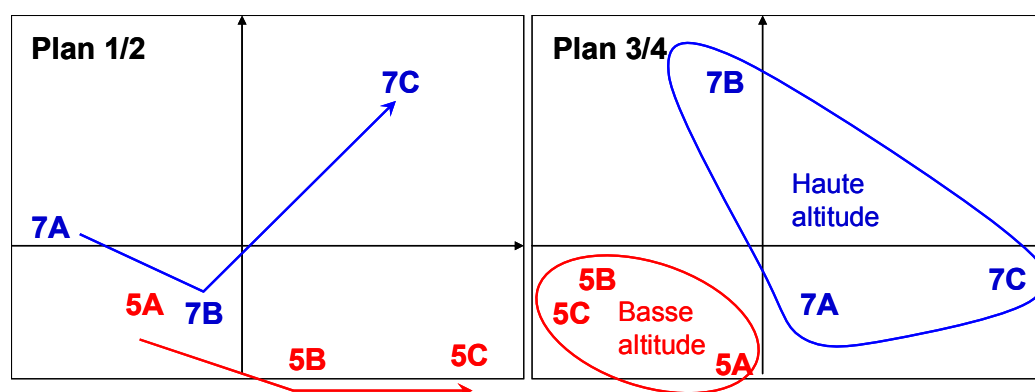


Figure 53 : Plans 1-2 et 3-4 de l'ACP sur les séries de cernes 5 ABC et 7 ABC

Nous disposons de séries de cernes complètes à partir de 1927 pour tous les arbres des trois placettes A5-ABC. Ces séries sont plus longues que celles qui ont servi pour le transect. En raison de la différence de période de calibration et des particularités propres à chaque placette, les résultats diffèrent légèrement entre la placette A5B et le groupe TR3.

La placette 7B était finalement en moyenne très jeune, ce que nous n'avons pas vu lors des sondages de repérage. Elle n'a pas pu être exploitée statistiquement en PLS en raison des cernes d'accidents nombreux qui étaient à éliminer et rendaient la série statistiquement trop courte et décalée par rapport aux autres placettes.

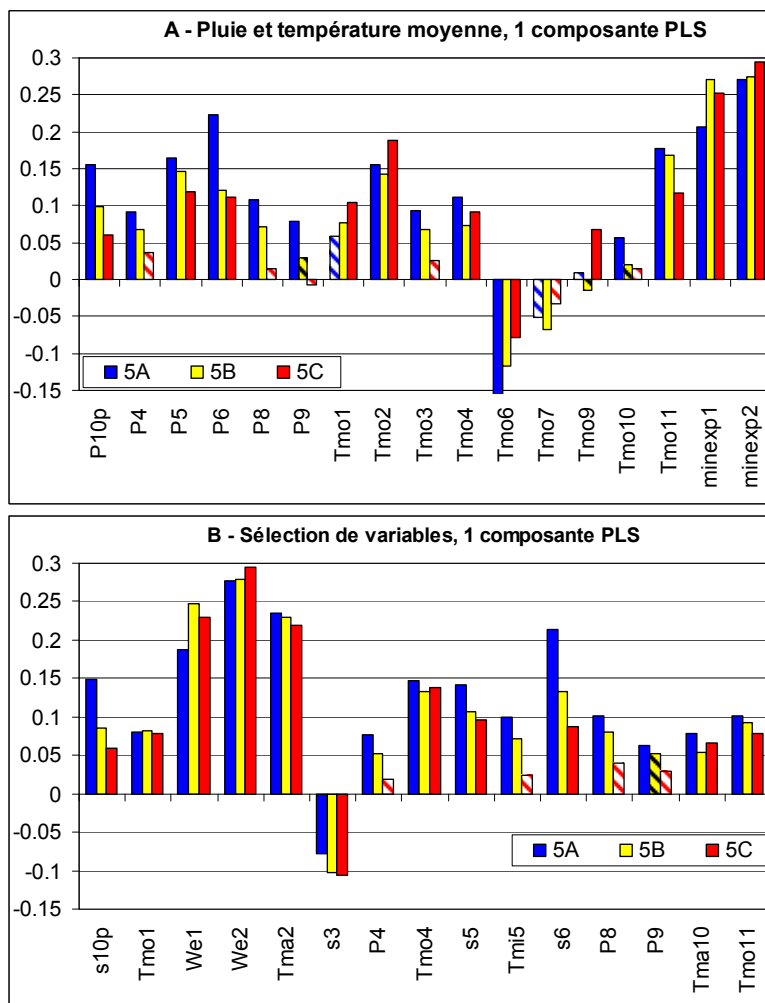
Dans toutes les analyses des séries des placettes 5 ABC, la première composante de la régression PLS est systématiquement significative au seuil de 0.1% ou mieux en permutation aléatoire. Suivant les variables et la placette, une deuxième composante est parfois significative au seuil de 5% ou à la limite de l'être avec ce test. Le critère du PRESS avec le logiciel Statgraphics® donne dans beaucoup de cas une troisième composante significative. Pour que les résultats restent cohérents et comparables avec les analyses du gradient altitudinal, nous présentons dans le texte les graphiques avec 1 seule composante, fiable dans tous les cas. La comparaison des résultats entre 1, 2 et 3 composantes figure en Annexe 16. Les deux composantes supplémentaires modifient un peu l'équilibre entre les variables, mais ne remettent pas en cause l'interprétation des phénomènes principaux discutés ci-dessous.

Dans la Figure 54, nous représentons 2 analyses qui reprennent les résultats du paragraphe précédent : la combinaison de la pluie avec les températures moyennes et les moyennes des minimum transformées par exponentielle (P ;Tmo ; ME, cf. Figure 50), et la 2<sup>ème</sup> sélection de variables (cf. Figure 51), adaptée à cette nouvelle analyse.

Le poids relatif et absolu des variables transformées Me1 et Me2 ou We1 et We2 doit être déconnecté de celui des autres variables car il n'est dépendant que des indices des cernes de quelques années : 1929, 1956 et 1985 essentiellement, et très accessoirement une dizaine de gels moins forts. La présence de 1929 dans les séries de données des placettes 5ABC donne un poids supplémentaire à Me1 ou We1 par rapport à ce qui était observé avec le groupe TR3, car le gel exceptionnel de cette année 1929 s'est produit en janvier.

On retrouve dans ces graphiques l'essentiel de ce qui apparaissait dans les groupes du transect, avec toutefois l'apparition nette d'autres coefficients significatifs :

- négatifs pour les températures de juin et dans une moindre mesure pour les températures de juillet,
- et positifs pour les températures de novembre de l'année en cours, prenant la place de celles d'octobre ou les complétant. Les températures moyennes de janvier ainsi que les pluies de septembre deviennent aussi positivement significatives mais de très peu, et surtout pour les bons bilans hydriques. Les pluies de mars ne sont plus significativement négatives dans l'analyse couplant pluies et températures, mais se retrouvent avec un sens identique dans le coefficient négatif de l'indice de xéricité de ce mois.



Des gradients nets sont observés entre les 3 niveaux de fertilité, avec une meilleure réactivité des bons bilans hydriques pour les pluies sur quasiment toute l'année, notamment en octobre de l'année précédente, avril, mai, juin, août et septembre. Il y a moins de contrastes pour la réactivité aux températures, les bons bilans hydriques donnant une plus grande sensibilité aux températures moyennes de mars et de juin, et de façon moins nette aux températures de fin de saison de végétation (octobre-novembre). Les mauvais bilans hydriques semblent rendre plus sensible aux températures moyennes d'hiver (janvier-février), éventuellement de septembre.

Figure 54 : Coefficients de régression partiels des variables pour les trois niveaux de bilan hydrique local. Barres hachurées = coefficients non significatifs en validation croisée.  
A : Pluies et températures moyennes annuelles  
B : Sélection de variables

## 19 DISCUSSION

### 19.1 Résultats généraux sur les relations climat croissance du pin d'Alep

De l'ensemble des résultats sur les placettes du gradient altitudinal, on peut tirer des conclusions générales sur la sensibilité du pin d'Alep aux principales variables climatiques. Ces conclusions recourent très largement celles qui ressortent des études antérieures (Nicault, 1999; Serre-Bachet, 1992; Serre, 1976; Vila et al., 2003). Nous ne les commentons donc que brièvement.

- On note l'effet positif déterminant de pluies abondantes sur trois périodes de l'année : en octobre de l'année précédente, dans la période d'avril à juin de l'année du cerne et dans une moindre mesure en août. Des faibles déficits hydriques en mai et juin, donc pluies abondantes et températures modérées ressortent logiquement et fortement en positif. Les effets des pluies tardives de l'automne précédent sont en rapport avec la recharge des réserves en eau du sol, après la période estivale. Le printemps étant la principale saison de croissance, et certaines années la seule, il est logique que tout ce qui concourt à une bonne disponibilité de l'eau à cette saison soit crucial.

- Dans ce contexte, le coefficient négatif des pluies de mars, toujours significatif, est surprenant et va à l'encontre des résultats connus. Il s'agit sans doute d'un artéfact lié à la prise en compte dans nos analyses d'un certain nombre d'années fortement ou modérément accidentelles liées au gel : nous estimons correctement leurs cernes étroits à très étroits grâce aux variables transformées par exponentielle mais la conjonction des plus gros gels avec des pluies abondantes en mars tire vers le bas le coefficient de cette variable. Sa moyenne sur le 20<sup>ème</sup> siècle est de 73mm, mais on peut noter les valeurs suivantes pour des années de grand gel : 1941 = 118 mm, 1947=143mm, 1956 = 241mm !!!, 1985=112mm). Dans les calculs où nous éliminons l'ensemble des années de gels accidentels et leurs séquelles, les pluies du mois de mars ne sont plus significatives, sans que les coefficients des autres variables changent de façon notable. Elles ne le sont plus d'ailleurs dans la comparaison entre les placettes A, B et C où une période plus longue est prise en compte, y compris l'année 1929, avec l'un des plus petits cernes du siècle et des pluies de mars très faibles (31 mm). Elles peuvent même avoir sur les placettes à très bon bilan hydrique un coefficient légèrement positif (mais non significatif).

- De façon parallèle, on peut s'interroger sur l'absence de significativité des pluies de début d'hiver (novembre-décembre) et début d'année (janvier-février), qui semblent a priori importantes pour recharger les nappes en vue du démarrage de printemps. La somme des pluies de novembre et décembre étant quasiment toujours assez élevée, ses variations ont peut-être peu d'importance. Le même raisonnement peut être tenu pour les pluies de janvier-février qui se cumulent aux précédentes alors que la végétation n'utilise que très peu d'eau et que l'évaporation est minimum. Le poids de chacune de ces variables n'est pas essentiel, seule leur somme comptant : l'eau excédentaire serait en partie éliminée quand la capacité de rétention en eau du sol serait saturée. Le raisonnement peut être étendu au mois de mars, dont les pluies sont certes importantes, mais seulement en cas de fort déficit des mois précédents. Au cours des dernières décennies, des hivers assez secs ont pourtant rendu les pluies de fin d'hiver très importantes pour la recharge en eau du sol. Ce point pourrait devenir beaucoup plus significatif avec le réchauffement climatique.

Il est aussi possible que le manque de significativité des pluies de la période de repos de la végétation vienne d'une interaction avec les températures. Même si le rôle de ces pluies est bénéfique, leurs variations sont couvertes par le rôle déterminant des variations et des extrêmes de températures, qui jouent un rôle plus important sans être synchrones avec celles de la pluie.

L'utilisation d'une variable synthétique faisant le bilan de l'eau tombée en fin d'automne et hiver en relation avec la capacité de rétention du sol serait sans doute performante. De nombreux modèles de végétation cités dans le chapitre contexte de la première partie de la thèse utilisent ainsi une démarche de calcul de la disponibilité en eau à partir d'un sol « réservoir », et d'entrées et sorties estimées de diverses façon à partir de la pluie et des pertes : interception par les houppiers, évaporation, évapotranspiration, percolation en profondeur, ruissellement, ... Dans le cas d'un site particulier, il faut tenir compte des circulations d'eau locales, et donc de la topographie. On voit ici réapparaître la

nécessité de l'estimation précise du bilan hydrique local pour une telle démarche synthétique à l'échelle fonctionnelle d'un peuplement.

- Les caractéristiques du climat de juillet n'ont quasiment jamais d'effet sur la croissance. Les pluies y sont négligeables (<25 mm) en moyenne et pour la très grande majorité des années, et les températures toujours très élevées. Les sols sont desséchés et la végétation systématiquement en repos végétatif, donc insensible aux variations annuelles. Ces variations annuelles sont très importantes en valeur relative mais faibles en valeur absolue, et donc sans effet biologique. La variable est mathématiquement bridée par ses caractéristiques propres. Les très rares années où les pluies dépassent 50 mm peuvent tomber en conjonction avec des caractéristiques très variées des autres composantes du climat. Par exemple en 2006, il est tombé environ 80 mm en juillet sur notre zone d'étude en Provence calcaire, alors qu'il n'était tombé que 90 mm depuis fin janvier et que la végétation était à l'agonie. Si ces pluies ont sauvé de la mort une partie de la végétation, elles n'ont pas sauvé le cerne de croissance de l'année qui est très étroit. Le sol provisoirement réhumecté superficiellement, était de nouveau desséché début août.

- Les pluies d'août par contre sont importantes dans la mesure où elles sont en moyenne très supérieures à celles de juillet, bien que très variables. Si elles sont abondantes et précoces, elles permettent une reprise rapide de la croissance en hauteur et diamètre après la pause estivale. L'effet de ces pluies de fin d'été peut être significatif en septembre sur les bons sols. Comme cette croissance secondaire (polycyclisme) est d'un ordre de grandeur inférieur à la croissance de printemps, les coefficients du mois d'août et éventuellement ceux de septembre ne sont cependant pas très élevés.

- Des températures minimales élevées en décembre de l'année précédente ont toujours un effet négatif sur la croissance, même si les coefficients ne sont pas systématiquement significatifs. On peut y voir l'effet conjugué de deux phénomènes : d'une part, ces températures élevées ne permettent pas aux arbres de se mettre en dormance pour l'hiver, et les rend sensibles aux froids d'hiver qui peuvent survenir très brusquement ; d'autre part, les conditions d'hiver ne sont pas favorables à l'accumulation de réserves mais une activité même limitée maintenue en décembre consomme des réserves de l'arbre. Ce phénomène a été constaté sur d'autres espèces comme le hêtre et le chêne sessile dans la moitié nord de la France (Bontemps, 2006).

- Des températures élevées en fin d'hiver et début de printemps sont très favorables : un démarrage précoce de la saison de végétation l'allonge de façon significative, et permet aux arbres de d'être en phase de croissance maximale en milieu de printemps quand il y a toujours de l'eau dans le sol.

- Le poids des variables transformées (exponentielle) basées sur la moyenne des minimums ou sur les minimums de fin d'hiver s'explique à double titre : d'une part quelques froids intenses suffisent à empêcher le débournement même dans un mois d'hiver globalement chaud ; d'autre part les froids les plus intenses ont des effets pathologiques sur les assises génératrices et sur les bourgeons, avec des conséquences directes et différées importantes comme cela a déjà été discuté.

- Le pin d'Alep est relativement indifférent aux températures de fin de printemps et d'été. Il résiste donc bien aux hautes températures. Dans certaines analyses, on voit apparaître des coefficients négatifs, et parfois significatifs, pour les températures maximales des mois de mai et juin : mais ils ne sont jamais aussi forts que les coefficients positifs des températures de février à avril. Des températures minimales élevées en mai peuvent cependant avoir un effet positif, ce qui signifie que les conditions idéales pour le mois de mai correspondent à un contraste thermique réduit. Ce contraste réduit peut être le fait d'un mois de mai assez nuageux et pluvieux, ou de la proximité de la mer qui tamponne le climat.

- Des températures élevées en octobre et éventuellement en novembre de l'année du cerne sont légèrement favorables à la croissance des arbres, sans doute parce qu'elles permettent la poursuite tardive du polycyclisme quand les conditions d'août et septembre ont permis son démarrage, et l'accumulation de réserves pour l'année d'après. Il n'est pas courant d'intégrer les variables climatiques du mois de novembre de l'année du cerne dans les analyses dendroécologiques en Europe, car la saison de végétation y est habituellement terminée. Or il apparaît que des températures élevées en novembre ont un effet significativement positif sur la croissance de l'année en cours. Cela traduit sans doute l'allongement net de la saison de végétation en automne, et ce phénomène risque de s'accroître avec la poursuite du réchauffement climatique. Ce sera d'autant plus crucial que la période estivale sera de plus en plus difficile pour les arbres qui auront besoin d'automnes favorables pour compenser les pertes de croissance estivales.

Nos résultats se différencient un peu des travaux antérieurs par le fait que les températures de fin de printemps jouent dans notre cas un rôle négatif moins important, voire nul. En éliminant l'ensemble des années de gel intense, on retrouve cependant dans nos modèles un poids négatif significatif des mois de mai et de juin, au moins pour les meilleures fertilités.

### **19.2 Sensibilité du pin d'Alep au gradient thermique.**

Sur ce point, notre approche par transect court apporte des résultats originaux. Les commentaires ci-dessous se rapportent à l'ensemble des figures du paragraphe 18.1.

Le gradient thermique lié à l'altitude joue surtout sur la réactivité à la pluie.

- Les pluies d'octobre de l'année précédente marquent plus positivement les placettes de basse altitude. Les sols de ces placettes sont en général moins hydratés en fin d'été ; les pluies d'octobre qui sont les plus abondantes à l'échelle de l'année (Annexe 2), et les moins variables de l'automne, ont donc un rôle capital pour leur recharge en eau en vue de l'année suivante. D'un autre côté, les arbres de basse altitude profitent plus facilement que ceux de haute altitude des températures élevées de fin d'année pour faire une pousse supplémentaire (polycyclisme tardif) ; un mois d'octobre arrosé favorise leur activité, donc soit la création d'aiguilles supplémentaires, soit l'accumulation de réserves, deux facteurs favorables en vue du débourrement ou de la croissance au printemps suivant.

- Pour les pluies d'avril, le premier groupe à basse altitude a un coefficient très inférieur aux autres, qui sont par contre tous assez semblables entre eux. Il s'agit d'une particularité difficile à interpréter puisqu'elle ne porte que sur une seule placette.

- Il y a un gradient fort et régulier pour les pluies de mai, qui sont plus favorables à basse altitude et pour celles de juin qui sont plus favorables aux altitudes supérieures. On retrouve le phénomène avec les indices de xéricité, et on le retrouve à tous les niveaux de bilan hydrique. La deuxième composante PLS quand elle est significative atténue la différence au mois de juin, alors qu'elle l'accroît au mois de mai.

Les arbres de basse altitude démarrent plus tôt en saison, et épuisent donc plus vite leurs réserves d'eau du sol, le déficit se creusant d'autant plus vite qu'il fait aussi plus chaud. Au mois de juin, les pluies moyennes sont faibles et dans un milieu déshydraté et chaud, les petites pluies de ce mois ne servent pas à grand-chose : elles sont largement interceptées par les houppiers, n'humectent le plus souvent la terre qu'en surface et sont consommées en quelques jours par l'évaporation, la végétation herbacée et les ligneux bas. En cas de forte chaleur en juin, les arbres qui ont fermé leurs stomates et réduit leur activité physiologique sont moins aptes à profiter de courtes périodes de réhumectation superficielle du sol. Seules de grosses pluies d'orage en juin peuvent avoir un effet significatif à basse altitude. En cas de très fort stress hydrique, une partie du système racinaire n'est plus opérationnel, soit par mort des racelles, soit par cavitation des vaisseaux conducteurs de sève qui sont plus sensibles que ceux des branches (Froux et al., 2005) ; cela limite aussi la capacité de redémarrage des arbres à basse altitude.

Les placettes d'altitudes plus élevées, qui démarrent plus tardivement au printemps, épuisent moins tôt les réserves en eau du sol. Elles dépendent donc moins des pluies de mai. A l'inverse, leur saison de végétation démarre plus tard, ils sont aussi plus tributaires d'un mois de juin favorable pour réussir un large cerne de croissance. Les pluies de juin ne sont pas plus abondantes à plus haute altitude

(Figure 47 et Figure 55), mais tombent sur des sols généralement moins secs et sont utilisables par des arbres en pleine activité. De plus, la nébulosité créée par les crêtes élevées y limite l'évapotranspiration. Les températures optimales pour la croissance des arbres y sont atteintes plus tard qu'en pied de versant, ainsi que les températures extrêmes qui peuvent limiter l'activité des végétaux.

- Les pluies d'août profitent mieux aux placettes de plus haute altitude. Sans doute stressées moins intensément et depuis moins longtemps que celles de basse altitude, elles sont plus rapides à profiter de ces pluies ; d'autant que les températures sont simultanément moins extrêmes, et que les pluies sont donc moins rapidement consommées par évaporation ou évapotranspiration.

Il y a moins de gradients de réactivité des arbres avec l'altitude pour les variables de température.

- les températures maximales d'octobre de l'année précédente ont un impact positif aux basses altitudes et quasiment nul aux hautes altitudes, les températures minimales de ce même mois ayant un impact nul à basse altitude et au contraire un impact significatif aux hautes altitudes. Les deux gradients vont donc dans le même sens, des températures plus élevées étant dans tous les cas plus favorables, ou moins défavorables, à basse altitude. On peut y voir le fait qu'à basse altitude, du fait de températures en moyenne plus élevées, les arbres sont plus actifs en fin d'année, et donc plus réactifs aux mois d'octobre chauds dont ils profitent au maximum pour accumuler des réserves. A plus haute altitude, les arbres sont en octobre en fin de saison de végétation. Des températures trop élevées peuvent comme on l'a expliqué plus haut entretenir une activité sans production de réserve, donc les inciter à entamer leurs réserves et les rendre plus sensibles aux gels violents et précoces du cœur du massif de la Sainte-Baume.

- Les températures des mois de février et mars (min, max ou moy) sont d'autres variables thermiques sur lesquelles on observe un net gradient de réactivité des arbres avec l'altitude. En mars, les arbres sont systématiquement plus sensibles positivement à des températures élevées quand on monte en altitude. En février, on retrouve ce gradient pour les températures maximales et la température moyenne. Ce gradient est encore plus marqué quand on considère une deuxième composante pour la régression PLS.

On peut l'expliquer par le caractère limitant du froid en haute altitude, puisque le haut du transect pin d'Alep se situe à la limite extrême supérieure de l'aire de cette espèce : les années à fin d'hiver chaud y sont particulièrement favorables, en allongeant très significativement la saison de végétation. Le phénomène est d'autant plus marqué qu'on a vu précédemment que le gradient thermique pour les coups de froid était beaucoup plus rapide que la moyenne sur les flancs de la Sainte-Baume. A plus basse altitude, l'effet des fins d'hiver chaudes est favorable mais moins crucial, car le froid n'est pas le facteur limitant principal.

- Quand elles sont significatives, les températures maximales du mois de mai montrent aussi un gradient : logiquement, les températures caniculaires touchent plus sévèrement les arbres de basse altitude où elles sont plus élevées, et à une période où les arbres commencent déjà à souffrir sérieusement de stress hydrique.

- En raison du faible nombre d'années concernées, les gradients observés parfois sur les variables exponentielles traduisant les gels exceptionnels ne peuvent être analysés de façon précise. Les tendances n'y sont pas constantes d'une analyse à l'autre. Ce sont parfois les placettes du milieu du transect qui sont les plus marquées, parfois celles de plus basse altitude, mais jamais celles de plus haute altitude. Il y aurait donc d'une certaine manière adaptation au froid des placettes de haute altitude mais il faut rester très prudent dans cette interprétation. En 1956, d'après les courbes indicées (Figure 52), ce sont les placettes du milieu du transect qui ont subi la plus forte réduction relative de croissance (groupes TR3 et 4, surtout, suivis des groupes TR2 et 5). On pourrait imaginer que les placettes de basse altitude, qui étaient en pleine sève, et celles de haute altitude où le froid a été très intense, ont plus souffert que les placettes intermédiaires qui étaient moins actives et ont été soumises à un froid plus modéré que les plus hautes. Mais les groupes de basse altitude sont ceux qui se sont remis le moins rapidement, l'indice de l'année 1958 s'accroissant régulièrement avec l'altitude. En 1985, ce sont les groupes 4 et 5 qui ont le plus souffert directement, mais ce sont les groupes de haute altitude où les séquelles ont été les plus durables : les années 1988 et 89 sont normale dans les groupes TR1 à 2, et ont voit par contre leurs indices diminuer régulièrement entre les groupe TR3 et TR6. Il faut dire que le gel de 1985 a été le plus violent du XX<sup>e</sup> siècle localement (-23.8°C en haut du

transect), et que les froids tardifs de 1986 et 87 ont aussi été beaucoup plus forts au dessus de 500 m d'altitude (<-15°C, cf. tableau 19) que plus bas, prolongeant les effets néfastes du gel de 1985.

### 19.3 Gradient thermique spatial et changement climatique temporel

Les variations de la pluviométrie le long du transect sont faibles quantitativement et négligeables en terme de régime temporel (Figure 55, cf. aussi Figure 47).

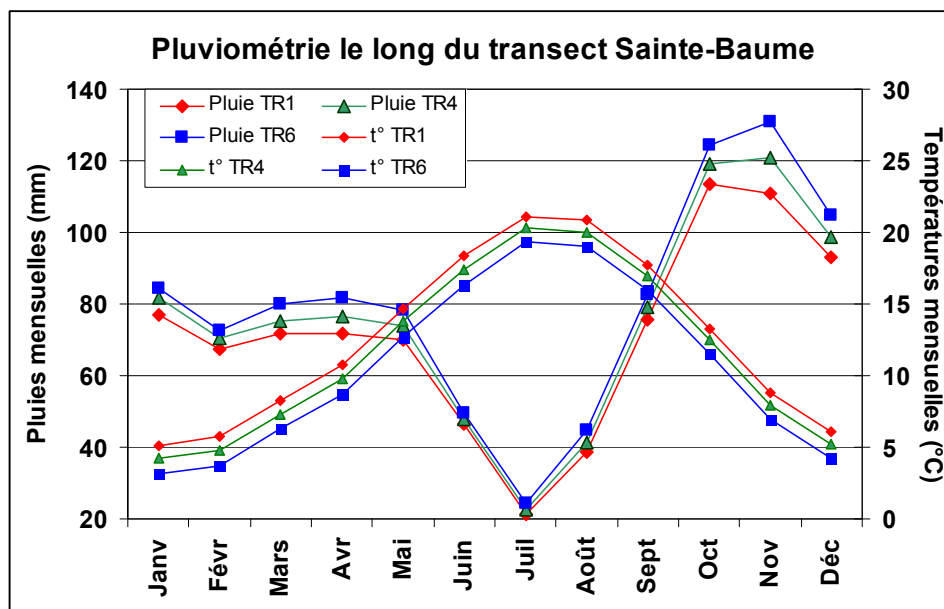


Figure 55 : Pluviométrie et températures mensuelles le long du transect de la Sainte-Baume. Le régime des pluies est très stable. Les pluies d'orages plus marquées au printemps et en automne à proximité des crêtes induisent une pluviométrie légèrement supérieure en altitude.

Le gradient thermique altitudinal sur le transect est légèrement supérieur à la normale nationale : 0.66°C/100m en moyenne, variant de 0.72 en hiver, en raison du gradient fort des minimums lors des froids intenses, à 0.62 en été et automne. La différence d'altitude entre les placettes extrêmes du transect de pin d'Alep est de 350 m sur le versant nord de la Sainte-Baume, et la différence entre les groupe extrêmes TR6 et TR1 est de moins de 300 m. Cela correspond à des différences de température moyenne annuelle de 2.3°C pour les placettes et 1.9°C pour les groupes.

Ces faibles différences de température moyennes suffisent pourtant pour faire apparaître des variations significatives dans la réponse des arbres à de nombreux paramètres climatiques, principalement pour la pluviométrie mais aussi pour la température. Le changement climatique observé localement au XX<sup>e</sup> siècle, et qui correspond à plus d'1°C (Figure 56), est donc de nature à avoir modifié le comportement et la croissance des arbres. Le réchauffement encore supérieur attendu dans les prochaines décennies aura sans doute plus d'impact, surtout s'il s'accompagne d'une modification du régime des pluies.

Des différentes analyses décrites ci-dessus, il ressort que le point clef des changements observés de la réponse des arbres au climat est le décalage entre la température, qui augmente, et le régime pluviométrique qui pour l'instant est resté temporellement stable dans la saison de végétation. Ces décalages thermiques sont traduits par un décalage phénologique (Chuine et al., 2001) donc un déplacement relatif de la saison de végétation par rapport au régime des pluies (Fabian et al., 1999). Notre dispositif expérimental a volontairement minimisé les variations de régime des pluies, ce qui permet de comparer le gradient thermique spatial le long du versant à un réchauffement climatique temporel. Les gradients observés de réponse des arbres à la pluviométrie comme à la température s'interprètent quasiment tous comme une réponse à l'évolution du stress hydrique :

- qui devient d'une part plus précoce avec la hausse de la température moyenne annuelle,



- d'autre part qui s'allonge au cours de l'été, rendant plus difficile la réaction des arbres à des conditions favorables en fin d'été.

En sens inverse, le réchauffement permet aux arbres de mieux profiter des années où l'automne est chaud et pluvieux, à condition qu'ils aient pu redémarrer leur croissance et leur activité en fin d'été.

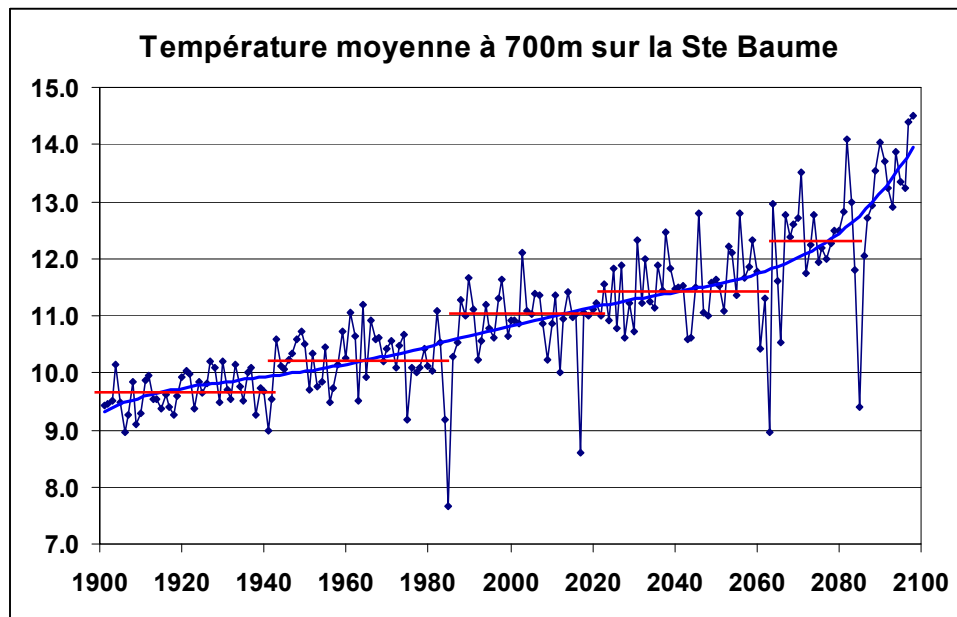


Figure 56 : Evolution de la température moyenne annuelle à la station météo de Plan D'Aups, située au niveau supérieur du transect pin d'Alep. Valeurs observées jusqu'en 2003 (données Météo-France), ensuite simulées à partir du scénario IPCC-B2 (IPCC, 2001) à l'aide du modèle Arpège de Météo-France. On note que si la tendance générale à long terme est nette, elle est le résultat de paliers successifs, déjà observés au XX<sup>e</sup> siècle, et qui pourraient se reproduire au XXI<sup>e</sup> s. La variabilité du climat semble aussi s'accroître avec le temps.

L'accélération de la croissance du pin d'Alep constatée au XX<sup>e</sup> siècle et décrite dans le chapitre 13.3, mais aussi par Rathgeber et al. (2000b), Vila et al.(2003) et (2007), est sans doute au moins partiellement liée à l'allongement constaté de la saison de végétation, avec un réchauffement qui n'a pas encore franchi de seuil critique. Les arbres démarrent précocement, et leur croissance maximale se produit alors que le sol est encore bien pourvu en eau. Mais avec le réchauffement plus important prédit au XXI<sup>e</sup> siècle, les excès de température pourraient conduire à un épuisement rapide des réserves hydriques au printemps avec une sensibilité accrue aux températures élevées dès le mois de mai. Cela raccourcirait cette saison de végétation printanière, rallongerait la période de stress estival, et rendrait les arbres moins aptes à profiter d'éventuelles conditions favorables de fin d'été et début d'automne.

D'autre part, le démarrage précoce de la végétation n'est un avantage que si les mois qui suivent sont bien arrosés. Or les différents scénarios régionalisés sur la zone méditerranéenne (de Castro et al., 2002; Hoff et al., 2000; IPCC, 2007) prédisent deux phénomènes en particulier : d'une part une réduction significative des pluies de printemps, dont on a vu précédemment qu'elles étaient parmi les variables les plus importantes pour la croissance du pin d'Alep, d'autre part un réchauffement très fort de ces mois de printemps. Ces transformations du climat du printemps sont déjà observées dans notre zone d'étude sur les 10 dernières années (cf. deuxième partie de la thèse, chap 7.2, Figure 14). On a vu que des températures très élevées en mai et juin pouvaient se révéler négatives pour la croissance (Figure 50, Figure 51, Figure 54), et elles pourraient le devenir encore plus, en accord avec les conclusions des autres études dendroécologiques française sur le pin d'Alep citées précédemment. La conjonction de températures élevées et d'une baisse de pluviométrie ne peut être à terme que défavorable, et compenser les éventuels gains que permet un démarrage précoce de la croissance. Les

scénarios régionalisés prédisent par ailleurs une réduction des pluies d'été, ce qui ne peut qu'accroître la durée et l'intensité du stress hydrique estival, avec des conséquences néfastes sur la capacité des arbres à profiter des automnes favorables.

Nous avons utilisé le modèle PLS de la Figure 54a avec les données météo prédites par le modèle ARPEGE de Météo-France sur le XXI<sup>e</sup> siècle (Figure 56) pour simuler l'évolution future de la productivité du pin d'Alep.

La Figure 57 montre que l'accélération de la croissance du pin d'Alep observée à la fin du XX<sup>e</sup> siècle est susceptible de se poursuivre au début du XXI<sup>e</sup> siècle, avant que la tendance s'inverse en fin de XXI<sup>e</sup> siècle.

Ce modèle risque cependant d'être exagérément optimiste. En effet, des accidents comme la canicule de 2003 ont des conséquences sanitaires sur les arbres (pertes d'une forte proportion d'aiguilles, jaunissement, dessèchement des rameaux) qui peuvent limiter la croissance sur plusieurs années (Guiot et al., 2007b; Venetier et al., 2007b), ces phénomènes n'ayant pas d'équivalent au XX<sup>e</sup> siècle et n'ayant donc pas pu jusqu'alors être pris en compte. Il existe cependant des références sur d'autres espèces concluant à la réduction de la croissance des arbres avec un état sanitaire défectueux de leurs houppiers, notamment le sapin (Becker, 1987). Ce ralentissement supposé de la croissance est en fait observé sur notre dispositif depuis que nous suivons les conséquences de la canicule de 2003 sur la végétation. Depuis 1998, des successions d'années chaudes et de printemps secs ont conduit à une réduction d'abord lente puis rapide de la croissance des arbres en hauteur et en diamètre (Venetier et al., 2007b; Venetier et al., 2005c). A long terme, la multiplication des événements comme 2003, ou simplement la répétition fréquente des conjonctions entre fortes chaleurs au printemps et réduction de la pluviométrie devraient ralentir la croissance du pin d'Alep, ne serait-ce que parce que ces événements provoquent une réduction de la surface foliaire dont les effets négatifs pluriannuels sont sensibles sur la croissance globale (Handa et al., 2006) comme sur la répartition de la biomasse dans l'arbre (Petras et al., 2003).

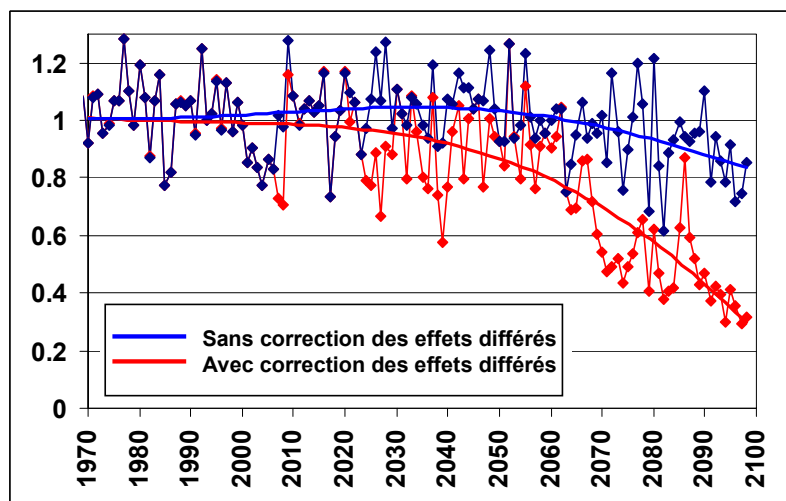


Figure 57 : Projection dans le XXI<sup>e</sup> siècle des indices calculés pour le pin d'Alep. En bleu, modèle calculé directement. En rouge, modèle corrigé des effets différés des accidents exceptionnels de sécheresse, canicules et gels [d'après Venetier, 2007 in (Guiot et al., 2007b)]

Le très fort gradient thermique observé sur le versant nord de la Sainte-Baume pour les grands coups de froid tient à la configuration du paysage. Il est lié à l'effet "grand versant nord" de la Sainte-Baume, avec création d'une masse d'air froid sur les crêtes, qui peut en fin de nuit couler vers le bas du versant et y rester confinée du fait de l'absence d'ensoleillement. L'exposition au mistral, vent violent soufflant du nord et très froid en hiver, ajoute sans doute une touche, difficile à quantifier, à ce phénomène.

Sans doute par adaptation génétique, peut-être par acclimatation, il y a clairement un gradient de résistance au froid du pin d'Alep avec l'altitude et donc une adaptation du pin d'Alep au froid avec le caractère montagnard de la station (ce caractère étant lié à la fois à l'altitude et à la situation particulière sur le versant). Inversement, il y a une adaptation des arbres de basse altitude aux plus

fortes sécheresse. Avec le réchauffement climatique, la distribution spatiale altitudinale de ces caractères sera mise à mal.

Il est important de noter que si l'on veut projeter dans l'avenir les modèles calculés à différentes altitudes, il faut tenir compte du fait qu'avec le changement climatique, ces modèles changent rapidement. Il faudrait donc appliquer successivement pour un niveau d'altitude donné des modèles calculés pour des altitudes de plus en plus basses. Un des intérêts de notre transect est de pouvoir appliquer ainsi un modèle glissant à un niveau d'altitude donné, ce qui n'a jamais été fait jusqu'alors. Cette remarque s'applique à de nombreux cas et rend l'approche par transects serrés sur un versant assez générique et potentiellement intéressante dans de nombreux cas.

#### **19.4 Sensibilité aux variations de bilan hydrique**

Les différences de réactivité des espèces observées entre placettes ayant des niveaux de bilan hydrique contrastés (Figure 54) sont du même ordre de grandeur que celles entre placettes d'altitudes extrêmes de notre dispositif (Figure 50). L'ACP a montré que le bilan hydrique avait plus de poids que la différence d'altitude entre les placettes 5 et 7 (Figure 53), cette différence n'étant cependant que de 130 m. Elle a aussi montré que dans le plan 1-2, qui représente une large majorité de la variance expliquée, les variations entre classes de bilan hydrique se faisaient en parallèle avec les variations de classes d'altitude : de façon quasi parfaite entre les classes A et B, de façon un peu plus divergente entre les classes B et C. Il faut donc s'attendre à ce que les variations de bilan hydrique compensent assez fidèlement les variations d'altitude, ou au contraire renforcent leurs effets de façon synergique, pour des variables climatiques déterminantes de la croissance du pin d'Alep. Dans le plan 3-4 de l'ACP, il y a par contre une nette divergence des variations entre classes de bilan hydrique qui se différencient peu et classes d'altitude qui se distinguent nettement, les placettes C se comportant de façon autonome. Il faut donc aussi s'attendre à ce que le bilan hydrique soit en interaction avec les variations d'altitude, mais dans un sens divergent pour certaines variables secondaires.

Au vu des premiers résultats globaux ci-dessus, la prise en compte précise du bilan hydrique stationnel est donc obligatoire pour une analyse fiable de l'influence de gradients climatiques, quelle que soit l'échelle du gradient. Ce n'était que rarement le cas dans les études antérieures. Elle l'est d'autant plus si d'autres paramètres comme le régime de pluie ou de température varient entre placettes. La non prise en compte de ce facteur peut expliquer les difficultés rencontrées dans l'interprétation de certaines données antérieures (Nicault, 1999) et le faible nombre de variables qui sont habituellement significatives dans ces études. S'appuyant sur nos travaux, Rathgeber (2002) avait montré l'intérêt et la pertinence de l'évaluation stationnelle pour l'analyse dendroécologique du pin d'Alep.

Parmi les variations observées entre niveaux de bilan hydrique, on peut noter :

- les pluies d'octobre de l'année précédente, toujours plus favorables aux meilleures fertilités, et toujours très significatives. Deux explications sont possibles. Soit sur les meilleurs sols, l'activité de fin d'année est plus importante et plus fréquente : les arbres profitent donc mieux des possibilités de faire des réserves pour de l'année suivante ou d'augmenter leur surface foliaire via le polycyclisme ; cependant, les pluies d'octobre sont rarement déficientes, et donc peu limitantes. Soit les sols profonds sont capables de garder en réserve une grande partie de l'eau qui tombe en automne, et des pluies très abondantes d'automne contribuent significativement à une bonne alimentation hydrique sur tout le printemps ; pourtant, les pluies de novembre et décembre qui sont plus tardives donc plus susceptibles de rester dans le sol jusqu'au printemps ne contribuent pas significativement aux modèles, même si dans certaines configurations celles de novembre s'avèrent positives. Ce point a été discuté dans le chapitre précédent (19.1).
- de façon globale, les meilleurs bilans hydriques stationnels sont toujours positivement plus sensibles à toutes les variables pluviométriques de la saison de végétation. Cette différence est particulièrement marquée pour les mois de juin, août et septembre, dans une moindre mesure en avril et de façon légère en mai. Il y a deux façons d'interpréter cette supériorité des coefficients des bonnes stations : d'une part elle peuvent tirer meilleur parti de grandes quantités d'eau tombant en avril et mai parce qu'elles peuvent les stocker en profondeur ; d'autre part les arbres sont moins stressés

hydriquement que sur les mauvaises stations, et donc plus actifs en fin de printemps et en été (mai, juin, août, septembre) ; ils sont plus rapidement réactifs à des apports d'eau qui sont souvent de courte durée, même s'ils sont importants, à cause des pertes par évaporation et consommation par la végétation concurrente du sous-bois. Le rôle de la disponibilité et de la survie des racines, déjà évoqué pour expliquer la différence entre niveaux d'altitude, est tout aussi important ici. On retrouve la même différence entre bonnes et mauvaises stations qu'entre stations de haute et basse altitude. Un meilleur bilan hydrique stationnel compense dans certaines limites une différence de températures.

- Les bonnes stations sont aussi plus réactives (mais négativement) aux températures de juin et juillet. Le fait que les arbres soient potentiellement actifs durant cette période les rend sensibles à des fortes chaleurs qui peuvent stopper leur croissance ; sur les mauvaises stations, les arbres sont largement inactifs durant ces mois et ont terminé l'essentiel de leur croissance, et sont donc globalement insensibles au climat.

- la plus forte sensibilité positive des mauvaises stations aux températures de début d'année (janvier-février) vient sans doute de l'importance pour elles de démarrer très tôt leur saison de végétation pour construire un cerne large, alors que les placettes de bonne fertilité ont plus de marge. On retrouve là encore une différence observée avec le gradient altitudinal, les arbres dont la saison de végétation est limitée ayant intérêt à la démarrer très tôt.

L'anatomie et la physiologie des arbres pourraient apporter d'autres explications aux variations observées de réactivité des arbres et d'efficacité d'utilisation de la pluie.

Dans les milieux favorables où l'eau n'est pas un facteur limitant, les vaisseaux conducteurs de sève d'espèces variées sont de plus gros diamètre que dans les milieux où le stress hydrique peut être important (Lovisolo et al., 1998; Maherali et al., 2006). Au sein de certaines espèces, les arbres soumis à des stress hydriques dès leur jeunesse et régulièrement sur les mauvaises stations produisent des vaisseaux de diamètre réduit (Ladjal et al., 2005). Les vaisseaux plus gros ont l'avantage d'une meilleure conductivité, donc d'une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau quand elle est disponible en quantité, mais ils sont plus sensibles à la cavitation en cas de stress hydrique important (Choat et al., 2005; Ducrey et al., 2008). Il y a donc optimisation de l'anatomie des arbres, qui cherchent le meilleur compromis entre utilisation optimale des ressources en eau et risques de dégâts en cas de manque d'eau. On comprendrait ainsi la plus grande efficacité de l'utilisation des pluies abondantes par les arbres des meilleures stations de notre expérience.

Cette hypothèse est discutée par d'autres auteurs, qui montrent que la sensibilité à la cavitation serait assez constante chez certaines espèces : elle dépendrait peu dans l'absolu des diamètres de vaisseaux, qui peuvent varier beaucoup d'une espèce à l'autre (Froux et al., 2002). Elle dépendrait surtout de l'adaptation génétique de l'espèce à son milieu d'origine, avec une forte corrélation entre la capacité de résistance à la cavitation et la longueur de la saison sèche (Brodrribb et al., 1999) ou les précipitations moyennes annuelles (Maherali et al., 2004). Dans les risques liés à la cavitation, interviennent notamment la marge de sécurité entre la dépression qui provoque la fermeture des stomates et celle qui provoque la cavitation (Froux et al., 2005; Ladjal et al., 2005) ; cette marge serait importante chez les espèces ayant des stratégies de résistance à la sécheresse et les espèces à feuille persistantes, et plus faible chez les espèces à feuilles caduques ayant des stratégies d'évitement du stress hydrique, ou non adaptées à la sécheresse (Choat et al., 2005). Il s'agirait donc d'un trait fonctionnel fort lié à l'espèce. Certaines espèces ayant des capacités de conductance hydrauliques fortes mais sensibles à la cavitation s'adaptent en régulant leur surface foliaire (Sobrado, 2003). Si cette stratégie peut être payante pour les arbres à feuille caduques, aptes à reconstituer rapidement cette surface foliaire, elle n'est qu'un pis-aller pour les résineux chez qui la perte d'une ou plusieurs années d'aiguilles est un sacrifice non compensable. On a ainsi noté qu'en 2003 sur nos placettes de la Sainte Baume, le pin d'Alep avait perdu entre 1/3 et 2/3 de ses aiguilles en cours d'été, et que ce déficit n'est pas encore rattrapé en 2007. Si la cavitation dans les troncs et les branches ont été bien étudiées, il est apparu récemment que les seuils provoquant la fermeture des stomates pouvaient correspondre à des niveaux de cavitation déjà élevés dans les racines (Froux et al., 2005; Stout et al., 2003). Maherali (2006) montre d'ailleurs que l'efficacité de l'utilisation de l'eau par la plante, la régulation stomatique et la résistance à la cavitation dépendent de la conductivité hydraulique globale de la plante.

La morphologie des arbres peut être aussi un facteur explicatif. Sur les mauvaises stations ou dans des conditions climatiques sèches, les arbres ont des ratios biomasse aérienne/biomasse racinaire et surface foliaire/surface d'aubier conducteur beaucoup plus bas que pour les bonnes stations et les zones plus humides (Callaway et al., 1994). Ces différences peuvent atteindre 50%. Ces adaptations permettent aux arbres d'alimenter en eau le houppier dans des conditions de faible disponibilité de l'eau du sol. Une faible surface foliaire limite aussi la capacité de photosynthèse et donc d'utilisation des ressources du sol, dont l'eau ; d'autant qu'une part importante des réserves carbonées produites par le houppier servent à entretenir les racines et l'aubier (Callaway et al., 1994). A l'inverse, le ratio plus élevé de la surface foliaire chez les arbres des bonnes stations les limite moins dans l'utilisation des ressources en eau du sol.

Nous ne disposons pas de suffisamment d'éléments bibliographiques pour évaluer le comportement du pin d'Alep en lien avec l'ensemble de ces facteurs anatomiques, écophysologiques et morphologiques. La sensibilité à la cavitation chez de nombreux pins semble liée à la forte corrélation entre de nombreux traits fonctionnels physiologiques, morphologiques et anatomiques, plutôt qu'à une caractéristique particulière dans un de ces domaines (Martinez-Vilalta et al., 2004).

On peut remarquer que la grande amplitude climatique et la grande diversité des substrats et des sols au sein de son aire de répartition a pu pousser le pin d'Alep à développer une grande variabilité génétique ; cette variabilité expliquerait sa grande plasticité vis-à-vis des contraintes du milieu, et son adaptation anatomique et physiologique à des milieux contrastés sur de faibles distances. Mais il a aussi été démontré que malgré de très forts contrastes climatiques dans son aire de répartition, l'adaptation anatomique et morphologique à des conditions variées et contrôlées d'une espèce comme *Pinus ponderosa* ne dépendaient que très minoritairement de sa variabilité génétique, et relevait surtout de sa plasticité phénotypique (Maherali et al., 2002).

## 20 CONCLUSION

Le pin d'Alep est très sensible à la température moyenne annuelle via le positionnement de sa saison de végétation par rapport au régime des pluies. Un faible réchauffement climatique à régime pluviométrique constant, comme c'est le cas sur notre transect, a potentiellement des effets importants sur le comportement des arbres et leur réactivité aux différents paramètres climatiques.

Une conclusion importante de l'étude du transect de la Sainte-Baume est donc que les modèles de relation climat-croissance pour une espèce donnée changent rapidement avec l'accroissement de la température, même pour des conditions stables de milieu. Un modèle calibré de nos jours sur un peuplement n'est donc valide que sur une courte période pour prédire sa productivité ou sa croissance future, avec un scénario comprenant un fort réchauffement climatique. Dans notre cas, en admettant que le régime pluviométrique soit relativement stable, il faudrait pour chaque placette appliquer successivement le modèle de cette placette puis celui des placettes suivantes en descendant le transect. On appliquerait ainsi à chaque période du scénario climatique futur un modèle correspondant à la température de la période considérée.

### **Notre approche par groupes glissants de placettes ouvre la voie à l'application de modèles glissants pour la prédiction de l'impact du changement climatique sur la végétation.**

Cette conclusion mérite discussion. Si les conditions climatiques se déplacent avec l'altitude, les arbres ne se déplacent pas à la même vitesse. On a vu que des adaptations morphologiques, anatomiques, physiologiques et sans doute génétiques suivaient le gradient altitudinal et le gradient de bilan hydrique. Le climat actuel d'un site lorsqu'on le retrouvera plus tard sur un site plus élevé ne s'appliquera donc pas à des arbres semblables. Un renouvellement des peuplements serait donc nécessaire pour une bonne adaptation des individus (plasticité phénotypique) et de l'espèce (sélection génétique) à la nouvelle distribution géographique du climat. L'application de modèles glissants ne résout pas intégralement le problème de l'extrapolation de ces modèles dans les climats du futur.

Le bilan hydrique stationnel apparaît une nouvelle fois comme un élément déterminant de la croissance des arbres. Il compense ou accentue directement certains effets néfastes du climat dont le stress hydrique d'origine climatique. Il modifie les relations climat-croissance en jouant sur la capacité des milieux à récolter et stocker l'eau et donc à la restituer aux arbres sur des périodes plus ou moins longues. Mais il joue aussi directement via l'adaptation morphologique et anatomique des arbres, qui rend ceux-ci plus ou moins efficaces dans l'utilisation de l'eau, que ce soit lorsqu'elle est disponible en abondance ou au contraire en fort déficit. L'interaction entre climat et bilan hydrique stationnel semble plus forte sur les stations à faible bilan hydrique local.

Si l'on détaille l'impact du réchauffement climatique actuel et passé sur le pin d'Alep, le phénomène majeur est l'allongement de la période de croissance au printemps et en automne. Celui-ci favorise surtout les arbres dont la saison de végétation est limitée par le froid ou par de mauvaises conditions stationnelles, car il permet une croissance à des périodes où l'eau fait rarement défaut. Le petit réchauffement constaté au XX<sup>e</sup> siècle pourrait donc en partie expliquer l'accélération de la croissance en diamètre et de la productivité du pin d'Alep, unanimement constatée durant ce siècle par les auteurs qui l'ont étudiée. En plus des auteurs déjà cités dans cette partie, nous faisons référence aux résultats déjà publiés sur notre transect, combinant pin d'Alep et pin sylvestre, que nous ne reproduisons pas ici (Vennetier et al., 2006a; Vennetier et al., 2005c; Vennetier et al., 2007c; Vila et al., 2003; Vila et al., 2008). On rejoint sur ce point les conclusions de notre étude de la croissance en hauteur au chapitre précédent.

Mais il faut tenir compte du fait qu'avec le changement climatique à venir, le régime des pluies devrait varier dans un sens défavorable à la croissance du pin d'Alep : la réduction de la pluviométrie printanière touche les variables auquel le pin d'Alep est le plus sensible à tous les niveaux d'altitude et de bilan hydrique stationnel. La réduction des pluies d'été aura diverses conséquences toutes aussi néfastes : les bonnes stations qui bénéficiaient jusqu'à présent de ces pluies pour poursuivre leur croissance au-delà du printemps en profiteront moins. Le stress hydrique prolongé rendra les arbres

moins réactifs aux pluies de fin d'été et d'automne, limitant le nombre d'années où le polycyclisme de l'espèce pourra s'exprimer. Seuls les arbres de plus haute altitude où le froid constitue encore un facteur limitant devraient bénéficier du réchauffement, à condition que la réduction de la pluviométrie ne soit pas trop importante, et que des facteurs biotiques (parasites, maladies) ne compliquent pas la situation.

Les phénomènes pathologiques et leurs séquelles pluriannuelles liés aux canicules et sécheresses exceptionnelles, de plus en plus nombreuses, devraient également contribuer à brider la productivité du pin d'Alep dans le futur.

Nous avons montré que les températures du mois de novembre de l'année du cerne ont un effet significativement positif sur la croissance de l'année en cours. Des suivis phénologiques que nous effectuons sur des placettes proches de la Sainte-Baume ont aussi montré que la croissance des rameaux pouvait se poursuivre en novembre. Cela traduit l'allongement de la saison de végétation en automne. Ce phénomène s'accroîtra avec la poursuite du réchauffement climatique, compensant peut être en partie les pertes de croissance estivale. La prise en compte des variables climatiques de ce mois, habituellement éliminé des analyses dendroécologiques en Europe, devrait donc maintenant être explorée systématiquement.

A partir de l'étude du transect, on émet l'hypothèse que le pin d'Alep s'est adapté génétiquement au froid dans la partie supérieure de son aire : la limite des températures provoquant des dégâts physiques sur les arbres est d'autant plus basse que l'on se trouve à haute altitude. Le gradient altitudinal des froids extrêmes, beaucoup plus rapide sur le massif de la Sainte-Baume que celui des températures moyennes, contribue à valider cette hypothèse. Des pins d'Alep ont ainsi résisté en 1985 à des températures de  $-23.8^{\circ}\text{C}$ .

S'il s'est établi dans le passé un équilibre entre le climat, la morphologie, l'anatomie et probablement le patrimoine génétique des arbres, ces adaptations vont être mises à mal par le rapide changement climatique à venir. Les dégâts observés sur notre réseau de placettes à la Sainte-Baume et ailleurs depuis 2003 montrent que le réchauffement et les sécheresses de printemps auraient franchi un seuil critique.

Il est difficile dans l'état actuel des connaissances et observations de faire un pronostic sur la capacité du pin d'Alep à accroître ou simplement maintenir sa croissance au début du XXI<sup>e</sup> siècle. Les très mauvaises années qui s'enchaînent depuis 2001, et la forte hausse des températures constatée depuis 1998, militeraient pour un scénario plutôt pessimiste. Mais cette série noire pourrait tout aussi bien prendre fin rapidement et permettre au pin d'Alep de reprendre provisoirement sa progression.

Il ne fait par contre aucun doute, si les scénarios climatiques récents se confirment, que la fin du XXI<sup>e</sup> siècle combinant fort réchauffement et baisse de la pluie pendant la saison de végétation sera difficile pour le pin d'Alep.





## SYNTHESE GENERALE, CONCLUSION ET PERPECTIVES



## 21 COMPARAISON DES DIFFERENTES APPROCHES

### 21.1 Relations entre l'approche dendroécologique et le modèle bioclimatique

L'approche dendroécologique de notre transect montre que le bilan hydrique local influe fortement sur le poids relatif des facteurs climatiques qui sont les plus significatifs dans la croissance des arbres. Cette variabilité de la réponse des arbres est donc perceptible à une très fine échelle spatiale, celle des stations forestières.

L'utilisation de l'indice topo-édaphique de notre modèle bioclimatique répond aux problèmes directement à cette échelle.

- elle garanti l'homogénéité au sein même des placettes ;
- elle assure l'homogénéité de plans d'échantillonnage comprenant des placettes distantes avec des climats semblables, si l'on souhaite des répétitions de modalités qu'on ne peut ou ne veut pas choisir trop proches ;
- si l'on souhaite mettre en évidence l'effet d'un gradient climatique, elle permet d'éliminer une grosse part de variance liée aux différences stationnelles.

L'indice global, quand à lui, permet si l'on doit comparer des sites distants de le faire objectivement et de quantifier les différences. Pour des études dendroécologiques, certains facteurs peuvent sans doute se compenser sans difficulté, comme l'exposition et l'altitude qui concourent à la température. Mais on a vu que les décalages entre régime thermique et régime des pluies provoquaient des variations de réponse aux paramètres climatiques. L'indice global ne peut donc être utilisé pour compenser un déficit de pluie d'une placette par une température inférieure ou par une variable géographique. Le choix de gradients sur de grandes distances implique que seuls les caractères les plus dominants de la réponse des arbres au climat pourront ressortir de façon fiable, et que de nombreux facteurs devront être pris en compte pour le choix des sites ou pour interpréter les différences observées entre placettes. Par exemple près de la mer, la faible amplitude des températures qui allonge la saison de végétation au printemps et en automne peut compenser en partie le déficit pluviométrique et la forte température moyenne annuelle. Une placette située sur les pentes d'un massif important pourra souffrir d'un fort gradient des températures minimales extrêmes alors que pluies et températures semblent optimales. De façon générale, notre analyse du transect de la Sainte-Baume incite à être particulièrement vigilant sur les plans d'échantillonnage pour l'étude des cernes de croissance des arbres et leur interprétation.

La croissance des arbres apporte un éclairage intéressant sur les relations entre bilan hydrique et productivité de la végétation. Les délais entre pluies significatives et croissance des cernes en fonction du type de sol montre la capacité des arbres à utiliser, quand elles existent, les ressources profondes du sol et éventuellement des horizons géologiques supérieurs, où l'eau peut être stockée à moyen terme ; en retour, l'analyse des cernes permettrait le cas échéant de détecter ces ressources en eau dans des milieux rocheux et caillouteux où l'observation superficielle du sol ne permet pas ce diagnostic. L'étude dendroécologique, comme l'étude autécologique, est donc un complément utile à l'analyse du milieu par le modèle bioclimatique.

Mais la croissance des arbres n'est pas représentative de toute la flore. Chaque groupe fonctionnel de plante doit avoir une relation particulière avec les variables climatiques et le bilan hydrique local. Certains arbres et arbustes à enracinement profond et à feuillage persistant peuvent avoir un comportement proche de celui du pin d'Alep. Mais une partie de la flore pérenne à enracinement peu profond dépend directement des pluies récentes puisqu'elle ne peut aller chercher l'eau en profondeur : son comportement pourrait se rapprocher, même sur les bons sols, des pins sur sol superficiel.

Enfin les espèces vont avoir un comportement très différent suivant qu'elles se situent en limite inférieure, en plein cœur ou en limite supérieure de leur aire de répartition. C'est ainsi que sur notre transect, le pin d'Alep est proche de sa limite supérieure, tandis que le pin sylvestre est à sa limite inférieure. Ce dernier est beaucoup plus sensible au stress hydrique en général, et aux températures

élevées en particulier Figure 58. Ces dernières ne sont favorables qu'en fin d'hiver, légèrement et sur mauvais sols, et sont très fortement défavorables durant tout le reste de l'année (Vila et al., 2007, Vila et al. 2003). On observe pour le pin d'Alep au sud de son aire un comportement similaire à celui du pin sylvestre en Provence (El Korchani, 2006), avec les mêmes problèmes de diminution de productivité et par endroits de dépérissement.

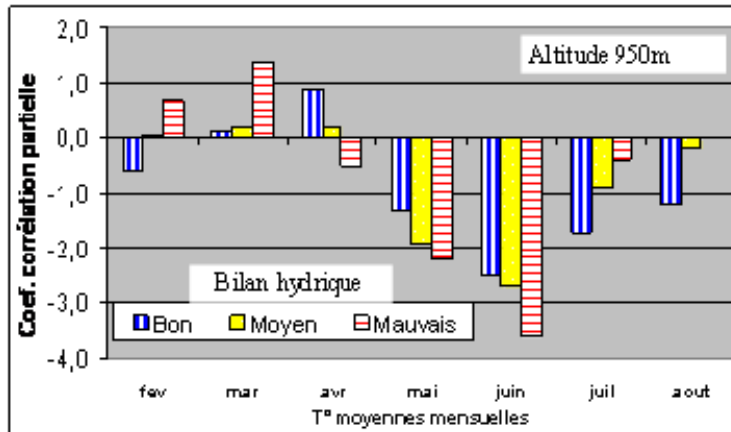


Figure 58 : réactivité du pin sylvestre aux températures mensuelles en fonction du bilan hydrique local sur le transect de la Sainte Baume. On note que, comme pour le pin d'Alep, des températures élevées permettant un démarrage précoce du pin sylvestre en fin d'hiver sont primordiales sur les mauvais sols, mais que ces températures élevées sont néfastes sur tout le reste de sa saison de végétation.

La flore de notre zone d'étude globalement, en raison de la grande variété des groupes fonctionnels, des profondeurs d'enracinement, et des situations relatives par rapport aux aires de répartition, a des relations sans doute très variées avec les variables climatiques. Il est donc impossible de définir un modèle global précis de relation climat croissance et climat présence.

Des points développés ci-dessus, on peut conclure :

- qu'il est inutile de descendre à une grande précision pour les variables climatiques dans notre modèle bioclimatique. Le regroupement pluie d'été-pluie du reste de l'année, pluie de printemps est suffisant pour la flore prise dans son ensemble, en raison de l'hétérogénéité marquée de la réponse observée des arbres au régime pluviométrique, et donc de celle sans doute bien plus grande encore de l'ensemble des plantes.

- que notre approche basée sur toute la fore est pertinente puisque le choix de plantes particulières ou de groupes de plantes, même bien choisis, ne peut pas être représentatif de l'ensemble de la flore.

Le pin d'Alep peut être représentatif de certaines plantes qui sont plutôt résistantes dans l'immédiat au changement climatique. Son optimum se situe au cœur de la zone d'étude, et notre choix de focaliser sur cette espèce se révèle a posteriori judicieux. Le pin sylvestre pourrait être représentatif des plantes en limites inférieures de leur aire et qui sont réellement menacées. Des dépérissements à grande échelle sont observés actuellement sur cette espèce au sud de son aire (Rebetez et al., 2004) (Département Santé des Forêts, 2003-2007; Venetier et al., 2007b). En tant qu'arbre réputé pour sa résistance à des conditions environnementales difficiles, le pin sylvestre illustre le fait que bien des plantes moins résistantes et moins capables de rechercher l'eau en profondeur sont susceptibles de dépérir dans nos placettes avec le changement climatique. Cela valide l'hypothèse que nous avons faite dans la deuxième partie de la thèse à propos de la disparition potentielle d'un certain nombre d'espèces parmi les moins résistantes à la sécheresse et à la chaleur.

## 21.2 Relation entre approche dendroécologique et approche autécologique

La combinaison des approches autécologique et dendroécologique nous a permis d'aller très loin dans la compréhension de l'écologie du pin d'Alep en France. Les deux études aboutissent à de nombreuses conclusions communes, en y apportant chacune des nuances intéressantes.

Le pin d'Alep est très sensible au bilan hydrique stationnel, qui module largement sa productivité, plus que le climat. Les indices de fertilité calculés à partir des clefs autécologiques se sont révélés pertinents pour différencier les réponses des placettes dendroécologiques aux paramètres climatiques.

Dans la Figure 43, les classes de fertilité s'alignent sur le gradient topo-édaphique bien plus que sur le gradient climatique. Dans le Tableau 17, ces classes varient beaucoup plus en fonction des classes de l'indice  $Ib\_TE$  que suivant celles de l'indice  $Ib\_CG$ .

Les variations interannuelles du climat jouent bien sûr un rôle important dans les largeurs de cernes, mais on note que seuls les grands gels ou de violentes casses de neige qui détruisent une partie des houppiers sont à même de produire des cernes très étroits. Ces accidents ont ainsi produit à plusieurs reprises au XX<sup>e</sup> siècle des indices standardisés entre 0.6 et 0.2 à l'échelle des placettes, et des cernes manquants pour de nombreux arbres.

Le pin d'Alep est donc pour la croissance radiale très sensible au froid, au gel et à la neige. C'est ce que concluait déjà l'étude autécologique, en montrant :

- que sa productivité décroissait dans la partie supérieure de l'arrière pays, où de plus sa longévité était faible sur les versants nord ;
- que la relation de sa hauteur à la température suivait une courbe en cloche, décroissante pour les températures les plus basses ;
- que sa hauteur était bridée par les casses de neige dans la partie nord de son aire rhodanienne.

Le pin d'Alep est par contre très résistant au stress hydrique : si les grandes sécheresses ont réduit les largeurs de cernes de façon nette et synchrone sur toutes les placettes, aucune n'a produit d'indice inférieur à 0.75, la moyenne de ces mauvaises années se situant plutôt autour de 0.80 à l'échelle des placettes. Aucune sécheresse n'a produit de cernes manquants sur les arbres individuels. La réactivité faible ou nulle des largeurs de cernes aux variables climatiques de l'été, particulièrement sur les mauvaises stations, montre que le pin d'Alep se met efficacement en résistance durant cette période. Dans l'étude autécologique, on montre que des bonnes croissances en hauteur sont obtenues sur les sols profonds même dans les parties très sèches et chaudes de la zone d'étude.

Le pin d'Alep aime la chaleur, ce que confirment les deux approches : l'optimum de croissance dans l'étude autécologique se situe à faible altitude. Seules les conditions très sèches et très chaudes du bioclimat thermo-méditerranéen restreignent sa croissance en hauteur. Sur le transect de la Sainte-Baume, des températures élevées en fin d'hiver et début de printemps sont très favorables. Les températures maximales de fin de printemps ne constituent que rarement un facteur limitant pour les cernes, qui sont globalement insensibles aux températures maximales de l'été. En comparant les données de température et de pluies, on peut affirmer que l'optimum climatique du pin d'Alep se trouve à l'intérieur de son aire française.

Dans nos deux approches, on observe une forte interaction entre pluie et température, dont l'explication se trouve dans leurs contributions respectives et conjuguée au bilan hydrique.

### 21.3 Relation entre approche autécologique et modèle bioclimatique

Cette relation a été largement illustrée par la Figure 43 et le Tableau 17. Un lien direct peut être trouvé entre les indices bioclimatiques et la productivité du pin d'Alep. On note que les classes de mauvaise fertilité pour le pin d'Alep se trouvent dans les classes les plus faibles et les plus hautes de cet indice. Les classes de bonne fertilité se trouvent au niveau intermédiaire de cet indice.

En se reportant aux cartes de l'indice Ib\_CG (partie 1 - figure 7 et partie 2 - figure 25), on constate qu'avec l'évolution du climat, les classes de meilleure fertilité pour le pin d'Alep gagnent en surface vers l'arrière-pays et perdent dans les zones côtières et de basse altitude à l'ouest de la zone d'étude. Sur cette base cartographique, la productivité du pin d'Alep avec un léger réchauffement climatique devrait en moyenne se maintenir ou s'améliorer dans une large part de la zone d'étude du modèle, notamment dans les parties hautes, correspondant aux 3 classes supérieures d'indices Ib\_CG. Mais avec les conditions prévues en fin de XXI<sup>e</sup> siècle, le bioclimat thermo-méditerranéen et les faibles classes d'indice Ib\_CG gagnent une large part de la zone d'étude, et la productivité du pin d'Alep devrait y décroître en moyenne.

Cette évolution est tout à fait conforme aux prédictions du modèle dendroécologique (Figure 57), qui montre qu'en dehors d'accidents exceptionnels, les indices moyens de cerne augmentent au début du XXI<sup>e</sup> siècle et diminuent à la fin.

Les poids relatifs des variables climatiques et topo-édaphiques changent entre les différentes approches de la thèse. Alors que les variables climatiques et géographiques dominent dans le modèle bioclimatique, les variables topo-édaphiques dominent dans l'étude autécologique du pin d'Alep, et sont décisives dans l'approche dendroécologique.

La capacité des arbres à utiliser les ressources profondes en eau du sol est en partie à l'origine de cette différence. Une majorité de plantes n'a accès qu'aux horizons superficiels du sol, même si cette notion de superficialité est toute relative dans les milieux méditerranéens où la majorité des espèces pérennes ont un enracinement assez profond.

## 22 SYNTHÈSE FINALE

### 22.1 *Le bilan hydrique et l'équilibre de ses composantes*

Nous avons posé comme hypothèse de travail que le bilan hydrique était déterminant pour la végétation méditerranéenne, qu'il s'agisse de sa composition ou de sa croissance. Mais nous cherchions aussi à savoir si ce lien était assez robuste pour que la démarche puisse être inversée, et si la composition de la flore comme la productivité végétale feraient de bons indices pour évaluer le bilan hydrique. Notre travail a été structuré pour répondre point par point aux questions ci-dessus.

Chacune des quatre parties de cette thèse a apporté des éléments qui confirment au moins partiellement l'hypothèse de départ.

- L'analyse de la flore de nos placettes, tout d'abord, a clairement fait ressortir par une AFC un axe prédominant, auquel sont corrélées toutes les variables qui concourent au bilan hydrique. La composition floristique d'une placette, et l'indice floristique qui en découle, sont de bons indicateurs de son bilan hydrique : le modèle bioclimatique qui a été mis au point permet en retour de prédire l'indice floristique des placettes avec une bonne précision. Il fait par ailleurs ressortir le rôle respectif de ces variables : les variables climatiques et géographiques globales dominent dans ce modèle, par rapport aux variables locales décrivant la topographie et le sol. Le rôle de ces dernières est cependant loin de d'être négligeable, à l'inverse de la structure de la végétation qui a un impact très faible sur la composition floristique.

- L'évaluation de l'impact du changement climatique sur la végétation confirme le lien fort entre les plantes et le bilan hydrique, par une manipulation contrôlée du fichier de la flore. Au sein des placettes, la disparition des plantes les moins résistantes au stress hydrique et l'apparition de plantes plus xérophiles et thermophiles sont précisément mises en relation avec une diminution de la pluviométrie et une élévation de la température.

- L'étude autécologique du pin d'Alep montre que sa croissance en hauteur, et donc sa productivité, est aussi liée fortement au bilan hydrique, exprimé en grande partie par les mêmes combinaisons de variables. Par contre, ce sont les variables topographiques et édaphiques qui sont dominantes dans ce cas, et de nouvelles variables font leur apparition : elles expriment la capacité des arbres à exploiter les couches profondes du sol et surtout la partie superficielle des strates géologiques.

- L'analyse dendroécologique d'une série de placettes de pin d'Alep, disposées suivant un gradient thermique, prouve que le bilan hydrique stationnel a un poids très fort dans sa réactivité au climat. Elle confirme que les arbres qui ont accès à des ressources profondes en eau tirent mieux parti de la pluviométrie et sont relativement moins sensibles à la température. En parallèle, l'étude de ce gradient thermique montre que la végétation est très sensible à la relation entre régime thermique et régime pluviométrique du climat, qui détermine l'époque et la durée des stress hydriques dans l'année.

Nous avons interprété les différences de poids relatif des variables globales (climat, géographie) et des variables locales (topo-édaphiques) dans nos analyses successives comme en partie l'expression de la capacité des plantes à utiliser ou non les réserves profondes en eau du sol. C'était un de nos objectifs initiaux en choisissant le pin d'Alep comme espèce modèle. Nous partions de l'hypothèse que les arbres exploraient le sol plus profondément que la majorité des plantes de moindre taille, qui dominent en nombre dans la composition floristique ; ils pouvaient donc apporter des compléments d'information sur le milieu, sa structuration et son bilan hydrique. En retour, on peut estimer que la croissance des arbres et ses relations avec le climat peuvent nous renseigner sur la présence ou l'absence de telles réserves en eau profonde. Cette analyse peut être, avec prudence, extrapolée aux différents types de végétaux en lien avec leur capacité d'enracinement, qui déterminerait des types fonctionnels plus ou moins sensibles à la pluviométrie ou à la température.

Mais le poids respectif des variables locales et globales dépend aussi directement du bilan hydrique global.

- Dans les zones où le déficit hydrique climatique est très important et fréquent, les meilleures conditions stationnelles ne peuvent le compenser entièrement : mêmes sur les sols les plus profonds, dans les fonds de vallons et aux expositions fraîches, les plantes subissent des périodes de stress hydrique rédhibitoires aux plus sensibles. Les variables stationnelles ne peuvent s'exprimer entièrement et y ont donc moins de poids.

- quand les conditions climatiques sont moins limitantes, les variables locales qui peuvent compenser entièrement les déficits hydriques gagnent en importance. Cette différence est nette dans le modèle bioclimatique lorsqu'il est calibré séparément sur la basse Provence et l'arrière-pays. On la retrouve dans les inversions de coefficients des variables d'exposition entre ces deux ensembles bioclimatiques, dans le modèle autécologique du pin d'Alep.

Le changement climatique, qui modifie le bilan hydrique global, devrait donc modifier aussi l'équilibre entre variables globales et variables locales sur l'ensemble des zones étudiées. Les variables globales devraient avec le temps prendre de plus en plus d'importance à position géographique constante. En simplifiant, l'arrière-pays deviendra biologiquement basse Provence.

Les poids respectifs de la pluie et de la température dans le bilan hydrique global ne sont pas faciles à évaluer. La structuration géographique de notre zone d'étude induit une forte corrélation négative entre ces deux variables.

La température est un facteur limitant très net pour la présence et l'absence des plantes qui sont en limite de leur aire de distribution. Sur nos modèles d'arbres, on constate que d'un côté le gel limite le pin d'Alep, qui est en limite supérieure de son aire, et que canicules et stress hydrique causent de à l'inverse le dépérissement du pin sylvestre qui se trouve à sa limite inférieure. Cette constatation devrait sans problème être extrapolée à de nombreuses autres espèces. Mais croissance des arbres est beaucoup plus liée au bilan hydrique local, les températures n'intervenant de façon vitale qu'au niveau des marges de leur aire.

En se basant sur l'ensemble de ces analyses, on pourrait avancer que le climat et particulièrement les extrêmes de température sont déterminants pour la présence/absence des plantes, et que le bilan hydrique local et dans une moindre mesure la pluie sont déterminants pour la croissance et la productivité des plantes qui s'adaptent au climat.

Mais le stress hydrique, dans un climat chaud comme le méditerranéen, est de toute façon une résultante de la pluie et de la température. De plus, le régime thermique intervient de façon cruciale au niveau de la longueur de la saison de végétation : il permet ou pas un démarrage précoce de la croissance, ou une poursuite significative de l'activité en automne. Dans des milieux contraints à une pause végétative prolongée en été, quelques jours ou semaines gagnées au printemps et en automne peuvent être vitaux.

On ne tranchera donc pas sur la question de la prédominance entre pluie et température dans le bilan hydrique en particulier, et dans la vie et survie de la végétation en général.

Au sein des variables locales, les variables topographiques s'avèrent déterminante dans le modèle bioclimatique comme dans le modèle autécologique du pin d'Alep. Nos modèles sont les seuls à les intégrer directement et à différentes échelles du paysage. Leur prise en compte améliore largement les qualités explicatives et prédictives de ces modèles, et leur ouvre des perspectives intéressantes en termes d'applications opérationnelles. Le lien entre variables topographiques et variables édaphiques est assez fort, et il est difficile de séparer leurs rôles respectifs dans le bilan hydrique.

## 22.2 *Les apports originaux et méthodologiques de cette thèse*

Le modèle bioclimatique que nous avons conçu n'a pas d'équivalent en terme méthodologique. Le découplage entre l'analyse floristique et la modélisation par les variables abiotiques lui donne des propriétés intéressantes que nous avons exploitées en partie mais qui permettront d'autres valorisations.

Ce modèle comble un déficit parmi les modèles existants : il permet de travailler de façon intégrée à des échelles allant de la région à la station forestière.

- D'un côté c'est une gamme d'échelle plus fine et plus large que tous les modèles existants dans sa catégorie ;
- D'autre part, et c'est aussi une avancée scientifique, nous avons résolu en amont les problèmes de changements d'échelles. En effet, les deux indices issus de la modélisation, et qui sont destinés respectivement aux petites et grandes échelles, sont calculés simultanément et leurs interactions intégrées par conception dans ce calcul. La gamme de variables que nous avons utilisées permet de passer en continu de la plus grande à la plus petite échelle.

Nous avons déterminé avec une bonne précision le poids respectif de nombreuses variables d'environnement dans la composition de la flore, et notamment évalué le poids respectif des variables globales et des variables locales. Nous avons aussi montré comment cet équilibre entre variables locales et globales pouvait fluctuer avec le déficit hydrique du climat, donc avec le changement climatique. En couplant ce résultat avec celui de l'étude d'un transect altitudinal en dendroécologie, nous suggérons que l'évaluation de l'impact du changement climatique sur la végétation devrait utiliser non pas des modèles aux paramètres fixés, mais des paramètres variables qui s'ajustent aux contextes climatiques à une échelle temporelle assez rapide (au plus quelques dizaines d'années), et éventuellement à une échelle spatiale adaptée aux variations du couplage régime thermique/régime pluviométrique.

Notre approche prend en compte la flore dans son ensemble, et non des plantes individuelles ou groupes de plantes aux traits fonctionnels proches. Cela la différencie aussi de tous les autres modèles bioclimatiques travaillant à des échelles inférieures au continent ou au pays. A l'exception du pin d'Alep qui nous a servi de modèle d'arbre, nous n'établissons aucune relation directe entre une plante et les facteurs du milieu. Cela nous affranchit de l'écologie particulière de chaque plante, et rend notre démarche générique et extrapolable à d'autres zones méditerranéennes, voire à d'autres régions. C'est important notamment dans l'évaluation de l'impact du changement climatique sur la composition floristique, où nous déterminons un taux de remplacement de la flore, et non pas le sort particulier de plantes représentatives ou d'un nombre précis de plantes qui pourraient apparaître ou disparaître. Cependant, notre base de données est très riche et il n'est pas exclu d'étudier le lien précis entre certaines plantes fréquentes et les paramètres du milieu, dans la même démarche que ce qui a été fait pour le pin d'Alep, et pour alimenter les autres modèles.

L'intégration directe des variables topographiques à l'échelle du paysage et à l'échelle locale est une des originalités de notre modèle. Il est actuellement possible de déterminer les types topographiques que nous utilisons sur les cartes numériques. Ces variables que nous avons jusqu'alors rangées dans les variables locales, et donc non prises en compte dans la cartographie automatique, pourraient y être intégrées. On arriverait alors un niveau très fin de précision de la cartographie bioclimatique, ce qui ouvre des perspectives d'analyse spatiale et d'usage pour l'évaluation de l'impact du changement climatique à une échelle jamais atteinte.

L'étude autécologique du pin d'Alep a été réalisée avec un jeu de données d'une exceptionnelle richesse, autant en nombre de relevés (plus de 500), qu'en termes de précision et diversité des variables mises en jeu. L'approche statistique utilisée pour cette étude est unique. Couplée avec l'étude dendroécologique du transect de la Sainte-Baume, elle porte la connaissance de l'écologie du pin d'Alep en France à un niveau de précision jamais atteint. On a notamment hiérarchisé les variables



qui interviennent dans sa productivité et calibré un modèle de croissance en hauteur qui s'adapte à l'ensemble de son aire française.

Une étude de l'impact du changement climatique sur la productivité et la croissance avait été réalisée pour la plupart des essences forestières françaises. Notre étude comble la lacune qui subsistait sur le pin d'Alep en particulier, et sur la zone méditerranéenne en général qui avait fait l'objet de moins d'études que les régions du nord et de l'est de la France.

Dans le domaine de la dendroécologie, nous apportons quatre contributions originales, méthodologiques pour les deux premières, scientifiques pour les deux autres qui en découlent :

- La première est l'utilisation d'un transect altitudinal court avec un fort dénivelé, permettant d'évaluer le rôle du gradient thermique sans interaction avec le régime pluviométrique. Cette méthode a été décisive pour déceler le rôle clef du décalage de la saison de végétation avec le régime des pluies. D'autres études ont utilisé des transects, mais à des échelles très supérieures, soit continentales, soit de vastes régions biogéographiques.

- La deuxième est le calcul des gradients écologiques sur ce transect à l'aide de moyennes glissantes sur plusieurs placettes, permettant de lisser les variations aléatoires et les variations liées aux particularités spécifiques de chaque placette, inévitables dans cette discipline. Ce mode de calcul a largement contribué à la clarté des gradients de réponse des arbres aux gradients climatiques.

- La troisième est la mise en évidence d'un gradient très clair de réponses différenciées des arbres à de faibles variations de la température, et donc l'extrême sensibilité de ces arbres au réchauffement climatique.

- La quatrième est la quantification du rôle très important que joue le bilan hydrique local dans la réponse des arbres au climat. Il existe donc une forte interaction entre bilan hydrique local et bilan hydrique global. Ce point n'a pas toujours été pris en compte dans les études anciennes. Dans les études récentes, les protocoles ont cherché à limiter au maximum les variations stationnelles entre placettes à comparer, mais le rôle des différences quand il y en avait n'a pas été quantifié. Aucune autre étude n'a comparé des placettes fortement différenciées sur le plan stationnel mais situées à proximité immédiate l'une de l'autre.

Nos modèles ont été travaillés dans un objectif d'avancées scientifiques, mais dès le départ nous les avons conçus en vue d'une utilisation pour la gestion opérationnelle. C'est aussi une originalité de ces modèles, que nous avons systématiquement déclinés en outils pratiques à l'usage des forestiers, écologues et décideurs. Outre ces usages pour la gestion, les outils d'évaluation du bilan hydrique local ont déjà servi et serviront encore dans le futur à la mise en place de protocoles scientifiques (le transect sur la Sainte-Baume que nous utilisons dans ce travail en est une illustration), ou à l'interprétation de plans d'échantillonnage existant. Ils permettent d'assurer l'homogénéité du milieu au sein de placettes ou de groupes de placettes, ou de quantifier objectivement donc d'interpréter les différences existantes.

Sur le plan statistique, notre chaîne de traitement des données, combinant réseaux de neurones, régression PLS et validations par rééchantillonnage est originale et a fait preuve d'une bonne efficacité. Son usage avec succès à la fois dans le modèle bioclimatique, l'étude autécologique et la dendroécologie montre qu'elle est très souple et pourrait être adaptée à bien d'autres études écologiques.

Nous avons aussi été parmi les premiers à utiliser la régression PLS en dendroécologie, avec de très bons résultats. Dans cette discipline, notre méthode d'indexation des largeurs de cernes en plusieurs étapes a permis d'éliminer des artéfacts mathématiques et d'évaluer la durée des séquences des accidents climatiques majeurs, ce qui constitue une avancée significative.

A l'aide de plusieurs approches combinées, nous montrons enfin les nombreuses facettes de l'impact du changement climatique sur la forêt et la végétation, et contribuons ainsi à enrichir et préciser le débat qui se développe dans ce domaine. La région méditerranéenne étant plus touchée par ce changement climatique que la moyenne européenne, et au niveau forestier que la moyenne mondiale, ce qui se passe ici a valeur d'exemple et de modèle pour ce qui pourrait arriver rapidement dans d'autres régions.

### 22.3 Perspectives

Les méthodes actuelles d'analyse du paysage en 3D permettent l'évaluation précise des variables topographiques que nous avons utilisées. L'échelle de cartographie qui devient accessible correspond à la distance moyenne de dissémination de la plupart des espèces, et visualise les microclimats. On pourrait ainsi évaluer d'une part les possibilités de déplacement des espèces dans le paysage, et d'autre part les possibilités de survie d'espèces mésophiles dans des micro-stations au sein de paysages devenus climatiquement hostiles.

Dans le même ordre d'idée, on a vu que de nombreuses micro-stations topographiquement et édaphiquement xériques étaient disséminées dans l'arrière pays. Ce sont les bases avancées de la dissémination des espèces xéro et thermophiles dans cet arrière pays, et elles devraient faciliter et accélérer l'adaptation de la flore dans le futur. La précision de notre approche bioclimatique permet de prendre en compte ce phénomène et de l'intégrer dans une modélisation spatiale fine de l'impact du changement climatique. Une approche à cette échelle est impossible actuellement avec les autres modèles bioclimatiques. En allant plus loin, il existe des modèles pédo-paysagers qui évaluent avec une bonne précision le lien entre structure topographique et géologique du paysage et type de sol. Avec une phase de validation locale sur les principales structures paysagères de notre zone d'étude, c'est la quasi-totalité des variables locales de nos modèles qui pourraient s'intégrer dans la cartographie automatique, ouvrant la voie à une analyse bioclimatique encore plus fine. L'impact du changement climatique sur la flore pourrait être simulé avec un très grand réalisme.

Notre modèle bioclimatique est assez générique dans sa conception. On peut donc envisager l'extrapolation de ses résultats à tous les milieux méditerranéens subissant des contraintes hydriques du même ordre, et plus généralement à tous les milieux où le bilan hydrique constitue le principal facteur limitant. Il est par exemple probable que l'extrapolation de notre modèle donne des bons résultats globalement dans la Provence cristalline, avec quelques nuances pour les variables liées au sol (pas de milieux karstiques profonds), et en adaptant les directions des variables géographiques au contexte local. Le turn-over de la flore doit y être identique. La typologie des stations forestières de cette région (Ladier et al., 1996) montre que les facteurs structurant sont exactement les mêmes, autant pour les facteurs globaux que les facteurs locaux. Nous disposons de la base de données de 500 relevés effectués avec le même protocole que sur notre zone d'étude. Il est donc tout à fait envisageable de reproduire sur ces données notre chaîne de traitement statistique. La flore y est assez différente à cause de l'acidité des substrats, mais elle comporte de nombreuses espèces communes avec la Provence calcaire qui permettraient de faire le lien. Ce travail est envisagé dans un avenir proche. Il permettra de vérifier la robustesse de notre approche et l'extrapolabilité du concept.

Le fait que d'autres facteurs comme le pH ou la richesse trophique du sol puissent avoir une influence forte sur la composition floristique n'enlève rien par ailleurs à la possibilité d'aborder l'impact du bilan hydrique avec la même méthode. Notre approche de modélisation des coordonnées des placettes sur un ou plusieurs axes issus d'une analyse multidimensionnelle et liés au bilan hydrique est réalisable même en présence d'axes indépendants liés à d'autres facteurs structurants, qui de leur côté risquent d'être stables ou d'évoluer plus lentement. Se pose alors simplement le problème de l'interaction entre le bilan hydrique et les autres facteurs, qui peut être forte (Gégout et al., 2005; Gégout et al., 2003)

Les connaissances acquises sur l'écologie générale du pin d'Alep doivent maintenant être confrontées avec les apports de l'écophysiologie, qui analyse très en détail le fonctionnement intime de la plante. Plusieurs projets en cours ou en démarrage communs entre notre équipe et des groupes de recherche d'autres organismes vont permettre de faire ce lien.

Le suivi que nous effectuons depuis 2001 sur nos placettes permanentes, et plus en détail depuis la canicule de 2003, vont aussi apporter des éléments déterminants dans la compréhension des relations entre la croissance et la survie du pin d'Alep, le climat et le bilan hydrique local. Nous pourrions notamment intégrer dans la simulation des effets du climat futur les effets directs, différés et cumulatifs des canicules et sécheresses extrêmes. Certains résultats sont déjà acquis et en cours de publication.

Sur le plan dendroécologique, notre base de données n'a pas encore été entièrement exploitée sur la Sainte-Baume. Nous avons en effet 3 classes de bilan hydrique stationnel à plusieurs niveaux d'altitude des placettes de pin d'Alep et pin sylvestre. Seule la différence à un niveau et pour le pin d'Alep a pour l'instant été exploré à fond, et présenté dans cette thèse. Les analyses pour les autres niveaux ont été effectuées mais pas interprétées. De plus, nous disposons pour ces sites de mesures séparées des largeurs du bois initial et du bois final des cernes, ainsi que de mesures de la densité du bois pour chaque partie de ces cernes et des moyennes sur l'ensemble du cerne. Ces données ont aussi fait l'objet d'analyses approfondies qui restent à interpréter. Ces interprétations nous permettront d'aller encore plus loin dans la compréhension des relations entre le climat, le bilan hydrique et la croissance du pin d'Alep mais aussi du pin sylvestre. Par ailleurs, la comparaison entre pin d'Alep et pin sylvestre devrait être très riche en enseignements, et donner une image améliorée de ce que pourrait être les forêts du futur et leur évolution.

Nous avons montré au cours de ce travail qu'il y avait sans doute une adaptation génétique du pin d'Alep au gradient climatique sur la Sainte-Baume, donc sur une distance très courte. Le même constat a été réalisé sur le pin sylvestre. Il serait important à l'aide d'analyses génétiques de tester cette hypothèse car elle a une grande importance pratique. Dans la perspective du changement climatique, sauver les écotypes méditerranéens d'espèces plus continentales et montagnardes comme le pin sylvestre pourrait s'avérer déterminant pour leur utilisation plus au nord dans le futur, directement ou pour introduire des gènes de résistance à la sécheresse et la chaleur dans les provenances locales. La démarche est d'ailleurs générique et ne concerne pas que la zone méditerranéenne. Si des différences pouvaient être mises en évidence entre provenances de basse et haute altitude dans notre transect, on peut imaginer que des différences pourraient aussi être apparues entre arbres de différentes générations à altitude constante, les jeunes ayant été sélectionnés dès le départ pour leur résistance à des stress hydriques beaucoup plus élevés que leurs aînés au même âge. Il serait ainsi envisageable d'évaluer la vitesse potentielle d'adaptation d'une espèce forestière au changement climatique, sachant que les transports de pollens à longue distance chez les pins conduisent à une relative homogénéité des pools génétiques à l'échelle spatiale considérée.



# HISTORIQUE ET CONTEXTE DE CETTE THESE

## 1 - Contexte initial des travaux

Les travaux qui ont conduit à la réalisation de cette thèse ont été engagés à l'origine à la demande du Ministère de l'Agriculture, dans le cadre du programme national de typologie des stations forestières. Ce programme d'appui technique était né dans les années 70 du besoin de rendre la gestion forestière plus performante, plus durable et plus proche de la nature: elle devait mieux prendre en compte des potentialités des sites, afin d'éviter les introductions d'espèces dans des conditions qui ne leur convenaient pas à long terme et de favoriser dans les mélanges et les régénérations celles qui étaient les plus adaptées localement. Les besoins se faisaient sentir à des échelles assez fines, de un à quelques hectares, pour être opérationnelles dans la gestion quotidienne des forestiers de terrain. Différents outils et programmes avaient été imaginés pour répondre à cette demande :

- catalogues de stations forestières, décrivant les principaux types de milieux sur des petites régions naturelles ou des grands massifs forestiers, sans toujours d'ailleurs faire le rapprochement entre ces types et les potentialités forestières ;
- études autécologiques qui cherchaient à comprendre les relations entre les conditions stationnelles et la productivité des essences, prises une par une, sur des régions généralement plus vastes ;
- relations stations-production, un compromis entre les deux approches précédentes pour mettre en relation des types de stations forestières et la productivité des essences ;
- et choix dans chaque région de correspondants devenus spécialistes et référents dans ces domaines, à la suite d'une formation lourde sur plusieurs années.

La région méditerranéenne française n'avait pas échappé à la règle. Mais si elle avait pris de l'avance sur les études autécologiques, le Cemagref répondant à la forte demande des reboiseurs incités aux plantations par des aides européennes, elle avait pris un retard certain dans le domaine des catalogues de stations forestières. En 1994, alors que plus de 60% de la forêt française étaient couverts par des typologies de stations forestières, la zone méditerranéenne en affichait moins de 25%, et la région PACA moins de 15%. A cette époque, le besoin s'était aussi fait sentir de réaliser des synthèses régionales de toutes les études effectuées dans le cadre du programme national, et une évaluation de cette politique publique dans son ensemble. Il semblait que les outils mis en place n'étaient pas tous utilisés ni même connus, et n'étaient pas toujours opérationnels. C'est ainsi qu'en 1994, un programme de travail fut arrêté pour la région PACA : l'Office National des Forêts devait réaliser des études stationnelles pour les principales zones forestières de montagne, le CRPF PACA la typologie des zones agricoles abandonnées ou à potentielle vocation forestières, et le Cemagref d'Aix en Provence fut chargé de la synthèse des catalogues existants de stations forestières méditerranéennes et d'en tenter la généralisation.

Commencée début 1995 juste avant mon arrivée au Cemagref, cette synthèse en zone méditerranéenne s'est avérée irréalisable : les facteurs structurant les catalogues étaient très variables en fonction de la configuration de chaque zone concernée et de l'expérience du chargé d'étude. La synthèse directe des études autécologiques n'était pas plus possible pour des raisons similaires, et parce que chaque essence n'était présente que sur une partie restreinte de la région méditerranéenne française, particulièrement les essences introduites en reboisement. Si aucune synthèse opérationnelle n'était possible sous les formes classiques, il ressortait cependant de l'ensemble de ces études une constante très claire : les principaux groupes de variables structurantes s'interprétaient tous en termes de bilan hydrique. La température intervenait aussi le plus souvent, mais de façon nuancée en fonction de la taille de la zone étudiée, et à partir de variables simples.

## 2 - La phase de conception pour l'appui technique

C'est de cette constatation qu'est née l'idée qu'il serait possible de décrire les potentialités forestières méditerranéennes et l'organisation de la flore associée à partir d'un nombre restreint de paramètres, sous une forme synthétique qui s'affranchirait des contraintes et limites des méthodes classiques, typologies comme autécologies.

- Une pré-étude exploratoire fut réalisée en 1995-1996. Quelques années auparavant, lors de la réalisation du catalogue des stations du massif de Sainte-Victoire près d'Aix-en-Provence (Bouches du Rhône), des groupes floristiques avaient été créés à partir de l'inventaire des placettes par une combinaison d'analyses statistiques classiques en phytoécologie: AFC, CAH (Ladier et al., 1994). Constatant l'alignement de ces groupes suivant l'axe principal de l'AFC qui semblait très lié au bilan hydrique, nous leur avons attribué un indice correspondant à leur barycentre sur cet axe. Nous avons réalisés en 1995, pour une centaine de nouvelles placettes situées autour du massif de Sainte-Victoire, des relevés floristiques et notés les paramètres du milieu. Pour chaque placette, l'indice floristique était calculé à partir des groupes floristiques observés. A l'aide de quelques variables simples (altitude, exposition, roche mère, petite région naturelle), il nous a été possible de prédire correctement ( $r^2 = 0.64$ ) cet indice floristique, ainsi que la potentialité forestière du site concerné à l'aide des indications du catalogue des stations (Vennetier et al., 1996). Les bases de la méthode étaient posées. Il restait à la développer, ce qui fut réalisé en plusieurs étapes, avec de nombreux tâtonnements méthodologiques et en testant plusieurs approches statistiques.

- La deuxième phase des travaux (1996-97) a poursuivi la démarche de la pré-étude, utilisant les groupes floristiques comme indicateurs, et multipliant les relevés (215). Elle a débouché en 1997 sur un outil d'évaluation des potentialités forestières par l'analyse des principaux facteurs abiotiques du milieu naturel (Vennetier et al., 1997). Cette démarche analytique était déjà performante à l'échelle régionale de la Provence calcaire, bien que basée sur des méthodes statistiques extrêmement simples. Mais elle avait mis en évidence quelques faiblesses dans le plan d'échantillonnage, difficile à équilibrer en raison du croisement nécessaire de nombreux facteurs, et encore plus difficile à compléter en raison de la rareté des sites forestiers peu perturbés par des activités humaines récentes ou des incendies. Il lui manquait également la possibilité de cartographie sur des grandes surfaces pour une généralisation. Cette deuxième phase avait intégré le pin d'Alep comme un outil complémentaire, apportant des informations sur la capacité des arbres à utiliser des ressources profondes, parfois inaccessibles aux plantes de plus petites dimensions et moins longévives (Brochiero et al., 1999). Cette étude du pin d'Alep avait suscité un immense intérêt auprès des forestiers publics et privés de toute la région méditerranéenne française. Mais elle avait révélé des corrélations fortes entre pluies, températures et altitude dans l'ouest de la Provence, qui brouillaient les cartes. Elle avait aussi montré que le modèle de croissance en hauteur du pin d'Alep ne pouvait être compris qu'en intégrant le rôle, très important, du changement climatique (Vennetier et al., 1998). Il était nécessaire pour cette espèce d'élargir la zone d'étude.

- la troisième phase (1998-2000) a équilibré et complété le plan d'échantillonnage à l'aide de nombreuses placettes supplémentaires: 110 pour l'évaluation des potentialités forestières sur la zone d'étude initiale, 275 pour l'étude du pin d'Alep sur l'ensemble de la France méditerranéenne. Elle a simplifié le calcul des indices floristiques en prenant en compte directement les plantes individuellement et non les groupes floristiques, et parallèlement testé et mis en œuvre des méthodes de modélisation beaucoup plus performantes (régression PLS, arbres de décision). C'est au cours de ces travaux qu'a été mis au point, en appui à une nouvelle commande du Ministère de l'Agriculture cofinancée par la région PACA, le mode de cartographie des potentialités forestières à l'échelle régionale. Plusieurs allers-retours avec des gestionnaires forestiers, qui après avoir testé la méthode sur le terrain ont apporté des critiques très constructives, ont permis l'optimisation d'un modèle bioclimatique et sa validation définitive. Un rapport final a fait le bilan des 6 années de travaux sur les potentialités forestières méditerranéennes et leur cartographie (Vennetier et al., 2001). Simultanément, l'étude du pin d'Alep était complétée sur toute la zone méditerranéenne française, confirmant l'essentiel de ce qui avait été pressenti sur la Provence calcaire, mais y apportant un

éclairage nouveau sur le rôle du climat et sur les limites bioclimatiques de l'espèce (Rathgebber et al., 2004; Ripert et al., 2001). Grâce à la très large partie commune du plan d'échantillonnage, il était aussi possible de faire un lien entre le modèle basé sur l'ensemble de la flore et la productivité du pin d'Alep. Cet exemple encourageant nous a conduits à refaire la démarche avec les 15 essences dont le Cemagref avait réalisé une étude autécologique en région méditerranéenne. Ce couplage a débouché sur un outil très synthétique permettant, à l'aide des indices calculés par le modèle bioclimatique, d'évaluer l'adaptation à un site et la productivité des principales essences indépendamment de l'état de dégradation ou d'évolution du milieu.

Des articles dans les revues techniques (Ripert et al., 2005b; Vennetier et al., 2003) et des contributions orales à des colloques ont présenté et vulgarisé les bases et les enseignements essentiels de ces travaux. Des outils opérationnels en ont dérivé : formation à l'intention des praticiens, journées de restitution sur le terrain, distribution d'un guide méthodologique (Ripert et al., 2002a). Une synthèse générale en a été tirée sous forme d'ouvrage de référence, le chapitre 2 du Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français : "Evaluation des potentialités forestières" (Ripert et al., 2002b) distribué à tous les acteurs forestiers publics et privés et aux collectivités des régions concernées.

### **3 - Valorisation scientifique et évolution du projet de thèse**

L'étude aurait pu en rester là, elle avait atteint ses objectifs. Mais elle m'avait amené à pousser assez loin les analyses statistiques et méthodologiques. Il me restait donc un défi à relever : transformer scientifiquement l'essai technique, en valorisant sous forme de thèse le travail qui avait été réalisé pour assurer la fiabilité des résultats et leur validation. Plus qu'une simple mise en forme, ce travail commencé en 2001 a nécessité une grosse bibliographie, la reprise de l'ensemble des calculs avec des méthodes et logiciels qui évoluent sans cesse, la simplification de la démarche et sa clarification, de nouveaux développements destinés à suivre l'évolution très rapide de l'état de l'art, notamment en termes de modélisation et de statistiques. La rapide montée en puissance du changement climatique dans les questions scientifiques et sociétales m'a entraîné à m'investir fortement dans ce domaine, à travers plusieurs projets de longue durée à partir de 1998 : impact à long terme du changement global sur la productivité forestière et les limites bioclimatiques, particulièrement sur le pin d'Alep et le pin sylvestre (Vennetier et al., 2006a; Vennetier et al., 2006b; Vennetier et al., 2005b; Vennetier et al., 2005c; Vila et al., 2003; Vila et al., 2007), impact de la canicule 2003 sur la santé et la croissance de la forêt (Thabeet et al., 2006; Vennetier et al., 2007b; Vennetier et al., 2005a; Vennetier et al., 2007c), et plus récemment le projet REFORME pour le programme Gestion et Impact du Changement Climatique GICC, toujours sur l'impact du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers méditerranéens (Guiot et al., 2007a). Cela a ouvert de nouvelles perspectives pour le modèle, qui n'était pas initialement destiné à traiter de ce sujet, mais s'est avéré un outil très pertinent et original dans ce domaine. Valoriser ces perspectives a demandé un nouveau travail d'adaptation du modèle et de nouveaux calculs, bousculant le plan du projet initial de la thèse.

Toutes ces raisons, ajoutées au fait que la thèse a été conduite en parallèle et en empiétant peu sur un travail à temps plein, explique qu'il m'a fallu 6 ans pour la finaliser, 12 ans après avoir posé les bases de la méthode.





## BIBLIOGRAPHIE

*Pour des questions de gestion de documents initialement séparés, et par manque de temps pour les regrouper informatiquement, la bibliographie est coupée en deux ensembles, groupant respectivement les parties 1 et 2 de la thèse, puis les parties 3 et 4 (+ annexes).*

### **PARTIES 1 et 2**

Adler P.B. ; Lauenroth W.K. (2003) The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, vol. 6, n° 8, p. 749-756.

Amato S. ; Vinzi V.E. (2003) Bootstrap-based Q<sup>2</sup>kh for the selection of components and variables in PLS regression. *Chemometrics and intelligent Laboratory Systems*, vol. 68, p. 5-16.

Andréassian V. ; Lavabre J. ; Laroussinie O. (2000) *Eaux et forêts. La forêt un outil de gestion des eaux ?*, Cemagref éditions, ECOFOR, Paris, 116 p.

Archaux F. ; Berges L. ; Chevalier R. (2007) Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones?

. *Plant Ecology* ;, n° 188, p. 179-190.

Archaux F. ; Gosselin F. ; Berges L. ; Chevalier R. (2006) Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, vol. 17, p. 299-306.

Arora V.K. ; Boer G.J. (2006) Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model. *Earth Interactions*, vol. 10.

Ascensio E. (1983) *Aspects climatologiques des départements de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Ministère des Transports, direction de la météorologie, BOULOGNE-BILLAN COURT, 89 p.

Aschmann H. (1973) Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystem. In: *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, (eds di Castri F. ; Mooney H.A.), Springer-Verlag, Berlin, p. 11-19.

Backer T.R. ; Phillips O.L. ; Malhy Y. ; Almeida S. ; Arroyo L. ; A. D.F. ; Erwin T. ; Higuchi N. ; T.J. K. ; S.G. L. ; Al. E. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical transactions: biological sciences*, vol. 359, n° 1443, p. 353-365.

Badeau V. ; Dupouey J.-L. ; Cluzeau C. ; Drapier J. ; Le Bas C. (2004) *Projet CARBOFOR. Tâche D1 : Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises* INRA, Inventaire forestier national, Nancy, 49 p.

Badeau V. ; Dupouey J.L. ; Becker M. ; Picard J.F. (1995) Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L in northeastern France. A comparison between high and low density stands. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, vol. 16, n° 5, p. 571-583.

Bagnouls F. ; Gaussen H. (1953) Saison sèche et indice xéothermique. *Doc. Cartes Product. Végét., Série Généralités*, vol. 3, n° 1, p. 1-47+ carte.

Bakkenes M. ; Alkemade J.R.M. ; Ihle F. ; Leemans R. ; Latour J.B. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, vol. 8, n° 4, p. 390-407.

Barbéro M. ; Loisel R. ; Quezel P. (1992) Biogeography, ecology and history of mediterranean *Quercus ilex* L. ecosystems. *Vegetatio*, n° 99-100, p. 19-34.

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.

- Becker M. (1989) The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the vosges-mountains of Northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, n° 19, p. 1110-1117.
- Becker M. ; 93–124. A.S.F. (1979) Une étude phyto-écologique sur les plateaux calcaires du Nord-Est (Massif de Haye, 54). Utilisation de l'AFC dans la typologie des stations. Relations avec la productivité et la qualité du hêtre et du chêne. *Annals of Forest Sciences*, n° 36 (1979) 93–124.  
, p. 93–124.
- Becker M. ; Bert G.D. ; Bouchon J. ; Picard J.F. ; Ulrich E. (1994) Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du 19e siècle. *Revue Forestière Française*, vol. XLVI, n° 4, p. 335-341.
- Berges L. ; Dupouey J.L. ; Franc A. (2000) Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees-Structure and Function*, vol. 14, n° 7, p. 398-408.
- Berges L. ; Gegout J.C. ; Franc A. (2006) Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 1, p. 31-42.
- Bigler C. ; Bräker O.U. ; Bugman H. ; Dobbertin M. ; Rigling A. (2006) Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, vol. 9, p. 330-343.
- Blondel J. ; Aronson J. (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford, 328 p.
- Bobbink R. ; Hornung M. ; Roelofs J.G.M. (1998) The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, vol. 86, p. 717-738.
- Boisseau B. ; Nouals D. ; Ripert C. (1992a) *Guide technique du forestier méditerranéen français. Chapitre 2 : stations forestières*. Cemagref Editions, Antony, 42 p.
- Boisseau B. ; Nouals D. ; Ripert C. (1992b) *Stations forestières. Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français, Chapitre 2*. Cemagref, Aix en Provence, 46 p.
- Bonin G. ; Romane F. (1996) Chêne vert et chêne pubescent. Histoire, principaux groupements, situation actuelle *Forêt méditerranéenne*, vol. XVII, n° 3, p. 119-128.
- Bontemps J.D. (2006) *Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (Fagus sylvatica L.) et le chêne sessile (Quercus petraea Liebl.) dans la moitié nord de la France au cours du XXe siècle*. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Agro Paris Tech, Nancy, 463 p.
- Botkin D.B. ; Saxe H. ; Araujo M.B. ; Betts R. ; Bradshaw R.H.W. ; Cedhagen T. ; Chesson P. ; Dawson T.P. ; Etterson J.R. ; Faith D.P. ; Ferrier S. ; Guisan A. ; Hansen A.S. ; Hilbert D.W. ; Loehle C. ; Margules C. ; New M. ; Sobel M.J. ; Stockwell D.R.B. (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience*, vol. 57, n° 3, p. 227-236.
- Bottner P. (1982) Evolutions des sols et conditions bioclimatiques méditerranéennes. *Ecologia mediterranea*, n° VIII, p. 115-134.
- Braun-Blanquet J. (1952) *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. CNRS, Montpellier, 297 p.
- Breshears D.D. ; Cobb N.S. ; Rich P. ; Price K.P. ; Allen C.D. ; Balice R.G. ; Romme W.H. ; Kastens J.H. ; Floyd M.L. ; Belnap J. ; Anderson J.J. ; Myers O.B. ; Meyer C.W. (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, vol. 102, n° 42, p. 15144-15148.
- Briffa K.R. (2000) Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews*, vol. 19, n° 1-5, p. 87-105.

- Brisse H. ; De Ruffray P. ; Grandjouan G. ; Hoff M. (1996) La banque de données phytosociologiques "SOPHY". I. Etalonnage des plantes indicatrices. II. Classification socio-écologique des relevés. *Ann. di Bot.*, vol. LIII, Proceedings of the 4th International workshop "European vegetation survey" 1995, Roma, Italy (with english version). p. 177-223.
- Butzer K.W. (2005) Environmental history in the Mediterranean world: cross-disciplinary investigation of cause-and-effect for degradation and soil erosion. *Journal of Archaeological Science*, vol. 32, n° 12, p. 1773-1800.
- C.N.R.S. (1986) Carte climatique détaillée de la France, feuilles de Nice, Marseille, Gap, Valence. Recherches cartographiques appliquées au climat et à l'hydrologie. éditions OPHRYS, Gap.
- Canadell J. ; Jackson R.B. ; Ehleringer J.R. ; Mooney H.A. ; Sala O.E. ; Schulze E.D. (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, vol. 108, n° 4, p. 583-595.
- Cary G.J. ; Keane R.E. ; Gardner R.H. ; Lavorel S. ; Flannigan M.D. ; Davies I.D. ; Li C. ; Lenihan J.M. ; Rupp T.S. ; Mouillot F. (2006) Comparison of the sensitivity of landscape-fire-succession models to variation in terrain, fuel pattern, climate and weather. *Landscape Ecology*, vol. 21, n° 1, p. 121-137.
- Chase J.M. ; Leibold M.A. (2003) *Ecological Niches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chuine I. ; Beaubien E.G. (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, vol. 4, n° 5, p. 500-510.
- Ciais P. ; Reichstein M. ; Viovy N. ; Granier A. ; Ogee J. ; Allard V. ; Aubinet M. ; Buchmann N. ; Bernhofer C. ; Carrara A. ; Chevallier F. ; De Noblet N. ; Friend A.D. ; Friedlingstein P. ; Grunwald T. ; Heinesch B. ; Keronen P. ; Knohl A. ; Krinner G. ; Loustau D. ; Manca G. ; Matteucci G. ; Miglietta F. ; Ourcival J.M. ; Papale D. ; Pilegaard K. ; Rambal S. ; Seufert G. ; Soussana J.F. ; Sanz M.J. ; Schulze E.D. ; Vesala T. ; Valentini R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, vol. 437, n° 7058, p. 529-533.
- Clark J.S. (1998) Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, vol. 152, n° 2, p. 204-224.
- Clark J.S. ; Silman M. ; Kern R. ; Macklin E. ; Hillerislambers J. (1999) Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *ECOLOGY*, vol. 80, n° 5, p. 1475-1494.
- Cnrs (1986) Carte climatique détaillée de la France, feuilles de Nice, Marseille, Gap, Valence. Recherches cartographiques appliquées au climat et à l'hydrologie. éditions OPHRYS, Gap.
- Cochard H. ; Lemoine D. ; Dreyer E. (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell and Environment*, vol. 22, n° 1, p. 101-108.
- Combes B. ; Desplanques A. (1970) Contribution à l'étude pédologique des sols incendiés. *Annales de la faculté des sciences de Marseille*, vol. XLIII, n° 3, p. 215-220.
- Cook E.R. ; Bird T. ; Peterson M. ; Barbetti ; Buckley M. ; D'arrigo B.R. ; Francey R. ; Tans P. (1991) Climatic change in Tasmania inferred from a 1089-year tree-ring chronology of Huon Pine. *Science*, n° 253, p. 1266-1268.
- Cook E.R. ; Buckley B.M. ; Palmer J.G. ; Fenwick P. ; Peterson M.J. ; Boswijk G. ; Fowler A. (2006) Millennia-long tree-ring records from Tasmania and New Zealand: a basis for modelling climate variability and forcing, past, present and future. *Journal of Quaternary Science*, vol. 21, n° 7, p. 689-699.
- Cosandey C. ; Lavabre J. ; Martin C. ; Mathys N. (2002) Conséquences de la forêt méditerranéenne sur les écoulements de crue, synthèse des recherches menées en France. *Houille blanche*, n° 3, p. 38-42.
- Cosgrove B.A. ; Barron E.J. ; Pollard D. (2002) A simple interactive vegetation model coupled to the GENESIS GCM. *Global and Planetary Change*, vol. 32, n° 2-3, p. 253-278.

Coutagne (1935) Le déficit d'écoulement et l'évaporation réelle. Mesure et interprétation dans les conditions naturelles. *La Météorologie*, n° 4, p. 379-401.

Cramer R.D.I. ; Bunce J.D. ; Paterson D.E. ; Frank I.E. (1988) Crossvalidation, bootstrapping, and partial least square compared with multiple regression in conventional QSAR studies. *Quantitative Structure-Activity Relationships*, n° 7, p. 18-25.

Cramer W. ; Kicklighter D.W. ; Bondeau A. ; Moore B. ; Churkina C. ; Nemry B. ; Ruimy A. ; Schloss A.L. (1999) Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology*, vol. 5, p. 1-15.

Croisé L. ; Ulrich E. ; Duplat P. ; Jacquet O. (2002) *Deux approches indépendantes pour l'estimation et la cartographie des dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier sur le territoire français*. ONF, Département R&D, Fontainebleau, 102 p.

D'arrigo R.D. ; Buckley B.M. ; Cook E.R. ; Wagner W.S. (1996) Temperature-sensitive tree-ring width chronologies of pink pine (*Halocarpus biformis*) from Stewart Island, New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 119, n° 3-4, p. 293-300.

Daget P. (1977) Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, n° 34 p. 1-20.

Dan L. ; Ji J. ; Li Y. (2005) Climatic and biological simulations in a two-way coupled atmosphere-biosphere model (CABM). *Global and Planetary Change*, vol. 47, n° 2-4, p. 153-169.

De Castro M. ; Gallardo C. ; Calabria S. (2004) Regional IPCC projections until 2100 in the Mediterranean area. In: *Environmental Challenges in the Mediterranean 2000-2050*, (ed Marquina A.), vol. 37, Kluwer Academic Publ, Dordrecht, p. 75-90.

De Ruffray P. ; Brisse H. ; Grandjouan G. ; Hoff M. (1989) "SOPHY", une banque de données phytosociologiques ; son intérêt pour la Conservation de la nature. In: *Plantes sauvages et menacées de France : bilan et protection*, BRG, Paris, Brest, 8-10 octobre 1987, p. 129-150.

Delacourt P. ; Delacourt H. (1987) *Long-term Forest Dynamics of the Temperate Zone*. Springer, New York.

Département Santé Des Forêts (2003-2007) Plusieurs rapports (actualisation permanente) sur l'état de santé des forêts après la canicule de 2003 peuvent être trouvés sur le site WEB du département santé des forêts du Ministère de l'Agriculture.

[http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets\\_r314.html](http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets_r314.html).

Devaux J.P. ; Le Bourhis M. (1978) La limite septentrionale du pin d'Alep en France. Etude dendroclimatique de l'impact des froids exceptionnels. *Biologie Ecologie méditerranéenne*, vol. V, n° 4 p. 133-158.

Diaz-Maroto I.J. ; Fernandez-Parajes J. ; Vila-Lameiro P. (2006) Autecology of rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) in Galicia (Spain). *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 2, p. 157-167.

Diaz H.F. ; Beniston M. ; Bradley R.S. (1997) *Climatic change at high elevation sites*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 530 p.

Dupouey J.L. ; Denis J.B. ; Becker M. (1992) A new method of standardization for examining long term trends in tree ring chronologies. *LUNDQUES REPORT*, n° 34, p. 85-88.

Ekardt F.E. ; Heim G. ; Methy M. ; Sauvezon R. (1975) Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance

dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica*, p. 145-156.

Emberger L. (1930) La végétation de la région méditerranéenne : essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. Gen. Bot.*, n° 42, p. 641-662, 705-721.

Emberger L. (1955) Une classification biogéographique des climats. *Rec Trav Lab Géol Bot Zool Fac Sci (Montpellier)*, n° 7, p. 1-47.

- Escofier B. ; Pages J. (1994) Multiple Factor analysis. *Computational statistics and data analysis*, n° 18, p. 121-140.
- Escofier B. ; Pages J. (1998) *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. 3ème édition.*, DUNOD, Paris, 286 p.
- Fischer A. (1998) Floristical Changes in Central European Forest Ecosystems during the Past Decades as an Expression of Changing Site Conditions. In: *International Seminar "Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe"*, (eds Karjaleinen T. ; Spiecker H., et al.), vol. 27, EFI & ECOFOR, 14-16 mai 1998, Nancy - France, p. 53-64.
- Franklin J. (1998) Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, n° 5, p. 733-748.
- Franklin J. (2002) Enhancing a regional vegetation map with predictive models of dominant plant species in chaparral. *Applied Vegetation Science*, vol. 5, n° 1, p. 135-146.
- Fritts H.C. (1976) *Tree ring and climate*. Academic Press, New York,, 567 p.
- Gachet S. ; Vela E. ; Taton T. (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, n° 4, p. 1023-1034.
- Gaucherel C. ; Guiot J. ; Misson L. (2007) Potential distribution area of French Mediterranean forests in the 21st century. *Global Ecology and Biogeography (submitted)*.
- Gégout J.-C. ; Coudun C. ; Bailly G. ; Jabiol B. (2005) EcoPlant: a forest sites database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of Vegetation Science*, n° 16, p. 257-260.
- Gégout J.C. ; Herve J.C. ; Houllier F. ; Pierrat J.C. (2003) Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, vol. 14, n° 1, p. 55-62.
- Gessler P.E. ; Moore I.D. ; Mckenzie N.J. ; Ryan P.J. (1995) Soil-landscape modelling and spatial prediction of soil attributes. *International Journal of GIS*, vol. 9, n° 4, p. 421-432.
- Giec I.-. (2001) Climate Change 2001, The Scientific Basis, Contribution of Working Group 1 to the First Assessment Request of the Intergovernmental Panel on Climate Change, in Houghton, J.T. et al. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, U.K. and New York, N.Y., U.S.A. 881 pp. In: *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*.
- Good P. (1994) *Permutation tests*. Springer-Verlag, New-York, 228 p.
- Greenacre M. (1984) *Theory and applications of Correspondence Analysis*. Academic Press, London, 364 p.
- Guiot J. (1991) *Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology*. J. Guiot & L. Labeyrie éd., Marseille, 253 p.
- Guiot J. ; Guibal F. ; Huc R. ; Misson L. ; Rambal S. ; Ratte J.P. ; Vennetier M. ; Davi H. ; Denelle N. ; Edouard J.L. ; Gaucherel C. ; Hoepffner M. ; Joffre R. ; Makhmara H. ; Mouillot F. ; Ourcival J.M. ; Porté A. ; Prevosto B. ; Thomas A. ; Ripert C. (2007) *Réponse des forêts Méditerranéennes françaises aux changements climatiques. Rapport final. Programme APR GICC 2003*. CNRS (CEREGE, CEFÉ, IMEP), INRA-URFM, Cemagref-EMAX, Médias-France, 57 p.
- Guisan A. ; Edwards T.C. ; Hastie T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, vol. 157, n° 2-3, p. 89-100.
- Guisan A. ; Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, vol. 8, n° 9, p. 993-1009.
- Guyot G. (1997) *Climatologie de l'environnement*. Masson, Paris, 507 p.
- Hallaire M. (1954) L'évapotranspiration réelle. Mesure et interprétation dans les conditions naturelles. *La Météorologie*, n° 4, p. 379-401.

Hampe A. (2004) Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 13, n° 5, p. 469-471.

Hansen A.J. ; Neilson R.R. ; Dale V.H. ; Flather C.H. ; Iverson L.R. ; Currie D.J. ; Shafer S. ; Cook R. ; Bartlein P.J. (2001) Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes. *Bioscience*, vol. 51, n° 9, p. 765-779.

Heikkinen R.K. ; Luoto M. ; Araujo M.B. ; Virkkala R. ; Thuiller W. ; Sykes M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, vol. 30, n° 6, p. 751-777.

Heywood V.H. (1995) The mediterranean flora in the context of world biodiversity. *Ecologia mediterranea*, n° XXI, p. 11-18.

Higgins S.I. ; Richardson D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. *American Naturalist*, vol. 153, n° 5, p. 464-475.

Hirzel A.H. ; Le Lay G. ; Helfer V. ; Randin C. ; Guisan A. (2006) Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, vol. 199, n° 2, p. 142-152.

Icp-Forests (1997) *Forest condition in Europe - 1997 executive report. International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forest*. Centre for Forestry and Forest Products, UN-ECE/FAO and EC, Geneva and Brussels, 41 p.

Ipc (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller éd., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 p.

Jolly W.M. ; Dobbertin M. ; Zimmermann N.E. ; Reichstein M. (2005) Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophysical Research Letters*, vol. 32, n° 18.

Jump A.S. ; Hunt J.M. ; Martinez-Izquierdo J.A. ; Penuelas J. (2006) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, vol. 15, n° 11, p. 3469-3480.

Jump A.S. ; Penuelas J. (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, vol. 8, n° 9, p. 1010-1020.

Keller T. ; Tessier L. (1997) Climatic effect of atmospheric CO<sub>2</sub> doubling on radial tree-growth in southeastern France. *J. Biogeogr.*, n° 24, p. 857-864.

Ladier J. ; Ripert C. (1996) *Les stations forestières de la Provence cristalline (cap Sicié, îles d'Hyères, Maures, Tanneron)*. 107 p.

Lagacherie P. ; Legros J.P. ; Burrough P.A. (1995) A Soil Survey Procedure Using the Knowledge of Soil Pattern Established on a Previously Mapped Reference Area. *Geoderma*, vol. 65, n° 3-4, p. 283-301.

Lamarche V.C.J. ; Graybill D.A. ; Fritts H.C. ; Rose M.R. (1984) increasing atmospheric carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, n° 225, p. 1019-1021.

Lavabre J. ; Boennec J.M. ; Cernesson F. (1993) Bassin versant de recherche du Réal Collobrier (France méditerranéenne), interception de la pluie par la Canopée, premiers résultats après 6 mois d'expérimentation. *Publication de l'Association internationale de climatologie*, vol. 6, p. 613-622.

Lavabre J. ; Marc V. (1997) *Bassin versant de recherche du Réal Collobrier, le rôle de la couverture forestière dans la lutte contre la désertification de la zone méditerranéenne, incidence de la couverture forestière sur les eaux de pluie : aspects quantitatif et qualitatif, rapport d'activité 1995-1996*. 64 p.

Le Houerou H.N. (2000) Restoration and rehabilitation of arid and semiarid Mediterranean ecosystems in North Africa and west Asia: A review. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, vol. 14, n° 1, p. 3-14.

Le Houerou H.N. (2005a) *Atlas de la répartition de 250 espèces-clés dans le bassin méditerranéen*. Le Houerou éd., Montpellier, 220 p.

Le Houerou H.N. (2005b) *Atlas des diagrammes climatiques des tations de la zone isoclimatique méditerranéennes*. Le Houerou éd., Montpellier, 220 p.

Le Houerou H.N. (2005c) *The Isoclimatic Mediterranean Biomes: Bioclimatology, Diversity and Phytogeography. Vol. 1 & 2*. Le Houerou éd., Montpellier, 365+400 p.

Le Houérou H.N. (1992) Relations entre la variabilité des précipitations et celles des productions primaire et secondaire en zone arides. In: *L'aridité, une contrainte au développement*, (eds Le Floch E. ; Gouzis A., et al.), ORSTOM, Paris, p. 197-220.

Leibold M.A. ; Holyoak M. ; Mouquet N. ; Amarasekare P. ; Chase J.M. ; Hoopes M.F. ; Holt R.D. ; Shurin J.B. ; Law R. ; Tilman D. ; Loreau M. ; Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, vol. 7, n° 7, p. 601-613.

Liang E.Y. ; Liu X.H. ; Yuan Y.J. ; Qin N.S. ; Fang X.Q. ; Huang L. ; Zhu H.F. ; Wang L. ; Shao X.M. (2006) The 1920S drought recorded by tree rings and historical documents in the semi-arid and arid areas of Northern China. *Climatic Change*, vol. 79, n° 3-4, p. 403-432.

Liang E.Y. ; Shao X.M. ; Kong Z.C. ; Lin J.X. (2003) The extreme drought in the 1920s and its effect on tree growth deduced from tree ring analysis: a case study in North China. *Annals of Forest Science*, vol. 60, n° 2, p. 145-152.

Loustau D. ; Bosc A. ; Colin A. ; Ogee J. ; Davi H. ; Francois C. ; Dufrene E. ; Deque M. ; Cloppet E. ; Arrouays D. ; Le Bas C. ; Saby N. ; Pignard G. ; Hamza N. ; Granier A. ; Breda N. ; Ciais P. ; Viovy N. ; Delage F. (2005) Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology*, vol. 25, n° 7, p. 813-823.

Maestre F.T. ; Cortina J. ; Bautista S. ; Bellot J. (2003) Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management*, vol. 176, n° 1-3, p. 147-160.

Malcolm J.R. ; Liu C.R. ; Neilson R.P. ; Hansen L. ; Hannah L. (2006) Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, vol. 20, n° 2, p. 538-548.

Marquina E.D. (2002) Environmental Challenges in the Mediterranean 2000-2050. In: *Nato Advanced Reasearch Workshop on Environmental Challenges in the Mediterranean*, (ed Marquina A.), vol. 37, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Madrid, Spain, p. 390.

Martin F. ; Martin C. ; Lavabre J. ; Folton N. (2004) Fonctionnement hydrologique des bassins versants de roches métamorphiques: exemple du bassin versant des Maurets (massif des Maures, Var, France). *Etudes de géographie physique*, n° XXXI, p. 39-70.

Martinez-Vilalta J. ; Pinol J. ; Beven K. (2002) A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling*, vol. 155, n° 2-3, p. 127-147.

Martinez N. (2002) *Recherche du déteminisme géographique et écologique des attaques du champignon *Crumenuopsis soraria* (Karst.) Groves sur les rameaux de *Pinus halepensis* en région PACA*. Université de Droit, Economie et Sciences D'aix-Marseille Marseille, 43 p.

Médail F. ; Quézel P. (1997) Hot-spots analysis for observation of plant biodiversity in the méditerrananean basin. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, vol. 84, n° 1, p. 112-127.

Médail F. ; Quézel P. (1999) Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology*, vol. 13, n° (6), p. 1510 -1513.

Meehl G.A. ; Tebaldi C. (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, n° 305, (5686), p. 994-997.

- Menzel A. ; Fabian P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, vol. 397, n° 6721, p. 659-659.
- Misson L. (2004) MAIDEN: a model for analyzing ecosystem processes in dendroecology. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 34, n° 4, p. 874-887.
- Misson L. ; Rathgeber C. ; Guiot J. (2004) Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 34, n° 4, p. 888-898.
- Moorcroft P.R. ; Pacala S.W. ; Lewis M.A. (2006) Potential role of natural enemies during tree range expansions following climate change. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 241, n° 3, p. 601-616.
- Morin X. ; Ameglio T. ; Ahas R. ; Kurz-Besson C. ; Lanta V. ; Lebourgeois F. ; Miglietta F. ; Chuine I. (2007) Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, vol. 27, n° 6, p. 817-25.
- Morin X. ; Chuine I. (2005) Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment. *Global Change Biology*, vol. 11, n° 9, p. 1493-1503.
- Mouillot F. ; Rambal S. ; Lavorel S. (2001) A generic process-based SIMulator for mediterranean landscAPes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management*, vol. 147, n° 1, p. 75-97.
- Myers N. ; Mittermeier R.A. ; Mittermeier C.G. ; Da Fonseca G.A.B. ; Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, vol. 403, n° 6772, p. 853-858.
- Nouals D. ; Jappiot M. (1996) *Les stations forestières des plateaux et monts de Vauchuse et des versants sud des montagnes de Lure et du Ventoux*. Cemagref, Aix en Provence, 290 p.
- Nowak R.S. ; Ellsworth D.S. ; Smith S.D. (2004) Functional responses of plants to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, vol. 162, n° 2, p. 253-280.
- Orshan G. ; Le Floc'h E. ; Le Roux A. ; Montenegro G. (1988) Plant phenomorphology as related to summer drought mediterranean type ecosystems. In: *Time scales and water stress ; 5th Int. Conf. on mediterranean ecosystems*, (eds di Castri F. ; Floret C., et al.), I.U.B.S., Paris, p. 111-123.
- Osmond B. ; Badger M. ; Maxwell K. ; Bjorkman O. ; Leegood R. (1997) Too many photons: photorespiration, photoinhibition and photooxidation. *Trends in Plant Science*, vol. 2, n° 4, p. 119-121.
- Ozenda P. (1975) Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. Cartogr. Ecol.*, n° 16, p. 1-32.
- Panini T. ; Amandier L. (1999) *Etude sur les potentialités forestières des terres agricoles délaissées en région Provence-Alpes-côte d'Azur*. CRPF-PACA, Marseille, 91 p.
- Parmesan C. ; Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, vol. 421, n° 6918, p. 37-42.
- Petit R.J. ; Bialozyt R. ; Garnier-Gere P. ; Hampe A. (2004) Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations. *Forest Ecology and Management*, vol. 197, n° 1-3, p. 117-137.
- Petit R.J. ; Hampe A. ; Cheddadi R. (2005) Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon*, vol. 54, n° 4, p. 877-885.
- Phillips O.L. ; Malhy Y. ; Higuchi N. ; Laurance W.F. ; Vargas P.N. ; Vasquez R.M. ; Laurance S.G. ; Ferreira S.V. ; Stern M. ; Brown S. ; Al. E. (1998) changes in carbon balance of tropical forests: evidence from long term plots. *Science*, n° 282, p. 439-442.



Pons A. (1981) The history of the mediterranean shrublands. In: *Ecosystems of the world 11 : mediterranean-type shrublands*, (eds di Castri F. ; Goodall D.W., et al.), Elsevier, Amsterdam, p. 1-52.

R\_Development\_Core\_Team (2004) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing.

Rameau J.-C. ; Mansion D. ; Dumé G. ; Timbal J. ; Lecoïnte A. ; Dupont P. ; Keller R. (1989) *Flore forestière française. Guide écologique illustré, 1, Plaines et Collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.

Rathgeber C. (2002) *Impact des changements climatiques et de l'augmentation du taux de CO2 atmosphérique sur la productivité des écosystèmes forestiers : exemple du pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) en Provence calcaire (France)*. Université d'Aix - Marseille III, FRANCE, Marseille, 312 p.

Rathgeber C. ; Guiot J. ; Roche P. ; Tessier L. (1999) Quercus humilis increase of productivity in the Mediterranean area. *Annals of Forest Science*, vol. 56, n° 3, p. 211-219.

Rathgeber C. ; Nicault A. ; Guiot J. ; Keller T. ; Guibal F. ; Roche P. (2000) Simulated responses of Pinus halepensis forest productivity to climatic change and CO2 increase using a statistical model. *Global and Planetary Change*, vol. 26, n° 4, p. 405-421.

Rathgeber C. ; Nicault A. ; Kaplan J.O. ; Guiot J. (2003) Using a biogeochemistry model in simulating forests productivity responses to climatic change and [CO2] increase: example of Pinus halepensis in Provence (south-east France). *Ecological Modelling*, vol. 166, n° 3, p. 239-255.

Rathgeber C.B.K. ; Misson L. ; Nicault A. ; Guiot J. (2005) Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees-Structure and Function*, vol. 19, n° 2, p. 162-176.

Rebetez M. ; Dobbertin M. (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 79, n° 1-2, p. 1-9.

Richardson D.M. ; Rejmanek M. (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, vol. 10, n° 5-6, p. 321-331.

Ripert C. ; Vennetier M. (2005) Evaluer la potentialité forestière d'un site sans observer la flore, présentation d'une méthode développée en région méditerranéenne calcaire. *Rendez-vous Techniques, ONF*, n° 8, p. 15-22.

Roussel L. (1972) *Photologie forestière*. Masson, Paris, 139 p.

Schar C. ; Vidale P.L. ; Luthi D. ; Frei C. ; Haberli C. ; Liniger M.A. ; Appenzeller C. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, vol. 427, n° 6972, p. 332-336.

Scully P. ; Franklin J. ; Chadwick O.A. ; McArthur D. (2003) Predictive soil mapping: a review. *Progress in Physical Geography*, vol. 27, n° 2, p. 171-197.

Serrano L. ; Penuelas J. ; Ogaya R. ; Save R. (2005) Tissue-water relations of two co-occurring evergreen Mediterranean species in response to seasonal and experimental drought conditions. *Journal of Plant Research*, vol. 118, n° 4, p. 263-269.

Sherry R.A. ; Zhou X.H. ; Gu S.L. ; Arnone J.A. ; Schimel D.S. ; Verburg P.S. ; Wallace L.L. ; Luo Y.Q. (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 104, n° 1, p. 198-202.

Spiecker H. ; Mielikäinen K. ; Köhl M. ; Skovsgaard J.P. (1996) *Growth trends in European forests : studies from 12 countries*. Springer-Verlag, Heidelberg, 372 p.

Szeicz J.M. (1997) Growth trends and climatic sensitivity of trees in the North Patagonian rain forest of Chile. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 27, n° 7, p. 1003-1014.

- Tatoni T. ; Magnin F. ; Bonin G. ; Vaudour J. (1994a) Secondary Successions on Abandoned Cultivation Terraces in Calcareous Provence .1. Vegetation and Soil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, vol. 15, n° 4, p. 431-447.
- Tatoni T. ; Roche P. (1994b) Comparison of Old-Field and Forest Revegetation Dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science*, vol. 5, n° 3, p. 295-302.
- Tenehaus M. (1998) *La regression PLS. Théorie et pratiques*. Editions Technip, Paris.
- Ter-Braak C.J.T. ; Juggins S. (1993) Weighted averaging partial least square regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia*, n° 269/270, p. 485-502.
- Thioulouse J. ; Chessel D. ; Doledec S. ; Olivier J.M. (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, n° 7, p. 75-83.
- Thuiller W. (2003) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, vol. 9, n° 10, p. 1353-1362.
- Thuiller W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, vol. 10, n° 12, p. 2020-2027.
- Thuiller W. ; Lavorel S. ; Araujo M.B. ; Sykes M.T. ; Prentice I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc Natl Acad Sci U S A*, vol. 102, n° 23, p. 8245-50.
- Vennetier M. ; Hervé J.C. (1998) Short and long term evolution of *Pinus halepensis* (Mill.) height growth in Provence (France) and its consequences for timber production. In: *International Seminar "Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe"*, (eds Karjaleinen T. ; Spiecker H., et al.), vol. 27, EFI & ECOFOR, 14-16 mai 1998, Nancy - France, p. 263-265.
- Vennetier M. ; Ripert C. ; Brochiero F. ; Rathgeber C. ; Nassif Y. ; Chandioix O. (2007a) Autecology of *Pinus halepensis* (Mill.) in France. *a déterminer*, n° xx, p. xx-yy.
- 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 et version résumée*. Cemagref, Aix en Provence, 106 p.
- Vennetier M. ; Ripert C. ; Maille E. ; (2003) Etude des potentialités forestières de la Provence calcaire ouest : Evaluation à petite échelle sur de grandes surfaces. *Forêt méditerranéenne*, vol. XXIV, n° 1, p. 32-36
- Vennetier M. ; Ripert C. ; Maillé E. ; Blanc L. ; Torre F. ; Roche P. ; Tatoni T. ; Brun J.-J. (2008) A new bioclimatic model calibrated with flora for Mediterranean forested areas. *Annals of Forest Science*, vol. 65, n° 711.
- Vennetier M. ; Thabeet A. ; Gadbin-Henry C. ; Ripert C. ; Prévosto B. ; Borgniet L. ; Vila B. ; Guibal F. ; Ray R. ; Buron V. ; Zanetti C. (2007b) Conséquences de la canicule et de la sécheresse 2003 sur les pins méditerranéens. In: *Sécheresse et canicule 2003. Contribution des dispositifs de suivi et d'observation des forêts à la quantification des effets immédiats et à court terme*, (eds Landman G. ; Landeau S.), ECOFOR, p. under press.
- Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.Y. ; Guibal F. (2005a) Conséquences du changement climatique et de la canicule 2003 sur la limite pin sylvestre / pin d'Alep en région méditerranéenne. In: *La forêt face aux changements climatiques, acquis et incertitudes. Journées d'information et de débat du GIP ECOFOR, Paris, 13-15 décembre 2005*, (ed ECOFOR), Symposcience [en ligne], Paris, p. (Accepted).
- Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.Y. ; Guibal F. (2005b) Suivi de l'impact du changement climatique sur les essences forestières : approche par transects. In: *"De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt."* (ed ECOFOR), Symposcience [en ligne], Paris, 2-3 février 2005.
- Vila B. ; Vennetier M. (2003) *Impact du changement climatique sur le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne*. Cemagref, IMEP, ECOFOR, Aix en Provence, 141 p.

Wold S. (1995) PLS for multivariate linear modeling. In: *Chemometric methods in Molecular Design*, (ed Waterbeemd v.d.), VCH, Weinheim, Germany, p. 195-218.

Zaitchik B.F. ; Macalady A.K. ; Bonneau L.R. ; Smith R.B. (2006) Europe's 2003 heat wave: A satellite view of impacts and land-atmosphere feedbacks. *International Journal of Climatology*, vol. 26, n° 6, p. 743-769.

Zamora J. ; Verdu J.R. ; Galante E. (2007) Species richness in Mediterranean agroecosystems: Spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, vol. 134, n° 1, p. 113-121.

### **Parties 3 et 4**

- Abbas H. ; Barbero M. ; Loisel R. (1984) Réflexions sur le dynamisme actuel de la régénération naturelle du pin d'Alep (*Pinus halepensis Mill.*) dans les pinèdes incendiées en Provence calcaire. *Œcologia mediterranea*, vol. X, n° 3-4, p. 85-104.
- Abbas H. ; Barbéro M. ; Loisel R. ; Quézel P. (1985a) Les forêts de pin d'Alep dans le sud-est méditerranéen français analyses écodendrométriques, première partie. *Forêt méditerranéenne*, vol. VII, n° 1, p. 35-42.
- Abbas H. ; Barbéro M. ; Loisel R. ; Quézel P. (1985b) Les forêts de pin d'Alep dans le sud-est méditerranéen français, analyses écodendrométriques, deuxième partie. *Forêt méditerranéenne*, vol. VII, n° 2, p. 123-130.
- Acherar M. (1981) *La colonisation des friches par le pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) dans les basses garrigues du montpellierais*. Thèse de doctorat en écologie générale et appliquée, Université des sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 210 p.
- Acherar M. ; Lepart J. ; Debussche M. (1984) La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis Miller*) en Languedoc méditerranéen. *Acta oecologica, Oecol. Plant.*, vol. 5 n° 19, p. 179-189.
- Adler P.B. ; Lauenroth W.K. (2003) The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, vol. 6, n° 8, p. 749-756.
- Alexandrian D. (1992) Guide technique du forestier méditerranéen français. Chapitre 3 : les essences forestières., Cemagref Editions, Antony, 92 p.
- Amato S. ; Vinzi V.E. (2003) Bootstrap-based Q<sup>2</sup>kh for the selection of components and variables in PLS regression. *Chemometrics and intelligent Laboratory Systems*, vol. 68, p. 5-16.
- Ambroise R. ; Frapa P. ; Giorgis S. ; Motte V. ; Sauvaire R. (1997) *Paysages de terrasses*. Lavoisier, Paris.
- Andréassian V. ; Lavabre J. ; Laroussinie O. (2000) *Eaux et forêts. La forêt un outil de gestion des eaux ?*, Cemagref éditions, ECOFOR, Paris, 116 p.
- Archaux F. ; Berges L. ; Chevalier R. (2007) Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecology*, n° 188, p. 179-190.
- Archaux F. ; Gosselin F. ; Berges L. ; Chevalier R. (2006) Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, vol. 17, p. 299-306.
- Arora V.K. ; Boer G.J. (2006) Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model. *Earth Interactions*, vol. 10.
- Ascensio E. (1983) Aspects climatologiques des départements de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur . Ministère des Transports, direction de la météorologie, BOULOGNE-BILLAN COURT, 89 p.
- Aschmann H. (1973) Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystem. In: *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, (eds di Castri F. ; Mooney H.A.), Springer-Verlag, Berlin, p. 11-19.
- Aubert G. (2002) La déforestation et le sol. In: *Usages et fonctions multiples de la forêt méditerranéennes. Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français, chapitre 8*, (ed Vennetier M.), Cemagref édition Aix en Provence, p. 8-11.
- Aubert G. ; Thion M. (1981) Phénomènes pédogénétiques survenant lors de la déforestation (après incendie et coupes de bois abusives). *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, n° XLI p. 7- 12.
- Backer T.R. ; Phillips O.L. ; Malhy Y. ; Almeida S. ; Arroyo L. ; A. D.F. ; Erwin T. ; Higuchi N. ; T.J. K. ; S.G. L. ; Al. E. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Phylosophical transactions: biological sciences*, vol. 359, n° 1443, p. 353-365.
- Badeau V. ; Dupouey J.-L. ; Cluzeau C. ; Drapier J. ; Le Bas C. (2004) *Projet CARBOFOR. Tâche D1 : Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises* INRA, Inventaire forestier national, Nancy, 49 p.

- Badeau V. ; Dupouey J.L. ; Becker M. ; Picard J.F. (1995) Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L in northeastern France. A comparison between high and low density stands. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, vol. 16, n° 5, p. 571-583.
- Bagnouls F. ; Gaussen H. (1953) Saison sèche et indice xérothermique. *Doc. Cartes Product. Végét., Série Généralités*, vol. 3, n° 1, p. 1-47+ carte.
- Bailey R.L. ; Clutter J.L. (1974) Base-Age Invariant Polymorphic Site Curves. *Forest Sci.* , n° 20, p. 155-159.
- Bakkenes M. ; Alkemade J.R.M. ; Ihle F. ; Leemans R. ; Latour J.B. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, vol. 8, n° 4, p. 390-407.
- Barbéro M. ; Loisel R. ; Quézel P. (1992) Biogeography, ecology and history of mediterranean *Quercus ilex* L. ecosystems. *Vegetatio*, n° 99-100, p. 19-34.
- Barbéro M. ; Loisel R. ; Quézel P. ; Richardson D.M. ; Romane F. (1998) Pines of the mediterranean basin. In: *Ecology and biogeography of Pinus*, (ed Richardson D.M.), Cambridge University Press, Cambridge, p. 153-170.
- Barbéro M. ; Quézel P. (1990) La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence Alpes Côte d'Azur. *Bull. Soc. Linn. Provence*, n° 41, p. 77-87.
- Bard Y. (1974) Non linear parameter estimation. New York.
- Becker M. (1979) Une étude phyto-écologique sur les plateaux calcaires du Nord-Est (Massif de Haye, 54). Utilisation de l'AFC dans la typologie des stations. Relations avec la productivité et la qualité du hêtre et du chêne. *Annales Des Sciences Forestieres*, n° 36, p. 93-124.
- 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.
- Becker M. (1987) Bilan de santé actuel et retrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendroécologique. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 44, n° 4, p. 379-402.
- Becker M. (1989) The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the vosges-mountains of Northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, n° 19, p. 1110-1117.
- Becker M. ; Bert G.D. ; Bouchon J. ; Picard J.F. ; Ulrich E. (1994) Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du 19e siècle. *Revue Forestière Française*, vol. XLVI, n° 4, p. 335-341.
- Becker M. ; Bräker O.U. ; Kenk G. ; Schneider O. ; Schweingruber F.H. (1990) Aspect de houppiers et croissance des arbres au cours des dernières décennies dans les régions frontalière d'Allemagne, de France et de Suisse. *Revue Forestière Française*, vol. XVII, n° 3, p. 284-300.
- Belvaux E. (1992) Utilisation du bois de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) : présentation d'un essai de transformation. *Forêt méditerranéenne*, vol. XIII, n° 3, p. 257-261.
- Berges L. ; Dupouey J.L. ; Franc A. (2000) Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees-Structure and Function*, vol. 14, n° 7, p. 398-408.
- Berges L. ; Gegout J.C. ; Franc A. (2006) Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 1, p. 31-42.
- Bert D. (1992) Silver fir (*Abies alba* Mill.) shows an increasing long-term trend in the Jura mountains. In: *Tree rings and environment*, (eds Bartholin T.S. ; Berglund B.E., et al.), Ystad, Sweden, p. 27-29.
- Bigler C. ; Bräker O.U. ; Bugman H. ; Dobbertin M. ; Rigling A. (2006) Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, vol. 9, p. 330-343.
- Biondi F. (2000) Are climate-tree growth relationships changing in North-Central Idaho, USA? *Arctic Antarctic and Alpine Research*, vol. 32, n° 2, p. 111-116.
- Birot P. (1981) Les processus d'érosion à la surface des continents. Masson, Paris, 607 p.

- Blondel J. ; Aronson J. (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford, 328 p.
- Bobbink R. ; Hornung M. ; Roelofs J.G.M. (1998) The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, vol. 86, p. 717-738.
- Boisseau B. ; Nouals D. ; Ripert C. (1992a) *Guide technique du forestier méditerranéen français*. Chapitre 2 : stations forestières. Cemagref Editions, Antony, 42 p.
- Boisseau B. ; Nouals D. ; Ripert C. (1992b) *Stations forestières*. Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français, Chapitre 2. Cemagref, Aix en Provence, 46 p.
- Bonin G. ; Romane F. (1996) *Chêne vert et chêne pubescent*. Histoire, principaux groupements, situation actuelle Forêt méditerranéenne, vol. XVII, n° 3, p. 119-128.
- Bonneau M. ; Souchier B. (1979) *Constituants et propriétés du sol*. Masson ed., Paris, 496 p.
- Bontemps J.D. (2006) *Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (Fagus sylvatica L.) et le chêne sessile (Quercus petraea Liebl.) dans la moitié nord de la France au cours du XXe siècle*. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Agro Paris Tech, Nancy, 463 p.
- Botkin D.B. ; Saxe H. ; Araujo M.B. ; Betts R. ; Bradshaw R.H.W. ; Cedhagen T. ; Chesson P. ; Dawson T.P. ; Etterson J.R. ; Faith D.P. ; Ferrier S. ; Guisan A. ; Hansen A.S. ; Hilbert D.W. ; Loehle C. ; Margules C. ; New M. ; Sobel M.J. ; Stockwell D.R.B. (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience*, vol. 57, n° 3, p. 227-236.
- Bottner P. (1982) Evolutions des sols et conditions bioclimatiques méditerranéennes. *Ecologia mediterranea*, n° VIII, p. 115-134.
- Bouvet J.-Y. (1983) *Le cyprès vert en zone méditerranéenne française: étude écologique et perspectives d'utilisation*. Cemagref, Aix en Provence, 146 p.
- Braun-Blanquet J. (1952) *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. CNRS, Montpellier, 297 p.
- Breshears D.D. ; Cobb N.S. ; Rich P. ; Price K.P. ; Allen C.D. ; Balice R.G. ; Romme W.H. ; Kastens J.H. ; Floyd M.L. ; Belnap J. ; Anderson J.J. ; Myers O.B. ; Meyer C.W. (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, vol. 102, n° 42, p. 15144-15148.
- Briffa K.R. (2000) Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews*, vol. 19, n° 1-5, p. 87-105.
- Briffa K.R. ; Osborn T.J. ; Schweingruber F.H. ; Jones P.D. ; Shiyatov S.G. ; Vaganov E.A. (2002) Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 2, spatio-temporal variability and associated climate patterns. *Holocene*, vol. 12, n° 6, p. 759-789.
- Briffa K.R. ; Schweingruber F.H. ; Jones P.D. ; Osborn T.J. ; Harris I.C. ; Shiyatov S.G. ; Vaganov E.A. ; Grudd H. (1998a) Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, vol. 353, n° 1365, p. 65-73.
- Briffa K.R. ; Schweingruber F.H. ; Jones P.D. ; Osborn T.J. ; Shiyatov S.G. ; Vaganov E.A. (1998b) Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*, vol. 391, n° 6668, p. 678-682.
- Brisse H. ; De Ruffray P. ; Grandjouan G. ; Hoff M. (1996) *La banque de données phytosociologiques "SOPHY"*. I. Etalonnage des plantes indicatrices. II. Classification socio-écologique des relevés. *Ann. di Bot.*, vol. LIII, Proceedings of the 4th International workshop "European vegetation survey" 1995, Roma, Italy (with english version). p. 177-223.
- Brochiero F. ; Chandiooux O. ; Ripert C. ; Vennetier M. (1999) Autécologie et croissance du pin d'Alep en Provence calcaire. *Forêt méditerranéenne*, vol. XX, n° 2, p. 83-94.
- Brochot S. ; Meunier M. (1995) Erosion en badlands dans les Alpes du sud : synthèse. In: *Compte-rendu de recherches n° 3, BVRE de Draix*, Cemagref Editions, Antony, p. 141-174.

- Brodribb T. ; Hill R.S. (1999) The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist*, vol. 143, n° 2, p. 365-372.
- Buhk C. ; Gotzenberger L. ; Wesche K. ; Gomez P.S. ; Hensen I. (2006) Post-fire regeneration in a Mediterranean pine forest with historically low fire frequency. *Acta Oecologica*, vol. 30, n° 3, p. 288-298.
- Burylo M. (2006) *Réponse des traits du système racinaire d'espèces végétales face à un gradient de contraintes*. 66 p.
- Butzer K.W. (2005) Environmental history in the Mediterranean world: cross-disciplinary investigation of cause-and-effect for degradation and soil erosion. *Journal of Archaeological Science*, vol. 32, n° 12, p. 1773-1800.
- C.N.R.S. (1986) Carte climatique détaillée de la France, feuilles de Nice, Marseille, Gap, Valence. *Recherches cartographiques appliquées au climat et à l'hydrologie*. éditions OPHRYS, Gap.
- Callaway R.M. ; Delucia E.H. ; Schlesinger W.H. (1994) Biomass Allocation of Montane and Desert Ponderosa Pine - an Analog for Response to Climate-Change. *ECOLOGY*, vol. 75, n° 5, p. 1474-1481.
- Callot G. ; Dupuis M. (1980) Le calcaire actif des sols et sa signification. *Bull. AFES*, p. 17-26.
- Canadell J. ; Jackson R.B. ; Ehleringer J.R. ; Mooney H.A. ; Sala O.E. ; Schulze E.D. (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, vol. 108, n° 4, p. 583-595.
- Cannel M.G.R. (1998) Relative importance of increasing atmospheric CO<sub>2</sub>, N deposition and temperature in promoting European forest growth. In: *Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe*, (eds Karjalainen T. ; Spiecker H., et al.), European Forest Institute, Nancy (France).
- Cary G.J. ; Keane R.E. ; Gardner R.H. ; Lavorel S. ; Flannigan M.D. ; Davies I.D. ; Li C. ; Lenihan J.M. ; Rupp T.S. ; Mouillot F. (2006) Comparison of the sensitivity of landscape-fire-succession models to variation in terrain, fuel pattern, climate and weather. *Landscape Ecology*, vol. 21, n° 1, p. 121-137.
- Chakroun M.L. (1986) Le pin d'Alep en Tunisie. *Options Méditerranéennes*, n° 86/1, p. 25-28.
- Chase J.M. ; Leibold M.A. (2003) *Ecological Niches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Choat B. ; Ball M.C. ; Lully J.G. ; Holtum J.A.M. (2005) Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees-Structure and Function*, vol. 19, n° 3, p. 305-311.
- Chuine I. ; Beaubien E.G. (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, vol. 4, n° 5, p. 500-510.
- Ciais P. ; Reichstein M. ; Viovy N. ; Granier A. ; Ogee J. ; Allard V. ; Aubinet M. ; Buchmann N. ; Bernhofer C. ; Carrara A. ; Chevallier F. ; De Noblet N. ; Friend A.D. ; Friedlingstein P. ; Grunwald T. ; Heinesch B. ; Keronen P. ; Knohl A. ; Krinner G. ; Loustau D. ; Manca G. ; Matteucci G. ; Miglietta F. ; Ourcival J.M. ; Papale D. ; Pilegaard K. ; Rambal S. ; Seufert G. ; Soussana J.F. ; Sanz M.J. ; Schulze E.D. ; Vesala T. ; Valentini R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, vol. 437, n° 7058, p. 529-533.
- Clark J.S. (1998) Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, vol. 152, n° 2, p. 204-224.
- Clark J.S. ; Silman M. ; Kern R. ; Macklin E. ; Hillerislambers J. (1999) Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *ECOLOGY*, vol. 80, n° 5, p. 1475-1494.
- Cnrs (1986) Carte climatique détaillée de la France, feuilles de Nice, Marseille, Gap, Valence. *Recherches cartographiques appliquées au climat et à l'hydrologie*. éditions OPHRYS, Gap.
- Cochard H. ; Lemoine D. ; Dreyer E. (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell and Environment*, vol. 22, n° 1, p. 101-108.
- Cohen M. ; Rey F. (2005) Dynamiques végétales et érosion hydrique sur les marnes dans les Alpes françaises du Sud. *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, n° 1, p. 31-44.

- Coll L. ; Messier C. ; Delagrangé S. ; Berninger F. (2007) Growth, allocation and leaf gas exchanges of hybrid poplar plants in their establishment phase on previously forested sites: effect of different vegetation management techniques. *Annals of Forest Science*, vol. 64, n° 3, p. 275-285.
- Combes B. ; Desplanques A. (1970) Contribution à l'étude pédologique des sols incendiés. *Annales de la faculté des sciences de Marseille*, vol. XLIII, n° 3, p. 215-220.
- Compton J.E. ; Boone D. (2000) Long term impacts of agriculture on soil carbon pools and nitrogen dynamics in New England forests *ECOLOGY*, n° 81, p. 2314-2330.
- Cook E.R. ; Bird T. ; Peterson M. ; Barbetti ; Buckley M. ; D'arrigo B.R. ; Francey R. ; Tans P. (1991) Climatic change in Tasmania inferred from a 1089-year tree-ring chronology of Huon Pine. *Science*, n° 253, p. 1266-1268.
- Cook E.R. ; Buckley B.M. ; Palmer J.G. ; Fenwick P. ; Peterson M.J. ; Boswijk G. ; Fowler A. (2006) Millennia-long tree-ring records from Tasmania and New Zealand: a basis for modelling climate variability and forcing, past, present and future. *Journal of Quaternary Science*, vol. 21, n° 7, p. 689-699.
- Cook E.R. ; Glitzenstein J.S. ; Krusic P.J. ; Harcombe P.A. (2001) Identifying functional groups of trees in west Gulf Coast forests (USA): A tree-ring approach. *Ecological Applications*, vol. 11, n° 3, p. 883-903.
- Cosandey C. ; Lavabre J. ; Martin C. ; Mathys N. (2002) Conséquences de la forêt méditerranéenne sur les écoulements de crue, synthèse des recherches menées en France. *Houille blanche*, n° 3, p. 38-42.
- Cosgrove B.A. ; Barron E.J. ; Pollard D. (2002) A simple interactive vegetation model coupled to the GENESIS GCM. *Global and Planetary Change*, vol. 32, n° 2-3, p. 253-278.
- Couhert B. ; Duplat P. (1993) Le pin d'Alep dans la région Provence Alpes Côte d'Azur proposition pour une sylviculture et un modèle de production. *Bulletin Technique de l'ONF*, vol. 25.
- Coutagne (1935) Le déficit d'écoulement et l'évaporation réelle. *Mesure et interprétation dans les conditions naturelles*. *La Météorologie*, n° 4, p. 379-401.
- Cramer R.D.I. ; Bunce J.D. ; Paterson D.E. ; Frank I.E. (1988) Crossvalidation, bootstrapping, and partial least square compared with multiple regression in conventional QSAR studies. *Quantitative Structure-Activity Relationships*, n° 7, p. 18-25.
- Cramer W. ; Kicklighter D.W. ; Bondeau A. ; Moore B. ; Churkina C. ; Nemry B. ; Ruimy A. ; Schloss A.L. (1999) Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology*, vol. 5, p. 1-15.
- Croisé L. ; Ulrich E. ; Duplat P. ; Jacquet O. (2002) *Deux approches indépendantes pour l'estimation et la cartographie des dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier sur le territoire français*. ONF, Département R&D, Fontainebleau, 102 p.
- Curt T. ; Marsteau C. (1997a) La gestion des taillis de chênes vert et pubescent dans les garrigues du Gard : analyse du milieu et de la productivité des peuplements. *Ingénieries - E A T*, n° 11, p. 71-84.
- Curt T. ; Marsteau C. (1997b) Systèmes géopédologiques et production forestière sur substratum carbonaté et gréseux en zone méditerranéenne : l'exemple des chênes vert et pubescent dans les garrigues du Gard. *Etude et gestion des sols*, vol. 4, n° 4, p. 247-263.
- Curtis P.S. ; Wang X. (1998) A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form and physiology. *Oecologia*, n° 113, p. 299-313.
- D'arrigo R.D. ; Buckley B.M. ; Cook E.R. ; Wagner W.S. (1996) Temperature-sensitive tree-ring width chronologies of pink pine (*Halocarpus biformis*) from Stewart Island, New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 119, n° 3-4, p. 293-300.
- D'hanens G. (1997) *La régénération naturelle de pin d'Alep dans les peuplements mixtes de pin d'Alep, chêne vert et chêne pubescent*. ENGREF, CRPF PACA, Cemagref Aix en Provence, Nancy, 102 p.
- Daget P. (1977) Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, n° 34 p. 1-20.



- Dan L. ; Ji J. ; Li Y. (2005) Climatic and biological simulations in a two-way coupled atmosphere-biosphere model (CABM). *Global and Planetary Change*, vol. 47, n° 2-4, p. 153-169.
- De Bauer M.D.L. ; Hernandez-Tejeda T. (2007) A review of ozone-induced effects on the forests of central Mexico. *Environmental Pollution*, vol. 147, n° 3, p. 446-453.
- De Castro M. ; Gallardo C. ; Calabria S. (2002) Regional IPCC projections until 2100 in the Mediterranean area. In: *Environmental Challenges in the Mediterranean 2000-2050. Nato Advanced Reasearch Workshop on Environmental Challenges in the Mediterranean*, (ed Marquina A.), vol. 37, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Madrid, Spain, p. 75-90.
- De Ribbe C. (1864) Les reboisements en 1863. *Revue Agricole et Forestière de Provence*, n° Année 1864, p. 85-88.
- De Ruffray P. ; Brisse H. ; Grandjouan G. ; Hoff M. (1989) "SOPHY", une banque de données phytosociologiques ; son intérêt pour la Conservation de la nature. In: *"Plantes sauvages et menacées de France : bilan et protection"*, BRG, Paris, Brest, 8-10 octobre 1987, p. 129-150.
- Debouche C. (1977) Application de la régression non linéaire à l'étude et à la comparaison de courbes de croissance longitudinale. *Faculté des sciences agronomiques, Gembloux*.
- Debrand-Passard S. ; Courbouleix S. ; Lienhardt M.J. (1984) Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Vol 1, Stratigraphie et paléogéographie. Mémoire BRGM Fr. n° 125. BRGM, Orleans, 615 p. + cartes.
- Decourt N. (1965) Le pin sylvestre et le pin laricio de Corse en Sologne. Tables de production provisoires. *Annals of Forest Science*, vol. 26, n° 1, p. 33-44.
- Decourt N. (1967) Table de production pour le douglas dans le nord-est du Massif Central. *Revue Forestière Française*, n° 8-9, p. 547-557.
- Decourt N. ; Lemoine B. (1969) Le pin Maritime dans le Sud- Ouest de la France. Tables de production provisoires. *Annals of Forest Science*, vol. 26, n° 1, p. 3-44.
- Delacourt P. ; Delacourt H. (1987) *Long-term Forest Dynamics of the Temperate Zone*. Springer, New York.
- Département Santé Des Forêts (2003-2007) Plusieurs rapports (actualisation permanente) sur l'état de santé des forêts après la canicule de 2003 peuvent être trouvés sur le site WEB du département santé des forêts du Ministère de l'Agriculture. [http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets\\_r314.html](http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets_r314.html).
- Devaux J.P. ; Le Bourhis M. (1978) La limite septentrionale du pin d'Alep en France. Etude dendroclimatique de l'impact des froids exceptionnels. *Biologie Ecologie méditerranéenne*, vol. V, n° 4 p. 133-158.
- Di Filippo A. ; Biondi F. ; Cufar K. ; De Luis M. ; Grabner M. ; Maugeri M. ; Presutti Saba E. ; Schirone B. ; Piovesan G. (2007) Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *Journal of Biogeography*, vol. accepted.
- Di Giovanni C. ; Disnar J.R. ; Bakyono J.P. ; Keravis D. ; Millet F. ; Olivier J.E. (2000) Application de l'étude de la matière organique à l'analyse de l'érosion : exemple du bassin versant du Moulin, dans les Terres Noires des Alpes-de-Haute Provence, France. *Comptes-rendus de l'académie des sciences Paris Sciences de la terre et des planètes*, n° 331, p. 7-14.
- Diaz-Maroto I.J. ; Fernandez-Parajes J. ; Vila-Lameiro P. (2006) Autecology of rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) in Galicia (Spain). *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 2, p. 157-167.
- Diaz H.F. ; Beniston M. ; Bradley R.S. (1997) Climatic change at high elevation sites. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 530 p.
- Douheret J. (1992) Pin d'Alep Comment choisir une sylviculture ? *Forêt méditerranéenne*, vol. XIII, n° 3, p. 216-219.
- Dubravac T. ; Barcic D. ; Spanjol Z. ; Vrbek B. ; Roth V. ; Dekanic S. (2006) Natural reforestation of Aleppo Pine (*Pinus halepensis* Mill.) stands after forest fire. *Forest Ecology and Management*, vol. 234, n° Supplement 1, p. S206.

- Duchaufour P. (1977) *Pédogenèse et classification*. Masson ed., Paris.
- Duché Y. (1983) *Etablissement des classe de croissance des peuplements de chêne pubescent en Provence. analyse de leurs facteurs explicatifs*. Cemagref - ENITEF, Aix en Provence, 106 p.
- Ducrey M. ; Huc R. ; Ladjal M. ; Guehl J.M. (2008) Variability of growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange, and hydraulic traits within the eastern Mediterranean cedars: *Cedrus libani* (G. Don.) Loudon and *C. brevifolia* Henry. *Tree Physiol.* (Accepted).
- Duplat B. (1980) Tables de production et sylviculture des résineux dans le massif du Jura. *Bulletin Technique de l'ONF*, n° 11, p. 5-40.
- Duplat P. ; Tran-Ha M. (1986) *Modèles de croissance en hauteur dominante pour le hêtre, le sapin pectiné et le pin sylvestre (dans le massif de l'Aigoual)*. Office national des forêts, Paris.
- Duplat P. ; Tran-Ha M. (1989) Indice de fertilité basé sur un modèle de croissance en hauteur. In: *Station forestière, production et qualité des bois : éléments méthodologiques*, (eds Buffet M. ; Girault D.), CEMAGREF, Nogent-sur-Vernisson, p. 51-71.
- Duplat P. ; Tran-Ha M. (1997) Modélisation de la croissance en hauteur dominante du chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl) en France. Variabilité inter - régionale et effet de la période récente (1959 - 1993). *Ann. Sci. For.*, n° 54 p. 611-634.
- Dupouey J.L. ; Dambrine E. ; Laffite J.D. ; Moares C. (2002) Irreversible impact of past land use on forest soil and biodiversity. *ECOLOGY*, vol. 83, n° 11, p. 2978-2984.
- Dupouey J.L. ; Denis J.B. ; Becker M. (1992) A new method of standardization for examining long term trends in tree ring chronologies. *LUNDQUES REPORT*, n° 34, p. 85-88.
- Eichhorn F. (1904) Beziehungen zwischen Bestandshöhe und bestandsmasse. *Allgemeine Forst. und Yagt-Zeitung*, n° 80 p. 45-49.
- Ekardt F.E. ; Heim G. ; Methy M. ; Sauvezon R. (1975) Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica*, p. 145-156.
- El Korchani A. (2006) *Impact des changements climatiques récents sur la croissance radiale de trois pins méditerranéen (Pin d'Alep, Pin pignon et Pin maritime) en Tunisie.*, IMEP, Aix-Marseille III, Marseille, 170 p.
- Elhamrouni A. ; Sarson M. (1975) *Relation entre couvert vegetal et regeneration naturelle du Pinus halepensis* FAO, Fiche 30895, Rome (Italy), 10-11 p.
- Emberger L. (1930) La végétation de la région méditerranéenne : essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. Gen. Bot.*, n° 42, p. 641-662, 705-721.
- Emberger L. (1955) Une classification biogéographique des climats. *Rec Trav Lab Géol Bot Zool Fac Sci (Montpellier)*, n° 7, p. 1-47.
- Escofier B. ; Pages J. (1994) Multiple Factor analysis. *Computational statistics and data analysis*, n° 18, p. 121-140.
- Escofier B. ; Pages J. (1998) *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation*. 3ème édition., DUNOD, Paris, 286 p.
- Esteves M. ; Descroix L. ; Mathys N. ; Lapetite J. (2005) Soil hydraulic properties in a marly gully catchment (Draix, France). *Catena*, vol. 63, p. 282-298.
- Fabian P. ; Menzel A. (1999) Changes in phenology of trees in Europe. In: *International Seminar "Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe"*, (eds Karjalainen T. ; Spiecker H., et al.), vol. 27, EFI & ECOFOR, 14-16 mai 1998, Nancy - France.
- Favand G. (2007) *Impacts de différents travaux de préparation du sol sur : la régénération des peuplements de pin d'Alep et la diversification de ces peuplements par semis de chêne vert et chêne pubescent*. Cemagref-Engref, Aix en Provence, Nancy, 60 p.

- Fischer A. (1998) Floristical Changes in Central European Forest Ecosystems during the Past Decades as an Expression of Changing Site Conditions. In: *International Seminar "Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe"*, (eds Karjalainen T. ; Spiecker H., et al.), vol. 27, EFI & ECOFOR, 14-16 mai 1998, Nancy - France, p. 53-64.
- Franklin J. (1998) Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, n° 5, p. 733-748.
- Franklin J. (2002) Enhancing a regional vegetation map with predictive models of dominant plant species in chaparral. *Applied Vegetation Science*, vol. 5, n° 1, p. 135-146.
- Fritts H.C. (1976) *Tree ring and climate*. Academic Press, New York., 567 p.
- Froux F. ; Ducrey M. ; Dreyer E. ; Huc R. (2005) Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss? *Trees-Structure and Function*, vol. 19, n° 2, p. 137-144.
- Froux F. ; Huc R. ; Ducrey M. ; Dreyer E. (2002) Xylem hydraulic efficiency versus vulnerability in seedlings of four contrasting Mediterranean tree species (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). *Annals of Forest Science*, vol. 59, n° 4, p. 409-418.
- Gachet S. ; Vela E. ; Taton T. (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, n° 4, p. 1023-1034.
- Garcia C. ; Hernandez T. ; Roldan A. ; Albaladejo J. ; Castillo V. (2000) Organic amendment and mycorrhizal inoculation as a practice in afforestation of soils with *Pinus halepensis* Miller: effect on their microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 32, n° 8-9, p. 1173-1181.
- Gauchere C. ; Guiot J. ; Misson L. (2007) Potential distribution area of French Mediterranean forests in the 21st century. *Global Ecology and Biogeography* (submitted).
- Gégout J.-C. ; Coudun C. ; Bailly G. ; Jabiol B. (2005) EcoPlant: a forest sites database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of Vegetation Science*, n° 16, p. 257-260.
- Gégout J.C. ; Herve J.C. ; Houllier F. ; Pierrat J.C. (2003) Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, vol. 14, n° 1, p. 55-62.
- Geppa-Sescpf (1981) *Synthèse des travaux de la commission "Cartographie"*. INRA, 25 p.
- Gerosa G. ; Marzuoli R. ; Desotgiu R. ; Bussotti F. ; Ballarin-Denti A. Visible leaf injury in young trees of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in relation to ozone uptake and ozone exposure. An Open-Top Chambers experiment in South Alpine environmental conditions. *Environmental Pollution*, vol. In Press, Corrected Proof.
- Gessler P.E. ; Moore I.D. ; Mckenzie N.J. ; Ryan P.J. (1995) Soil-landscape modelling and spatial prediction of soil attributes. *International Journal of GIS*, vol. 9, n° 4, p. 421-432.
- Giec I.-. (2001) *Climate Change 2001, The Scientific Basis, Contribution of Working Group 1 to the First Assessment Request of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, in Houghton, J.T. et al. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, U.K. and New York, N.Y., U.S.A. 881 pp. In: *Acta Oecologica*.
- Gilbert J.M. ; Chevalier R. (1994) Relation milieu-production du pin laricio. Etude de la croissance en hauteur. *Informations Techniques Cemagref*, vol. 96, n° 2, p. 1-8.
- Glatzel G. (1998) Historic forest use and its possible implication to recently accelerated tree growth in Central Europe. In: *Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe*, (ed Karjalainen T. Spiecker H. L.O.), European Forest Institute, Nancy (France), p. 65-74.
- Goberna M. ; Sanchez J. ; Pascual J.A. ; Garcia C. (2007) *Pinus halepensis* Mill. plantations did not restore organic carbon, microbial biomass and activity levels in a semi-arid Mediterranean soil. *Applied Soil Ecology*, vol. 36, n° 2-3, p. 107-115.
- Gondard H. ; Romane F. ; Aronson J. ; Shater Z. (2003) Impact of soil surface disturbances on functional group diversity after clear-cutting in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests in southern France. *Forest Ecology and Management*, vol. 180, n° 1-3, p. 165-174.
- Good P. (1994) *Permutation tests*. Springer-Verlag, New-York, 228 p.

- Gray D.M. ; Dighton J. (2006) Mineralization of forest litter nutrients by heat and combustion. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 38, n° 6, p. 1469-1477.
- Greenacre M. (1984) *Theory and applications of Correspondence Analysis*. Academic Press, London, 364 p.
- Guiot J. (1991) *Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology*. J. Guiot & L. Labeyrie ed., Marseille, 253 p.
- Guiot J. ; Guibal F. ; Huc R. ; Misson L. ; Rambal S. ; Ratte J.P. ; Vennetier M. ; Davi H. ; Denelle N. ; Edouard J.L. ; Gaucherel C. ; Hoepffner M. ; Joffre R. ; Makhmara H. ; Mouillot F. ; Ourcival J.M. ; Porté A. ; Prevosto B. ; Thomas A. ; Ripert C. (2007a) *Réponse des forêts Méditerranéennes françaises aux changements climatiques. Rapport final. Programme APR GICC 2003*. CNRS (CEREGE, CEFE, IMEP), INRA-URFM, Cemagref-EMAX, Médias-France, 57 p.
- Guiot J. ; Guibal F. ; Huc R. ; Misson L. ; Rambal S. ; Ratte J.P. ; Vennetier M. ; Davi H. ; Denelle N. ; Edouard J.L. ; Gaucherel C. ; Hoepffner M. ; Joffre R. ; Makhmara H. ; Mouillot F. ; Ourcival J.M. ; Porté A. ; Prévosto B. ; Thomas A. ; Ripert C. (2007b) *Réponse des forêts Méditerranéennes françaises aux changements climatiques. Rapport de synthèse. Programme APR GICC 2003*. CNRS (CEREGE, CEFE, IMEP), INRA-URFM, Cemagref-EMAX, Médias-France, 21 p.
- Guisan A. ; Edwards T.C. ; Hastie T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, vol. 157, n° 2-3, p. 89-100.
- Guisan A. ; Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, vol. 8, n° 9, p. 993-1009.
- Guyot G. (1997) *Climatologie de l'environnement*. Masson, Paris, 507 p.
- Hallaire M. (1954) L'évapotranspiration réelle. Mesure et interprétation dans les conditions naturelles. *La Météorologie*, n° 4, p. 379-401.
- Hampe A. (2004) Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 13, n° 5, p. 469-471.
- Handa I.T. ; Korner C. ; Hattenschwiler S. (2006) Conifer stem growth at the altitudinal treeline in response to four years of CO<sub>2</sub> enrichment. *Global Change Biology*, vol. 12, n° 12, p. 2417-2430.
- Hansen A.J. ; Neilson R.R. ; Dale V.H. ; Flather C.H. ; Iverson L.R. ; Currie D.J. ; Shafer S. ; Cook R. ; Bartlein P.J. (2001) Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes. *Bioscience*, vol. 51, n° 9, p. 765-779.
- Harmer R. ; Robertson M. (2003) Seedling root growth of six broadleaved tree species grown in competition with grass under irrigated nursery conditions. *Annals of Forest Science*, n° 60, p. 601-608.
- Hauksson J.B. ; Bergqvist G. ; Bergsten U. ; Sjöstrom M. ; Edlund U. (2001) Prediction of basic wood properties for Norway spruce. Interpretation of Near Infrared Spectroscopy data using partial least squares regression. *Wood Science and Technology*, vol. 35, n° 6, p. 475-485.
- Heikkinen R.K. ; Luoto M. ; Araujo M.B. ; Virkkala R. ; Thuiller W. ; Sykes M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, vol. 30, n° 6, p. 751-777.
- Heywood V.H. (1995) The mediterranean flora in the context of world biodiversity. *Ecologia mediterranea*, n° XXI, p. 11-18.
- Higgins S.I. ; Richardson D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. *American Naturalist*, vol. 153, n° 5, p. 464-475.
- Hirzel A.H. ; Le Lay G. ; Helfer V. ; Randin C. ; Guisan A. (2006) Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, vol. 199, n° 2, p. 142-152.
- Hoff C. ; Rambal F. (2000) Les écosystèmes forestiers méditerranéens face aux menaces climatiques In : *Impacts potentiels des changements climatiques sur le fonctionnement d'un écosystème, en France au XXIe siècle*, Mission inter-ministérielle de l'effet de serre et Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, Paris, p. 88-98.

Huttermann A. ; Zomporodi M. ; Reise K. (1999) Addition of hydrogels to soil for prolonging the survival of *Pinus halepensis* seedlings subjected to drought. *Soil and Tillage Research*, vol. 50, n° 3-4, p. 295-304.

I.F.N. (en ligne)  
[http://www.ifn.fr/spip/rubrique.php3?id\\_rubrique=17&script=select\\_result.php&siteadm=93](http://www.ifn.fr/spip/rubrique.php3?id_rubrique=17&script=select_result.php&siteadm=93), août 2007)

Icp-Forests (1997) *Forest condition in Europe - 1997 executive report. International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forest*. Centre for Forestry and Forest Products, UN-ECE/FAO and EC, Geneva and Brussels, 41 p.

Ippc (2001) *Climate Change 2001, The Scientific Basis, Contribution of Working Group 1 to the First Assessment Request of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*, (eds Houghton J.T. ; et al. (eds.)), Cambridge University Press, Cambridge, U.K. and New York, N.Y., U.S.A., , p. 881.

Ippc (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller ed., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 p.

Johnson D.W. ; Susfalk R.B. ; Dahlgren R.A. ; Klopatek J.M. (1998) Fire is more important than water for nitrogen fluxes in semi-arid forests. *Environmental Science & Policy*, vol. 1, n° 2, p. 79-86.

Jolly W.M. ; Dobbertin M. ; Zimmermann N.E. ; Reichstein M. (2005) Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophysical Research Letters*, vol. 32, n° 18.

Jose Martinez-Sanchez J. ; Ferrandis P. ; De Las Heras J. ; Maria Herranz J. (1999) Effect of burnt wood removal on the natural regeneration of *Pinus halepensis* after fire in a pine forest in Tus valley (SE Spain). *Forest Ecology and Management*, vol. 123, n° 1, p. 1-10.

Jump A.S. ; Hunt J.M. ; Martinez-Izquierdo J.A. ; Penuelas J. (2006) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, vol. 15, n° 11, p. 3469-3480.

Jump A.S. ; Penuelas J. (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, vol. 8, n° 9, p. 1010-1020.

Kalela-Brundin M. (1999) Climatic information from tree-rings of *Pinus sylvestris* L. and a reconstruction of summer temperatures back to AD 1500 in Femundsmarka, eastern Norway, using partial least squares regression (PLS) analysis. *Holocene*, vol. 9, n° 1, p. 59-77.

Karlsson P.E. ; Orlander G. ; Langvall O. ; Uddling J. ; Hjorth U. ; Wiklander K. ; Areskoug B. ; Grennfelt P. (2006) Negative impact of ozone on the stem basal area increment of mature Norway spruce in south Sweden. *Forest Ecology and Management*, vol. 232, n° 1-3, p. 146-151.

Keeling C.D. ; Worf T.P. (2001) Atmospheric CO<sub>2</sub> records from site in the SIO air sampling network. In: *Trends : A compendium of data on global change*, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oack Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oack Ridge, U.S.A.

Keller T. ; Tessier L. (1997) Climatic effect of atmospheric CO<sub>2</sub> doubling on radial tree-growth in southeastern France. *J. Biogeogr.*, n° 24, p. 857-864.

Keller W. (1992) *Bonität in Fichten-Folgebeständen ehemaliger Fichten-Versuchsflächen der WSL. DVFFA, Sektion Ertragskunde, Tagungsber, p.123-129*

Kenk G. ; Spiecker H. ; Diener G. (1991) Referenzdaten zum Waldwachstum. Kernforschungszentrum Karlsruhe PEF Forschungsbericht 82. 59 p.

Kirsbaum M.U.F. ; Fischlin A.I.E., , P. (1996) Climate change impacts on forest. In: *Climate Change 1995 : Impacts, adaptations and mitigation of climate change : Scientific-technical analyses*, (ed Watson R.T. Z.M.C., Moss R.H. and Dokken D.J.), Cambridge University Press, Cambridge, p. 95-130.

- Kiviste A. (1998) Site Index Change in the 1950s-1990s according to Estonian Forest Inventory Data. In: *Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe*, (eds Karjalainen T. ; Spiecker H., et al.), European Forest Institute, Nancy (France), p. 87-100.
- Koerner W. ; Dupouey J.L. ; Dambrine E. ; Benoit M. (1997) Influence of past land use on the vegetation and soil of present day forest in the Vosge Mountains, France. *Journal of Ecology*, n° 85, p. 351-358.
- Kohut R. Assessing the risk of foliar injury from ozone on vegetation in parks in the U.S. National Park Service's Vital Signs Network. *Environmental Pollution*, vol. In Press, Corrected Proof.
- Labadie J. (1983) *Etude des exigences écologiques du pin pignon en région méditerranéenne française*. Cemagref - ENITEF, Aix en Provence, 81 p.
- Ladier J. ; Boisseau B. (1994) Typologie des stations forestières du massif Sainte-Victoire. Cemagref Editions, Antony, 279 p.
- Ladier J. ; Ripert C. (1996) *Les stations forestières de la Provence cristalline (cap Sicié, îles d'Hyères, Maures, Tanneron)*. 107 p.
- Ladjal M. ; Huc R. ; Ducrey M. (2005) Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiology*, vol. 25, n° 9, p. 1109-1117.
- Lafond R. ; Cauchon C. ; Ducruc J.-P. (1992) *Pédologie forestière*. Editions Modulo : Ministère de l'enseignement supérieur et de la science ed., Mont-Royal, Québec.
- Lagacherie P. ; Legros J.P. ; Burrough P.A. (1995) A Soil Survey Procedure Using the Knowledge of Soil Pattern Established on a Previously Mapped Reference Area. *Geoderma*, vol. 65, n° 3-4, p. 283-301.
- Lamarche V.C.J. ; Graybill D.A. ; Fritts H.C. ; Rose M.R. (1984) increasing atmospheric carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, n° 225, p. 1019-1021.
- Lavabre J. ; Boennec J.M. ; Cernesson F. (1993) Bassin versant de recherche du Réal Collobrier (France méditerranéenne), interception de la pluie par la Canopée, premiers résultats après 6 mois d'expérimentation. Publication de l'Association internationale de climatologie, vol. 6, p. 613-622.
- Lavabre J. ; Marc V. (1997) *Bassin versant de recherche du Réal Collobrier, le rôle de la couverture forestière dans la lutte contre la désertification de la zone méditerranéenne, incidence de la couverture forestière sur les eaux de pluie : aspects quantitatif et qualitatif, rapport d'activité 1995-1996*. 64 p.
- Le Houerou H.N. (2000) Restoration and rehabilitation of arid and semiarid Mediterranean ecosystems in North Africa and west Asia: A review. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, vol. 14, n° 1, p. 3-14.
- Le Houerou H.N. (2005a) Atlas de la répartition de 250 espèces-clés dans le bassin méditerranéen. Le Houerou ed., Montpellier, 220 p.
- Le Houerou H.N. (2005b) Atlas des diagrammes climatiques des stations de la zone isoclimatique méditerranéennes. Le Houerou ed., Montpellier, 220 p.
- Le Houerou H.N. (2005c) The Isoclimatic Mediterranean Biomes: Bioclimatology, Diversity and Phytogeography. Vol. 1 & 2. Le Houerou ed., Montpellier, 365+400 p.
- Le Houerou H.N. (1992) Relations entre la variabilité des précipitations et celles des productions primaire et secondaire en zone arides. In: *L'aridité, une contrainte au développement*, (eds Le Floch E. ; Gouzis A., et al.), ORSTOM, Paris, p. 197-220.
- Lebourgeois F. ; Becker M. ; Chevalier R. ; Dupouey J.L. ; Gilbert J.M. (2000) Height and radial growth trends of Corsican pine in western France. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 30, n° 5, p. 712-724.
- Leibold M.A. ; Holyoak M. ; Mouquet N. ; Amarasekare P. ; Chase J.M. ; Hoopes M.F. ; Holt R.D. ; Shurin J.B. ; Law R. ; Tilman D. ; Loreau M. ; Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, vol. 7, n° 7, p. 601-613.

- Liang E.Y. ; Liu X.H. ; Yuan Y.J. ; Qin N.S. ; Fang X.Q. ; Huang L. ; Zhu H.F. ; Wang L. ; Shao X.M. (2006) The 1920S drought recorded by tree rings and historical documents in the semi-arid and arid areas of Northern China. *Climatic Change*, vol. 79, n° 3-4, p. 403-432.
- Liang E.Y. ; Shao X.M. ; Kong Z.C. ; Lin J.X. (2003) The extreme drought in the 1920s and its effect on tree growth deduced from tree ring analysis: a case study in North China. *Annals of Forest Science*, vol. 60, n° 2, p. 145-152.
- Loisel R. (1976) Place et rôle des espèces du genre *Pinus* dans la végétation sud-est méditerranéen français. *Ecologia mediterranea*, n° 2, p. 131-152.
- Loustau D. ; Bosc A. ; Colin A. ; Ogee J. ; Davi H. ; Francois C. ; Dufrene E. ; Deque M. ; Cloppet E. ; Arrouays D. ; Le Bas C. ; Saby N. ; Pignard G. ; Hamza N. ; Granier A. ; Breda N. ; Ciais P. ; Viovy N. ; Delage F. (2005) Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology*, vol. 25, n° 7, p. 813-823.
- Lovisol C. ; Schubert A. (1998) Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, vol. 49, n° 321, p. 693-700.
- Maestre F.T. ; Cortina J. ; Bautista S. ; Bellot J. (2003) Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management*, vol. 176, n° 1-3, p. 147-160.
- Maguire D.A. ; Forman R.T.T. (1983) Herb Cover Effects on Tree Seedling Patterns in a Mature Hemlock-Hardwood Forest *ECOLOGY*, vol. 64, n° 6, p. 1367-1380.
- Maherali H. ; Moura C.F. ; Caldeira M.C. ; Willson C.J. ; Jackson R.B. (2006) Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment*, vol. 29, n° 4, p. 571-583.
- Maherali H. ; Pockman W.T. ; Jackson R.B. (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *ECOLOGY*, vol. 85, n° 8, p. 2184-2199.
- Maherali H. ; Williams B.L. ; Paige K.N. ; Delucia E.H. (2002) Hydraulic differentiation of Ponderosa pine populations along a climate gradient is not associated with ecotypic divergence. *Functional Ecology*, vol. 16, n° 4, p. 510-521.
- Maillé E. ; Bouillon C. (2002) Histoire des forêts méditerranéennes. In: *Usages et fonctions multiples de la forêt méditerranéennes. Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français, chapitre 8*, (ed Vennetier M.), Cemagref édition Aix en Provence, p. 8-11.
- Makinen H. ; Nojd P. ; Kahle H.P. ; Neumann U. ; Tveite B. ; Mielikainen K. ; Rohle H. ; Spiecker H. (2003) Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. *Trees-Structure and Function*, vol. 17, n° 2, p. 173-184.
- Malcolm J.R. ; Liu C.R. ; Neilson R.P. ; Hansen L. ; Hannah L. (2006) Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, vol. 20, n° 2, p. 538-548.
- Marcia E. ; Irima V. ; Francisco L. ; Josep Maria E. (2006) Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Forest Ecology and Management*, vol. 231, n° 1-3, p. 47-54.
- Marquina E.D. (2002) Environmental Challenges in the Mediterranean 2000-2050. In: *Nato Advanced Reasearch Workshop on Environmental Challenges in the Mediterranean*, (ed Marquina A.), vol. 37, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Madrid, Spain, p. 390.
- Martin F. ; Martin C. ; Lavabre J. ; Folton N. (2004) Fonctionnement hydrologique des bassins versants de roches métamorphiques: exemple du bassin versant des Maurets (massif des Maures, Var, France). *Etudes de géographie physique*, n° XXXI, p. 39-70.
- Martinez-Vilalta J. ; Pinol J. ; Beven K. (2002) A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling*, vol. 155, n° 2-3, p. 127-147.

- Martinez-Vilalta J. ; Sala A. ; Pinol J. (2004) The hydraulic architecture of Pinaceae - a review. *Plant Ecology*, vol. 171, n° 1-2, p. 3-13.
- Martinez N. (2002) *Recherche du déterminisme géographique et écologique des attaques du champignon *Crumenulopsis soraria* (Karst.) Groves sur les rameaux de *Pinus halepensis* en région PACA*. Université de Droit, Economie et Sciences D'aix-Marseille Marseille, 43 p.
- Mason E.G. (2006) Interactions between influences of genotype and grass competition on growth and wood stiffness of juvenile radiata pine in a summer-dry environment. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 36, n° 10, p. 2454-2463.
- Médail F. ; Quézel P. (1997) Hot-spots analysis for observation of plant biodiversity in the méditerrananean basin. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, vol. 84, n° 1, p. 112-127.
- Médail F. ; Quézel P. (1999) Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology*, vol. 13, n° (6), p. 1510 -1513.
- Meehl G.A. ; Tebaldi C. (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, n° 305, (5686), p. 994-997.
- Menzel A. ; Fabian P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, vol. 397, n° 6721, p. 659-659.
- Millot M. (2000) *Dynamique de la restauration des écosystèmes forestiers sur substrat marneux dans le secteur Haut-Provençal. Analyse, un siècle après plantation, de la restauration des écosystèmes initiée avec *Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans* Host. et problème de viabilité économique à long terme*. 103 p.
- Misson L. (2004) MAIDEN: a model for analyzing ecosystem processes in dendroecology. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 34, n° 4, p. 874-887.
- Misson L. ; Rathgeber C. ; Guiot J. (2004) Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 34, n° 4, p. 888-898.
- Moorcroft P.R. ; Pacala S.W. ; Lewis M.A. (2006) Potential role of natural enemies during tree range expansions following climate change. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 241, n° 3, p. 601-616.
- Morin X. ; Ameglio T. ; Ahas R. ; Kurz-Besson C. ; Lanta V. ; Lebourgeois F. ; Miglietta F. ; Chuine I. (2007) Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, vol. 27, n° 6, p. 817-25.
- Morin X. ; Chuine I. (2005) Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment. *Global Change Biology*, vol. 11, n° 9, p. 1493-1503.
- Mouillot F. ; Rambal S. ; Lavorel S. (2001) A generic process-based SIMulator for mediterranean landscApes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management*, vol. 147, n° 1, p. 75-97.
- Myers N. ; Mittermeier R.A. ; Mittermeier C.G. ; Da Fonseca G.A.B. ; Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, vol. 403, n° 6772, p. 853-858.
- Ne'eman G. ; Trabaud L. (2000) *Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia**. Backuys Publishers, Leiden - The Netherland.
- Nellemann C. ; Thomsen M.G. (2001) Long-term changes in forest growth: Potential effects of nitrogen deposition and acidification. *Water Air and Soil Pollution*, vol. 128, n° 3-4, p. 197-205.
- Neveux M. ; Duhon L.M. ; Corti J.M. ; Devaillois P. ; Fontanel J.L. ; P. B. (1986) Plaidoyer pour une sylviculture du Pin d'Alep par les techniciens de terrain. *Forêt méditerranéenne*, vol. VIII n° 1, p. 13-18.
- Newberry J.D. (1991) A note on Carmeans estimate of height from stem analysis data. *Forest Science*, n° 37, p. 368-369.
- 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*. Ph.D. Thesis, Aix-Marseille III, Marseille, 254 p.



- Nouals D. ; Boisseau B. (1992) *Le pin Laricio dans les Cévennes*. Cemagref, Aix en Provence, 47 p.
- Nouals D. ; Jappiot M. (1996) *Les stations forestières des plateaux et monts de Vaucluse et des versants sud des montagnes de Lure et du Ventoux*. Cemagref, Aix en Provence, 290 p.
- Nowak R.S. ; Ellsworth D.S. ; Smith S.D. (2004) Functional responses of plants to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, vol. 162, n° 2, p. 253-280.
- Onf ; Crpf Paca (1992a) Le pin blanc : une espèce provençale en plein essor. *Forêt méditerranéenne*, vol. XIII,, n° 3, p. 207-215.
- Onf ; Paca C. (1992b) Sylviculture du pin blanc. *Forêt méditerranéenne*, vol. XIII, n° 3, p. 204-206.
- Orshan G. ; Le Floc'h E. ; Le Roux A. ; Montenegro G. (1988) Plant phenomorphology as related to summer drought mediterranean type ecosystems. In: *Time scales and water stress ; 5th Int. Conf. on mediterranean ecosystems*, (eds di Castri F. ; Floret C., et al.), I.U.B.S., Paris, p. 111-123.
- Osmond B. ; Badger M. ; Maxwell K. ; Bjorkman O. ; Leegood R. (1997) Too many photons: photorespiration, photoinhibition and photooxidation. *Trends in Plant Science*, vol. 2, n° 4, p. 119-121.
- Ottorini J.M. ; Nys C. (1981) Application des données de l'Inventaire Forestier National à l'étude de la production du pin sylvestre en Margeride. *Annals of Forest Science*, vol. 38, n° 2, p. 223-236.
- Ozenda P. (1975) Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. Cartogr. Ecol.*, n° 16, p. 1-32.
- Panini T. ; Amandier L. (1999) *Etude sur les potentialités forestières des terres agricoles délaissées en région Provence-Alpes-côte d'Azur*. CRPF-PACA, Marseille, 91 p.
- Pardé J. , , (1957) La productivité des forêts de pin d'Alep en France. *Annales de l'école nationale des eaux et forêts*, vol. XV, n° 2, p. 365-414.
- Parmesan C. ; Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, vol. 421, n° 6918, p. 37-42.
- Pausas J.G. ; Ribeiro E. ; Vallejo R. (2004) Post-fire regeneration variability of *Pinus halepensis* in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, vol. 203, n° 1-3, p. 251-259.
- Petit R.J. ; Bialozyt R. ; Garnier-Gere P. ; Hampe A. (2004) Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations. *Forest Ecology and Management*, vol. 197, n° 1-3, p. 117-137.
- Petit R.J. ; Hampe A. ; Cheddadi R. (2005) Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon*, vol. 54, n° 4, p. 877-885.
- Petras R. ; Mecko J. (2003) Changes of volume increment of Scots pine (*Pinus silvestris*) trees in the dependence on defoliation. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, vol. 122, n° 2, p. 115-126.
- Phillips O.L. ; Malhy Y. ; Higuchi N. ; Laurance W.F. ; Vargas P.N. ; Vasquez R.M. ; Laurance S.G. ; Ferreira S.V. ; Stern M. ; Brown S. ; Al. E. (1998) changes in carbon balance of tropical forests: evidence from long term plots. *Science*, n° 282, p. 439-442.
- Picon-Cochard C. ; Coll L. ; Balandier P. (2006) The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia*, vol. 148, n° 3, p. 373-383.
- Pina J.M. ; Moraes R.M. (2007) Ozone-induced foliar injury in saplings of *Psidium guajava* 'Paluma' in Sao Paulo, Brazil. *Chemosphere*, vol. 66, n° 7, p. 1310-1314.
- Piovesan G. ; Biondi F. ; Bernabei M. ; Di Filippo A. ; Schirone B. (2005) Spatial and altitudinal bioclimatic zones of the Italian peninsula identified from a beech (*Fagus sylvatica* L.) tree-ring network. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, vol. 27, n° 3, p. 197-210.
- Pons A. (1981) The history of the mediterranean shrublands. In: *Ecosystems of the world 11 : mediterranean-type shrublands*, (eds di Castri F. ; Goodall D.W., et al.), Elsevier, Amsterdam, p. 1-52.

- Prentice I.C.C.T.S.B.E.H.J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguier M., Van Der Linden P.J., Dai X., Maskell K. And Johnson C.A.), Cambridge University Press, Cambridge, P. 183-237. (2001) The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide.
- Querejeta J.I. ; Roldan A. ; Albaladejo J. ; Castillo V. (2001) Soil water availability improved by site preparation in a *Pinus halepensis* afforestation under semiarid climate. *Forest Ecology and Management*, vol. 149, n° 1-3, p. 115-128.
- Quezel P. ed. (1985) *Pins du groupe halepensis : écologie, végétation, écophysiologie. Séminaire sur le Pin d'Alep et le pin brutia dans la sylviculture méditerranéenne*. Tunis, 15-19 avril 1985, 340 p.
- Quézel P. ; Barbéro M. (1992) Le pin d'Alep et les espèces voisines : répartition et caractères écologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne*, vol. XIII, n° 3, p. 158-170.
- Quézel P. ; Médail F. (2003) *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 571 p.
- R\_Development\_Core\_Team (2004) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing.
- Ramaswamy V. (2001) Radiative forcing of climate change. In: *Climate Change 2001 : The scientific basis*, (ed Houghton J.T. D.Y., Griggs D.J., Noguier M., Van Der Linden P.J., Dai X., Maskell K. and Johnson C.A.), Cambridge University Press, Cambridge, p. 349-416.
- Rameau J.-C. ; Mansion D. ; Dumé G. ; Timbal J. ; Lecoindre A. ; Dupont P. ; Keller R. (1989) *Flore forestière française. Guide écologique illustré*, 1, Plaines et Collines. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 1786 p.
- Rathgebber C. ; Blanc L. ; Ripert C. ; Vennetier M. (2004) Modélisation de la croissance en hauteur du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en région méditerranéenne française. *Ecologia mediterranea*, vol. 30, n° 2, p. 205-218.
- Rathgeber C. (2002) *Impact des changements climatiques et de l'augmentation du taux de CO2 atmosphérique sur la productivité des écosystèmes forestiers : exemple du pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) en Provence calcaire (France)*. PHD, Université d'Aix - Marseille III, FRANCE, Marseille, 312 p.
- Rathgeber C. ; Guiot J. ; Edouard J.L. (2000a) Using a biochemical model in Dendroecology. Application to *Pinus cembra*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série III*, vol. 323, n° 5, p. 489-497.
- Rathgeber C. ; Guiot J. ; Roche P. ; Tessier L. (1999) *Quercus humilis* increase of productivity in the Mediterranean area. *Annals of Forest Science*, vol. 56, n° 3, p. 211-219.
- Rathgeber C. ; Nicault A. ; Guiot J. ; Keller T. ; Guibal F. ; Roche P. (2000b) Simulated responses of *Pinus halepensis* forest productivity to climatic change and CO2 increase using a statistical model. *Global and Planetary Change*, vol. 26, n° 4, p. 405-421.
- Rathgeber C. ; Nicault A. ; Kaplan J.O. ; Guiot J. (2003) Using a biogeochemistry model in simulating forests productivity responses to climatic change and [CO2] increase: example of *Pinus halepensis* in Provence (south-east France). *Ecological Modelling*, vol. 166, n° 3, p. 239-255.
- Rathgeber C.B.K. ; Misson L. ; Nicault A. ; Guiot J. (2005) Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees-Structure and Function*, vol. 19, n° 2, p. 162-176.
- Rebetez M. ; Dobbertin M. (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 79, n° 1-2, p. 1-9.
- Rey F. ; Lachenay B. (2000) Influence of the forest vegetation on erosion in torrential marly catchment basins: role of the spatial distribution of the forest cover. In: *Geophysical Research Abstracts, vol. 2*, European Geophysical Society, p. 1.
- Richards F.J. (1959) A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot*, n° 10, p. 290-300.
- Richardson D.M. ; Rejmanek M. (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, vol. 10, n° 5-6, p. 321-331.

- Rincon A. ; Ruiz-Diez B. ; Fernandez-Pascual M. ; Probanza A. ; Pozuelo J.M. ; Felipe M.R.D. (2006) Afforestation of degraded soils with *Pinus halepensis* Mill.: Effects of inoculation with selected microorganisms and soil amendment on plant growth, rhizospheric microbial activity and ectomycorrhizal formation. *Applied Soil Ecology*, vol. 34, n° 1, p. 42-51.
- Ripert C. ; Boisseau B. (1993) *Ecologie et croissance du cèdre de l'Atlas en Provence*. Cemagref Aix en Provence, 104 p.
- Ripert C. ; Vennetier M. (2002a) *Evaluation des potentialités forestières de la Provence calcaire ouest : guide d'utilisation*. Cemagref, Aix en Provence, 17 p.
- Ripert C. ; Vennetier M. (2002b) *Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français. Chapitre 2 bis : Evaluation des potentialités forestières*. Cemagref Edition, Aix en Provence, 61 p.
- Ripert C. ; Vennetier M. (2005a) Evaluer la potentialité forestière d'un site sans observer la flore, présentation d'une méthode développée en région méditerranéenne calcaire. *RDV Techniques*, n° 8, p. 15-22.
- Ripert C. ; Vennetier M. (2005b) Evaluer la potentialité forestière d'un site sans observer la flore, présentation d'une méthode développée en région méditerranéenne calcaire. *Rendez-vous Techniques*, ONF, n° 8, p. 15-22.
- Ripert C. ; Vennetier M. ; Blanc L. ; Brochiéro F. ; Chandioix O. ; Chapelle B. ; Estève R. ; Gadiri N. ; Hervé J.C. ; Manlay R. ; Nassif Y. ; Rathgeber C. (2001) *Ecologie et croissance du pin d'Alep en France*. Cemagref, Aix en Provence, 38 p.
- Rolland C. ; Petitcolas V. ; Michalet R. (1998) Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. *Trees-Structure and Function*, vol. 13, n° 1, p. 40-53.
- Rondeux J. ; Thibaut A. (1996) *Tables de production relatives au Douglas*. Lavoisier, Paris, 152 p.
- Roussel L. (1972) *Photologie forestière*. Masson, Paris, 139 p.
- Schar C. ; Vidale P.L. ; Luthi D. ; Frei C. ; Haberli C. ; Liniger M.A. ; Appenzeller C. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, vol. 427, n° 6972, p. 332-336.
- Scull P. ; Franklin J. ; Chadwick O.A. ; McArthur D. (2003) Predictive soil mapping: a review. *Progress in Physical Geography*, vol. 27, n° 2, p. 171-197.
- Serrano L. ; Penuelas J. ; Ogaya R. ; Save R. (2005) Tissue-water relations of two co-occurring evergreen Mediterranean species in response to seasonal and experimental drought conditions. *Journal of Plant Research*, vol. 118, n° 4, p. 263-269.
- Serre-Bachet F. (1992) Les enseignements écologiques de la variation de l'épaisseur du cerne chez le Pin d'Alep. *Forêt méditerranéenne*, vol. XIII, n° 3, p. 171-176.
- Serre F. (1976) Les rapports de la croissance et du climat chez le pin d'Alep. *Acta oecologica plantarum*, n° 11, p. 3.
- Sharam G. ; Sinclair A.R.E. ; Turkington R. (2006) Establishment of broad-leaved thickets in Serengeti, Tanzania: The influence of fire, browsers, grass competition, and elephants. *Biotropica*, vol. 38, n° 5, p. 599-605.
- Sherry R.A. ; Zhou X.H. ; Gu S.L. ; Arnone J.A. ; Schimel D.S. ; Verburg P.S. ; Wallace L.L. ; Luo Y.Q. (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 104, n° 1, p. 198-202.
- Sobrado M.A. (2003) Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats. *Trees-Structure and Function*, vol. 17, n° 5, p. 400-406.
- Spiecker H. ; Mielikäinen K. ; Köhl M. ; Skovsgaard J.P. (1996) *Growth trends in European forests : studies from 12 countries*. Springer-Verlag, Heidelberg, 372 p.
- Stout D.L. ; Sala A. (2003) Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats. *Tree Physiology*, vol. 23, n° 1, p. 43-50.
- Swetnam T.W. ; Allen C.D. ; Betancourt J.L. (1999) Applied historical ecology: Using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, vol. 9, n° 4, p. 1189-1206.

- Szeicz J.M. (1997) Growth trends and climatic sensitivity of trees in the North Patagonian rain forest of Chile. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 27, n° 7, p. 1003-1014.
- Tatoni T. ; Magnin F. ; Bonin G. ; Vaudour J. (1994a) Secondary Successions on Abandoned Cultivation Terraces in Calcareous Provence .1. Vegetation and Soil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, vol. 15, n° 4, p. 431-447.
- Tatoni T. ; Roche P. (1994b) Comparison of Old-Field and Forest Revegetation Dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science*, vol. 5, n° 3, p. 295-302.
- Tenehaus M. (1998) *La regression PLS. Théorie et pratiques*. Editions Technip, Paris.
- Ter-Braak C.J.T. ; Juggins S. (1993) Weighted averaging partial least square regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia*, n° 269/270, p. 485-502.
- Tessier Du Cros L. ; Edouard J.L. eds. (2001) *FORMAT. Forest Modelling Assessment and tree rings sensitivity of tree growth to climate change and growth modelling from past to future*. IMEP, Marseille, 265 p.
- Thabeet A. ; Gadbini-Henry C. ; Denelle N. ; Vennetier M. ; Borgniet L. ; Lamar (De) A. (2006) 2003 scorching heat and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a French Mediterranean forest. In: *Actes des Rencontres Méditerranéennes d'Ecologie, 7 au 9 novembre 2006, Sous-presse.*, Béjaïa (Algérie), p. 10-20.
- Thibaut B. ; Loup C. ; Chanson B. ; Dilem A., Juillet 92, (1992) La valorisation du pin d'Alep en zone méditerranéenne française. .  
Forêt Méditerranéenne, vol. XIII, n° 3, p. 226-233.
- Thioulouse J. ; Chessel D. ; Doledec S. ; Olivier J.M. (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, n° 7, p. 75-83.
- Thomas M. ; Peeters J. (2006) *Evolution spatiotemporelle des surfaces de pin d'Alep en PACA. Fiche informations forêt n° 730*. AFOCEL, 6 p.
- Thuiller W. (2003) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, vol. 9, n° 10, p. 1353-1362.
- Thuiller W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, vol. 10, n° 12, p. 2020-2027.
- Thuiller W. ; Lavorel S. ; Araujo M.B. ; Sykes M.T. ; Prentice I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc Natl Acad Sci U S A*, vol. 102, n° 23, p. 8245-50.
- Toth H. ; Thurel M. (1983) La productivité du pin noir d'Autriche dans le Sud-Est de la France. *Revue Forestière Française*, vol. XXXV, n° 2, p. 111-118.
- Touchan R. ; Hughes M.K. (1999) Dendrochronology in Jordan. *Journal of Arid Environments*, vol. 42, n° 4, p. 291-303.
- Tsitsoni T. (1997) Conditions determining natural regeneration after wildfires in the *Pinus halepensis* (Miller, 1768) forests of Kassandra Peninsula (North Greece). *Forest Ecology and Management*, vol. 92, n° 1-3, p. 199-208.
- Untheim H. (1996) *Zur Veränderung der Produktivität von Waldstandorten. Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg*. Freiburg i. Br., Heft 198, 239 p.
- Vallauri D. (1998) Relecture par un écologue des principaux écrits sur la restauration d'espaces érodés dans les Alpes du sud (1797-1994). *Revue forestière française*, vol. 50, n° 4, p. 367-378.
- Van Der Werf G.R. ; Randerson J.T. ; Collatz G.J. ; Giglio L. (2003) Carbon emissions from fires in tropical and subtropical ecosystems. *Global Change Biology*, vol. 9, n° 4, p. 547-562.
- Van Wijk M.T. ; Rodriguez-Iturbe I. (2002) Tree-grass competition in space and time: Insights from a simple cellular automata model based on ecohydrological dynamics. *Water Resour. Res.*, vol. 38, n° 9, p. 1179.
- Vennetier M. ; Hervé J.C. (1998) Short and long term evolution of *Pinus halepensis* (Mill.) height growth in Provence (France) and its consequences for timber production. In: *International Seminar*

"Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe", (eds Karjalainen T. ; Spiecker H., et al.), vol. 27, EFI & ECOFOR, 14-16 mai 1998, Nancy - France, p. 263-265.

Vennetier M. ; Ripert C. (1996) *Typologie des stations forestières sur de grandes surfaces en Provence calcaire. Prétude*. Cemagref, Aix en Provence, 21 p.

Vennetier M. ; Ripert C. ; Brochiero F. ; Rathgeber C. ; Nassif Y. ; Chandieux O. (2007a) Autecology of *Pinus halepensis* (Mill.) in France. a déterminer, n° xx, p. xx-yy.

Vennetier M. ; Ripert C. ; Chandieux O. (1997) *Etude des potentialités forestières de la Provence calcaire : évaluation à petite échelle sur de grandes surfaces* Cemagref, Aix en Provence 71 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 et version résumée*. Cemagref, Aix en Provence, 106 p.

Vennetier M. ; Ripert C. ; Maille E. ; (2003) Etude des potentialités forestières de la Provence calcaire ouest : Evaluation à petite échelle sur de grandes surfaces. Forêt méditerranéenne, vol. XXIV, n° 1, p. 32-36

Vennetier M. ; Ripert C. ; Maillé E. ; Blanc L. ; Torre F. ; Roche P. ; Taton T. ; Brun J.-J. (2008) A new bioclimatic model calibrated with flora for Mediterranean forested areas. *Annals of Forest Science*, vol. 65, n° 711.

Vennetier M. ; Thabeet A. ; Gadbin-Henry C. ; Ripert C. ; Prévosto B. ; Borgniet L. ; Vila B. ; Guibal F. ; Ray R. ; Buron V. ; Zanetti C. (2007b) Conséquences de la canicule et de la sécheresse 2003 sur les pins méditerranéens. In: *Sécheresse et canicule 2003. Contribution des dispositifs de suivi et d'observation des forêts à la quantification des effets immédiats et à court terme*, (eds Landman G. ; Landeau S.), ECOFOR, p. under press.

Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.-Y. ; Guibal F. ; Ripert C. ; Chandieux O. (2006a) Les changements climatiques modifient l'équilibre pin sylvestre / pin d'Alep. *Forêt Entreprise*, n° 169, p. 47-51.

Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.R. ; Guibal F. ; A. T. ; Gadbin-Henry C. (2006b) Impact of climate change on pines forest productivity and on the shift of a bioclimatic limit in the Mediterranean area. *Options Méditerranéennes*, vol. Series A - Proceedings of the International Seminar MEDPINE3. CIHEAM., p. xx-yy.

Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.Y. ; Guibal F. (2005a) Conséquences du changement climatique et de la canicule 2003 sur la limite pin sylvestre / pin d'Alep en région méditerranéenne. In: *La forêt face aux changements climatiques, acquis et incertitudes. Journées d'information et de débat du GIP ECOFOR, Paris, 13-15 décembre 2005*, (ed ECOFOR), Symposcience [en ligne], Paris, p. (Accepted).

Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.Y. ; Guibal F. (2005b) Suivi de l'impact du changement climatique sur les essences forestières : approche par transects. In: *"De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt."* (ed ECOFOR), Symposcience [en ligne], Paris, 2-3 février 2005.

Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.Y. ; Guibal F. ; Ripert C. ; Chandieux O. (2005c) Impact du changement climatique sur la productivité forestière et le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne française. *Ingénieries - E A T*, n° 44, p. 49-61.

Vennetier M. ; Vila B. ; Liang E.Y. ; Guibal F. ; Ripert C. ; Chandieux O. (2007c) Impact du changement climatique et de la canicule de 2003 sur la productivité et l'aire de répartition du pin sylvestre et du pin d'Alep en région méditerranéenne. *Rendez-Vous techniques*, n° numéro spécial "changements climatiques", p. 67-73.

Vila B. ; Nicault A. ; Vennetier M. (2001) Influence de la densité des peuplements sur la croissance en hauteur et radiale de *Pinus sylvestris* L. en région méditerranéenne française *Forêt méditerranéenne*, vol. XXII, n° 1, p. 65-74.

Vila B. ; Vennetier M. (2003) *Impact du changement climatique sur le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne*. Cemagref, IMEP, ECOFOR, Aix en Provence, 141 p.

Vila B. ; Vennetier M. ; Liang E. ; Ripert C. ; Chandieux O. ; Guibal F. (2007) Did global change already modify forest productivity in French Mediterranean Ecosystems? Submitted to *Annals of Forest Science*.

- Vila B. ; Vennetier M. ; Ripert C. ; Chandioix O. ; Liang E. ; Guibal F. ; Franck T. (2008) Has global change induced opposite trends in radial growth of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis* at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France). *Annals of Forest Science*, vol. 65, n° 709, p. 9.
- Whitfield C.J. ; Watmough S.A. ; Aherne J. ; Dillon P.J. (2006) A comparison of weathering rates for acid-sensitive catchments in Nova Scotia, Canada and their impact on critical load calculations. *Geoderma*, vol. 136, n° 3-4, p. 899-911.
- Wieser G. ; Manning W.J. ; Tausz M. ; Bytnerowicz A. (2006) Evidence for potential impacts of ozone on *Pinus cembra* L. at mountain sites in Europe: An overview. *Environmental Pollution*, vol. 139, n° 1, p. 53-58.
- Willoughby I. ; Clay D.V. ; Dixon F.L. ; Morgan G.W. (2006) The effect of competition from different weed species on the growth of *Betula pendula* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, vol. 36, n° 8, p. 1900-1912.
- Wold S. (1995) PLS for multivariate linear modeling. In: *Chemometric methods in Molecular Design*, (ed Waterbeemd v.d.), VCH, Weinheim, Germany, p. 195-218.
- Zaitchik B.F. ; Macalady A.K. ; Bonneau L.R. ; Smith R.B. (2006) Europe's 2003 heat wave: A satellite view of impacts and land-atmosphere feedbacks. *International Journal of Climatology*, vol. 26, n° 6, p. 743-769.
- Zalba S.M. ; Cuevas Y.A. ; Boo R.M. Invasion of *Pinus halepensis* Mill. following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. *Journal of Environmental Management*, vol. In Press, Corrected Proof.
- Zamora J. ; Verdu J.R. ; Galante E. (2007) Species richness in Mediterranean agroecosystems: Spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, vol. 134, n° 1, p. 113-121.
- Zavala M.A. ; Zea E. (2004) Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology*, vol. 171, n° 1-2, p. 197-207.

## TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	.... 3
FINANCEMENTS	.... 5
INTRODUCTION GENERALE	.... 7
Hypothèse de base et questions fondamentales	.... 8
Bilan hydrique ou disponibilité en eau ?	.... 9
Le bilan hydrique en quatre questions	.... 9
Plan et articulation de la thèse	.... 11

### Première partie : Développement d'un nouveau modèle bioclimatique

<b>1 INTRODUCTION</b> .....	<b>16</b>
1.1 CONTEXTE .....	16
1.2 HYPOTHESE DE BASE ET OBJECTIFS .....	18
<b>2 MATERIEL ET METHODES</b> .....	<b>19</b>
2.1 CHOIX DE LA ZONE D'ETUDE .....	19
2.2 DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE .....	19
2.2.1 <i>Description physique</i> .....	19
2.2.2 <i>Description de la végétation</i> .....	20
2.3 CHOIX DES SITES ET TYPES DE PEUPELEMENTS .....	21
2.4 PLAN D'ECHANTILLONNAGE .....	21
2.5 VARIABLES RELEVÉES .....	22
2.6 ANALYSES STATISTIQUES .....	24
<b>3 RESULTATS</b> .....	<b>29</b>
3.1 ANALYSE DE LA FLORE ET MISE EN EVIDENCE DU BILAN HYDRIQUE .....	29
3.2 CONTROLE DE LA ROBUSTESSE DES BASES DU MODELE .....	31
3.3 MODELISATION DE L'INDICE FLORISTIQUE PAR REGRESSION PLS .....	32
3.3.1 <i>Transformation et choix des variables</i> .....	32
3.3.2 <i>Cartographie de l'indice bioclimatique global Ib<sub>CG</sub></i> .....	34
3.3.3 <i>Calcul de modèles séparés pour Basse Provence et arrière-pays</i> .....	34
<b>4 DISCUSSION</b> .....	<b>36</b>
4.1 ROBUSTESSE DE NOTRE APPROCHE BASEE SUR LA FLORE .....	36
4.2 POIDS DES VARIABLES ET LEURS INTERACTIONS .....	36
4.2.1 <i>Variables CG</i> .....	36
4.2.2 <i>Variables TE</i> .....	38
4.2.3 <i>Poids relatif des variables CG et TE</i> .....	39
4.3 SENSIBILITE DU MODELE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUE ET SON INTERET POUR EVALUER CES CHANGEMENTS .....	39
4.3.1 <i>A l'échelle régionale</i> .....	39
4.3.2 <i>A l'échelle locale</i> .....	41
4.4 PERTURBATIONS DE LA FLORE NON PRISES EN COMPTE DANS L'ECHANTILLONNAGE .....	42
4.5 AUTRES USAGES POSSIBLES DU MODELE .....	43
<b>5 CONCLUSION ET PERSPECTIVES</b> .....	<b>44</b>

<b>6</b>	<b>CONTEXTE ET OBJECTIFS .....</b>	<b>46</b>
<b>7</b>	<b>MATERIEL ET METHODES .....</b>	<b>48</b>
7.1	SENSIBILITE DE L'ANALYSE DE BASE AUX VARIATIONS DE FLORE .....	48
7.2	SENSIBILITE DU MODELE INITIAL AUX VARIATIONS DE CLIMAT .....	51
<b>8</b>	<b>RESULTATS .....</b>	<b>53</b>
8.1	SUR LES PLACETTES REELLES .....	53
8.1.1	<i>Ajout-suppression de plantes .....</i>	<i>53</i>
8.1.2	<i>Modification d'abondance dominance.....</i>	<i>54</i>
8.1.3	<i>Intervalle de confiance des variations d'indice.....</i>	<i>56</i>
8.2	SUR LES PLACETTES FICTIVES .....	56
8.3	SIMULATION DU CHANGEMENT CLIMATIQUE .....	59
<b>9</b>	<b>DISCUSSION.....</b>	<b>60</b>
9.1	COMPARAISON ENTRE VARIATION DE L'INDICE FLORISTIQUE ET VARIATION DE L'INDICE BIOCLIMATIQUE .....	60
9.2	LES VARIABLES ET VARIATIONS CLIMATIQUES .....	61
9.3	BIAS LIES A LA STRUCTURE DE L'ECHANTILLON .....	62
<b>10</b>	<b>CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....</b>	<b>64</b>
<b>11</b>	<b>CONTEXTE ET OBJECTIFS .....</b>	<b>68</b>
11.1	LE PIN D'ALEP : TRES BIEN ET TROP PEU CONNU !.....	68
11.2	DES METHODES MISES A L'EPREUVE PAR LE CHANGEMENT GLOBAL .....	70
11.3	OBJECTIFS ET PLAN DE TRAVAIL DE L'ETUDE.....	72
<b>12</b>	<b>MATERIEL ET METHODES .....</b>	<b>73</b>
12.1	PLAN D'ECHANTILLONNAGE, CHOIX ET MESURE DES ARBRES .....	73
12.2	CHOIX DES MODELES ET CALCUL DES INDICES DE FERTILITE.....	74
12.3	VARIATIONS DE LA VITESSE DE CROISSANCE DU PIN D'ALEP AU 20 <sup>EME</sup> SIECLE .....	76
12.4	MODELISATION DES INDICES DE FERTILITE ET VALIDATION DES MODELES .....	76
12.5	LIEN AVEC LE MODELE BIOCLIMATIQUE.....	77
<b>13</b>	<b>RESULTATS .....</b>	<b>78</b>
13.1	CHOIX DU MODELE DE CROISSANCE EN HAUTEUR.....	78
13.2	DOMAINE DE VALIDITE DU MODELE .....	80
13.3	ACCELERATION DE LA CROISSANCE DES ARBRES ET CORRECTIONS DES INDICES DE FERTILITE .....	81
13.4	MODELISATION DES INDICES DE FERTILITE .....	83
13.4.1	<i>Modèle en arbre de décision.....</i>	<i>83</i>
13.4.2	<i>Modèle PLS.....</i>	<i>84</i>
<b>14</b>	<b>DISCUSSION.....</b>	<b>88</b>
14.1	MODELES DE CROISSANCE EN HAUTEUR .....	88
14.2	LIMITES DE VALIDITE DES COURBES DE CROISSANCE.....	89
14.3	IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE ET GLOBAL.....	90
14.4	LES MODELES ECOLOGIQUES DU PIN D'ALEP .....	95
14.5	PARTICULARITE DES STATIONS SUR MARNES ET ARGILITES (ROCHES FLUIDES) .....	99
14.5.1	<i>Contraintes de croissance sur marnes et argilites.....</i>	<i>99</i>
14.5.2	<i>Milieux favorables sur marnes et argilites profondément altérées.....</i>	<i>100</i>
14.5.3	<i>Facteurs de compensation sur marnes et argilites.....</i>	<i>100</i>
14.6	PARTICULARITE DE QUELQUES AUTRES TYPES DE ROCHES ET SOLS .....	100



14.6.1	<i>Substrats sableux</i> .....	100
14.6.2	<i>Sols acides lessivés</i> .....	101
14.6.3	<i>Le pin d'Alep sur roches acides</i> .....	101
14.7	MISE EN RELATION DES INDICES BIOCLIMATIQUES ET HYDRIQUES AVEC LA PRODUCTIVITE FORESTIERE .....	101
<b>15</b>	<b>CONCLUSION ET SYNTHESE</b> .....	<b>103</b>

### **Troisième partie : Etude autécologique du pin d'Alep en France**

<b>16</b>	<b>CONTEXTE ET OBJECTIFS</b> .....	<b>106</b>
<b>17</b>	<b>MATERIEL ET METHODES</b> .....	<b>107</b>
17.1	LE DISPOSITIF EXPERIMENTAL .....	107
17.2	LES MESURES, DONNEES ET ANALYSES STATISTIQUES .....	109
<b>18</b>	<b>RESULTATS</b> .....	<b>112</b>
18.1	MODELE DE RELATION CLIMAT CROISSANCE POUR LE TRANSECT .....	112
18.1.1	<i>Prise en compte des accidents majeurs</i> .....	113
18.1.2	<i>Détermination des variables significatives</i> .....	115
18.2	INFLUENCE DE LA STATION .....	120
<b>19</b>	<b>DISCUSSION</b> .....	<b>122</b>
19.1	RESULTATS GENERAUX SUR LES RELATIONS CLIMAT CROISSANCE DU PIN D'ALEP .....	122
19.2	SENSIBILITE DU PIN D'ALEP AU GRADIENT THERMIQUE .....	124
19.3	GRADIENT THERMIQUE SPATIAL ET CHANGEMENT CLIMATIQUE TEMPOREL .....	126
19.4	SENSIBILITE AUX VARIATIONS DE BILAN HYDRIQUE .....	129
<b>20</b>	<b>CONCLUSION</b> .....	<b>132</b>

### **Quatrième partie : Interaction climat - milieu: approche dendroécologique et croissance radiale du pin d'Alep**

<b>21</b>	<b>COMPARAISON DES DIFFERENTES APPROCHES</b> .....	<b>136</b>
21.1	RELATIONS ENTRE L'APPROCHE DENDROECOLOGIQUE ET LE MODELE BIOCLIMATIQUE .....	136
21.2	RELATION ENTRE APPROCHE DENDROECOLOGIQUE ET APPROCHE AUTECOLOGIQUE .....	138
21.3	RELATION ENTRE APPROCHE AUTECOLOGIQUE ET MODELE BIOCLIMATIQUE .....	139
<b>22</b>	<b>SYNTHESE FINALE</b> .....	<b>140</b>
22.1	LE BILAN HYDRIQUE ET L'EQUILIBRE DE SES COMPOSANTES .....	140
22.2	LES APPORTS ORIGINAUX ET METHODOLOGIQUES DE CETTE THESE .....	142
22.3	PERSPECTIVES .....	144
	HISTORIQUE ET CONTEXTE DE CETTE THESE .....	147
	BIBLIOGRAPHIE	
	Parties 1 et 2 .....	151
	Parties 3 et 4 .....	162
	TABLE DES MATIERES .....	181
	TABLE DES ANNEXES .....	185



## ANNEXES

**Annexe 1 . Carte détaillée de la zone d'étude**

**Annexe 2. Eléments du climat de la zone d'étude**

**Annexe 3. Détails sur l'échantillonnage**

**Annexe 4. Liste des variables relevées et détails des modalités de classes, d'observation, de notation ou de calcul**

**Annexe 5. Test de robustesse des bases du modèle bioclimatique par Analyse Factorielle Multiple**

**Annexe 6. Optimisation des régressions PLS**

**Annexe 7. Optimisation des réseaux de neurones.**

**Annexe 8. Quelques résultats des analyses en arbre de décision**

**Annexe 9. Liste des plantes avec leur code et leur fréquence. Détail de la répartition des placettes, plantes et classes de variables dans les plans de l'AFC.**

**Annexe 10. Combinaison de 2 gradients indépendants pour la modélisation**

**Annexe 11. Test de corrélation entre les variables TE et le 4<sup>ème</sup> gradient (TE) de la figure 4**

**Annexe 12. Calibration de deux modèles séparés pour basse Provence et arrière-pays.**

**Annexe 13. Tableaux de synthèse des relations entre indices Id\_CG et Id\_TE et productivité des principales essences de la forêt méditerranéenne française.**

**Annexe 14. Modèle pour la croissance en hauteur du pin d'Alep et clefs autécologiques**

**Annexe 15. Simulation du changement climatique sur placettes réelles et fictives**

**Annexe 16. Etude dendroécologique du pin d'Alep**

**Annexe 17. Premier article:** Vennetier M. et al. (2008) *A new bioclimatic model calibrated with vegetation for Mediterranean forest areas*. Annals of Forest Science, 65 - 711

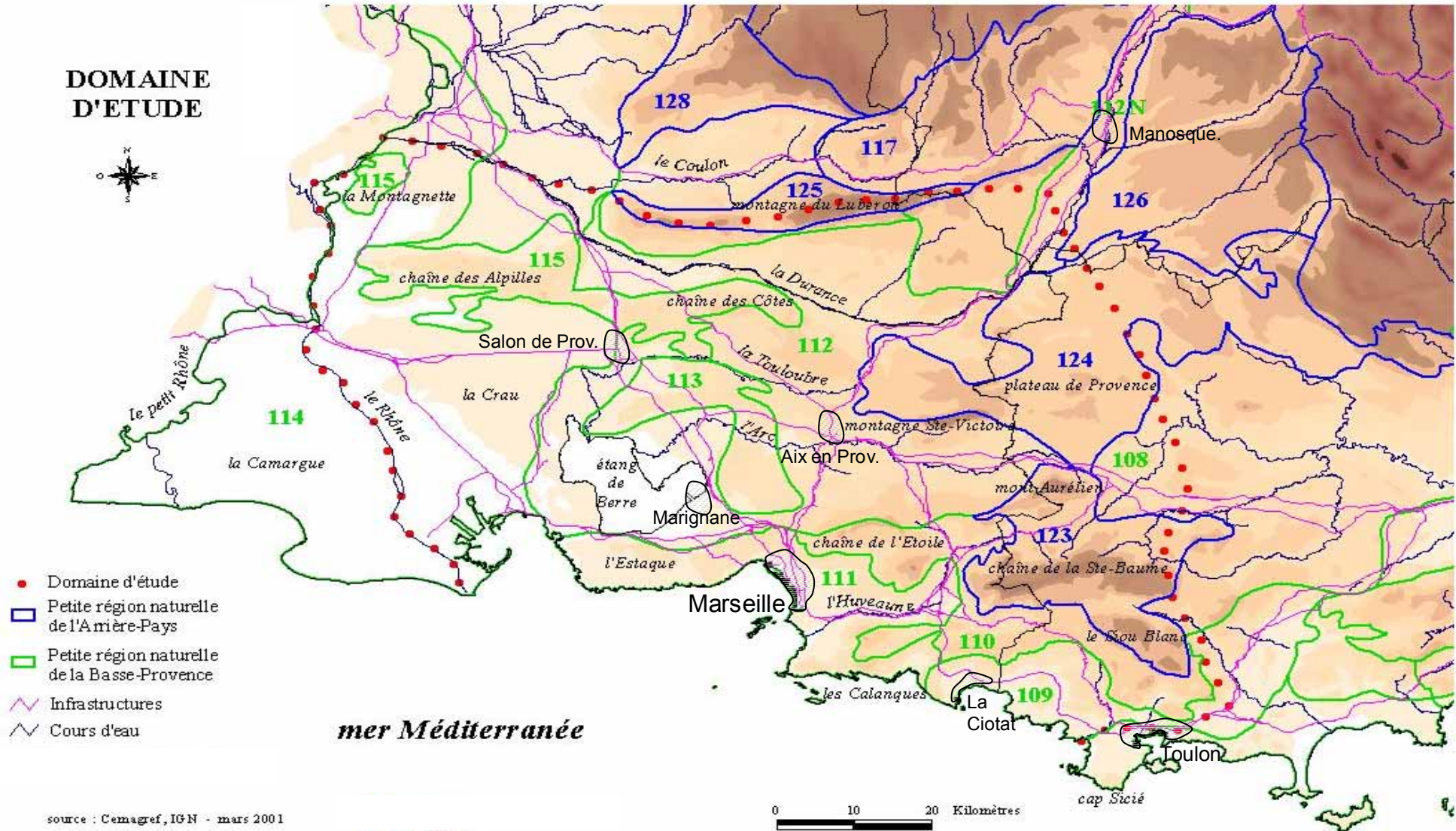
**Annexe 18. Deuxième article:** Vennetier M. et Ripert C. (2009) *Forest flora turnover with climate change in the Mediterranean region*. Soumis Forest Ecology and Management, fev 2009.

**Annexe 19. Troisième article:** Vennetier M. et Ripert C. (2009). Impact du changement climatique sur la flore: théorie et pratique en forêt méditerranéenne. Accepté, Sciences, fev 2009.

**Annexe 20. Quatrième article:** Vila Bruno, Vennetier Michel, Ripert Christian, Chandiooux Olivier, Liang Eryuan, Guibal Frédéric, Torre Franck (2008) *Has global change induced opposite trends in radial growth of Pinus sylvestris and Pinus halepensis at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France)*. Annals of Forest Science 65 (709). Cet article est tiré du quatrième chapitre de la thèse

Annexe 1

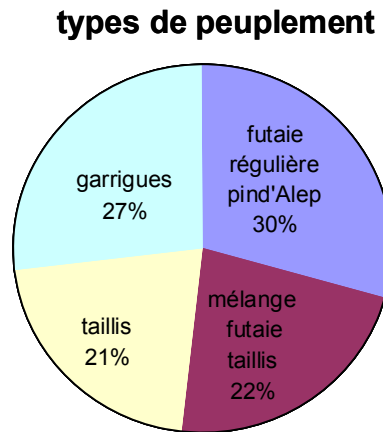
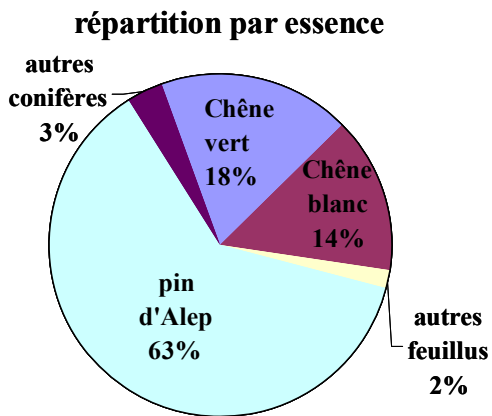
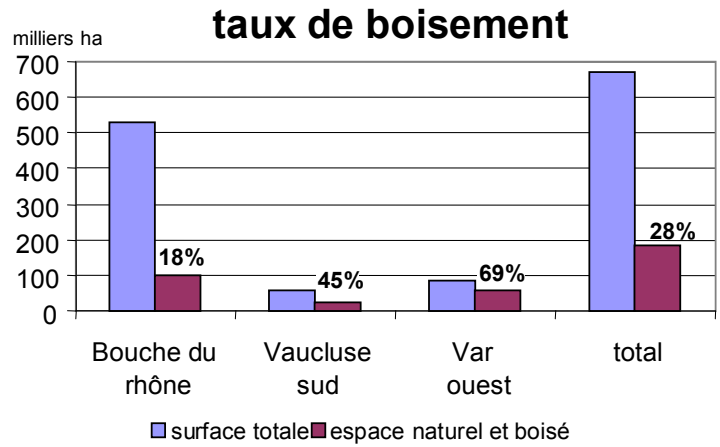
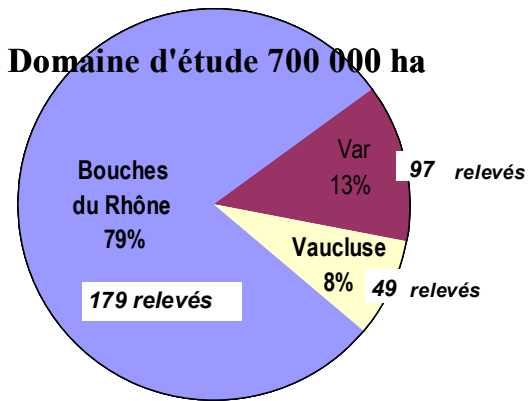
**Carte détaillée et petites régions naturelles de la zone d'étude**



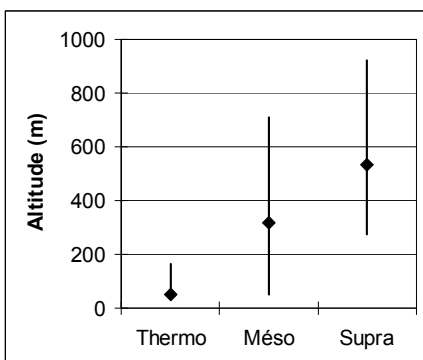
La basse Provence correspond ici au bioclimat mésoméditerranéen avec une mince frange thermoméditerranéenne sur la côte, et l'arrière pays au bioclimat supraméditerranéen. Les petites régions naturelles sont extraite du Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français, chapitre 2 (Boisseau *et al.*, 1992). Le détail du climat de ces petites régions figure en annexe 2.

## Annexe 1 (suite)

Quelques éléments descriptifs de la zone d'étude



Répartition des classes d'altitude des placettes en fonction de la zone bioclimatique.



**Eléments détaillés du climat de la zone d'étude**

Calculés ou interpolés des données de l'ensemble des stations Météo-France disponibles sur la période 1961-96.

*A2.1 - Diagrammes ombrothermiques des principaux secteurs de la zone d'étude.*

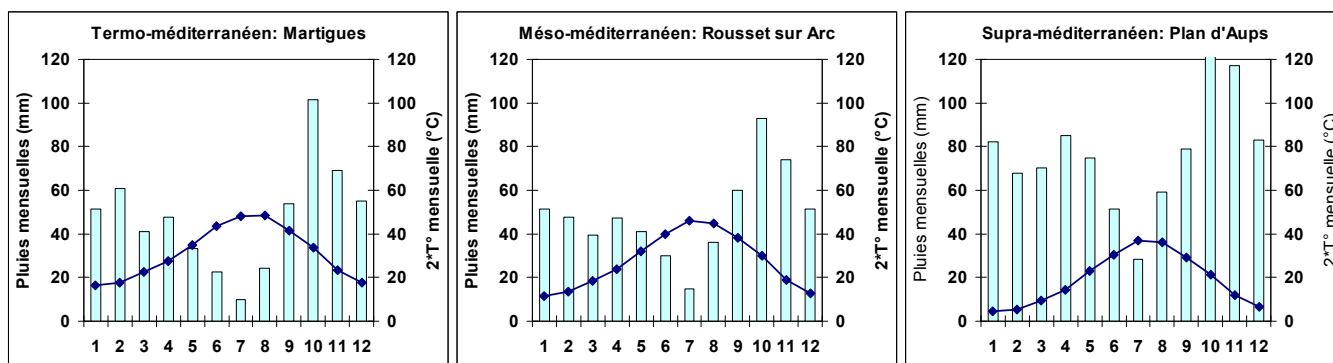


Figure A2.1 : Diagramme ombrothermique pour trois stations représentatives des bioclimats de la zone d'étude (période 1975-2006). On remarque que le nombre moyen de mois secs passe de 3 à 4 en thermo-méditerranéen à 1 en supra méditerranéen.

Le climat thermo méditerranéen se différencie très nettement des deux autres. Il y a une différence en moyenne bien marquée mais un recouplement des valeurs de pluies et températures entre le méso et le supraméditerranéen (figure A2.2).

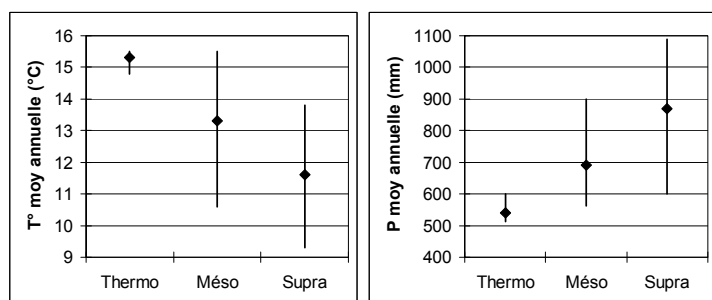


Figure A2.2 : Amplitude des pluies et des températures moyennes annuelles pour les placettes des 3 zones bioclimatiques.

La différence entre les 3 zones bioclimatiques, notamment entre méso et supra méditerranéen, vient des régimes de pluies et de températures qui diffèrent entre les deux zones. Au niveau thermique, une différence vient de l'influence très marquée de la mer sur le climat sur une distance assez courte à partir de la côte, cette influence étant facilement masquée par des reliefs côtiers de faible altitude. Au niveau de l'arrière pays, ce sont les orages plus fréquents en début et fin d'été qui réduisent la durée de la saison sèche.

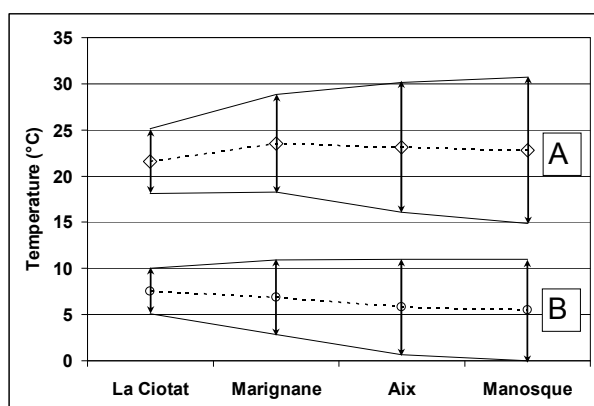


Figure A2.3 : Températures du mois le plus chaud (A) et le plus froid (B) de 4 stations de continentalité croissante de la zone d'étude. En traits pleins, moyennes des maxima et minima journaliers, en pointillé moyenne mensuelle. On note l'effet très marqué de la continentalité sur l'accroissement du contraste thermique quotidiennement et sur l'année entière. La station de Marignane n'est séparée de la mer que par quelques km et une chaîne côtière ne dépassant pas 250m d'altitude. Ce petit relief est suffisant pour limiter l'effet tampon de la mer, malgré la présence de l'étang de Berre, vaste lagune intérieure qui tamponne aussi le climat.

### A2.3. - Quelques éléments du changement climatique récent.

Le réchauffement climatique récent (98-2006) est très rapide (figure A2.4) et supérieur à celui de l'ensemble du 20<sup>ème</sup> siècle. Il est et particulièrement marqué en fin de printemps et début d'été ou il dépasse 2°C. Les températures de mai et juin font biologiquement commencer l'été un mois plus tôt qu'au cours des décennies précédentes, allongeant d'autant la période de stress hydrique. L'hiver 2006-2007 rompt la tendance à un faible réchauffement hivernal avec des températures très élevées, mais c'est jusqu'à présent une exception.

L'année 2003 a été marquée par une canicule, tout à fait exceptionnelle même au niveau de la région méditerranéenne : les températures moyennes des mois de juin et août ont été de 4 à 6 °C plus élevées que les normales, les maximums relatifs ayant été enregistrés dans la région de la Sainte-Baume.

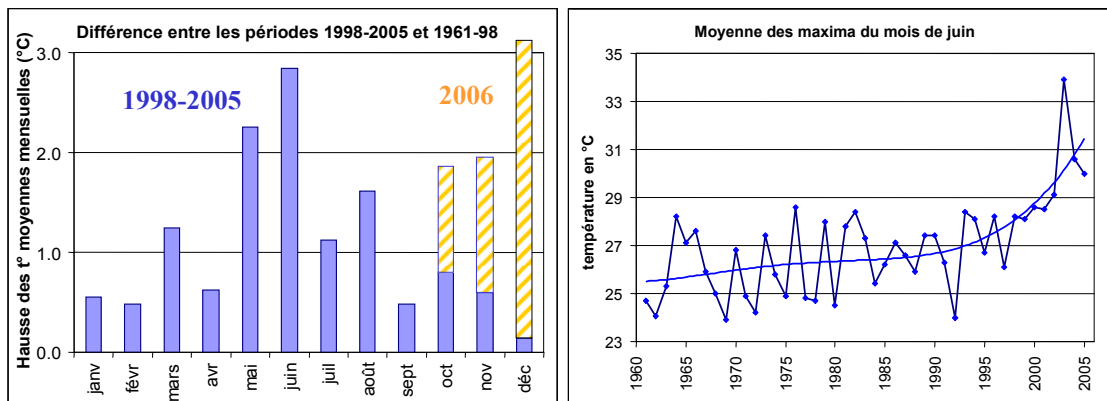


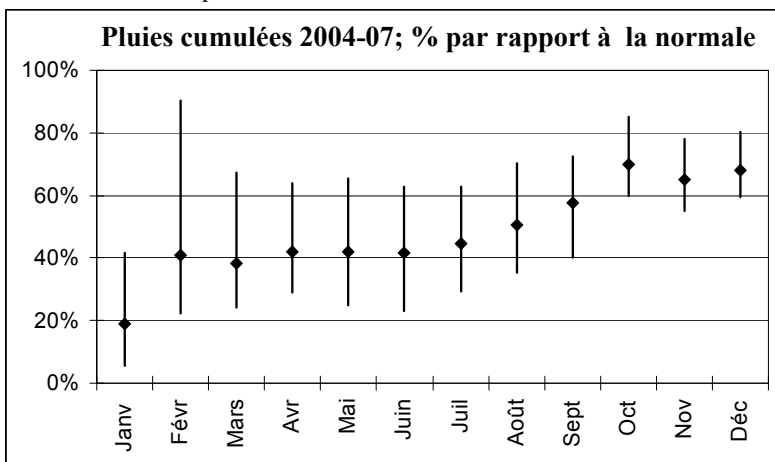
Figure A2.4 : Réchauffement récent du climat dans la zone d'étude (moyenne des 6 stations météo entourant la Sainte-Baume).

Le réchauffement s'accompagne d'une réduction de la pluviométrie, marqué significativement depuis 1998, mais surtout au cours des années 2003-2007. Le déficit se creuse principalement en fin d'hiver et début de printemps (figure A2.5). Dans la moitié est de la zone d'étude, il n'est pas tombé plus de 50% de la normale entre janvier et août durant les années 2004-2007. L'année 2003 a connu un déficit pluviométrique annuel de seulement 20% par rapport à la moyenne trentennale 1968-1997, mais 4 mois sans pluie conjugués avec la canicule ont provoqué un stress hydrique exceptionnel.

Si d'abondantes pluies d'automne ont fait remonter le cumul certaines années, le déficit annuel moyen reste de l'ordre de 20 à 40%.

Ces pluies d'automne sont peu importantes pour la végétation, car elles sont souvent violentes et provoquent des pertes par ruissellement. Elles sont trop précoces pour être pleinement utiles au printemps, et ne compensent pas le déficit des pluies de fin d'hiver qui sont celles qui reconstituent habituellement les réserves profondes du sol.

Figure A2.5 : déficit de la pluviométrie cumulée par rapport à la normale au cours des dernières années sur la basse Provence. Un tel déficit sur 4 ans, ajouté à celui de 2003, n'avait jamais été observé dans les annales météo de la région débutant en 1860.



# Annexe 3

## Détail du plan d'échantillonnage

PLAN D'ECHANTILLONNAGE							Relevés effectués																				
modèle bilan hydrique							n° 1	n° 2	n° 3	n° 4	n° 5	n° 6	n° 7	n° 8													
Substrat		Climat		altitude en m		Expo (ikr)		Topographie (Tp) : plaine (1) vallée (2) vallon (3) plateau (4) replat (5) sommet (6) haut de pente (7) mi-pente (8) bas-pente (9) croupe (10)																			
Calc	Marne	coll	meso	supra	0-200	200-400	400-600	600-800	frais	neu-re	chaud	n°	Topo	n°	Topo	n°	Topo	n°	Topo	n°	Topo	n°	Topo				
					0				F			58	9	60	8	64	8	67	9	80	8	88	8	89	8	94	8
									N			79	4	86	7	100	4	112	4	121	1	135	4	144	10	172	3
					200				C			63	8	65	9	93	7	101	8	136	7	140	9	150	8	151	8
						200			F			22	9	56	8	61	8	62	8	69	8	73	7	78	8	107	8
							400		N			6	4	12	8	42	5	77	4	102	4	110	4	171	5	174	2
								400	C			30	9	35	8	71	8	109	8	113	9	129	8	146	7	176	8
						400			F			10	8	75	7	114	7	115	7	118	8	122	9	192	8	203	9
							600		N			11	4	36	6	37	5	116	5	129	4	130	4	145	10	166	4
								600	C			24	8	74	7	76	8	117	8	132	9	138	7	148	8	177	10
							600		F																		
								800	N																		
									C			25	8														
					0				F																		
									N																		
					200				C																		
						200			F																		
									N																		
							400		C																		
								400	F																		
									N																		
									C																		
									F																		
									N																		
									C																		
									F																		
									N																		
									C																		

Figure A3.1 : exemple de remplissage de la grille stratifiée d'échantillonnage. Les 4 facteurs principaux figurent dans les colonnes de gauche. Pour les facteurs secondaires, et notamment la topographie, l'équilibre est recherché au fur et à mesure que la grille se remplit. Pour le substrat **Calc** = altérite de calcaire et autres roches carbonatées dures avec moins de 25 cm de colluvions superficielles. **Marne** = substrat marneux ou roches assimilées (argilites). **Coll** = présence d'une colluvion de plus de 25 cm d'épaisseur sur l'altérite. Si l'on ne tient pas compte des marnes, qui sont très marginales en zone forestière et pour lesquelles on ne peut pas entièrement compléter le plan, on a 48 classes croisées des variables principales (2\*2\*4\*3), et un minimum de 5 placettes par classe. Un détail de répartition pour certaines variables est donné ci-dessous.

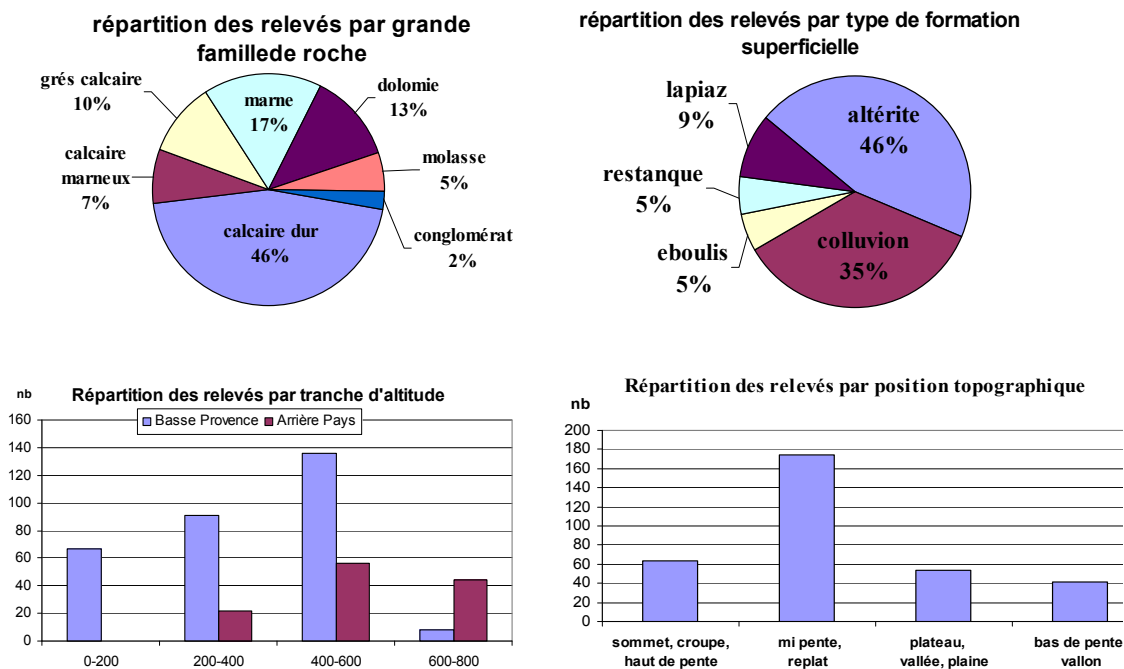


Figure 3.2 : Répartition des relevés dans les classes de certains paramètres de l'échantillon. Elle est représentative de la répartition des zones forestières (notamment pour altitude et topographie), tout en respectant un nombre minimum de relevés dans chaque classe des principales variables.



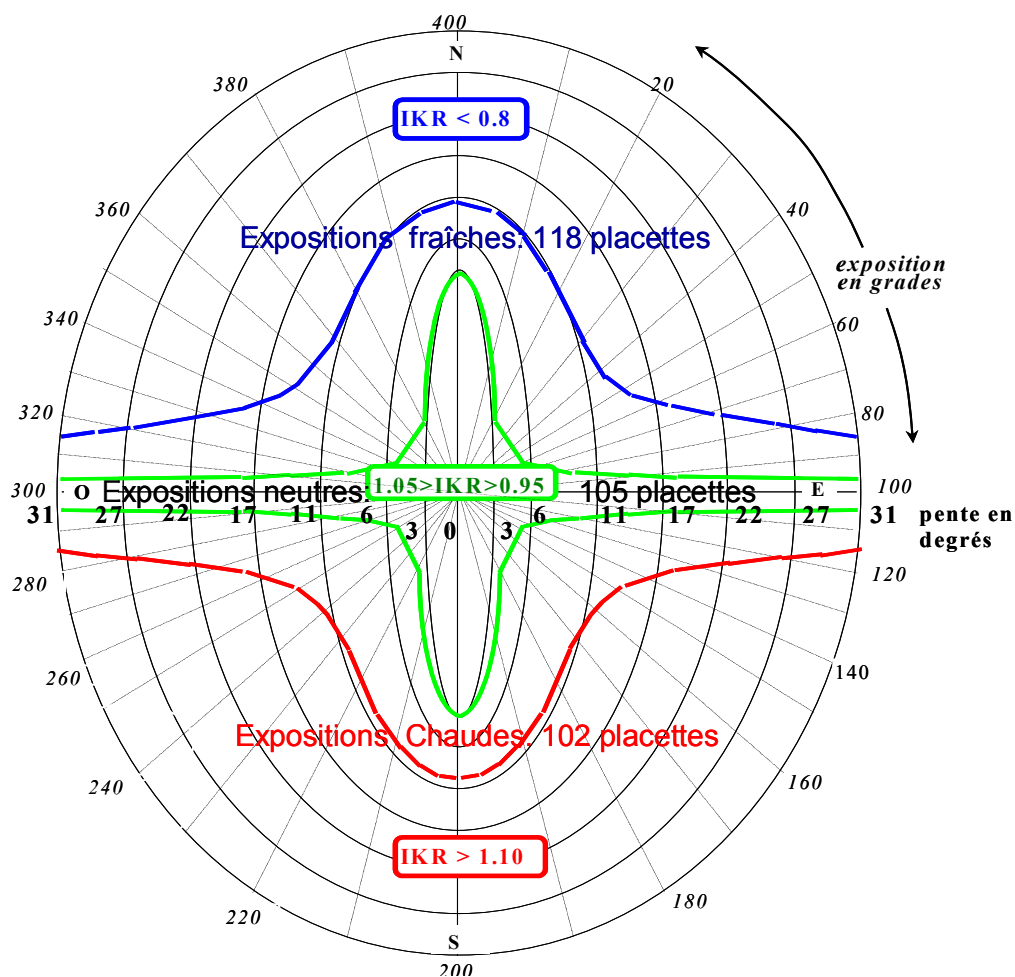


Figure A3.3 : Répartition des relevés par classes d'exposition ( $ikr$ ). Les classes très chaudes ( $ikr > 1.10$ ) et très fraîches ( $ikr < 0.8$ ) sont très bien représentées pour mettre en évidence le gradient lié aux reliefs marqués de la zone d'étude, majoritairement orientés est-ouest donc créant une majorité de versants orientés au nord ou au sud. Cette figure représente un relief fictif en forme de demi-orange oblongue, dont la pente s'accroît avec la distance au centre. Tout site dont la pente dépasse 3 à 4 degrés est considéré comme chaud ou frais si son orientation n'est pas très proche de l'Est ou de l'Ouest. A partir de 10 à 15 degrés de pente, on passe dans la catégorie très chaud ou très frais dans les mêmes conditions.

## Annexe 4

### Variables utilisées : modalités de mesure ou de calcul, classes, discussion

#### A4.1 : Liste et détail des variables abiotiques

La liste complète des variables relevées sur le terrain ou sur carte est notée au recto de la fiche de terrain qui figure dans les pages suivantes, et qui précise aussi la plupart des classes et codes utilisés. Elle est complétée par des variables géographiques calculées par SIG qui sont discutées plus loin dans cette annexe (A4.8).

On précise ci-dessous les détails pour certaines d'entre elles, en reprenant l'ordre de la fiche de relevé. Pour un détail complet sur la prise en compte et le relevé des variables topo-édaphiques, se reporter aux ouvrages techniques de référence : Chapitre 2bis du Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français (Ripert et Venetier, 2002) et rapport sur l'écologie et la croissance du pin d'Alep en France (Ripert *et al.*, 2001).

La première partie de la fiche concerne les références du relevé, ainsi que les données géographiques et climatiques.

- Chaque relevé est numéroté, daté, avec la liste des auteurs présents sur le terrain. Sa position en coordonnées Lambert sur carte IGN au 1:25 000<sup>e</sup> est repérée, manuellement avant l'année 2000, au GPS depuis. Les références de la carte IGN concernée sont notées, ainsi que la commune.

- Secteur bioclimatique, petite région naturelle, et altitude sont relevés sur carte, après positionnement de la placette. La distance à la mer, notée initialement sur carte, a été ensuite entièrement recalculée par SIG (cf. A4.8 plus loin).

- Les données de pluies et températures sont calculées par SIG à partir des stations météo disponibles (cf. thèse, première partie, chapitre 2.5), les types de pluies et températures relevées sur les cartes des petites régions naturelles (Boisseau *et al.*, 1992), le nombre de mois secs et mois froids sur les cartes climatiques régionales (CNRS, 1986)

La deuxième partie de la fiche traite les données de topographie et d'exposition

- La topographie générale (échelle du versant) est déterminée en combinant les observations de terrain et la carte topographique, car l'environnement lointain de la placette peut ne pas être visible, et des reliefs d'échelle intermédiaire visibles sur le terrain peuvent ne pas apparaître sur la carte. La topographie stationnelle est relevée à l'échelle de la placette, suivant deux directions : parallèlement et perpendiculairement aux courbes de niveau.

- L'exposition est relevée sur carte pour les échelles des grand et petit versants, et sur le terrain à l'échelle de la placette.

- La pente est relevée sur la placette entre le point le plus haut et le point le plus bas.

- Le confinement est estimé localement comme l'angle du sommet du relief faisant le plus d'ombrage sur la placette, en général en direction du sud. Cette variable très difficile à estimer a ensuite été recalculée par SIG (cf. A4.6).

- L'ikr est calculé au bureau à partir des données de pente et exposition à l'échelle de la placette. On positionne simplement la placette sur le terrain dans les catégories neutre, frais et chaud à l'aide de la figure A3.3 pour équilibrer le plan d'échantillonnage au cours d'une campagne de terrain si nécessaire.

La troisième partie de la fiche concerne la géologie

- Le code de la roche observée est noté d'après la légende de la carte géologique locale au 1:50 000<sup>e</sup> du BRGM. En cas de désaccord entre observation de terrain et carte, c'est l'observation de terrain qui prime. Un code propre à l'étude est attribué par type de roche mère (calcaire dur, calcaire marneux, marne, grès, dolomie, conglomérat, sable, alternances de différents types... douze types en tout).

- Le pourcentage d'affleurements rocheux est noté en 4 classes en faisant particulièrement attention à ne pas prendre en compte les roches affleurantes dans les éboulis ou les parties de bancs de roches très altérés dont les blocs sont mobiles sur plusieurs dizaines de cm de profondeur.

- La réaction à l'acide chlorhydrique de la roche mère est testée sur des parties fraîchement fractionnées et sur les parties plus altérées. Elle est notée en 3 classes.

- Le pendage des couches géologiques est souvent difficile à déterminer et demande alors une prospection dans les environs de la placette. Il est noté en trois catégories suivant la figure A4.1. Il est pris dans le sens de la plus grande pente et dans le sens des courbes de niveau. Une variable synthétique peut être obtenue en combinant les deux variables de pendage dans une variable synthétique pendage stationnel.

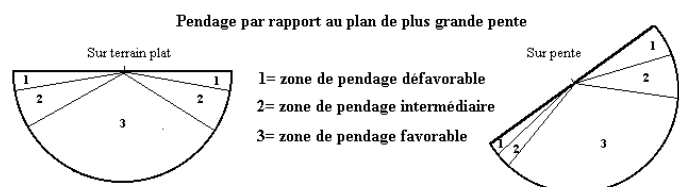


Figure A4.1 : notation du pendage des couches géologiques. Cette variable n'a de sens que sur les roches dures ou les alternances de roches dures et tendres où les premières sont dominantes.

- L'épaisseur des strates géologiques dans les premiers mètres de profondeur a son importance dans les roches dures, car chaque rupture entre strates est une zone privilégiée d'altération, et la multiplication des strates fines accroît les chances que certaines d'entre elles soient plus altérées et plus pénétrables par les racines.

- L'épaisseur interstrates décrit l'épaisseur de la jointure altérée entre plusieurs strates dures lorsqu'on a affaire à des successions de couches. Il peut aussi s'agir de petites couches de matériaux fluides (argiles, limons, sables) entre des strates dures.
- La fissuration décrit les fissures dans le plan des couches géologiques, par le nombre de fissures visibles ou présentant déjà des traces d'altération. Cette fissuration permet le développement de nombreuses racines de petite taille à l'intérieur des bancs de roche.
- La fracturation décrit les diaclases, ruptures des couches géologiques dans un plan perpendiculaire aux strates, généralement de fortes dimensions sous l'effet des déformations d'origine tectonique. Cette fracturation permet la pénétration de l'eau et des racines en profondeur même dans des substrats très rocheux. L'altération des roches le long de ces diaclases peut produire des poches d'altérite utilisables par les racines jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de profondeur. Le nombre et la largeur des diaclases, lorsqu'ils sont observables, apportent des indications précieuses pour le bilan hydrique local.

La quatrième partie de la fiche décrit l'organisation des matériaux superficiels, relevés sur une ou plusieurs fosses pédologiques, confirmées par plusieurs sondages à la tarière dans la placette.

- La formation superficielle est le premier matériau rencontré en surface du sol. Elle est notée suivant des catégories fonctionnelles : on ne compte les colluvions que si elles ont plus de 25 cm d'épaisseur. La catégorie « autre » comprend essentiellement les lapiaz, formation fréquente dans les karsts sur roches carbonatées dure, et dont le niveau de bilan hydrique est difficile à déterminer. La formation sous-jacente correspond à la deuxième strate du sol. On peut trouver des superpositions de plusieurs couches de colluvions de natures différentes, une altérite sous colluvion ou éboulis, la roche mère sous altérite, etc.
- On note précisément l'épaisseur des matériaux allochtones et leur origine (ils peuvent venir d'autres formations que les roches en place localement) et de l'altérite en place lorsque c'est possible. Le débit de l'altérite a son importance dans l'interprétation du milieu, car certaines formes de débits (forme et taille des éléments) sont plus ou moins favorables à la pénétration de l'eau et des racines, et indicateurs du type d'altération de la roche mère.

La dernière partie du tableau des variables abiotiques concerne le sol lui-même, visible sur la ou les fosses pédologiques.

- On note le % de cailloux affleurants après enlèvement de la litière, en prenant soin de séparer ces affleurements d'éléments mobiles des affleurements rocheux en cours d'altération, encore rattachés à la roche mère.
- Un test à la tarière hélicoïdale permet de tester la profondeur du sol et sa pénétrabilité en 5 points de la placette situés l'un près de la fosse pédologique principale (située en général près du centre de la placette) et 4 autres aux 4 points cardinaux. En cas de désaccord entre ces mesures et les observations de la fosse pédologique, d'autres fosses peuvent être ouvertes pour vérifier la structure du sol. On note chaque valeur ainsi que séparément la valeur moyenne et la valeur maximale de ces tests.
- Le facteur anthropique permet de décrire l'influence ancienne de l'homme dans ces zones actuellement forestières. Cela se traduit essentiellement par des pierriers prouvant une activité d'épierrage, d'anciens murets, des ados de culture et des terrasses en plus ou moins bon état de conservation.
- Un tableau permet de rentrer les caractéristiques des différentes strates du sol. Il s'agit d'une description de strates physiques et non de la description d'horizons pédologiques. Pour chaque strate jugée homogène, sont notés le type de matériau, l'épaisseur, l'horizon pédologique si il y a correspondance, la réaction de la terre fine à l'acide chlorhydrique, la texture, la taille, le pourcentage et la nature des éléments grossiers ainsi que leur dureté, la compacité du sol testée à l'aide d'un pénétromètre standard et la densité des racines.

Une variable synthétique de la réserve utile du sol a été testée et calculée de plusieurs façons ; Elle est discutée ci-dessous.

- Des remarques et un dessin précis du sol observé complètent ces informations chiffrées.

#### A4.2 : Relevé des variables biologiques

Les variables relevées comprennent des données dendrométriques, des données sur la structure de la végétation et des données floristiques.

- le premier tableau concerne les mesures de hauteur, circonférence et âge des pins lorsqu'ils sont présents (cf. chapitre 2.5 de la thèse). L'âge est mesuré par comptage des cernes à la tarière de Pressler, sur le terrain pour les arbres jeunes à croissance rapide, sinon sous loupe binoculaire et après interdatation (à cause des cernes très étroits ou manquants).
- On note la structure de la végétation dans son ensemble par le pourcentage de couvert dans 5 tranches de hauteur.
- La structure de la population des principales espèces arborées est notée par le pourcentage de couvert de chaque espèce dans les mêmes tranches de hauteurs.
- Des observations sont également faites sur le taillis ou le sous-étage de chêne. Toutefois, le traitement quasi-généralisé en taillis et les variations de la densité de l'étage dominant ont rendu difficiles l'exploitation de ces informations, qui n'ont pas été relevées à la fin de l'étude.
- Enfin, un inventaire floristique aussi exhaustif que possible en abondance-dominance (coef. Braun-Blanquet), est réalisé sur la placette (notation décalée pour avoir une échelle de 1 à 6 et non de + à 5). Les espèces les plus fréquentes sont pré-imprimées pour faciliter le relevé. Les espèces non prédéfinies sont ajoutées en bas de page. Seules quelques taxons typiquement rudéraux ne sont pas systématiquement déterminés au niveau de l'espèce.

A4.3 : Fiche de relevé des variables abiotiques

**ANALYSE DU MILIEU A PETITE ECHELLE SUR DE GRANDES SURFACES**

<b>Relevé n°</b>
Date: / /
Auteurs: / /
Lamb (X):
III (Y):
Carte IGN : " / lettre

<b>Secteur climatique :</b> Basse Provence (1) Arrière Pays Méditerranéen (2)			
<b>Petite région naturelle :</b>			
<b>Commune :</b>	<b>Distance au littoral (km) :</b>	<b>Altitude (m) :</b>	

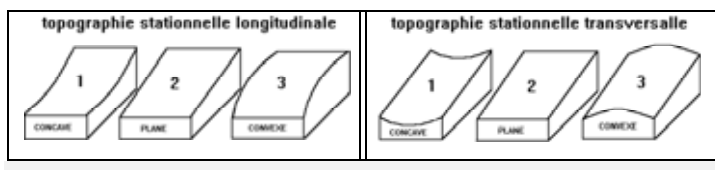
Pluviométrie			Températures				Mois secs	Mois froids
type	moy/an	été	type	moy/an	M	m		

**Topographie générale :**

plaine (1) vallée (2) vallon (3) plateau (4) replat (5) sommet (6)  
 haut de pente (7) mi-pente (8) bas-pente (9) croupe (10)

**Exposition du grand versant :**

**Exposition du petit versant :**  
 N (1) NE (2) E (3) SE (4) S (5) SW (6)  
 W (7) NW (8) toutes (9)



**Exposition de la station :** \_\_\_\_\_ grades

**Pente :** \_\_\_\_\_ °      **Confinement :** \_\_\_\_\_ °

IKR < 0,8	0,95 < IKR < 1,05	IKR > 1,10

**Roche observée (code géologique):** \_\_\_\_\_ calcaire dur (11) ; marne (22) ; alternance calc.aire marneux / marne (92)

**Affleurement rocheux (%) :** 0 (0) ; 1 à 10 % (1) ; 10 à 30 % (2) ; 30 à 100 % (3)

**Réaction HCl roche :** nulle (0) ; visible (1) ; forte (2)

**Pendage/ Pente :** ? (0) ; défavorable (1) ; intermédiaire (2) ; favorable (3)

**Pendage/ Courbe de niveau :** ? (0) ; défavorable (1) ; intermédiaire (2) ; favorable (3)

**Épaisseur strates :** ? (0) ; jointif (1) ; millimétrique (2) ; centimétrique (3) ; décimétrique (4) ; métrique (5)

**Épaisseur inter-strates :** ? (0) ; jointif (1) ; millimétrique (2) ; centimétrique (3) ; décimétrique (4) ; métrique (5)

<b>Fissuration</b> nb/l m		<b>Fracturation, diaclases</b> nb/l m
(sens des strates) largeur		(⊥ aux strates) largeur

fissuration : ? (0) ; absence (1) ; faible 0-5 (2) ; moyen 5-15 (3) ; très forte 15 + (4) // Fracturation ? (0) ; absence (1) ; faible 1-2 (2) ; moyen 3-4 (3) ; forte 5 + (4)

**Formation superficielle :** roche mère nue (1) ; altération (2) ; colluvion (3) ; alluvion (4) ; éboulis (5) ; restanques (6) ; autres (7)

**Formation sous-jacente :** roche mère (1) ; altération (2) ; colluvion (3) ; alluvion (4) ; éboulis (5) ; restanques (6) ; autres (7)

<b>Altérite épaisseur</b>		<b>Matériau</b> nature
en place débit		allochtone épaisseur

Nature : Calc. dur : (11) ; Marnes (20) ; Grès (30) ; calc. argileux ou marneux (12) ; calc gréseux (13)

**Affl. cailloux S/ litière :** 0 (0) ; 1 à 10 % (1) ; 10 à 30 % (2) ; 30 à 100 % (3)

**Test tarière** \_\_\_\_\_

**Facteur anthropique:** nuls (0) ; faible, épierreage (1) ; débroussaill. (2) ; banquettes (3)

Matériau	Profondeur	Horizon	Hcl terre	Texture			Eléments grossiers				Compact	Racine
				S	L	A	taille	%	nature	dur e-té		

**Eléments grossiers :** G et GC (1) ; C/ CP/ GCP (2) ; P/ PB/ CPB (3) ; B (4) ; GCPB (5) roche en place (6) ; Plaquettes (7) ; Plaques (8)

" " % 0 (0) ; 1 à 10 % (1) ; 10 à 30 % (2) ; 30 à 60 % (3) ; 60 à 100 % (4)

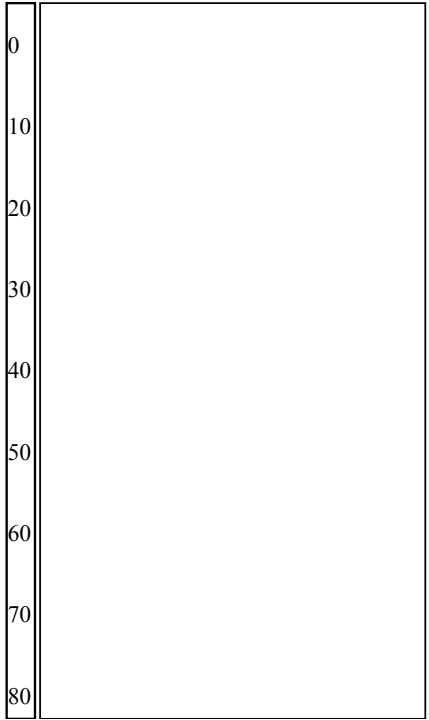
**Dureté :** D = dur (1) ; C = Cassable/ T = Tendre/ A = Altérés (2) ;

**Racines (< 2mm) / dm² :** 0 à 3 (0) ; 3 à 15 (1) ; 15 et + (2)

**Remarque :** .....

.....

.....



#### A4.4 : Fiche de relevé des variables biologiques

Légende (R = Recouvrement) : 1 = qq individus ; R < 5 % 2 = individus plus nombreux ; R < 5 % 3 = 5 % < R < 25 % 4 = 25 % < R < 50 % 5 = 50 % < R < 75 % 6 = 75 % < R

n°	Hauteur (cm)	Circonf. (cm)	Age	Pin	Struct. végét.	% couverture	Hauteur moyenne du taillis (chêne blanc)			
1					0 - 0,50 m					
2					0,50 - 3 m					
3					3 - 6 m					
4					6 - 10 m					
5					10 m et +					

		Total	0-0,5 m	0,5-3 m	3-6 m	6-10 m	10 m +			Total	0-0,5 m	0,5-3 m	3-6 m	6-10 m	10 m +
5	Acer campestre L.							327	Pinus halepensis						
6	Acer monspessulanum							6	Pinus pinaster						
8	Acer opalus							327	Pinus silvestris						
180	Fraxinus ornus							328	Quercus ilex						
4	Phillyrea latifolia (media)							1	Quercus pubescens						
321								354							
8								4							

10	Acer pseudoplatanus L.	1086	Blackstonia (Chlora) perfoliata	2123	Hippocrepis comosa	3484	Primula acaulis
17	Achillea millefolium	1099	Tanacetum (Chrys.) corymbosum	2128	Holcus lanatus	3506	Prunus mahaleb
59	Agrimonia eupatoria	1126	Cirsium acaule	2186	Hypericum perforatum	3512	Prunus spinosa
71	Agrostis stolonifera L.	1146	Cirsium tuberosum	2208	Iberis saxatilis	3516	Psoralea bituminosa
118	Alliaria petiolata cavara & gr	1147	Cistus albidus	2239	Iris chamaeiris	3541	Quercus coccifera
149	Allium sphaerocephalon L.	1152	Cistus monspeliensis	2271	Jasminum fruticans	3556	Ranunculus aduncus
211	Amelanchier ovalis	1155	Cistus salviaefolius	2312	Juniperus communis	3564	Ranunculus bulbosus
299	Anthericum liliago L.	1167	Clematis flammula	2313	Juniperus oxycedrus	3610	Rhamnus alaternus
304	Anthriscus sylvestris (L.) Hoff	1169	Clematis vitalba	2314	Juniperus phoenicea	3612	Rhamnus cathartica
309	Anthyllis montana L.	1192	Colutea arborescens	2337	Kaunia dipsacifolia (sylvatica)	3616	Rhamnus saxatilis
311	Anthyllis vulneraria L. s.l.	1216	Coris monspeliensis	2355	Koeleria velleisiana	3630	Rhus coriaria
313	Antirrhinum majus	1219	Cornus mas	2357	Laburnum anagyroides	3665	Rosa canina
317	Aphyllanthes monspeliensis L.	1220	Cornus sanguinea	2378	Lamium maculatum	3692	Rosmarinus officinalis
332	Aquilegia vulgaris L.	1222	Coronilla emerus	2383	Lapsana (Lapsana) communis	3693	Rubia peregrina
342	Arabis hirsuta	1222	Hippocrepis (Coronilla) emerus	2385	Laserpitium gallicum	2143	Rubus ulmifolius
349	Arabis turrita L.	1224	Coronilla juncea	2390	Laserpitium siler	3725	Rumex intermedius
352	Arbutus unedo	1225	Coronilla minima	2417	Lathyrus sylvestris	3742	Ruscus aculeatus
380	Argyrobolus zanonii P. Ball	1228	Coronilla valentina	2422	Lathyrus vernus	3747	Ruta graveolens
386	Aristolochia pistilochia L.	1244	Corylus avellana	2426	Lavandula latifolia	3815	Sambucus nigra
392	Armenaterum elatius Beauv.	1248	Cotinus coggygia (coccigia)	2427	Lavandula officinalis (angustifolia)	3818	Sanguisorba minor
419	Arum italicum	1260	Craeaegus monogyna	2445	Leontodon crispus	3820	Sanicula europea
429	Asparagus acutifolius	1374	Cytisus sessifolius (cytisophyllus)	2474	Leuzea conifera	3821	Santolina chamaecyparissus
433	Asparagus tenuifolius Lam.	1378	Dactylis glomerata	2484	Ligustrum vulgare	3825	Saponaria ocymoides
437	Asperula cynanchica L.	1385	Daphne gnidium	2537	Linum campanulatum	3837	Satureia montana
447	Asphodelus ramosus	1386	Daphne laureola	2544	Linum narbonense	3892	Scabiosa columbaria
452	Asplenium adiantum-nigrum L.	1478	Dorycnium pentaphyllum	2549	Linum salsoides (suffruticosum)	4002	Sedum anopetalum
463	Asplenium trichomanes L.	1479	Dorycnium suffruticosum	2560	Listera ovata	4017	Sedum nicaense (sedifome)
478	Aster sedifolius L.	1511	Echinops ritro	2564	Lithospermum fruticosum	4067	Seseli montanum
503	Astragalus incanus	1519	Echium vulgare	2568	Lithospermum purpureocaer.	4091	Sesleria coerulea (albicans)
507	Astragalus monspessulanus L.	1559	Epipactis helleborine (latifolia)	2586	Lonicera etrusca	4129	Silene italica
551	Avena bromoides	1568	Equisetum telmateia (maximium)	2587	Lonicera implexa	4184	Smilax aspera
617	Dorycnium hirsutum (Borjeania)	1588	Erica multiflora	2593	Lonicera xylosteum	4214	Sorbus aria
633	Brachypodium phoenicoides	1589	Erica scoparia	2599	Lotus corniculatus	4217	Sorbus domestica
634	Brachypodium pinnatum	1641	Eryngium campestre	2749	Melica minuta (pyramidalis)	4222	Sorbus torminalis
635	Brachypodium retusum	1672	Euphorbia characias	2750	Melica uniflora	4235	Spartium junceum
636	Brachypodium sylvaticum	1676	Euphorbia cyparissias	2762	Melitis melissophyllum	4278	Stachys officinalis
649	Briza media	1678	Euphorbia dulcis	2774	Mercurialis perennis	4280	Stachys recta (rectus)
656	Bromus erectus	1708	Euphorbia serrata	2841	Mycelis muralis	4282	Stachys sylvatica (-ous)
678	Prunella (Brunella) hyssopifolia	1710	Euphorbia spinosa	2859	Myrtus communis	4283	Stachys dubia
698	Bupleurum baldense	1737	Evonymus europaeus (latifolia)	2923	Odonites lutea	4309	Stipa offineri (juncea)
699	Bupleurum falcatum	1767	Festuca ovina	2947	Olea europaea	4311	Stipa pennata
701	Bupleurum fruticosum	1782	Panunculus ficaria (Ficaria verna)	2954	Onobrychis saxatilis	4328	Symphylum tuberosum
710	Bupleurum rigidum	1797	Fragaria vesca	2955	Onobrychis supina	4339	Tamus communis
716	Buxus sempervirens	1803	Fraxinus excelsior	2962	Ononis minutissima	4345	Taxus baccata
731	Satureia (Clinopodium) vulgaris	1816	Fumana ericoides (coridifolia)	2973	Ononis spinosa	4355	Teucrium chamaedrys
749	Calluna vulgaris	1819	Fumana thymifolia	3036	Origanum vulgare	4361	Teucrium montanum
766	Campanula glomerata	1875	Galium aristatum (sylvaticum ?)	3082	Osyris alba	4362	Teucrium polium
773	Campanula persicaefolia	1883	Galium verum	3182	Peucedanum cervaria	4375	Thalidrum minus
777	Campanula rapunculoides	1891	Genista aspalathoides	3217	Phillyrea angustifolia	4412	Thymus gr. serpyllum
785	Campanula trachelium	1892	Genista cinerea	3224	Phleum pratense subsp. nodosum	4413	Thymus vulgaris
873	Carex glauca (flacca)	1894	Genista hispanica	3248	Phyteuma orbiculare	4415	Tilia cordata
877	Carex halleriana	1896	Genista pilosa	3289	Pinus amygdaliformis	4561	Ulex parviflorus
883	Carex humilis	1898	Genista scorpius	3291	Pinus malus (Malus sylvestris)	4562	Ulmus minor (campestris)
912	Carex pendula	1960	Geum urbanum	3293	Pistacia lentiscus	4618	Verbascum boerhavi (maiale)
940	Carlina acaulis	1973	Globularia alypum	3294	Pistacia terebinthus	4659	Viburnum lantana
944	Carlina vulgaris	2016	Hedera helix	3306	Plantago cynops (sempervirens)	4661	Viburnum tinus
957	Catananche coerulea	2028	Helianthemum hirtum	3319	Plantago serpentina	4700	Viola alba
964	Celtis australis	2029	Helianthemum italicum	3320	Plantago subulata	4731	Viola reichenbachiana
1003	Cephalanthus rubra	2051	Helichrysum staechas	3342	Poa nemoralis	4839	Acer martini
1004	Cephalanthus longifoliapyrophyllum	2058	Helleborus foetidus	3344	Poa angustifolia (pratensis ?)	4859	Viola sp
1024	Cerastium pumilum	2106	Heracium murorum	3393	Polypodium vulgare		
1052	Chaerophyllum temulum	2111	Heracium pilosella	3403	Populus alba		

#### A4.5 - Formule et discussion de l'indice de Becker combinant pente et exposition

La formule ci-dessous calcule l'indice de Becker, qui combine pente et exposition d'un site pour donner le pourcentage d'énergie lumineuse reçue par mètre carré sur ce site, en cumul annuel, par rapport à un mètre carré d'une surface plane et horizontale de référence.

$$IKR = (\text{SIN}(\text{H}-\text{ATAN}(\text{P}*\text{COS}(\text{E}))))/\text{SIN}(\text{H}) \quad \text{avec :}$$

**H** = constante liée à la moyenne annuelle de l'angle par rapport à la verticale du soleil au zénith à la latitude du site étudié. Cette constante change avec la latitude (elle s'accroît du nord au sud, le soleil étant de plus en plus haut sur l'horizon).

**P** = pente du site par rapport à l'horizontale, en radians.

**E** = exposition du site par rapport au nord, en radians

L'ikr n'est pas symétrique par rapport à la valeur de référence 1. En raison de l'inclinaison du soleil à la latitude de la zone d'étude, l'ikr atteint 1.33 au maximum en versant sud, lorsque le soleil frappe la pente à la perpendiculaire aux équinoxes. Par contre, un versant nord en pente très forte peut ne quasiment jamais voir le soleil directement même au solstice d'été, et ne recevoir que la lumière indirecte diffusée par l'atmosphère, et donc avoir un ikr proche de 0. En pratique, un site en pente nulle se situe donc au dessus de la moyenne et est donc déjà assez « chaud ». Nous avons cependant considéré que les ikr compris entre 0.95 et 1.05 étaient « neutres », en conservant 1 comme valeur de référence. Nos placettes ont des ikr qui varient de 0.24 à 1.32.

Nous avons recherché pour notre échantillonnage des situations très contrastées d'exposition et pente pour que les classes des valeurs de cet indice couvrent toute la variabilité naturelle possible des deux variables. Pour que les calculs statistiques ne soient pas biaisés en concentrant un grand nombre de valeurs proches de la moyenne, les classes d'exposition les plus chaudes (>1.15) et les plus fraîches (<0.8) sont bien représentées bien qu'elles soient minoritaires dans la nature.

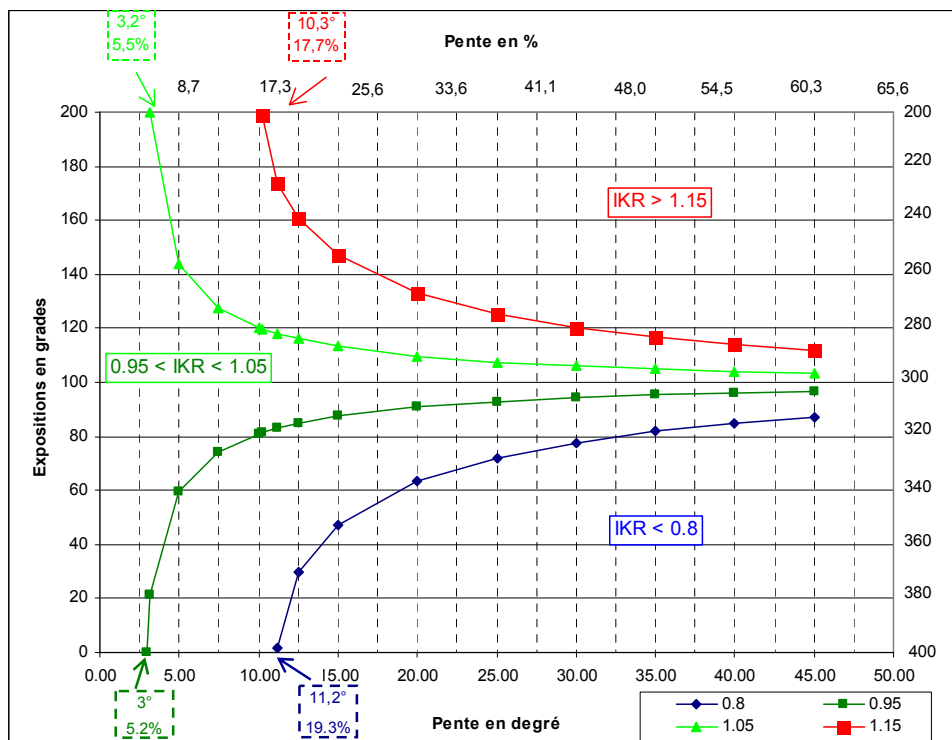


Figure A4.2 : Représentation des classes d'ikr par rapport à la pente et à l'exposition. Cette figure est équivalente, sous une forme différente, à celles de la figure 3.3. Les pentes sont données en % et en degrés, unités principales des instruments courants de mesure. Le calcul de l'ikr exige une transformation pour passer des degrés ou grades en radians).

Pour les expositions, les positions de part et d'autre de la ligne nord-sud, affichées à gauche et à droite du graphique, sont symétriques et mathématiquement équivalentes. A pente constante, les expositions de 180 et 220gr ont le même ikr.

Dans la réalité, le sud thermique est décalé légèrement vers le sud-ouest, comme le montre une optimisation réalisée sur notre jeu de données : en symétrisant la variable exposition par rapport à une ligne qui tourne degré par degré, l'optimum du coefficient de corrélation partielle de l'exposition par rapport à l'indice floristique se situe entre 204 et 206 gr. Les plantes sont donc sensibles à ce décalage. Cela s'explique sans doute par les conditions plus chaudes et plus sèches qui règnent en moyenne l'après-midi quand le soleil est à l'ouest, et qui accentuent l'effet sur le bilan hydrique et thermique de l'énergie solaire reçue. Nous n'avons cependant pas appliqué de correction liée à cette valeur, pour plusieurs raisons :

- d'une part sa faible valeur absolue,
- d'autre part parce que ce chiffre devrait au préalable être vérifié sur d'autres jeux de données,
- enfin parce que nous utilisons directement la variable ikr : le décalage varie probablement en fonction de la pente, les pentes fortes accentuant la différence microclimatique entre le soir et le matin.

#### A4.6 : Indice combiné d'ensoleillement

L'indice de Becker exprime l'énergie lumineuse reçue théoriquement en un point donné, sans tenir compte de l'environnement de ce point. Or dans la pratique, le relief crée des masques qui interceptent les rayons du soleil, en fonction de l'angle d'incidence de ceux-ci et de leur direction, c'est-à-dire :

- de l'heure de la journée,
- et de la période de l'année.

Dans certaines stations confinées dans des vallons étroits, ou derrière des sommets élevés, ou au pied de falaises exposées au nord, le soleil peut être masqué plusieurs heures par jour le matin ou le soir, une partie de l'année, voire toute la journée ou toute l'année. Ces masques ont une influence non négligeable sur le microclimat local. Ils peuvent contribuer à atténuer fortement une situation très chaude, ou à aggraver une situation froide, en toute saison ou pendant une partie de l'année.

Nous avons donc calculé, grâce au SIG, un indice d'ensoleillement mesurant l'énergie lumineuse reçue par station, tenant compte de l'exposition, de la pente (donc équivalent à l'indice de Becker à une constante près), et des masques.

L'indice d'ensoleillement a été réalisé en calculant la position du soleil par rapport à chaque relevé, heure par heure, du lever au coucher du soleil, pour chaque mois de l'année (référence = le 15 de chaque mois). Pour chacune de ces heures et chaque mois, on a noté si la placette était éclairée directement ou était masquée par un relief proche ou lointain (en pratique par un point quelconque de l'ensemble du MNT régional, débordant largement de la zone d'étude). Lorsque la placette n'était pas masquée, l'énergie reçue a été calculée en tenant compte de la pente et de l'exposition de la placette et de l'angle d'incidence des rayons solaires.

L'indice d'ensoleillement correspond au cumul sur l'année de l'énergie reçue.

Dans le même temps, nous avons calculé un indice de confinement, qui correspond au cumul des nombres d'heures où le soleil est caché par le relief après son heure théorique de lever sur l'horizon.

L'indice d'ensoleillement est plus précis que l'ikr, et donne effectivement dans les modèles de meilleurs résultats lorsqu'il est appliqué aux points de relevés. Il présente bien sûr une très forte corrélation avec l'ikr, puisqu'il est équivalent à l'indice de Becker pour les stations sans confinement. La combinaison ikr + indice de confinement permet de retrouver à peu de choses près l'indice d'ensoleillement.

Toutefois, cet indice d'ensoleillement présente l'inconvénient d'être très long à calculer. Il a exigé en 1998, sur une station de travail très rapide pour l'époque, plusieurs heures pour les 325 relevés, et plusieurs jours sur l'ensemble de la zone d'étude. Avec les moyens informatiques actuels, le calcul serait sans doute plus facile et plus rapide.

D'autre part, le gain de précision de l'indice d'ensoleillement par rapport à l'ikr, dans nos modèles, n'est important que pour un tout petit nombre de placettes, mais en moyenne peu important si l'on considère l'ensemble des placettes dont une majorité ne présente pas de confinement marqué. Sans être négligeable localement dans les zones montagneuses, ce gain n'est pas significatif à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude. Il aurait de l'intérêt pour des études précises sur des surfaces limitées à quelques centaines ou milliers d'hectares, en relief marqué.

Cet indice d'ensoleillement est de plus difficile à évaluer précisément sur le terrain.

**Nous avons donc préféré conserver l'ikr pour la suite des modélisations**, tout en gardant en mémoire que le confinement, mesuré sur l'ensemble de la course du soleil, doit être pris en compte comme facteur supplémentaire pour l'évaluation des potentialités forestières ou de la flore à l'échelle stationnelle très locale. L'intégration à échelle fine de l'indice d'ensoleillement dans le modèle pour les cartes de l'indice bioclimatique serait utile lorsqu'on s'intéresse de façon très fine à la fragmentation des niches écologiques et à l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces dans le paysage.

#### A4.7 Calcul d'une variables synthétique de Réserve utile du sol.

Cette variables tente de faire la synthèse entre les différentes variables qui concourent à la réserve utile de l'ensemble du sol. La réserve texturale est multipliée par la profondeur du sol puis on élimine de la valeur obtenue le pourcentage d'éléments grossiers et on ajoute finalement la capacité de rétention en eau de ces éléments grossiers (Valeurs page suivante).

**Rus+ = (RU\*tote\*(1 - eg%/100)) + a\*tote\*eg%/100** avec :

Rus+ = réserve utile synthétique totale du sol

RU = réserve utile de la terre fine en mm d'eau par cm (données issues de la littérature, cf. ci-dessous).

tote = profondeur totale du sol prospectable apprécié dans la fosse pédologique ou sur une coupe de sol en cm.

eg% = pourcentage d'éléments grossiers.

a = capacité de rétention en eau des éléments grossiers, en mm/cm. Valeurs issues de la littérature et adaptée à notre étude par une optimisation sur notre jeu de données (recherche des valeurs de la RU par classe de roche donnant le maximum de variance expliquée à l'aide de la formule du modèle bioclimatique et du Solveur Excel).

Cette variable synthétique serait intéressante pour remplacer les 4 variables de base, rendant le modèle bioclimatique plus robuste. La formule donne de bons résultats dans les calculs,  $RU_{s+}$  devenant la variable la plus puissante du modèle avec un coefficient partiel de 0.30. Mais elle demanderait encore des améliorations, car elle ne remplace pas totalement les variables de base en terme de variance expliquée (perte de 7% par rapport aux modèle avec les 4 variables séparées). Il reste donc des incertitudes sur sa formule, notamment pour la capacité de rétention en eau des différents types de roches calcaires, dont certaines sont très compactes et d'autres très poreuses.

Les valeurs de la RU des éléments grossiers obtenues par optimisation sur notre jeu de données sont (en mm/cm) de 0.05 pour des roches compactes, dures et non fissurées, 0.1 pour des roches dures fissurées et diaclasées, 0.15 pour des roches tendres fissurées (type calcaire marneux), 0.20 pour ces dernières roches altérées et 0.3 pour les roches poreuses (type tufs denses) et les lapiaz. Dans ce dernier cas, ce n'est pas tant la capacité de rétention en eau de la roche elle-même qui est prise en compte (elle est faible à très faible pour les calcaires compacts lapiazés), que la macroporosité/macrofracturation due à la dissolution chimique qui crée des poches d'altérite dans une proportion invisible de la surface du sol jusqu'à des profondeurs importantes ; certaines de ces poches constituent des cavités orientées vers le haut, petites coupelles à larges « baignoires » concaves retenant l'eau en grande quantité. Ces valeurs d'optimisation sur notre jeu de données ne sont pas forcément extrapolables à d'autres contextes. De façon globale, la valeur retenue pour la capacité de rétention en eau des éléments grossiers traduit notre méconnaissance de la structure profonde de l'altérite et de la roche mère dans de nombreux cas. Ce n'est donc pas une variable très fiable.

Elle présente aussi l'inconvénient d'être difficile à calculer sur le terrain. Nous l'avons donc utilisée dans divers scénarios de modélisation, mais finalement écartée des modèles opérationnels pour lesquels nous avons conservé les variables séparées qui restaient hautement significatives, et sont individuellement facile à utiliser et noter sur le terrain..

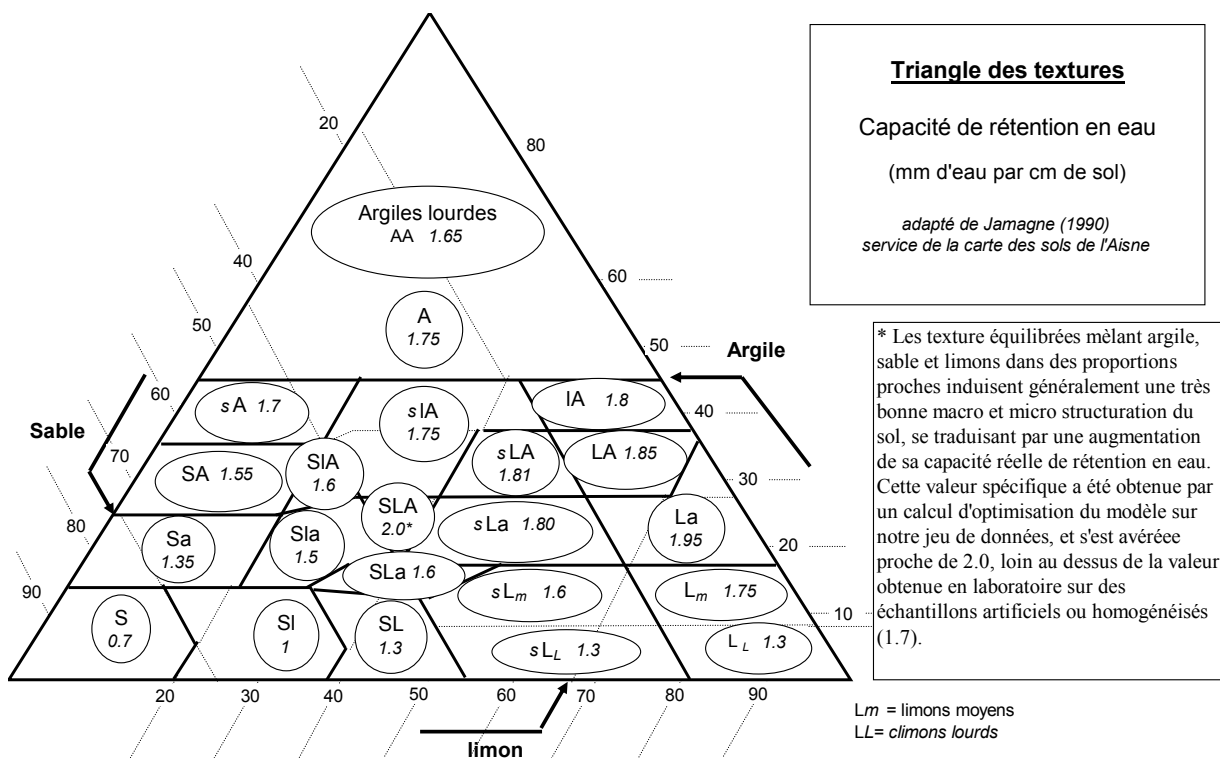


Figure A4.3 : Triangle des textures et classes de texture utilisées pour le calcul de la réserve utile en eau du sol (RU). La valeur pour la texture SLA est obtenue par recherche de la variance expliquée maximale à l'aide du solveur Excel et de la formule du modèle.

#### A4.8 Calcul et optimisation des variables géographiques

##### A4.8a : Création et définition des variables géographiques

Les calculs de ces variables sur le modèle numérique de terrain (MNT) de la zone d'étude étant très longs et nécessitant l'intervention d'un spécialiste SIG, elles ont tout d'abord été calculées et testées, seules ou en combinaison, sur des reliefs fictifs simplifiés reproduisant différentes configurations de la zone d'étude (figure A4.4). Cela a permis d'éliminer celles ayant un mauvais rapport efficacité/complexité.



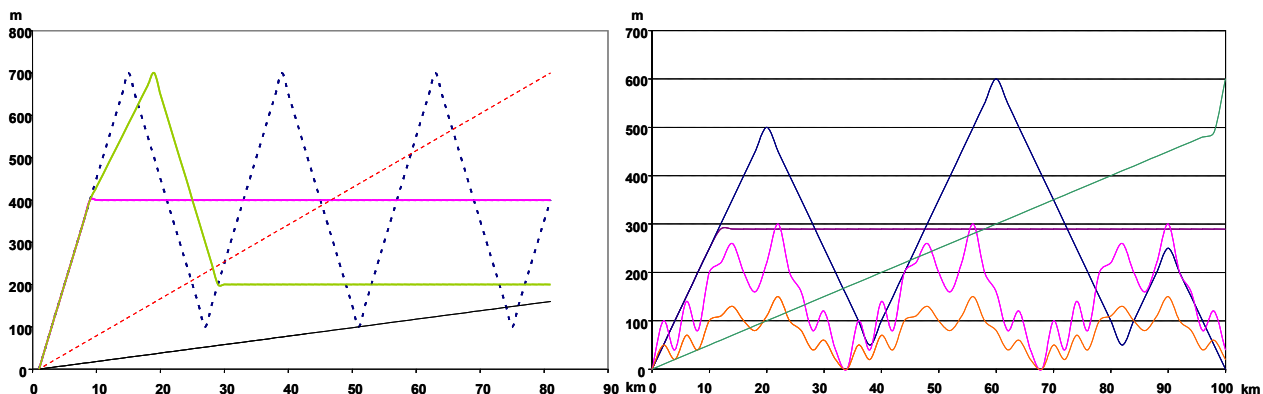


Figure A4.4 : reliefs fictifs destinés à tester l'effet des caractéristiques du relief (rugosité, répétitivité et taille des massifs, proximité entre la mer et des altitudes élevées, ...) sur les variables géographiques.

Six variables ont été retenues.

- Dmer = distance à la mer
- Amax = altitude du masque : altitude maximale rencontrée entre un point et la mer. Lorsqu'on monte en s'éloignant de la mer un relief d'altitude supérieure à tous ceux déjà rencontrés, Amax prend la valeur de l'altitude locale. Lorsqu'on redescend après un point haut, Amax conserve sa valeur maximale. Cette variable ne peut donc jamais diminuer sur un transect.
- deniv = dénivelés positifs cumulés entre la mer et le point, exprimant à la fois la hauteur des reliefs et leur répétition. On additionne les dénivelés positifs en suivant un transect entre la mer et le point, sans tenir compte des dénivelés négatifs.
- dif = différence de longueur entre la distance à la mer horizontale et la longueur de la ligne de sol développée. Cette variable traduit l'importance des dénivelés, s'accroît de façon significative avec la pente des reliefs, qui traduit en partie leur effet de barrière, et avec leur répétition, qui traduit la "rugosité" du relief.
- moy = altitude moyenne entre la mer et le point,
- acum = altitudes cumulées suivant un pas de 200 m entre la mer et le point, exprimant simultanément l'altitude des reliefs par les valeurs sommées, et la distance à la mer via le nombre de points pris en compte. Le valeur du pas (200 m) a été obtenue par optimisation sur SIG, en simulant divers pas (30 à 1000m) sur des transects caractéristiques de notre domaine d'étude. L'objectif était d'équilibrer le poids respectif de l'altitude et de la distance à la mer dans cette variable synthétique.

#### A4.8b : Choix des directions de calcul des variables géographiques

Ces directions ont été choisies d'une part en étudiant la forme des reliefs de la zone d'étude, d'autre part avec l'aide de la direction régionale de Météo-France.

- **S-SE (157°)** qui correspond aux "entrées maritimes", direction dominante des vents venant de la Méditerranée apportant la pluie. Cette direction est aussi perpendiculaire aux principaux reliefs côtiers et permet d'exprimer parfaitement leur effet de barrière.
- **O-SO (247°)** qui correspond à l'entrée des influences maritimes en absence de vent particulier dans le sens des principales vallées de toute la zone d'étude : vallées de la Durance, de l'Arc, de la Touloubre, du Gapeau.
- **Plein sud 180°**, en particulier pour la partie ouest du domaine d'étude (delta du Rhône) où l'absence de relief et le mistral dominant en font une direction privilégiée.

Et une direction variable :

- **direction du point de côte le plus proche.** Cette dernière direction est destinée à corriger des effets aléatoires des autres directions lorsqu'on se trouve près de la côte et que celle-ci est très découpée. Un point peut alors se trouver très proche de la côte sans obstacle par rapport à la mer et être mal décrit par les directions fixes qui vont chercher la côte latéralement en franchissant des reliefs parfois importants.

Parallèlement, des directions supplémentaires ont été calculées car elles pouvaient être utiles en cas d'extension du travail au-delà des limites actuelles de la zone d'étude, notamment dans le Var oriental : nous avons donc complété les calculs par les directions 113 et 203°

#### A4.8c – Sélection des variables géographiques et des directions.

Nous avons calculé par SIG (Arc-info) les variables géographiques sur le MNT de la zone d'étude, pour les directions retenues. Ces calculs ont nécessité l'écriture de programmes de commandes spéciaux par Eric Maillé (cf. remerciements). Le calcul de l'ensemble des variables suivant une direction demande plus de 24 h de travail à une station SIG performante.

Le calcul suivant la direction la plus proche de la mer est le plus complexe, car cette direction change pour chaque placette, et change fréquemment sur tout le domaine d'étude, imposant un calcul pixel par pixel sur l'ensemble de la région.

Pour tester la pertinence des variables obtenues pour notre modèle, nous avons calculé d'abord leurs relations, seules ou en combinaisons, avec les indices floristiques.

Le résultat pour les variables seules sur les directions principales est présenté dans le *tableau A4.1*.

directions => Variables	0*	157	247
Amax	0.41	0.41	0.32
déniv	0.33	0.33	0.19
moy	0.37	0.35	0.11
acum	0.29	0.27	0.11
Dmer	0.22	0.22	0.16
dif	0.23	0.15	0.09

*Tableau A4.1 : Coefficients de détermination ( $r^2$ ) des régressions entre chaque variable géographique et l'indice floristique indclim1.*

*\* direction 0 = direction du point de la côte le plus proche.*

L'altitude du masque par rapport à la mer est de loin la variable la plus puissante (voir aussi *tableau A4.3*). Elle combine l'effet de barrière et l'effet d'altitude, puisque cette variable est toujours supérieure ou égale à l'altitude du lieu.

La variable dif est la moins intéressante. Sa faible représentativité peut venir de sa sensibilité à la micro-rugosité du relief. En effet, chaque variation du profil en long (petit thalweg, petite cuesta, etc.) accroît la valeur de cette variable. Nous avons mesuré, sur les transects tests de la zone d'étude, que le micro-relief d'ordre déca et hectométrique avait plus d'influence sur cette variable que le relief principal d'ordre kilométrique.

Nous avons donc repris les calculs sur le modèle numérique de terrain lissé à l'échelle du km, gommant ainsi une grande partie du micro-relief. Malgré cela, le classement des variables est resté le même.

Cherchant à minimiser le nombre de variables, nous avons ensuite testé la combinaison deux à deux des 6 variables géographiques dans les différentes directions. Dans la mesure où ces variables sont partiellement corrélées, ce ne sont pas forcément celles qui ont les meilleurs résultats lorsqu'elles sont prises individuellement qui donnent les meilleurs résultats ensemble. C'est toujours la combinaison d'Amax avec une autre variable qui donne les meilleurs résultats dans une direction donnée. Nous présentons donc dans le *tableau A4.2* ci-dessous le résultat de ces combinaisons avec Amax dans une direction ou plusieurs directions combinées. L'ajout d'une troisième variable à ces paires n'apporte jamais rien en termes de variance expliquée, la troisième ayant parfois un coefficient de corrélation partiel négatif, traduisant les fortes corrélations entre variables. Nous en sommes donc restés à deux variables maximum.

*Tableau A4.2 : coefficients de corrélation multiple pour les corrélations entre Amax+variable et indice floristique*

directions => Variables	0*	157	247	moy3dir	moy2dirmin	dirmin	3dirrég
Amax _ Dmer	0.48	0.45	0.50	0.52	0.52	0.51	0.52
Amax _ déniv	0.43	0.43	0.45	0.49	0.49	0.49	0.49
Amax _ moy	0.42	0.42	0.47	0.49	0.49	0.48	0.49
Amax _ acum	0.43	0.42	0.44	0.48	0.48	0.48	0.48
Amax _ dif	0.43	0.43	0.44	0.48	0.48	0.47	0.48

- *moy3dir = Calcul de la régression en prenant pour les variables géographique la moyenne de leurs valeurs sur les trois directions. Chaque direction apportant de l'information, on suppose que la combinaison des trois est meilleure que chacune des directions.*
- *moy2dirmin = idem mais en prenant la moyenne des 2 valeurs les plus faibles des variables géographiques parmi les trois directions. Sur les trois directions de base, il est fréquent que l'une donne des résultats très supérieurs aux autres. Les influences maritimes étant prépondérantes dans le climat, on a supposé que les deux résultats les plus faibles traduisaient suffisamment ces influences, la troisième direction étant soit redondante, soit sans rapport avec la réalité locale, à cause des irrégularités des reliefs et de leur position par rapport à la côte.*
- *dirmin = idem avec la valeur la plus faible des trois directions. On suppose que cette valeur traduit l'influence du point de côte le plus accessible.*
- *3dirreg = valeur obtenue en faisant une régression multiple avec les 3 directions sur l'indice floristique.*

Les variables combinant plusieurs directions sont destinées à montrer que chaque direction apporte une information différente des deux autres. Les coefficients de corrélation sont assez constants suivant la direction utilisée, mais les valeurs obtenues par placette sont très différentes suivant les directions. Il y a donc des variations entre les différentes parties de la zone d'étude suivant les directions, qui se compensent mutuellement dans le calcul.

Les variables combinant plusieurs directions ne se sont finalement pas avérées très pertinentes dans les calculs du modèle avec l'ensemble des variables climatiques et topo-édaphiques, même si à titre individuel elles montrent une corrélation légèrement meilleure que les variables unidirectionnelles.

Tableau A4.3 : Contribution relative de Amax à la variance expliquée dans la régression multiple par paire de variables (sur variables normées). Amax est toujours et de loin la variable dominante

direction	0*	157	247
Amax / Dmer	75%	78%	79%
Amax / déniv	85%	83%	81%
Amax / moy	96%	78%	74%
Amax / Acum	88%	91%	85%
Amax / dif	89%	88%	83%

Dans la direction 247, les variables que l'on associe à Amax, sauf Dmer, ont un coefficient de corrélation négatif. Cela traduit une très forte corrélation entre Amax et ces variables. La variable dif a un coefficient négatif lorsqu'elle est associée à Amax dans toutes les directions. Seule Dmer apporte donc une information pertinente en complément de Amax.

Ce sont donc les 2 variables Amax et Dmer qui ont été retenues finalement pour exprimer la continentalité (figure A4.4) Elles sont ensuite utilisées soit comme variables séparées, soit pour construire une variable synthétique de continentalité.

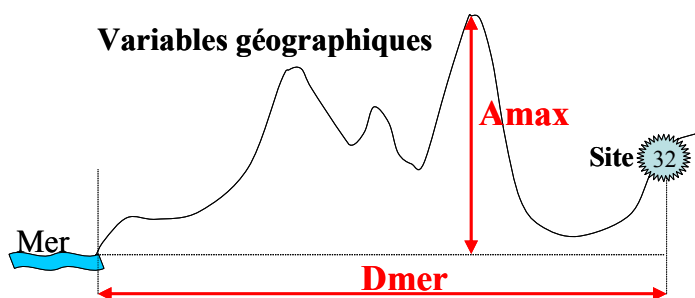


Figure A4.5 : Illustration des 2 variables géographiques principales : Amax et Dmer

A l'aide d'une régression PLS et d'une procédure d'élimination pas à pas descendante et montante, nous avons ensuite cherché à déterminer les directions à privilégier dans le modèle, en incluant les variables Dmer et Amax dans toutes les directions prédéfinies. Le résultat brut avec l'ensemble des variables est donné dans le tableau A4.4

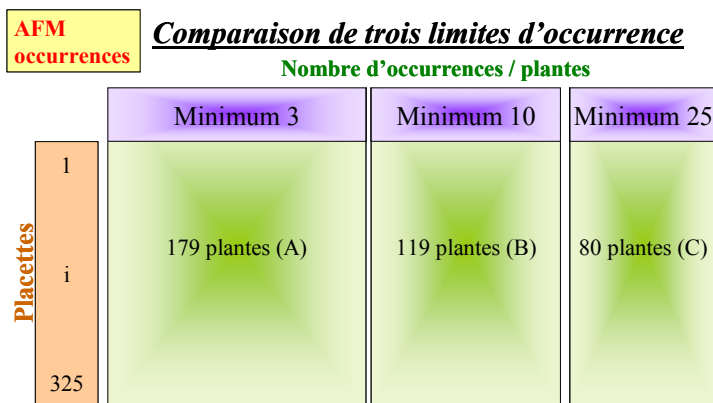
Tableau A4.4 : coefficient de corrélation partiel des variables géographiques normées, dans la régression PLS initiale sur l'indice floristique If avec toutes les variables. Deux composantes sont significatives, la deuxième de justesse ( $P=0.049$ ). Les coefficients des variables varient beaucoup suivant que l'on retient une ou deux composantes.

% var expl.	54.60%
Amax247	0.44
Amax113	0.2
Amax180	0.18
Dmer247 (log)	0.11
Dmer113 (log)	-0.09
Amax0	0.09
Dmer203 (log)	0.07
Amax203	-0.06
Dmer180 (log)	-0.05
Dmer0 (log)	0.04
Dmer157 (log)	-0.03
Amax157	0

La comparaison pour Dmer des variables brutes et des variables transformée (Log) est toujours à l'avantage des variables transformées. On n'a donc représenté que ces dernières. On constate que certaines variables sont en opposition, ce qui traduit leur très fort degré de corrélation et d'interaction (valeurs négatives en rouge). Toutes ces variables ont un coefficient de corrélation positif quand elles sont en régression simple sur le même indice floristique. La procédure pas à pas descendante et montante aboutit au choix qui est proposé dans le modèle final, dans lequel une seule composante reste significative pour les variables géographiques utilisées seules, les directions 247, 157 et 0 s'imposant comme les plus pertinentes pour Amax comme pour Dmer.

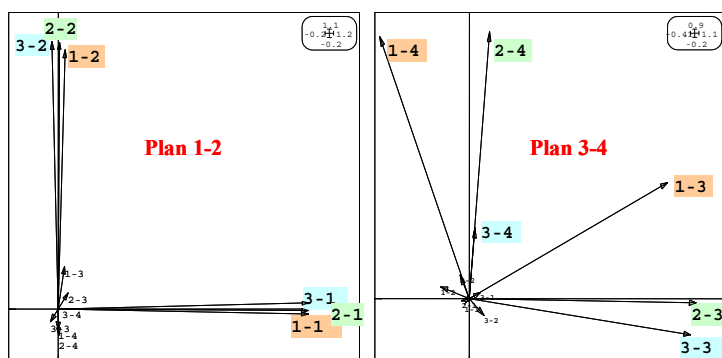
**AFM de contrôle de la robustesse du modèle****A5.1 – Comparaison de 3 limites minimales d'occurrence**

L'AFM permet de projeter dans un plan commun synthétique les axes, plantes et placettes vus à travers plusieurs tableaux, dans ce cas en conservant les mêmes observations (placettes) et en modifiant les variables (nombre de plantes). Le poids de chaque tableau est automatiquement pondéré dans l'analyse de sorte que malgré le nombre décroissant de colonnes, chaque tableau ait le même poids dans l'analyse globale.



Dans un premier temps, on impose que les plantes soient présentes dans au moins 3 placettes pour être prises en compte dans l'AFC de base. Puis on accroît cette limite minimale d'occurrence jusqu'à ce qu'une rotation significative apparaisse entre la projection des axes principaux de l'analyse initiale et de l'analyse modifiée dans le plan synthétique de l'AFM, et entre les coordonnées relatives des placettes sur ces axes (rang de classement). A titre d'illustration, nous présentons ici l'AFM où sont combinés trois tableaux, issus de la sélection des plantes présentes au moins 3, 10 ou 25 fois. Passer de 3 à 10 puis 25 occurrences correspond à l'élimination de respectivement de 33 et 55% des plantes de l'analyse initiale.

Figure A5.1 : Présentation synthétique des tableaux de l'AFM sur le nombre d'occurrences.



Dans le plan 1-2 de l'analyse globale de l'AFM, les axes des analyses séparées sont pratiquement confondus, traduisant la très grande stabilité de ce plan. Dans le plan 3-4, les axes des analyses séparées se distinguent. La corrélation reste encore bonne (0.85 et 0.88) entre 3 et 10 occurrences pour les axes 3 et 4, mais le plan 3-4 n'est pas stable pour 25 occurrences où l'axe 4 disparaît.

Le modèle s'appuyant sur le plan 1/2 et particulièrement sur l'axe 1 est donc très fiable lorsqu'on fait varier le nombre de plantes en modifiant le nombre minimum d'occurrences, et cela jusqu'à plus de 25.

Figure A5.2 : rotation des axes des analyses séparées dans les deux plans principaux de l'AFM sur le nombre d'occurrences.

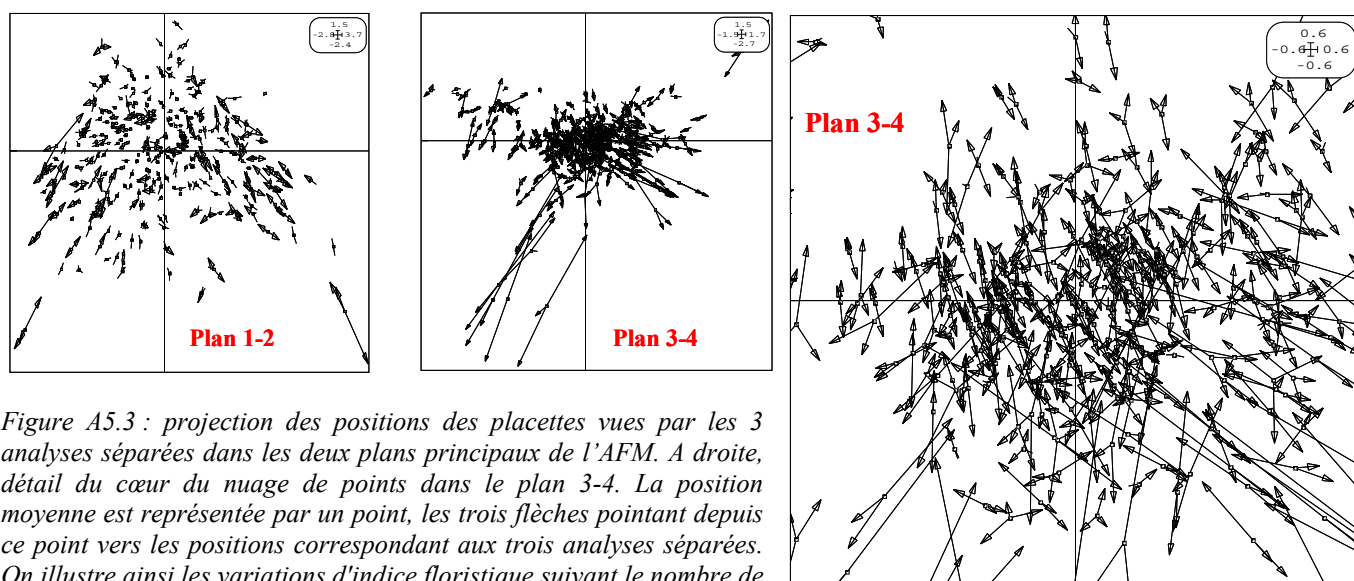


Figure A5.3 : projection des positions des placettes vues par les 3 analyses séparées dans les deux plans principaux de l'AFM. A droite, détail du cœur du nuage de points dans le plan 3-4. La position moyenne est représentée par un point, les trois flèches pointant depuis ce point vers les positions correspondant aux trois analyses séparées. On illustre ainsi les variations d'indice floristique suivant le nombre de plantes prises en compte, et le fait que les placettes extrêmes sont plus touchées par l'élimination des plantes rares (cf. annexe 15) en raison de l'étalement du nuage de point à ses extrémités.

On voit qu'en dehors de quelques placettes extrêmes, les coordonnées des placettes sont très stables en rang dans le plan 1-2 (coefficient de corrélation >0.95). Les déplacements des placettes extrêmes se font surtout sur l'axe 2, les coordonnées et surtout les rangs étant très stables sur l'axe 1. La même stabilité est observée pour les projections des plantes.

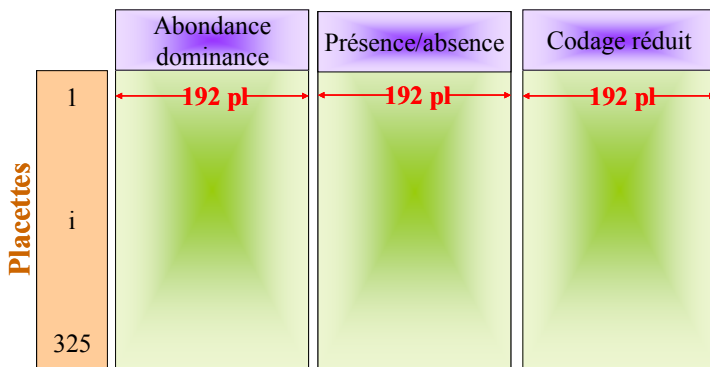
#### A5.2 - Comparaison de 3 codages de la fore

Le même principe de couplage de tableaux par AFM est utilisé pour comparer 3 tableaux de codage de la flore sur les mêmes placettes, sauf que le poids de chaque tableau est ici à peu près identique puisqu'on conserve le même nombre de colonnes, seul l'intervalle de variations des codes au sein des colonnes étant changé.

Les trois codages testés correspondent pour le premier à l'abondance-dominance (Braun Blanquet), pour le second à la présence-absence, et pour le troisième à un codage que nous avons expérimenté, adapté pour des groupes de plantes à l'abondance-dominance spécifique de ces groupes. En effet, certaines plantes peuvent être d'excellentes indicatrices sans jamais être abondantes, soit par leur nature même, soit par leur petite taille et leur faible recouvrement : dans ce cas, une abondance-dominance de 2 ou 3 aura une signification très forte, et surtout la différence entre 1 et 2 ou entre 2 et 3 aura une signification forte.

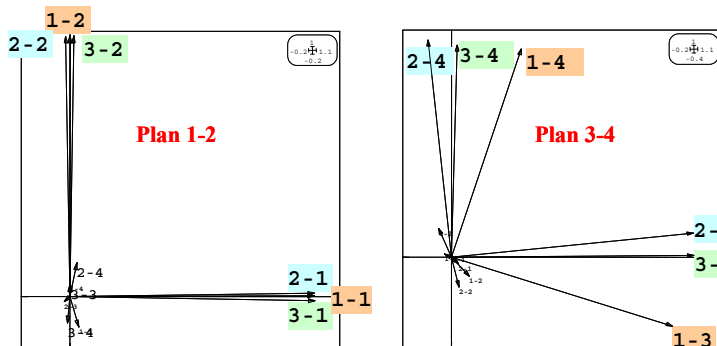
**AFM**  
**3 codages**

#### **Comparaison des trois codages (sur 192 plantes)**



Pour d'autres plantes, comme les arbres dominants de la strate arborée ou les graminées très couvrantes, la différence entre les valeurs successives des codes d'abondance-dominance aura beaucoup moins de poids. Nous avons donc ramené les codes d'abondance-dominance de toutes les plantes à une fourchette de 0 à 3, en regroupant pour les plus fréquentes et abondantes les codes entre lesquels il n'y avait pas de différence fonctionnelle dans l'interprétation du milieu. Six groupes de plantes ont ainsi été créés. En raison des résultats très similaires obtenus avec ce code par rapport aux codes traditionnels, nous n'y avons pas donné de suite. Mais son intérêt demeure pour d'autres études.

Figure A5.4 : Présentation synthétique des tableaux de l'AFM sur le codage des plantes



Comme pour le nombre d'occurrences, le codage des plantes n'a quasiment aucun effet sur le plan principal de l'AFC, le coefficient de corrélation entre les axes des 3 analyses étant supérieur à 0.99 pour les deux premiers axes. Dans ce cas, le plan 3-4 est aussi relativement stable, les codages en présence-absence et en abondance-dominance se différenciant cependant légèrement :  $r^2 = 0.86$  sur l'axe 3 et  $0.90$  sur l'axe 4.

Figure A5.4 : Rotation des axes des analyses séparées dans les deux plans principaux de l'AFM sur codage des plantes.

On retrouve, pour les mouvements des plantes et des placettes sur les axes, des graphiques très semblables à ceux de l'AFM sur les occurrences, avec des mouvements affectant principalement les plantes et placettes extrêmes sur les axes. Les déplacements sont cependant un peu plus équilibrés et touchent de façon à peu près équivalente les deux axes de chaque plan.

### Optimisation de la régression PLS

#### A6.1 : Coefficients de corrélation partiels en régression PLS

Le problème général de la thèse pour la modélisation en régression PLS est l'estimation d'un indice **Ind** (bioclimatique, topoédaphique, ou de fertilité) considéré comme variable à expliquer, à l'aide de k variables explicatives  $v_i$  ( $i = 1$  à  $k$ ).

La régression PLS travaille sur des variables normées. L'intérêt des coefficients de régression partiels sur ces variables normées est que leur valeur absolue est représentative du poids relatif de chaque variable dans le modèle.

L'équation sur les variables normées correspond au modèle suivant :

$$\frac{Ind_n - \overline{Ind}}{\sigma Ind} = \sum_{i=1}^k a_i \left( \frac{v_{i,n} - \overline{v_i}}{\sigma v_i} \right)$$

$Ind_n$  = valeur estimée de l'indice pour l'observation n

avec  $a_i$  = coefficient de la variable i normée

$v_{i,n}$  = valeur de la variable  $v_i$  pour l'observation n

A partir de ces coefficients de régression partiels, on calcule les coefficients  $A_i$  à appliquer aux valeurs des variables réelles et la valeur estimée de l'indice recherché pour une observation **n** en effectuant les calculs suivants :

$$A_i = \sigma Ind \cdot \sum_{i=1}^k \frac{a_i}{\sigma v_i}$$

$$C = \sigma Ind \cdot \sum_{i=1}^k \frac{a_i \cdot \overline{v_i}}{\sigma v_i}$$

$$Ind_n = \sum_{i=1}^k A_i \cdot v_{i,n} - C + \overline{Ind}$$

#### A6.2 : optimisation de la régression PLS

Le nombre de composantes jugées significatives pour la même analyse PLS varie fortement d'un logiciel à l'autre en fonction de la méthode de validation (bootstrap, validation croisée, permutation aléatoire, ...) et du critère associé de décision (intervalle de confiance, PRESS et Q2 observé, variance expliquée). Par exemple pour le modèle final, ce nombre varie de 1 (bootstrap dans R d'après les critères de Amato *et al.* (2003), (cf. *tableau A6.1*), à 5 pour Statgraphics et SIMCA sur le même critère du PRESS en passant par 2 pour la permutation aléatoire dans ADE4 (*tableau A6.2*).

*Tableau A6.1 : test du nombre de composantes significatives sous R*

*Note : cette fonction de test des composantes PLS, développée en langage R par Frank Torre de l'IMEP n'est pas optimisée actuellement : avec 14 variables, 310 observations et 1000 itérations de bootstrap, il faut 10h20 à un ordinateur de bureau récent pour calculer le nombre de composantes significatives!!! Cela explique aussi que cette procédure n'ait pas été utilisée en routine.*

Composante.	PRESS	Q2.obs	95%	99%	99.9%	BootSize	P-value
1	85.2575	0.725	0.1972	0.3729	0.4869	1000	***
2	63.9954	0.2494	0.2898	0.3025	0.3167	1000	ns
3	63.0893	0.0142	0.0716	0.115	0.1436	1000	ns
4	62.9006	0.003	0.0058	0.0131	0.0236	1000	ns

Seule la première composante est significative. La deuxième ne l'est pas au seuil de 5%, mais d'assez peu, la troisième ne l'est pas et de très loin.

*Tableau A6.2 : test du nombre de composantes significatives sous ADE4 (test de permutation aléatoire)*

Composante	N permutations	X > Xobs	Frequency	P-value
1	10000	0	0.000e+00	***
2	10000	0	0.000e+00	***
3	10000	797	7.970e-02	NS
4	10000	9909	9.909e-01	NS

Les deux premières composantes sont hautement significatives en test de permutation.

La troisième ne l'est pas mais de peu.

Or le choix du nombre de composantes a une influence primordiale sur le poids respectif des variables dans le modèle et sur la significativité de ces variables.

- D'une part chaque variable est plus ou moins bien représentée sur les composantes (*tableau A6.3*), et son coefficient de régression partiel va varier en fonction du nombre de composantes retenues (*tableau A6.4*)

Tableau A6.3 : Variance des variables explicatives sur chaque composante retenue pour un test sur 5 variables CG non géographiques.

	Comp1	Comp 2	Comp 3	Somme
V1	1.48	18.46	26.26	46.19
V2	40.78	1.52	4.20	46.51
V3	43.18	25.44	17.54	86.15
V4	2.01	71.03	1.54	74.58
V5	19.93	5.12	25.23	50.28

Seules les V2, V3 et V5 s'exprimeront de façon significative sur la première composante. La variable 4 deviendra dominante dès l'inclusion au calcul de la 2<sup>ème</sup> composante, la variable 1 devenant significative, avec un poids proche de V5 mais encore inférieur aux V2 et V3. La hiérarchie est encore bousculée avec prise en compte de la 3<sup>ème</sup> composante, le poids final relatif étant donné dans la colonne « somme ».

Tableau A6.4 : coefficients des variables normées en fonction du nombre de composantes retenues.

	3 composantes	2 composantes
Alti	0.133 ***	0.128 ***
Amax0	0.194 ***	0.168 ***
Amax247	0.148 ***	0.144 ***
Dmer247	0.126 ***	0.111 ***
ikr	-0.247 ***	-0.181 ***
pete	0.092 ***	0.117 ***
pmoy	0.045 *	0.080 ***
tmoy	-0.155 ***	-0.152 ***
topg	-0.166 ***	-0.133 ***
TopS	-0.100 ***	-0.104 ***
afr	-0.049 NS	-0.089 ***
hcla	-0.063 *	-0.021 NS
RU	0.088 **	0.096 ***
eg%	-0.093 ***	-0.094 ***
tote	0.068 **	0.119 ***

On peut illustrer le résultat de ce qui précède sur les variables de notre modèle (tableau A6.4) à un stade presque final où est incluse la variable hcla traduisant le taux de calcaire actif, et avant élimination de quelques placettes extrêmes et particulières situées au-dessus de 800m. A ce stade, la troisième composante est significative de peu au seuil de 5% par permutation aléatoire avec ADE4 (p = 0.0425) mais ne l'est pas en bootstrap sur R. Le choix du nombre de composantes est donc délicat. On constate une forte variation des coefficients des variables normées et de leur niveau de significativité en passant de 2 à 3 composantes retenues : ikr, pmoy, afr, hcla et tote sont particulièrement touchés par les variations de coefficients. hcla et afr sont significatifs ou pas suivant le nombre de composantes. La significativité est globalement meilleure avec 2 qu'avec 3 composantes. Après élimination de quelques placettes d'altitude extrêmes ou totalement en inadéquation avec les résultats du modèle, seules 2 composantes du modèle sont significatives en permutations aléatoires, et toutes les variables sauf hcla sont très hautement significatives, cette dernière étant de ce fait éliminée du modèle.

- D'autre part, l'intervalle de confiance par bootstrap du coefficient de corrélation partiel des variables est d'autant plus réduit que le nombre de composantes est faible : ce qui permet aux modèles avec peu de composantes d'être plus robustes (cf. tableau A6.4 ci-dessus) ou d'admettre plus de variables significatives. Par exemple, dans notre modèle, si on ne retient qu'une composante (Bootstrap sur R), 21 variables en tout peuvent être incluses et sont significatives à des seuils allant de 0.01% (pour plus de la moitié d'entre elles) à 0.1% ou 5%, dont 10 variables TE et 6 variables géographiques (Dmer et Amax suivant 3 directions chacune). Avec 2 composantes (solution retenue), seules 14 variables sont significatives, toutes au seuil de 0.01% dont 6 variables TE et 3 variables géographiques. La troisième composante dans ce cas n'est pas significative.

La forte corrélation entre plusieurs des 21 variables que l'on retient avec une seule composante rend le modèle compliqué et redondant. Une élimination pas à pas de ces variables montre d'ailleurs que la variance expliquée par le modèle ne perd quasiment rien jusqu'à arriver peu au dessus des 14 variables retenues pour le modèle final.

Finalelement :

- afin de rester cohérent avec les travaux réalisés dès le début de l'étude pour lesquels nous ne disposions que du logiciel ADE4 en régression PLS,
  - considérant que le bootstrap sur R ne donnait jamais plus d'une composante significative, alors que différents modèles obtenus avec 2 ou 3 composantes retenues par la procédure ADE4 étaient considérés comme très robustes par la validation croisée sur les variables avec ce même programme R,
  - vu le bon équilibre entre les variables essentielles et la cohérence des résultats obtenus sur plusieurs composantes avec de nombreuses autres études et une très longue expérience de terrain,
- nous avons opté pour une procédure standard pour chaque jeu de variables traité.

Cette chaîne de traitement est la suivante :

- Détermination par permutation aléatoire (10 000) avec ADE4, sur le jeu initial de variables, du nombre de composantes à retenir.
- Réduction du nombre de variables par une procédure pas à pas descendante/montante avec le logiciel Statgraphics qui permet une bonne interface avec Excel et accélère les calculs répétitifs sur des fichiers qu'il est possible de préparer dans des feuilles Excel®. On vérifie à chaque pas le pourcentage de variance expliquée jusqu'à trouver le point de rupture.
- Régulièrement au cours de la procédure pas à pas, test de la significativité des coefficients des variables avec la validation croisée sur R.
- Lorsque l'élimination de variables n'est plus possible sans perte significative de variance expliquée, vérification du nombre de composantes significatives avec ADE4 sur le jeu réduit de variables et test de la significativité des variables avec R par validation croisée.

Nous avons ainsi testé différents jeu de variables au cours des scénarios de modélisation utilisés. Variables CG seules, TE seules ou CG et TE mélangées. La comparaison des variables transformées avec les variables brutes, ou des variables synthétiques avec les différentes variables qui leurs avait donné naissance a suivi cette même procédure.

## Optimisation des réseaux de neurones.

### *A7.1 Aspects généraux et méthodologiques de l'utilisation des réseaux de neurones dans la modélisation*

L'objectif est de linéariser les relations entre variables explicatives et variable expliquée avant de les intégrer au modèle PLS. Les calculs ont été effectués avec le logiciel PPhalos (Guiot, 1991) qui permet après optimisation d'un réseau de dessiner la forme de la réponse de l'indice floristique à chaque variable dans le modèle : cette variable est portée à différentes valeurs (en fonction d'un nombre de classes définies par l'utilisateur) comprises entre son minimum et son maximum observés, tandis que les autres variables sont maintenues au choix à une valeur choisie quartile par quartile entre leur minimum et leur maximum observés. Chaque calcul de forme est rendu robuste par un bootstrap qui donne pour chaque classe de la variable testée un intervalle de confiance à 90% (cf. *graphiques A7.1* et suivants). On peut ainsi détecter ou confirmer la non-linéarité de la relation entre une variable explicative et la variable à expliquer, et procéder si nécessaire à sa transformation. La corrélation entre variables est gérée grâce à une combinaison pondérée des formes obtenues dans les calculs par quartiles, dont l'explication est donnée au *paragraphe A7.4* à la fin de cette annexe.

L'optimisation d'un réseau est contrôlée par deux paramètres :

- un bootstrap dont le nombre d'itérations est choisi par l'utilisateur (en général de quelques centaines dans notre cas). Il détermine la valeur moyenne et l'intervalle de confiance des paramètres du modèle.
- et le nombre de boucles de rétroaction d'apprentissage du réseau à l'intérieur de chaque itération. Ce nombre qui va de quelques milliers à quelques dizaines de milliers est lui aussi choisi par l'utilisateur, en général après quelques essais permettant de tester la vitesse de convergence du réseau vers un état stable. L'objectif est que l'optimum des paramètres (coefficient de corrélation maximal entre valeurs prédites et observées dans l'itération en cours) soit atteint régulièrement avant la limite du nombre choisi de boucles d'apprentissage. Dans notre cas, 10 000 boucles sont apparues comme un bon compromis entre fiabilité et temps de calcul.

Les réseaux comprenant plus de 6 variables permettent d'obtenir des corrélations très fortes entre valeurs prédites et indices floristiques observés, mais sont instables et très dépendants des paramètres d'optimisation. Ils donnent souvent des formes de réponse des variables qui sont incompatibles avec la réalité biologique, en raison des interactions et corrélations entre variables. Nous nous sommes donc limités à des réseaux de 6 variables au maximum, en accordant plus de poids aux tests comprenant les variables les moins corrélées.

Quatre aspects doivent être pris en compte simultanément pour optimiser l'utilisation des réseaux de neurones dans la transformation des variables, et l'aide au choix final des variables à retenir : le degré d'optimisation du réseau, le nombre de classes choisi pour dessiner la forme de la relation entre chaque variable explicative et variable expliquée, la gestion des valeurs extrêmes par variable, pour lesquelles on dispose souvent de trop peu de placettes pour un calcul d'optimisation et enfin la gestion des corrélations entre variables.

Chacun de ces points est illustré par quelques exemples caractéristiques.

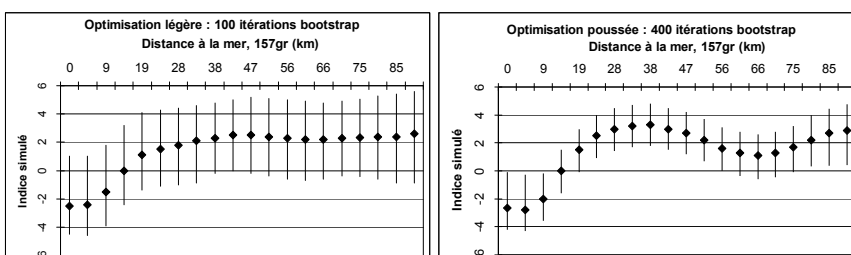
Les tests pour le modèle final ont porté sur ces quatre points pour la plupart des combinaisons possibles de 6 variables (3 variables CG + 3 variables TE) parmi les 14 variables de ce modèle. Quelques tests ont été menés en combinant 6 variables CG ou 6 variables TE. D'autres combinaisons ont été testées au préalable avec des variables qui n'ont finalement pas été retenues.

Même en se limitant à 6 variables par réseau, une transformation de variable n'a été réalisée que si la forme de la réponse était stable, pas trop éloignée de la forme de la régression directe avec l'indice floristique, et compatible avec la réalité biologique.

Chaque variable transformée a ensuite été testée en remplacement de la variable brute : d'une part dans le réseau de neurone avec la même combinaison de variables pour vérifier la réalité de la linéarisation, d'autre part dans le modèle en régression PLS. Dans ce dernier test, on a vérifié que la variable transformée apportait ou non une plus-value au modèle, sous forme d'une amélioration du coefficient partiel de cette variable ou du pourcentage total de variance expliquée. Seules les transformations satisfaisantes au terme de ces deux derniers tests ont été retenues.

### *A7.2. – Degré d'optimisation d'un réseau*

Le degré d'optimisation de chaque réseau de neurones doit être testé par tâtonnements successifs car la réponse des variables devient très dépendante de la structure et des éventuels déséquilibres de l'échantillon au-delà d'un certain seuil. Cette difficulté est illustrée ci-dessous par l'exemple de la distance à la mer dans la direction 157 grades.



*Figure A7.1 : Forme de la relation entre distance à la mer dans la direction 157 grades et l'indice floristique, et intervalle de confiance à 10% pour chaque classe suivant le degré d'optimisation du réseau de neurones. Cette optimisation a été faite en combinant les variables Alti, Pmoy, Dmer157, totE, RU, eg%.*



L'intervalle de confiance de la prédiction se réduit rapidement avec le nombre d'itérations du bootstrap, et la valeur moyenne de la prédiction s'affine pour s'ajuster au mieux aux données. Le résultat devient alors très dépendant de la structure particulière des données. Au fur et à mesure que l'optimisation avance, la forme de la réponse de la variable Dmer157 épouse de plus en plus la forme du relief, c'est-à-dire l'altitude moyenne des placettes pour une classe de distance donnée. Il s'agit d'un artefact car l'effet de continentalité créé par les reliefs côtiers dans cette direction est bien réel au-delà de 40 km. Le creux qui se forme entre 40 et 75 km de distance correspond à la vallée de la Durance : large et ouverte vers le sud-ouest, cette vallée subit les influences maritimes venues de la zone côtière via l'étang de Berre et la Crau : elle a un climat au caractère continental moins marqué que des vallées étroites plus proches de la mer mais encaissées entre les reliefs élevés des hautes chaînes côtières. La remontée finale correspondant aux placettes situées sur le Luberon. C'est l'interaction entre la variable testée, l'altitude et le masque à la mer dans la direction 247gr qui produit ce résultat que l'on l'observe sur la réponse de la variable brute (*Figure A7.1 droite*). C'est une des raisons pour lesquelles cette variable, bien que significative dans certaines combinaisons de variables en régression PLS a été éliminée du modèle final.

L'exemple de l'altitude ci-dessous (*figure A7.2*) montre que certaines variables sont beaucoup plus stables et ne posent pas de problème lorsqu'on pousse l'optimisation, seul l'intervalle de confiance diminuant. Elles sont moins dépendantes d'interactions avec les autres.

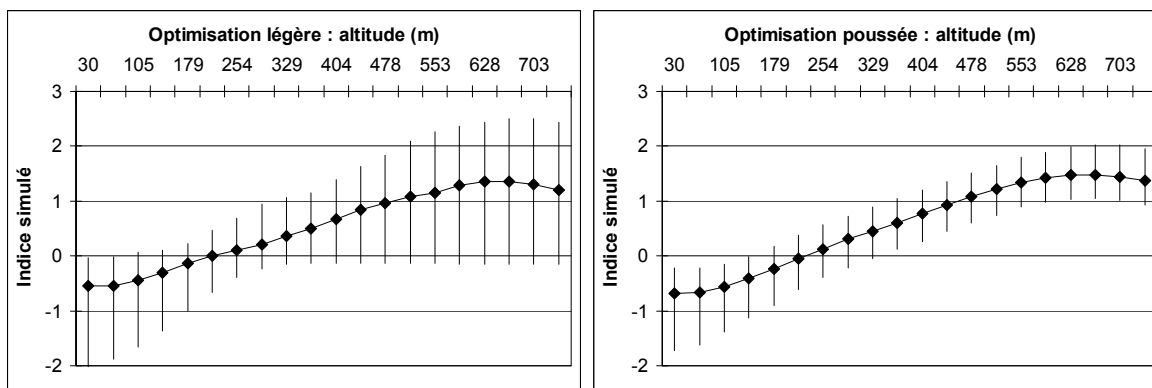


Figure A7.2 : Forme de la relation entre altitude et indice floristique, et intervalle de confiance à 10% par classe suivant le degré d'optimisation du réseau de neurones. Ces graphiques sont issus de la même optimisation que la figure A7.1.

On remarque sur ce dernier graphique une baisse au niveau des altitudes maximales, qui est illogique dans le contexte de cette étude et en comparaison de la forme de la réponse sur les valeurs brutes de la variable. Le phénomène est ici peu marqué, lié aux corrélations entre variables (voir *paragraphe A7.4*) et au petit nombre de placettes situées dans les classes d'altitude maximale, parmi lesquelles quelques unes ont un indice floristique faible. Ce dernier point est discuté dans le paragraphe suivant.

### A7.3 - Nombre de classes par variable et gestion des valeurs extrêmes

La forme de la réponse d'une variable sur l'ensemble de sa plage de variation et la fiabilité des classes extrêmes dépend du nombre de classes choisies pour segmenter les variables dans la phase finale du test. Avec un nombre élevé de classes, la forme de la réponse est mieux dessinée, mais les classes extrêmes contiennent généralement peu d'individus et quelques individus particuliers peuvent donner une réponse très déformée aux extrémités (voir *figures A7-2 et A7.3*). Nous avons testé

la réponse de toutes les variables en croisant d'une part une optimisation poussée ou non (de 50 minimum à 1000 maximum itérations de bootstrap, cf. *paragraphe A7.2*) et d'autre part une segmentation en 4, 8 ou 20 classes par variable. Un exemple de cette approche est donné dans la *figure A7.3* pour la variable profondeur totale du sol (tote), pour laquelle une gestion des valeurs extrêmes est nécessaire par réduction de l'amplitude de variation.

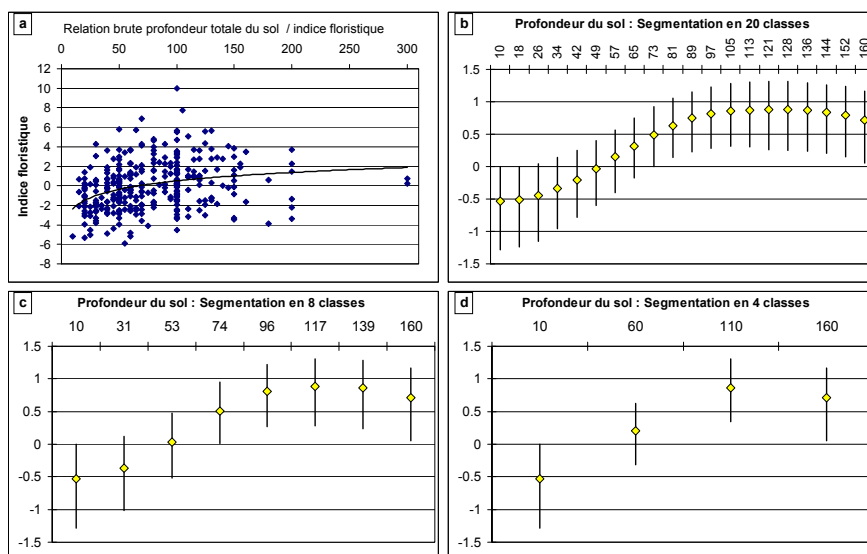


Figure A7.3 : Corrélation brute entre profondeur totale du sol observable et indice floristique, et sa traduction par réseau de neurones suivant le nombre de classes choisies (dans cette figure, toutes les autres variables sont maintenues à leur moyenne).

Pour ce calcul par réseau de neurones, un plafonnement de la variable à 160 cm a été opéré, puisque aucune augmentation de l'indice floristique n'est observable au-delà de cette limite ni sur les valeurs brutes ni en réseau de neurones. Cette réduction est aussi justifiée par le fait que les observations de sols très profonds (>2 m) n'ont été possibles que sur des carrières d'altérites sableuses de dolomies dont le niveau de réserve utile est très faible, ce qui réduit l'indice floristique. Sur les roches dures qui dominent la zone d'étude, les profondeurs supérieures à 1 m sont rarement observables en dehors de talus de routes, bien que les altérites aillent fréquemment au-delà de cette limite. Bien que l'on sache que les arbres exploitent les couches profondes des roches (cf. 4.2.2), la flore dans son ensemble semble être sensible essentiellement à ce qui se passe en surface.

Malgré ce plafonnement, on observe encore une réduction de la valeur prédite pour les sols les plus profonds, et une courbe aplatie dans les classes les plus faibles pour le calcul sur 20 classes donnant une forme plutôt sigmoïde à la réponse. Avec 8 ou 4 classes, on pourrait opter pour une réponse linéaire entre 10 et 100 cm suivie d'un plateau. Ce problème va d'abord être traité par l'étude des corrélations entre variables (paragraphe suivant), avant d'envisager la transformation définitive de la variable. Le résultat de ces calculs pour la variable profondeur du sol donne le graphique de la *figure 2c* du rapport de thèse.

#### A7.4 - Prise en compte des corrélations entre variables dans le calcul des formes de réponses

Certaines variables du modèle sont corrélées. Bien que la liaison soit parfois assez lâche, elle est suffisante pour que les valeurs maximales (ou respectivement minimales) de l'une correspondent souvent aux valeurs fortes (ou respectivement faibles) de l'autre, et que la valeur moyenne de l'une ne corresponde que rarement aux valeurs maximales ou minimales de l'autre. Le mode de fonctionnement du logiciel PPPhalos ne permet de choisir pour un calcul de réponse de variables qu'une seule valeur constante des variables non testées du modèle en cours.

C'est ainsi que l'on va par exemple balayer entièrement l'intervalle de variation de la distance à la mer alors que l'altitude, le masque à la mer, les variables de pluviométrie et de températures seraient maintenues à une valeur moyenne. Or dans la réalité, lorsque l'on est près de la mer, les températures sont toujours élevées, la pluviométrie est faible ainsi que le masque à la mer, tandis qu'à l'inverse pour les valeurs élevées de la distance à la mer, on aura des températures plus basses, des pluies plus abondantes, un masque à la mer élevé et une altitude plutôt haute. Le test fait donc apparaître des situations qui n'existent pas dans la réalité de notre échantillon, et la forme de la réponse de la variable testée en est faussée.

Le même type de corrélation existe entre la profondeur du sol, le pourcentage d'éléments grossiers et le taux d'affleurements rocheux. Les sols très peu profonds d'altérite sur roche dure ou sur roches fluides (marnes, argilites) ont souvent un fort pourcentage d'éléments grossiers et de fréquents affleurements de la roche mère. Les sols les plus profonds sont assez rarement très chargés en éléments grossiers (sauf certaines alluvions et colluvions) et les affleurements rocheux y sont rares.

Le problème est traité en multipliant par 3 les tests avec la même variable dont on cherche la forme de réponse : tout en balayant intégralement à chaque fois son intervalle de variation, on maintient les autres variables corrélées successivement à leur premier, second, puis troisième quartile. On fait ensuite la synthèse des 3 tests en réalisant une moyenne des 3 réponses obtenues par classe de la variable testée, pondérée en fonction de la probabilité de la liaison entre chaque classes de la variables testée et les classes de niveau des autres variables (*tableau A7.1*).

On obtient ainsi une réponse de la variable dans son contexte naturel intégrant les interactions et corrélations avec les autres variables du test. Cette réponse n'est plus indépendante des autres variables, mais elle est réaliste et permet de vérifier les comportements aux limites.

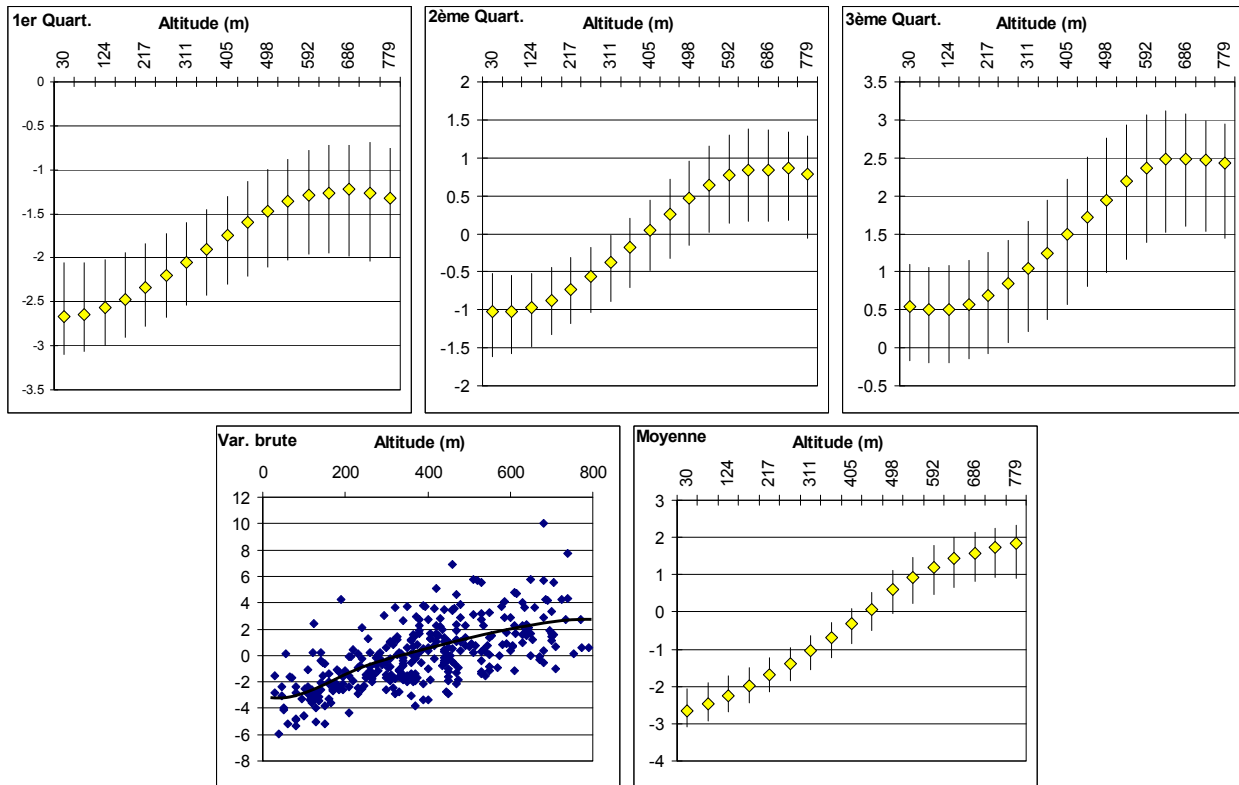
De façon générale, nous avons essayé d'équilibrer dans l'échantillonnage les classes des variables TE sur l'ensemble de la zone d'étude, de sorte qu'il existe peu de liaison entre variables CG et variables TE, ce qui simplifie le travail.

Tableau A7.1 : coefficients de pondération des 3 valeurs par classe de la variable dont on teste la réponse

	Classes de la variable testées (de min à max)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Niveau des autres variables corrélées	Coefficient de la valeur du test 1 <sup>er</sup> quartile	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Coefficient de la valeur du test moyenne	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
	Coefficient de la valeur du test 3 <sup>ème</sup> quartile	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9

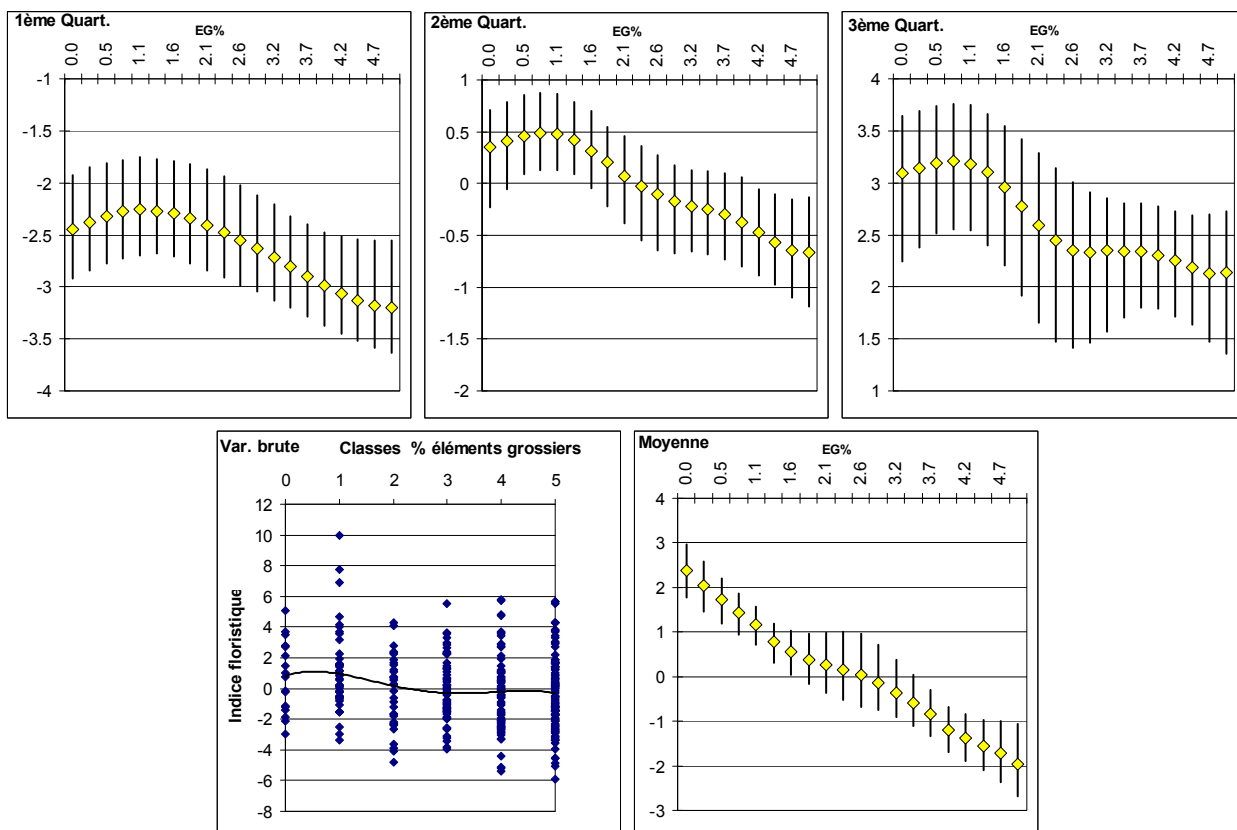
La méthode est illustrée par les exemples ci-dessous (figure A7.4), tirés d'un groupe de 6 variables testées (3 CG et 3 TE) : Alti, Tmoy, Amax 247, Tote, eg% et RU

Figure A7.4 : Résultats de 3 simulations sur 2 variables (Altitude et Pourcentage d'éléments grossiers), les autres variables corrélées étant maintenues successivement à leurs 1<sup>er</sup>, 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> quartiles, et résultat de la moyenne pondérée des 3 simulations. Les réseaux de neurones n'apportent que peu de valeur ajoutée à l'analyse de la variable altitude par rapport à la corrélation avec la variable brute. Ils donnent par contre une vision très claire d'une relation forte entre indice floristique et pourcentage d'éléments grossiers, qui était cachée par les interactions avec d'autres variables.



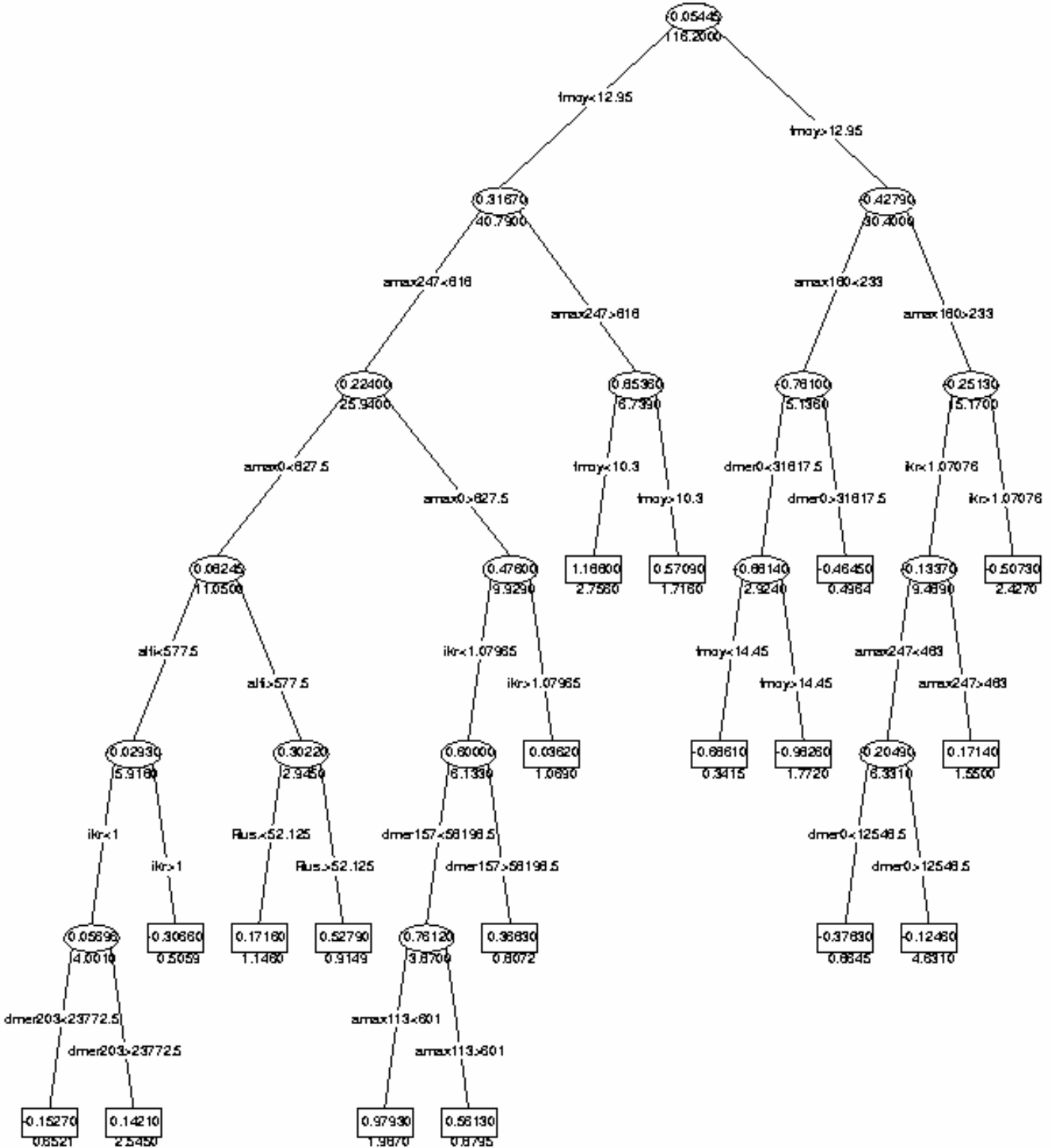
Les classes de % d'éléments grossiers représentées sur la variable brute correspondent à

Classe	0	1	2	3	4	5	6
% éléments grossiers	0%	1 – 5%	6 – 10%	11 – 30%	31 – 60%	61 – 90%	91 – 100%



**Quelques arbres de décision**

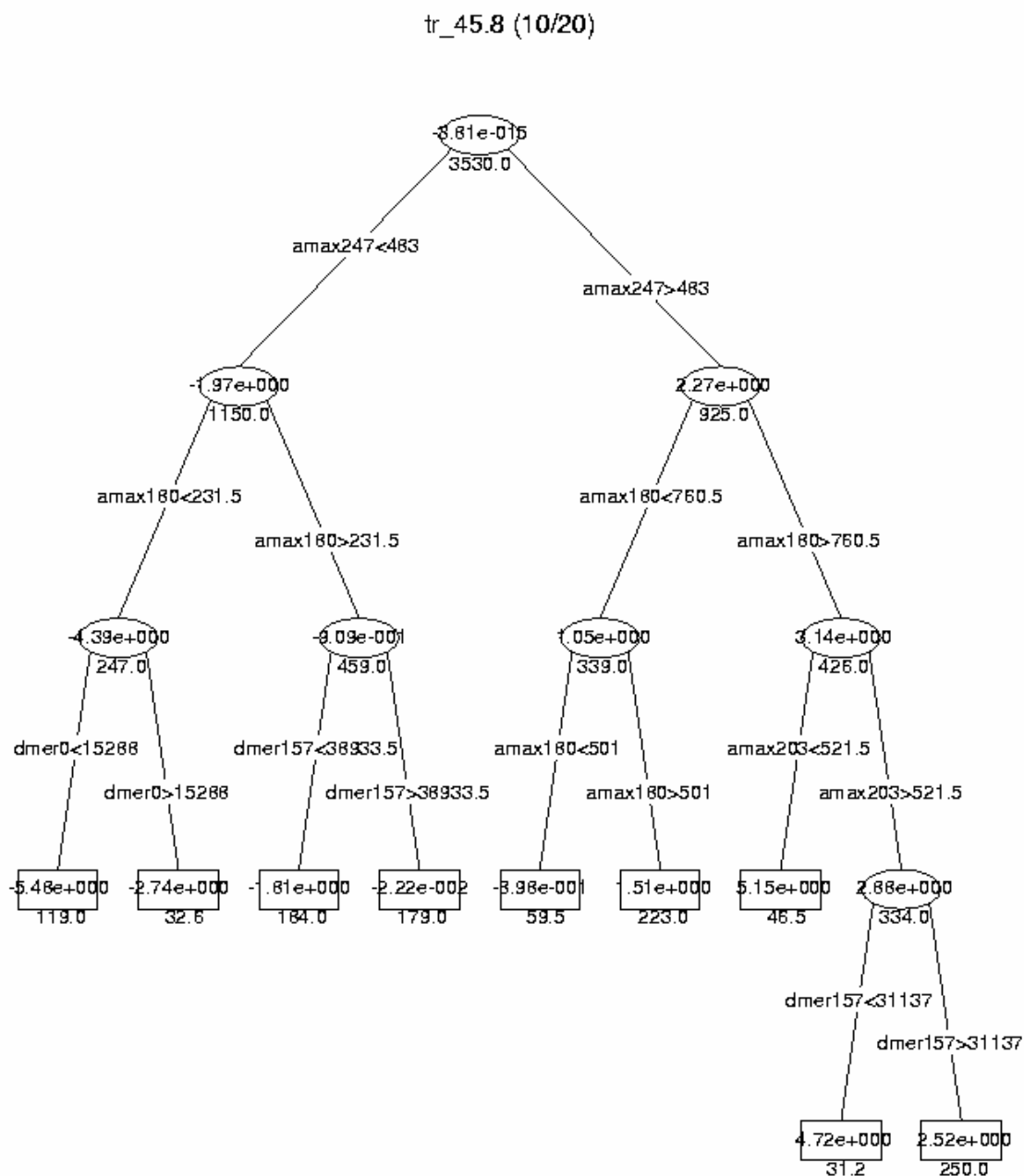
A8.1 - Arbre de décision prédisant l'indice floristique sur la zone d'étude avec toutes les variables CG et TE



CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les variables CG structurent tous les niveaux supérieurs de l'arbre. Les variables géographiques sont très dominantes même si c'est la température qui segmente le premier niveau. Les variables TE (sauf RU) apparaissent à des niveaux inférieurs de développement qui ont été élagués car pas fiables par validation croisée. Le manque d'équilibre entre variables CG et variables TE dans les modèles en arbre de décision ont été une des raisons du choix des modèles en régression PLS.

A8.2 - Arbre de continentalité sur l'indice floristique calculé sur le gradient climatique linéaire (If\_clim1)



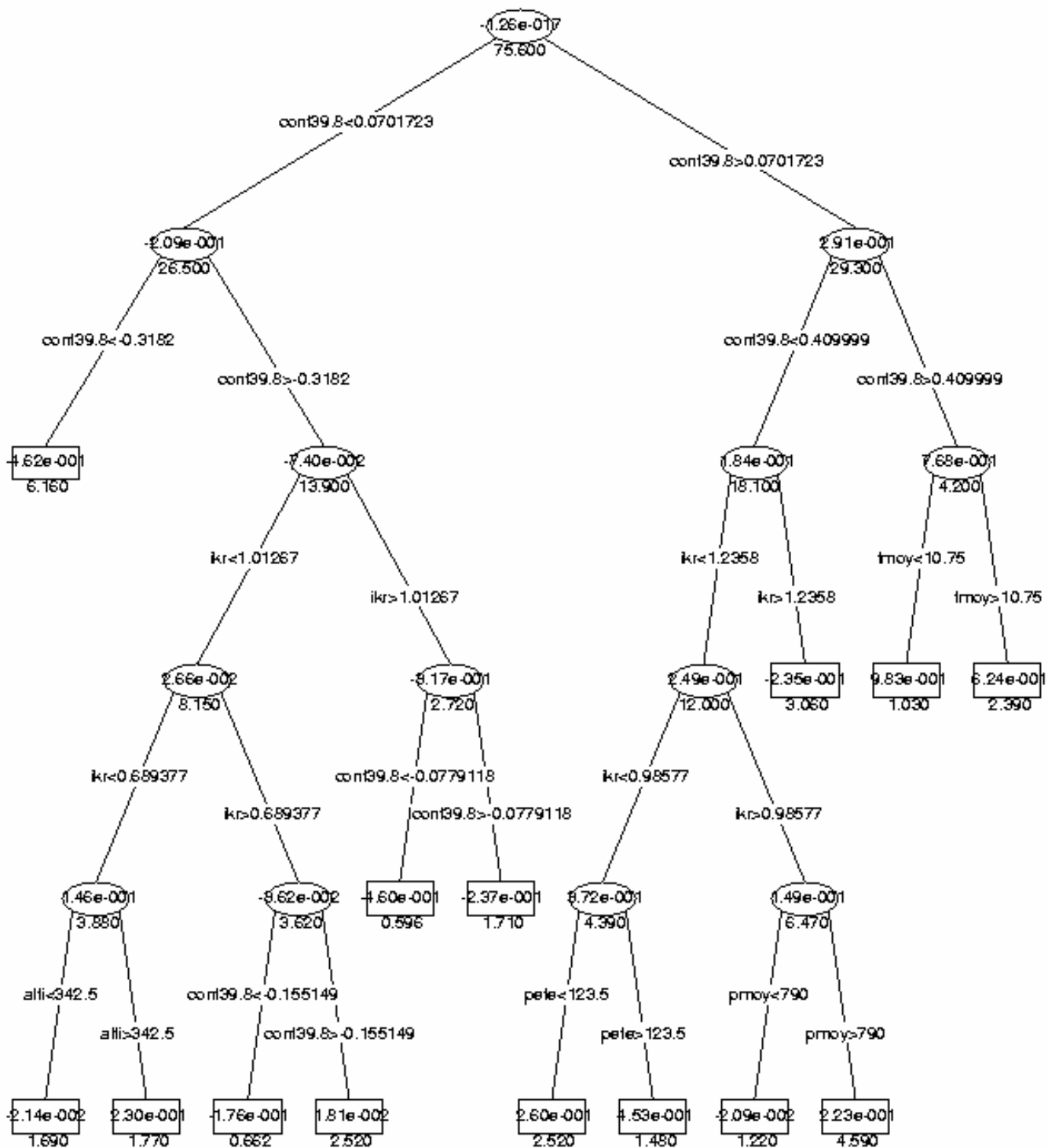
CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les altitudes maximales et la direction 247 sont dominantes.

On remarque que la distance à la mer dans la direction 157 et l'altitude du masque dans la direction 203 degrés marchent à l'envers pour la branche de droite, derrière les altitudes maximales suivant les directions 247 et 180. Cette particularité traduit la retombée des indices floristiques dans la vallée de la Durance (faisant partie de la basse Provence) derrière l'avancée côtière de l'arrière-pays formée par les massifs de la Sainte-Baume, des Monts Aurélien et de Sainte-Victoire. On voit ici l'intérêt des arbres de décision qui peuvent faire marcher une variable dans un sens sur une partie du domaine d'étude et dans l'autre sens sur une autre partie, tenant compte des interactions entre variables.

Dans notre cas, ces interactions ne font que traduire la structure biogéographique de la zone d'étude et ne permettent pas le calcul d'un modèle robuste et extrapolable.

A8.3 – Arbre de décision intégrant l'indice de continentalité.



Cet arbre est à rapprocher de la figure 7 et du tableau 2 du rapport.

L'indice de continentalité occupe entièrement les deux premiers niveaux de l'arbre, ce qui traduit sa forte dominance. L'exposition (ikr) confirme sa deuxième place dans le modèle PLS en occupant le troisième niveau et en partie le quatrième. Pluie, altitude et température jouent ici un rôle subalterne comme dans le modèle PLS.

Si les résultats de l'arbre de décision confirment le modèle PLS, les arbres de décision ont l'inconvénient de faire entièrement disparaître certaines variables de branches entières. La structuration initiale par les variables géographiques revient ici à séparer basse Provence et arrière-pays. Dans chacune de ces zones, les variables pluie et température ont une amplitude réduite, ce qui explique leur poids limité. Ce résultat est à mettre en relation avec ceux de l'annexe 13, où l'on sépare justement ces deux parties de la zone d'étude.

## Annexe 9

**Liste des plantes inventoriées et leur fréquence****Détail de la répartition des plantes, placettes et classes de variables dans les plans de l'AFC***A9.1 – liste des plantes inventoriée et leur occurrence (nombre de placettes)*

Nom latin	Code CEPE	Code Graphs	Occur				
Acer campestre	5	AccT	16	Bupleurum fruticosum	701	buf	25
Acer monspessulanum	6	acmT	53	Bupleurum rigidum	710	bur	9
Acer opalus	8	AcoT	4	Buxus sempervirens	716	bux	47
Achillea millefolium	17	acm	4	Calamintha clinopodium	731	cac	1
Adenocarpus comunatus (telonensis)	35	adc	1	Calycotome spinosa	753	cals	6
Agrimonia eupatoria	59	age	4	Campanula glomerata	766	cag	2
Allium sphaerocephalon	149	als	1	Campanula rapunculus	777	camr	4
Alyssum maritimum	186	alm	1	Carex glauca (flacca)	873	caf	26
Amelanchier ovalis	211	amo	162	Carex halleriana	877	caha	160
Anethum graveolens	279	ang	2	Carex humilis	883	cahu	86
Anthericum liliago	299	anl	1	Carex pendula	912	cap	2
Anthoxicum odoratum	302	ano	1	Carex silvatica	929	cas	4
Anthyllis vulneraria.	311	anv	2	Carlina acanthifolia	939	caac	2
Antirrhinum majus	313	ant	1	Carlina acaulis	940	caa	1
Aphyllanthes monspeliensis	317	apm	164	Carlina vulgaris	944	cav	33
Aquilegia vulgaris	332	aqv	1	Castanea sativa	954	casa	2
Arabis hirsuta	342	arh	2	Catananche coerulea	957	catc	1
Arabis muralis	343	arm	2	Cedrus atlantica	961	Ceat	2
Arabis turrita	349	art	1	Centaurea paniculata	980	cep	3
Arbutus unedo	352	Arun	45	Centranthus ruber	999	cer	6
Argyrolobium zanonii P. Ball	380	arz	70	Cephalanth. longifolia (xylophyllum)	1004	cel	4
Aristolochia pistolochia	386	arp	5	Cephalanthera rubra	1003	cepr	12
Arrhenaterum elatius Beauv.	392	are	2	Cercis siliquastrum	1039	ces	2
Arum italicum	419	ari	1	Ceterach officinarum	1044	ceo	4
Asparagus acutifolius	429	asa	165	Chaerophyllum hirsutum	1051	chh	1
Asparagus tenuifolius Lam.	433	ast	2	Cistus albidus	1147	cia	114
Asperula cynanchica	437	asc	3	Cistus monspeliensis	1152	cim	20
Asphodelus ramosus	447	asr	7	Cistus salviaefolius	1155	cis	46
Asplenium adiantum-nigrum	452	asn	9	Clematis flammula	1167	clf	124
Asplenium trichomanes	463	asp	2	Clematis vitalba	1169	clv	10
Aster sedifolius	478	ass	5	Colutea arborescens	1192	coa	3
Astragalus incanus	503	asi	2	Convolvulus cantabricus	1201	conc	4
Astragalus monspessulanus	507	asm	7	Coris monspeliensis	1216	como	24
Avena bromoïdes	551	avb	4	Cornus mas	1219	corm	2
Berberis vulgaris	591	bev	2	Cornus sanguinea	1220	cos	32
Blackstonia (Chlora) perfoliata	1086	blp	11	Coronilla coronata	1221	coc	1
Bonjeania recta	618	bor	1	Coronilla emerus	1222	coe	34
Brachypodium phoenicoides	633	brp	185	Coronilla juncea	1224	coj	22
Brachypodium pinnatum	634	bra	13	Coronilla minima	1225	com	38
Brachypodium retusum	635	brr	191	Corylus avellana	1244	coav	3
Brachypodium sylvaticum	636	brs	10	Cotinus coggygria (coccigia)	1248	Coco	3
Briza media	649	brm	1	Cotoneaster tomentosa	1251	cot	3
Bromus erectus	656	bre	5	Crataegus monogyna	1260	erm	71
Brunella alba	679	bru	1	Crocus vernus	1300	crv	5
				Cytisus sessifolius (cytisophyllus ..)	1374	cys	64
				Dactylis glomerata	1378	dagl	18

Daphne gnidium	1385	dag	41	Hippocrepis comosa	2123	hic	8
Daphne laureola	1386	dal	36	Holcus lanatus	2128	hol	3
Daucus carota	1394	dac	1	Hypericum coris	2173	hyc	1
Dianthus caryophyllus	1424	dic	15	Hypericum perforatum	2186	hyp	5
Dianthus hirtus	1433	dih	1	Iberis linifolia	2206	ibl	1
Dorycnium hirsutum (Bonjeania)	617	doh	36	Iberis saxatilis	2208	ibs	1
Dorycnium pentaphyllum (herbaceum)	1478	dop	123	Ilex aquifolium	2214	llaq	9
Echinops ritro	1511	ecr	10	Inula coniza	2227	inc	4
Echium vulgare	1519	ecv	2	Inula viscosa	2237	inv	4
Epipactis helleborine (latifolia)	1559	eph	18	Iris chamaeiris	2239	irc	4
Erica arborea	1582	era	9	Jasminum fruticans	2271	jaf	8
Erica multiflora	1588	erm	19	Juglans regia	2278	Jure	1
Erica scoparia	1589	ers	11	Juncus conglomeratus	2288	juc	1
Eryngium campestre	1641	erc	39	Juncus sp.	2289	jus	1
Euphorbia amygdaloides	1666	eua	10	Juniperus communis	2312	Juco	91
Euphorbia characias	1672	euch	72	Juniperus oxycedrus	2313	Juox	191
Euphorbia cyparissias	1676	eucy	18	Juniperus phoenicea	2314	Juph	74
Euphorbia dulcis	1678	eud	1	Knautia hybrida (integrifolia)	2330	knh	2
Euphorbia nicaensis	1692	eun	10	Knautia dipsacifolia (silvatica)	2337	knd	3
Euphorbia serrata	1708	euse	13	Knautia arvensis	2321	kna	16
Euphorbia spinosa	1710	eusp	1	Koeleria vallesiana	2355	kov	3
Evonymus europaeus (latifolia)	1737	eve	3	Lamium maculatum	2378	lam	1
Fagus silvatica	1742	fag	1	Laserpitium gallicum	2385	lag	8
Festuca ovina	1767	feo	116	Lathyrus angulatus	2394	laa	1
Filipendula vulgaris	1790	fv	16	Lathyrus niger	2407	lan	1
Foeniculum vulgare	1739	fog	1	Lathyrus sylvestris	2417	lasy	4
Fragaria vesca	1797	frv	5	Laurus nobilis	2425	Lano	1
Fraxinus ornus	1804	Fror	2	Lavandula latifolia	2426	lal	74
Fraxinus oxyphylla	1805	Frox	1	Lavandula officinalis (angustifolia)	2427	lao	42
Fumana ericoïdes (coridifolia)	1816	fue	71	Leuzea conifera	2474	lec	45
Fumana thymifolia	1819	fut	5	Ligustrum vulgare	2484	liv	39
Galium aparine	1853	gaa	1	Limodorum abortivum	2490	lia	1
Galium aristatum (silvaticum)	1875	gaar	1	Linum bifforme (tenuifolium)	2551	lib	1
Galium verum	1883	gav	38	Linum campanulatum	2537	lic	10
Genista aspalathoides	1891	gea	1	Linum gallicum	2541	lig	1
Genista cinerea	1892	gec	8	Linum narbonense	2544	lin	3
Genista hispanica	1894	geh	152	Linum salsoloïdes (suffruticosum)	2549	lis	3
Genista pilosa	1896	gep	128	Lithospermum (Buglos.) purpureo-caer.	2568	lip	1
Genista scorpius	1898	ges	7	Lithospermum (Lithodora) fruticosum	2564	lif	3
Geranium robertianum	1945	gero	2	Lonicera etrusca	2586	loe	112
Geranium sanguineum	1947	gesa	1	Lonicera implexa	2587	loi	172
Geum silvaticum	1959	gesy	9	Lonicera periclimenum	2590	lop	1
Globularia alypum	1973	gla	20	Lonicera xylosteum	2593	lox	3
Hedera helix	2016	hehe	95	Lotus corniculatus	2599	loc	2
Helianthemum hirtum	2028	hehi	15	Luzula campestris	2620	luc	1
Helianthemum italicum	2029	hei	53	Luzula fosteri	2622	luf	1
Helianthemum montanum	2025	hem	1	Luzula pilosa	2628	lup	1
Helichrysum staechas	2051	hes	58	Medicago sativa	2724	mes	3
Helleborus foetidus	2058	hef	5	Melica uniflora	2750	meu	3
Hepatica triloba	2066	het	7	Melitis melissophyllum	2762	meme	11
Hieracium murorum	2106	him	113	Muscari comosum	2835	muc	3
Hieracium pilosella	2111	hip	1	Myrtus communis	2859	myc	4
Hippocrepis (coranilla) emerus	1222	hie	2	Odontites lutea	2923	odl	45



<i>Olea europaea</i>	2947	ole	16	<i>Rosa pouzini</i>	3680	Ropo	1
<i>Onobrychis sativa</i>	2956	onsa	1	<i>Rosa repens</i>	3664	ror	1
<i>Onobrychis saxatilis</i>	2954	onsx	7	<i>Rosmarinus officinalis</i>	3692	roo	199
<i>Ononis columnae (pusilla)</i>	2967	onc	2	<i>Rubia peregrina</i>	3693	rup	276
<i>Ononis minutissima</i>	2962	onm	123	<i>Rubus canescens</i>	3699	ruc	14
<i>Ononis pubescens</i>	2966	onp	2	<i>Rubus ulmifolius</i>	2143	ruu	98
<i>Ononis spinosa</i>	2973	ons	12	<i>Rumex acetosa</i>	3715	ruma	1
<i>Origanum vulgare</i>	3036	orv	1	<i>Rumex intermedius</i>	3725	ruj	1
<i>Ornithogalum narbonense</i>	3042	orn	2	<i>Ruscus aculeatus</i>	3742	rusa	54
<i>Orobanche sp.</i>	3073	oro	2	<i>Ruta graveolens</i>	3747	rug	8
<i>Osyris alba</i>	3082	osa	59	<i>Salvia pratensis</i>	3807	sap	2
<i>Peucedanum cervaria</i>	3182	pec	11	<i>Sanguisorba minor</i>	3818	sanm	69
<i>Phagnalon saxatilis</i>	3195	phs	1	<i>Saponaria ocymoides</i>	3825	sao	1
<i>Phalangium ramosum</i>	300	phr	2	<i>Satureia (Clinopodium) vulgaris</i>	731	sav	6
<i>Phillyrea angustifolia</i>	3217	Phan	159	<i>Satureia montana</i>	3837	satm	5
<i>Phillyrea latifolia</i>	3218	Phla	177	<i>Scabiosa columbaria</i>	3892	sec	1
<i>Phleum boehmeri</i>	3221	phb	1	<i>Scabiosa leucantha</i>	1006	scl	4
<i>Phleum pratense subsp. nodosum</i>	3224	php	5	<i>Scleropoa rigida</i>	3951	csr	1
<i>Pinus halepensis</i>	3276	PiHa	284	<i>Sedum anopetalum</i>	4002	sea	23
<i>Pinus laricio</i>	3277	Pila	1	<i>Sedum nicaense (sediforme)</i>	4017	sen	2
<i>Pinus nigra</i>	3275	Pini	3	<i>Seseli montanum</i>	4087	sem	3
<i>Pinus pinaster</i>	3279	PipT	32	<i>Sesleria coerula (albicans)</i>	4091	sec	5
<i>Pinus silvestris</i>	3281	Pis	28	<i>Sideritis hirsuta</i>	4104	sih	1
<i>Pirus amygdaliformis</i>	3289	Piam	4	<i>Silene italica</i>	4129	sii	2
<i>Pirus malus (Malus sylvestris)</i>	3291	Pima	7	<i>Smilax aspera</i>	4184	sma	79
<i>Pistacia lentiscus</i>	3293	Pile	31	<i>Sorbus aria</i>	4214	Soar	68
<i>Pistacia terebinthus</i>	3294	Pite	75	<i>Sorbus domestica</i>	4217	Sodo	44
<i>Poa angustifolia (pratensis)</i>	3344	poa	1	<i>Sorbus torminalis</i>	4222	Soto	32
<i>Poa nemoralis</i>	3342	pon	1	<i>Spartium junceum</i>	4235	spj	27
<i>Polygala vulgaris</i>	3367	polv	2	<i>Stachys officinalis</i>	4278	stao	9
<i>Polygonatum officinalis</i>	3368	poo	1	<i>Stachys recta (rectus)</i>	4280	str	11
<i>Polypodium vulgare</i>	3393	polv	3	<i>Staelina dubia</i>	4283	std	159
<i>Populus alba</i>	3403	Poal	2	<i>Stipa offneri (juncea)</i>	4309	stio	24
<i>Potentilla hirsuta</i>	3459	poh	1	<i>Styrax officinalis</i>	4314	sto	2
<i>Potentilla reptans</i>	3474	por	1	<i>Tamus communis</i>	4339	tamc	4
<i>Potentilla verna</i>	3480	potv	23	<i>Tanacetum (Chrys.) corymbosum</i>	1099	tanc	8
<i>Prunella (Brunella) hyssopifolia</i>	678	prh	2	<i>Taxus baccata</i>	4345	Taba	10
<i>Prunus mahaleb</i>	3506	Prma	2	<i>Teucrium chamaedrys</i>	4355	tec	189
<i>Prunus spinosa</i>	3512	prs	38	<i>Teucrium flavum</i>	4356	tef	3
<i>Psoralea bituminosa</i>	3516	psb	40	<i>Teucrium montanum</i>	4361	tem	15
<i>Pteridium aquilinum</i>	3518	pta	8	<i>Teucrium polium (aureum)</i>	4362	tep	94
<i>Quercus coccifera</i>	3541	Quco	209	<i>Teucrium pseudo-chamaepitis</i>	4363	tepc	1
<i>Quercus ilex</i>	3543	Quil	273	<i>Thapsia villosa</i>	4379	thvi	1
<i>Quercus pubescens</i>	3544	Qupu	234	<i>Thymus gr. serpilum</i>	4412	ths	3
<i>Ranunculus aduncus</i>	3556	raa	1	<i>Thymus vulgaris</i>	4413	thv	214
<i>Ranunculus bulbosus</i>	3564	rab	1	<i>Tilia sp</i>	4415	Tili	3
<i>Ranunculus ficaria (Ficaria verna)</i>	1782	raf	1	<i>Ulex parviflorus</i>	4561	ulp	62
<i>Rhamnus alaternus</i>	3610	Rhal	179	<i>Ulmus minor (campestris)</i>	4562	Ulmi	10
<i>Rhamnus cathartica</i>	3612	Rhca	2	<i>Viburnum lantana</i>	4659	Vila	24
<i>Rhamnus saxatilis (infectoria)</i>	3616	Rhsa	22	<i>Viburnum tinus</i>	4661	Viti	74
<i>Rhus coriaria</i>	3630	Rhc	10	<i>Vincetoxicum officinalis</i>	4699	vino	2
<i>Robinia pseudoacacia</i>	3647	Rops	1	<i>Viola sp</i>	4859	vio	114
<i>Rosa canina</i>	3665	Roc	96	<i>Viscia sp</i>	4662	vis	2
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	3679	Ropi	1				

A9.2 - Détail de la projection des placettes et des plantes dans le plan 1-2

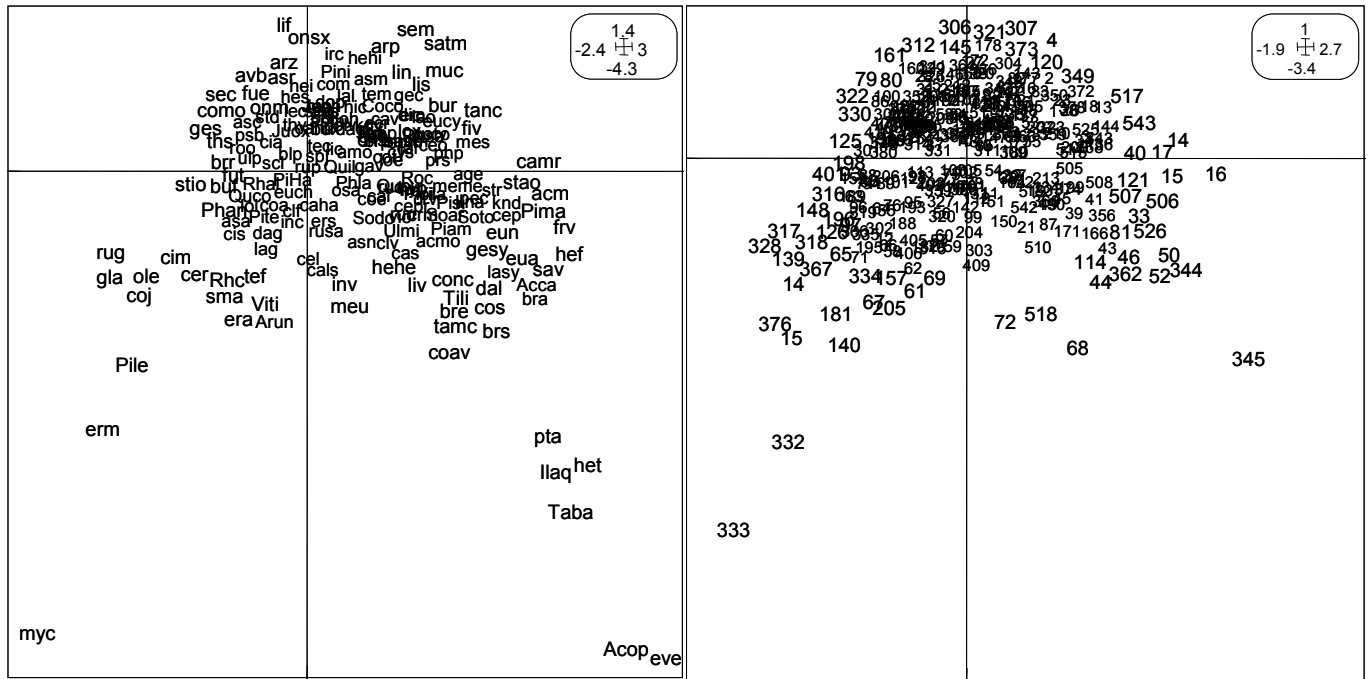
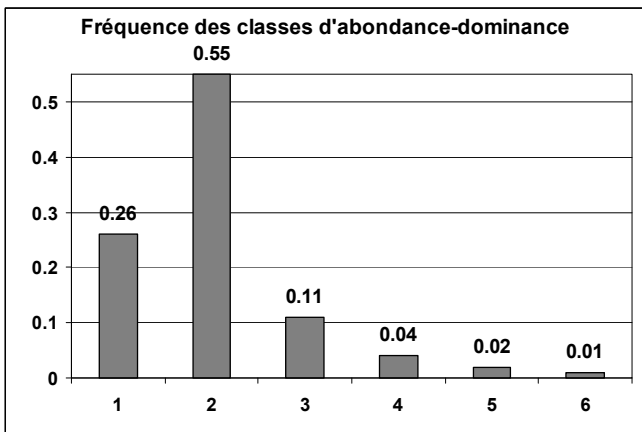


Figure A9.1 : Projection des plantes et placettes dans le plan 1-2 de l'AFC faisant ressortir les individus représentatifs des gradients principaux. Liste des codes des plantes dans le tableau ci-dessus.

Un groupe de plantes se détache dans le quart au bas à droite du plan de l'AFC. Il correspond à des topographies très favorables (vallons) à sols profonds, ou à des altitudes généralement assez élevées (>500 m) en grand versant nord des massifs intermédiaires de l'arrière-pays (Sainte-Baume, Sainte-Victoire, Etoile, Monts Auréliens) en exposition stationnelle fraîche ou neutre, mais pas toujours, ou à des versant très frais et confinés à basse altitude dans la zone d'arrière-pays. On se situe à des distances à la mer moyennes (20-45km). L'échantillon étant équilibré en ce qui concerne les classes des facteurs CG et TE, on n'a pas de correspondance statistique entre des topographies très favorables ou sols profonds et les expositions fraîches. Des sols profonds et bien alimentés en eau ou des expositions très fraîches et confinées permettent de la même façon la survie, même pas très loin de la mer ou à basse altitude, d'espèces mésophiles telles que le hêtre, les grands érables, le fusain, le houx, l'if et des fougères.



La majorité des plantes n'est représentée dans les placettes que par un petit nombre d'individus: 81% des occurrences sont notées 1 ou 2. La moyenne des notes est de 2.09. Seul 1% des occurrences a la note 6.

Figure A9.2 : fréquence des classes d'abondance dominance dans les 325 relevés.

A9.3 - Projection des variables exposition et TE dans le plan des axes 1-2 de l'AFC

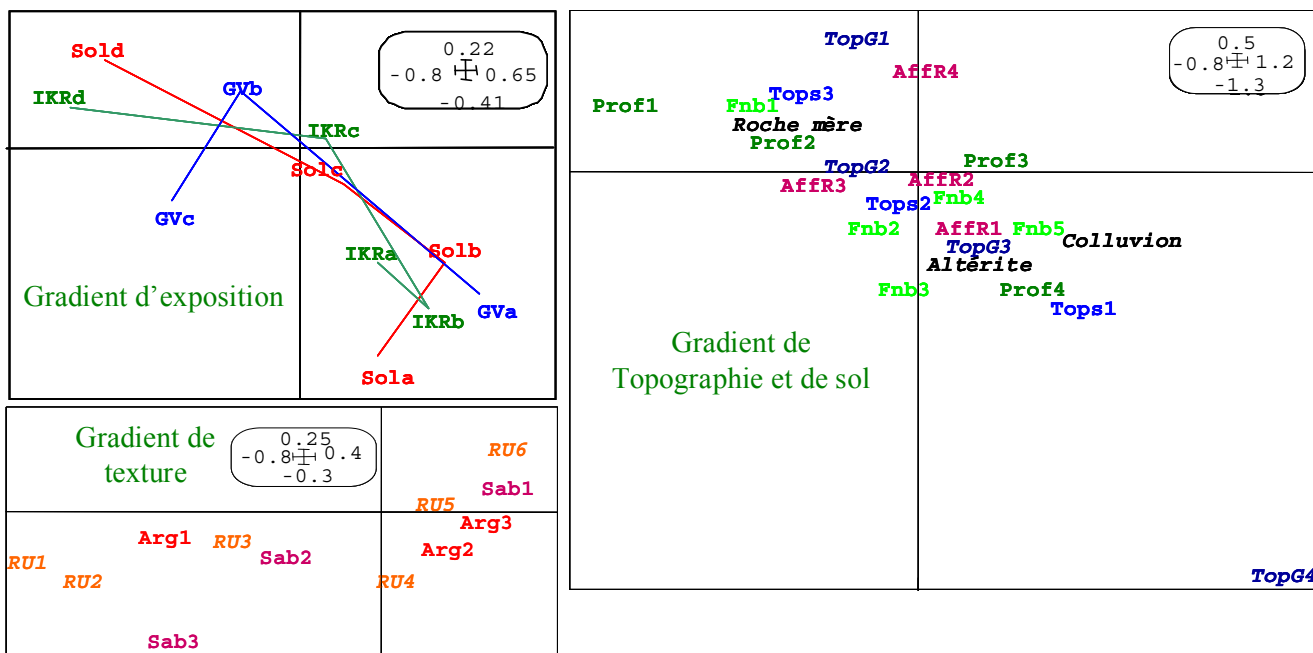


Figure A9.3 : Projection des variables exposition et TE dans le plan des axes 1-2 de l'AFC.

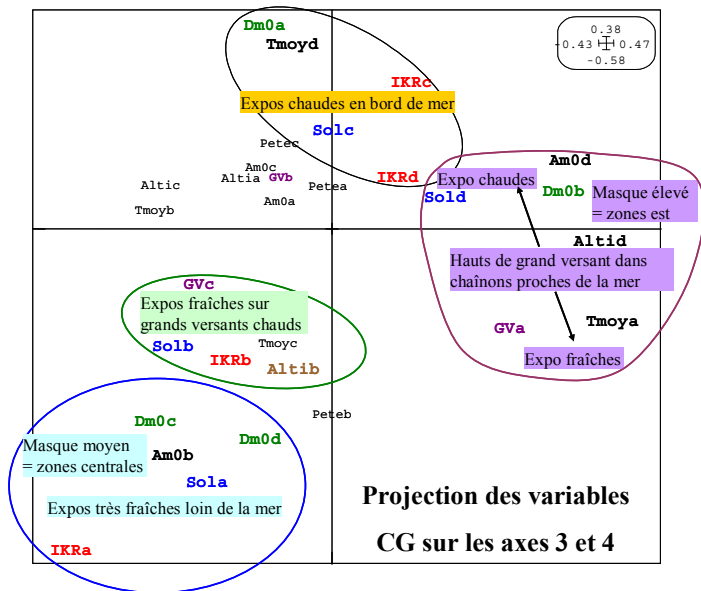
**Exposition** : Sol = indice d'ensoleillement potentiel (cf. A4.6), IKR = indice de climat lumineux de Becker (cf. A4.5), GV = exposition du grand versant (échelle paysage)

**Texture** : RU = Réserve utile texturale, Sab = proportion de sable, Arg = Proportion d'argile

**Topographie et sol** : TopG = topographie générale (échelle du versant), Tops = topographie stationnelle (échelle placette), Prof = profondeur totale du sol (=tote), Fnb = fissuration de la roche, AffR = % d'affleurement rocheux.

La classe TopG4 correspondant aux fonds de vallons et vallées se détache nettement des autres classes des variables TE. La forte disponibilité en eau dans ces situations particulières permet la présence d'espèces non typiquement méditerranéennes.

A9.4 - Projection des variables CG dans le plan des axes 3 et 4 de l'AFC



Sont représentées en caractères gras les variables les plus intéressantes pour l'interprétation du plan.

**Dm0** = distance à la mer dans la direction du point de côte le plus proche. De a valeurs faibles à d = valeurs élevées.

**Am0** = masque à la mer

**IKR** = Indice de climat lumineux de Becker

**Sol** = indice d'ensoleillement

**Pete** = pluies d'été

**GV** = exposition du grand versant (échelle paysage) porte des placettes exposées dans toutes les directions sur des reliefs d'échelle inférieure (a = grands versants nord, c = grands versants sud, b = plateaux, plaines, ou petits versants n'appartenant pas à un grand massif).

Ce plan différencie différentes unités paysagères sur la base essentiellement de l'exposition à différentes échelles en combinaison avec la distance à la mer, ces deux variables expliquant l'essentiel de la variance des

deux axes. La présence de massifs d'altitude élevée avec des versants en pentes fortes à proximité de la mer complique dans ce plan aussi l'expression des gradients et l'interprétation des axes.

On distingue

- des versants très frais (IKRa) loin de la côte (dm0 c et d) avec un masque à la mer Am0 assez faible, ce qui positionne les placettes concernées au nord et côté ouest de la zone d'étude.
- des petits versants ou revers frais (IKRb et Solb) situés sur des grands versants chauds (Gvc) à altitude peu élevée (Altib).
- des versants chauds (IKRc et d, Solc) près de la côte (Dm0a), et à plutôt basse altitude vu les températures élevées (Tmoyd),

- le haut (Altid) des grands versants frais (GVa) des principaux massifs montagneux situés assez près de la côte (Dm0b), dans la moitié est de la zone d'étude (Am0d). A sein de cette unité générale des grands versants nord, on distingue en haut les petits revers en exposition chaude (Sold) et en bas les expositions neutres ou fraîches (on arrive sur l'axe 4 au niveau de Solb et IKRb).

Les variables TE sont mal représentées dans ce plan : les modalités sont soit toutes groupées près du centre, soit dispersées sans ordre logique sur les axes.

Ce plan permet donc d'interpréter le paysage mais ne dégage pas de gradient cohérent pour toutes les variables. Il est essentiellement lié à l'exposition, qui s'exprime ici mieux que dans le premier plan (mais il faut le rappeler sur des axes beaucoup plus faibles que l'axe 1).

## Combinaison de deux gradients différents (CG et TE) pour la modélisation

### A10.1 - Définition et calcul des gradients

L'indice floristique synthétique d'une placette (If) correspond à la coordonnée de cette placette sur l'axe 1 de l'AFC. Cette coordonnée est automatiquement calculée par le logiciel lors de l'analyse. Dans notre hypothèse de départ, les placettes s'alignent sur cet axe dans un ordre correspondant à un bilan hydrique croissant.

Mais les placettes peuvent aussi être positionnées sur le gradient des variables CG, ou sur le gradient des variables TE, par projection orthogonale des points représentant ces placettes sur les droites des gradients. Cette opération a un sens dans la mesure où les deux gradients principaux sont presque perpendiculaires l'un à l'autre dans le plan de l'AFC, donc assez indépendants mathématiquement.

Cette décomposition en deux gradients correspond aux deux parties cibles du modèle :

- la première servant de base pour la cartographie à l'échelle régionale, car les variables utilisées sont toutes disponibles sous forme de bases de données géoréférencées, ou calculables sur SIG à partir d'un modèle numérique de terrain qui est également disponible.
- la seconde, topo-édaphique, servant à compléter l'information à l'échelle stationnelle.

Les gradients CG et TE se trouvant en diagonale par rapport aux deux axes principaux, il a fallu définir leur équation.

Pour le gradient climatique, on remarque qu'une partie des variables CG (température, pluies, altitude, Amax) se répartit non pas sur une droite mais suivant une ligne brisée dans son quart supérieur (*figure 4* du rapport de thèse). Ce coude est dû à la situation particulière de quelques montagnes de basse Provence, formant des massifs d'altitude élevée très près de la mer (Sainte Baume, Etoile, Massif de Signes). Ces massifs créent un pôle de froid, assimilé bioclimatiquement à l'arrière-pays. Les placettes correspondantes se trouvent bien dans la partie droite de l'axe 1, mais en retrait sur l'axe 2 par rapport aux massifs plus éloignés de la mer (Sainte-Victoire, Luberon, etc...), la distance à la mer étant assez fortement liée à cet axe 2.

On a donc testé pour ce gradient deux systèmes de représentation (*figure A10.1*) : d'une part une droite réalisant le meilleur compromis dans le gradient, d'autre part une courbe de 2<sup>ème</sup> degré épousant la forme coudée de l'extrémité du gradient.

Pour le gradient topo-édaphique, une droite était parfaitement adaptée.

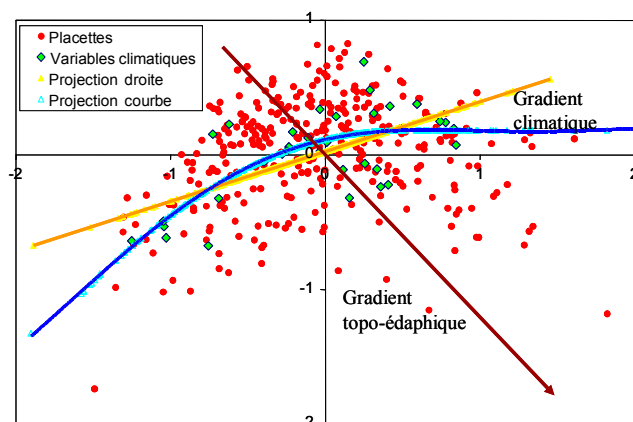
Chaque gradient a été calculé par régression sur le nuage des points représentant les classes des variables correspondantes.

Pour la droite du gradient CG, on a comparé deux calculs :

- une régression variable par variable. Pour chaque variable, la régression porte sur les points représentant les classes de cette variable dans le plan principal de l'AFC. On obtient autant de droites que de variables, puis on calcule la droite résultante du faisceau de droites obtenues :  $y = 0.3369x - 0.0154$
- une régression directe sur le nuage de points représentant la projection des classes de toutes des variables CG dans le plan principal de l'AFC.  $y = 0.3697x - 0.0082$   $r^2 = 0.4055$

Ces deux méthodes donnant des résultats quasiment identiques, on a retenu la régression sur l'ensemble du nuage, par cohérence avec le calcul de la régression polynomiale qui utilise ce même nuage global.

Pour la courbe du gradient CG, nous avons utilisé un ajustement polynomial du 2<sup>ème</sup> degré sur l'ensemble des variables simultanément :  $y = -0.2864x^2 + 0.2777x + 0.0824$   $r^2 = 0.4947$



Le gradient d'exposition forme un angle par rapport au gradient des variables climatiques et géographiques (*figure 4* du rapport de thèse). Nous avons testé les ajustements (linéaires et polynomiaux) avec et sans les variables d'exposition (ikr, exposition grand versant, indice d'ensoleillement). Les coefficients de corrélations sont meilleurs sans les variables d'exposition, notamment pour l'ajustement polynomial ( $r^2 = 0.81$ ), mais les droites et courbes sont simplement décalées et diffèrent très peu dans leur pente et leur trajectoire.

Comme les variables d'exposition doivent être intégrées au modèle pour la cartographie automatique, nous avons conservé les régressions incluant les variables d'exposition.

Figure A10.1 : Gradients CG et TE dans le plan 1-2 de l'AFC.

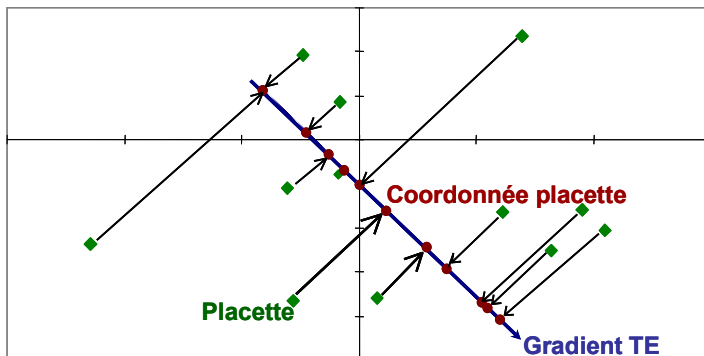
La droite et la courbe polynomiale ainsi obtenues ne couvrent pas totalement le domaine de variation des placettes. Nous avons donc prolongé la droite de part et d'autre jusqu'à la limite des projections des placettes, et la courbe polynomiale par des droites tangentes à ses extrémités (*figure A10.1*).

Le gradient topo-édaphique a été calculé de la même manière par régression en bloc sur les coordonnées des classes des principales variables de topographie et de sol. On note que cette droite est proche de la régression sur les classes de fertilité du pin d'Alep dans le plan principal de l'AFC (figure 43 du rapport de thèse). L'indice de fertilité de cette espèce est donc assez représentatif du bilan hydrique stationnel local.

Les gradients CG et TE forment un angle assez ouvert, et sont donc dans l'espace factoriel mathématiquement assez indépendants.

#### A10.2 – Calcul des indices floristiques sur les gradients CG et TE

Les indices floristiques obtenus, indice If-CG et If-TE, correspondent aux coordonnées relatives sur ces droites des projections orthogonales des placettes. Les variables correspondantes sont obtenues par centrage et réduction de ces valeurs.



On dispose donc finalement de 4 indices floristiques correspondant aux coordonnées des placettes projetées sur 4 repères :

- If = coordonnées sur axe 1 de l'AFC,
- If-CG1 = coordonnées sur la droite de régression des variables CG,
- If-CG2 = coordonnées sur la courbe polynomiale des variables CG,
- If-TE = coordonnées sur la droite des variables TE.

Figure A10.2 : projection des placettes sur le gradient TE. La même méthode est utilisée pour le gradient CG, droite ou courbe. Sur la courbe du 2<sup>ème</sup> degré, il n'y a qu'une projection orthogonale possible.

#### A10.3 - Scénarios de modélisation

On peut donc envisager différents scénarios de modélisation à partir des 4 indices floristiques (figure A10.3)

- 1 - Modélisation de If avec toutes les variables CG et TE directement. On prend en compte directement l'interaction et les corrélations entre ces deux groupes, sans pouvoir mesurer cette interaction ni ses conséquences sur le modèle.
- 2 - Modélisation de If avec les seules variables CG, pour calculer un indice bioclimatique global cartographiable prenant en compte un maximum de variance, puis modélisation des résidus de ce modèle avec les variables TE pour procéder à l'ajustement à l'échelle locale de l'indice global.
- 3 - Modélisation préalable de If à l'aide des variables TE pour débarrasser les données des variations liées aux variables locales, puis modélisation des résidus de ce modèle à l'aide des variables CG.
- 4 - Modélisation de If-CG (1 ou 2) à l'aide des variables CG (prédit un indice Ib\_CG 1 ou 2) et séparément de If-TE avec les variables TE (prédit un indice Ib-TE), puis combinaison linéaire des deux modèles pour prédire If. Cette approche donne des résultats quasi similaires au scénario 1 et n'est pas présentée en détail ici. Une telle approche si elle devait être reconduite actuellement serait menée en régression PLS de 2<sup>ème</sup> génération : cette méthode n'était pas disponible dans les logiciels que nous avons à disposition au moment où nous avons testé ce scénario. Les indices If\_CG1 et If\_CG2 donnent des résultats globalement très semblables pour toutes les variables CG sauf la distance à la mer dans la plupart des directions qui perd du poids quand on utilise If\_CG2. La distance à la mer, contrairement aux autres variables CG, ne présente pas de coude lié aux massifs côtiers dans le plan 1-2 de l'AFC, car elle est indépendante du relief, et ses classes extrêmes sont mieux séparées des précédentes sur la droite que sur la courbe polynomiale.

Le tableau A10.1 permet la comparaison des trois premiers scénarios. Le scénario n°1 qui calcule le modèle en une étape unique, explique plus de 80% de la variance totale de l'indice floristique If. Dans le scénario 2, après la première étape réservée aux variables CG, les variables TE perdent une grande partie de leur poids, bien que la variance totale expliquée soit aussi élevée que dans le scénario 1. Le troisième scénario est plus équilibré que le deuxième, mais avec une perte significative de variance totale expliquée : cette perte provient surtout des variables TE qui ne peuvent expliquer dans la première étape qu'une part réduite de la variance totale (20.2%). Deux composantes de la régression PLS sont significatives dans le premier scénario, la troisième, avec une probabilité de 0.078, n'étant pas très loin de l'être. Dans les scénarios 2 et 3, on a deux composantes significatives pour les étapes concernant les variables CG, et une seule composante significative pour les variables TE.

Variance expliquée	Scénario1	Scénario2	Scénario3
totale	<b>80.26</b>	80.52	76.51
CG	45.52	<b>72.11</b>	56.30
TE	31.04	8.42	<b>20.20</b>
CG sur résidus	/	/	<b>70.56</b>
TE sur résidus	/	<b>30.17</b>	/

Tableau A10.1: Pourcentages de variance de l'indice floristique des placettes (If) expliquée dans les différents scénarios par chaque groupe de variables. En gras: variances expliquées à chaque étape des scénarios. En italique: valeurs relatives calculées à partir de ces résultats bruts. Par exemple, dans la première étape du scénario 2, les variables CG expliquent 72.11% de la variance totale, et

dans la deuxième étape les variables TE expliquent 30.17% de la variance résiduelle, soit  $0.3017 \times (100 - 72.11) = 8.42\%$  de la variance totale.

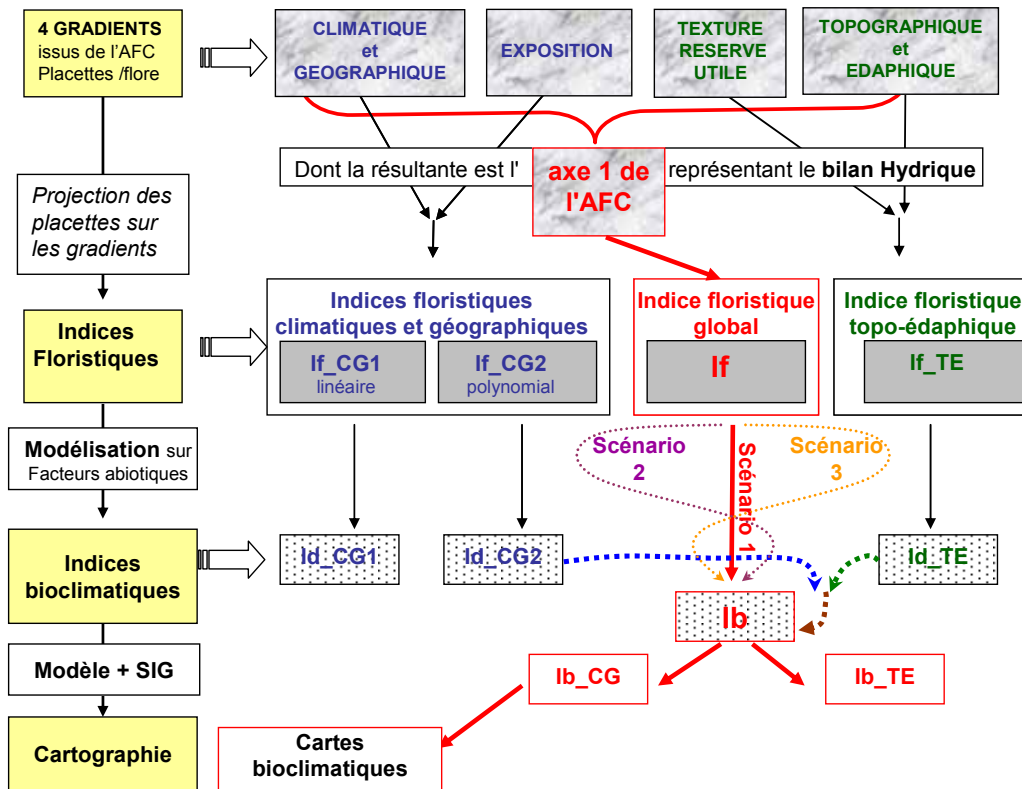


Figure A10.3 : Différentes composantes de la modélisation. En rouge, le scénario 1 finalement retenu. En bleu et vert, le scénario 4 avec projection des placettes sur les gradients CG et TE. Les scénarios 2 et 3 sont des variantes du scénario 1 au niveau de l'ordre d'utilisation des variables.

Le fait que dans le scénario 1 les variables TE peuvent s'exprimer sur deux composantes explique leur part supérieure de variance expliquée par rapport aux autres scénarios où elles ne s'expriment statistiquement que sur une seule composantes. Dans le scénario 2, les variables CG prennent en charge la partie de variance expliquée par leur corrélation avec les variables TE sur ces deux premières composantes. Il ne reste donc que peu de variance à expliquer par les variables TE dans la 2<sup>ème</sup> étape. Dans le scénario 3, les variables TE ne peuvent s'exprimer que sur une composante dès la première étape, et ne prennent pas en compte toute les corrélations existant avec les variables CG. C'est pourquoi ce scénario est moins performant que les autres.

Ces différences de variances expliquées par les 2 groupes de variables en fonction des 3 premiers scénarios peuvent être illustrées par le poids relatif de l'ensemble des variables dans le modèle (figure A10.4).

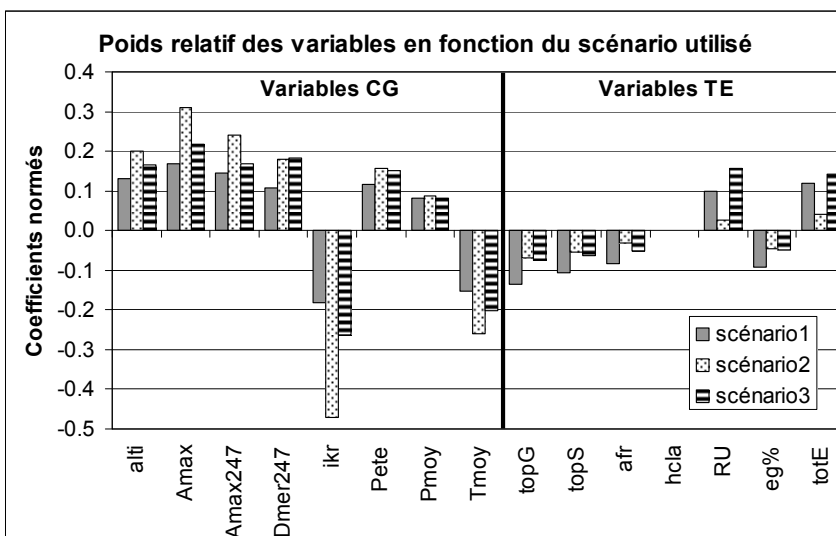


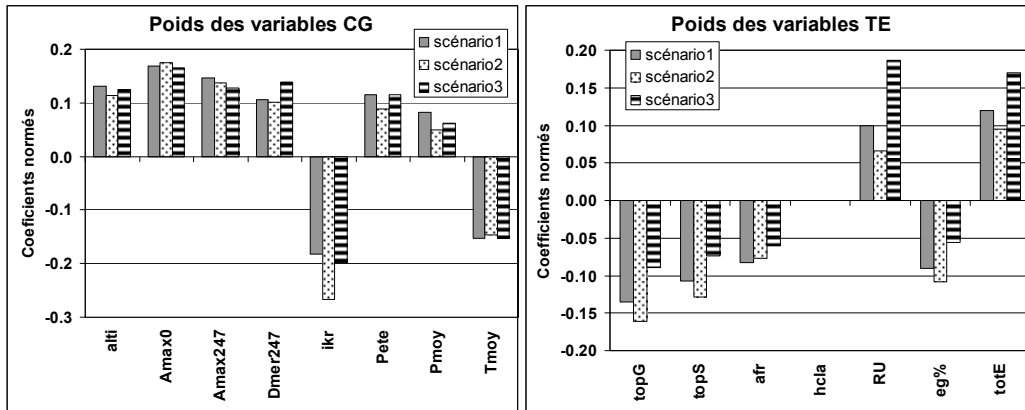
Figure A10.4: Poids relatif des variables en fonction du scénario de modélisation utilisé. Dans les scénarios 2 et 3, le coefficient de chaque variable normée calculé aux différentes étapes est ajusté proportionnellement à la variance expliquée par son groupe (CG ou TE).

Y:\Perso\Thèse MV\Thèse scient\Calculs\PLS Statgraphics\ résultats coefs pls.xls (feuille Compar 3 scénarios)

En raison de la dominance des variables CG dans la variance expliquée par le scénario 2, les variables TE n'ont quasiment aucun poids dans ce scénario. Les variables CG y ont un poids absolu supérieur aux autres scénarios, mais, à part pour l'ikr qui apparaît nettement plus puissant, le rang relatif des différentes variables CG est à peu près constant. Pour

comparer le poids relatifs des variables CG au sein de leur groupe, on fait le rapport de chaque coefficient partiel à la somme de la valeur absolue des coefficients de leur groupe (figure A10.5). La même opération est répétée pour le groupe des variables TE.

Figure A10.5 : coefficients de corrélation partiels des variables CG et TE en fonction du scénario de modélisation, pondéré par l'inverse du poids total de leur groupe de variables.



Y:\Perso\Thèse MV\Thèse scient\Calculs\PLS Statgraphics\ résultats coefs pls.xls (feuille Compar 3 scénarios)

Cette figure confirme qu'il y a peu de différences entre les 3 scénarios pour les variables CG. L'ikr dans le scénario 2 a un poids 20% supérieur sans que cette différence remette en cause la hiérarchie des variables. Les variables pluviométriques perdent un peu de poids dans ce même scénario. L'utilisation des variables CG pour la cartographie d'un indice de bilan hydrique global est donc robuste quel que soit le scénario choisi.

Par contre, de fortes variations de poids relatif des variables TE entre elles apparaissent entre les scénarios. Les variables topographiques apparaissent plus puissantes lorsqu'elles sont associées aux variables CG, tandis que la profondeur du sol (totE) et la réserve en eau liée à la texture (RU) sont prédominantes lorsque les variables TE sont utilisées en première phase de modélisation. Il existe donc une interaction entre variables CG et TE. Parmi les corrélations donnant lieu à ce type d'interactions, on peut noter que les versants chauds et les régions côtières de basse altitude ont assez systématiquement des sols plus dégradés et moins profonds que les versants frais et l'arrière pays, en raison de la reconstitution moins rapide du milieu après chacune des nombreuses perturbations subies par ces régions depuis de milliers d'années, et une plus forte probabilité d'incendie.

Les scénarios diffèrent aussi par le nombre de placettes très mal estimées par le modèle (résidu normé >2). Elles sont au nombre respectivement de 15 pour les 2 premiers, de 23 pour le troisième, dont 13 sont communes à tous les scénarios. Ces placettes très mal prédites présentent majoritairement un très fort indice floristique qui est sous-estimé par le modèle, et correspondent à 2 types de peuplements:

- (i) des chênaies pures qui sont restées forestières depuis très longtemps (elles figurent sur des cartes de 19<sup>ème</sup> siècle) situées dans l'arrière pays, fréquemment sur lapiaz ce qui explique leur non-mise en culture ancienne et la difficulté d'estimer la profondeur et les autres propriétés du sol, et
- (ii) des placettes d'altitude élevée ou d'arrière pays dominées par des peuplements de pin sylvestre ou de pin maritime sur des sols non carbonatés (grès ou sables). Outre leur position extrême en altitude, elles peuvent être considérées comme très marginales édaphiquement et écologiquement pour la Provence calcaire.

Quatre placettes présentent un faible indice floristique malgré un milieu qui semble très favorable, et sont donc surestimées par le modèle. Des raisons historiques ou des perturbations non détectées peuvent être à l'origine de ces cas rares (usages ancien particulier, pâturage jusqu'à une époque assez récente, feu courant non détecté).

Globalement, le scénario 1 apparaît comme le plus équilibré :

- d'une part entre variables CG et variables TE,
- d'autre part entre les différentes variables au sein de chaque groupe.

Il a aussi le mérite de la simplicité, et il permet par l'expression du maximum de variables significatives sur 2 composantes exprimant ainsi un maximum de variance dans les meilleures conditions.

C'est pourquoi ce scénario a été finalement retenu pour la modélisation.



**Probabilité d'indépendance entre le gradient topo-édaphique (figure 4) et les variables retenues pour la modélisation**

Test du Khi2

code	variable	Proba
topg	topographie générale	0.04
tops	topographie stationnelle	0.02
afr	affleurements rocheux	0.00
penp	pendage par rapport à la pente	0.00
pens	pendage stationnel	0.01
dian	diaclasses nombre	0.04
dial	diaclasses largeur	0.01
fsup	formation superficielle	0.00
hclt	Réaction à l'hcl de la terre fine	0.25
RU	Réserve Utile texturale	0.00
Rus+	Réserve utile totale	0.00
eg%	% éléments grossiers	0.00
topl	topographie stationnelle longitudinale	0.14
topt	topographie stationnelle transversale	0.03
hclg	Réaction à l'hcl de la roche mère	0.62
penc	pendage suivant courbes de niveau	0.00
alte	épaisseur de l'altérite	0.00
mate	épaisseur du matériau allochtone	0.00
tote	épaisseur totale du sol	0.00
altd	débit de l'altérite	0.01
afc	affleurements de cailloux sous litière	0.00
tamo	moyenne des 5 tests tarière	0.00
tama	maxi des 5 tests tarière	0.03
sab	abondance du sable	0.00
lim	abondance des limon	0.02
arg	abondance des l'argile	0.00
comp	compacité de la terre fine	0.02

Toutes les variables retenues pour la modélisation ont une corrélation significative avec le gradient topo-édaphique, sauf la topographie stationnelle longitudinale et les deux variables exprimant le taux de calcaire actif dans la roche et dans la terre fine. Ces deux variables s'expriment en fait sur les axes 3 et suivants. On remarque ainsi que la décarbonatation de la terre fine des altérites, fréquemment assez poussée pour qu'aucune réaction à l'acide chlorhydrique ne soit décelable, et même le taux de calcaire actif de la roche mère, ne jouent qu'un rôle très secondaire dans la composition floristique globale des sites de la zone d'étude. Cette zone contient pourtant des parties dolomitiques et gréseuses à très faible taux de calcaire actif, mais leur isolement dans l'ensemble de la Provence calcaire et le poids écrasant du bilan hydrique et de la température ne permet pas à ces différences de s'exprimer significativement, seules quelques rares plantes particulières les distinguant de leur environnement global.

### Calibration de deux modèles séparés pour basse Provence et arrière-pays

Au cours du travail sur les variables de continentalité, on a mis en évidence une structuration très différente du territoire entre la Basse Provence et l'arrière-pays. Cette différence est illustrée par la figure A12.1, montrant que l'altitude du masque (amax) s'accroît beaucoup plus vite avec la distance à la mer pour l'arrière-pays. Les chaînons côtiers (Signes, Sainte-Baume, ...) sont en décalage par rapport à l'axe climatique, puisqu'ils combinent des caractères forts de continentalité (froid et pluvieux) avec des distances à la mer faibles ou intermédiaires. Ils tirent le pôle "montagnes provençales côtières" vers le bas dans le plan 1-2 de l'AFC, créant une rupture et une inflexion dans le gradient climatique. Cette inflexion est très visible dans la figure 5 de la thèse, et ses effets se retrouvent dans toutes les figures où l'on modifie la flore d'une façon ou d'une autre (figure 6, figure 18).

Les variables distance à la mer et altitude du masque étant importantes dans le modèle, nous avons cherché à savoir si les modèles ne seraient pas plus performants en traitant séparément les deux régions bioclimatiques. Nous avons comparé systématiquement un modèle calculé sur l'ensemble de la zone d'étude avec la combinaison de deux modèles calculés chacun sur une des deux régions bioclimatiques.

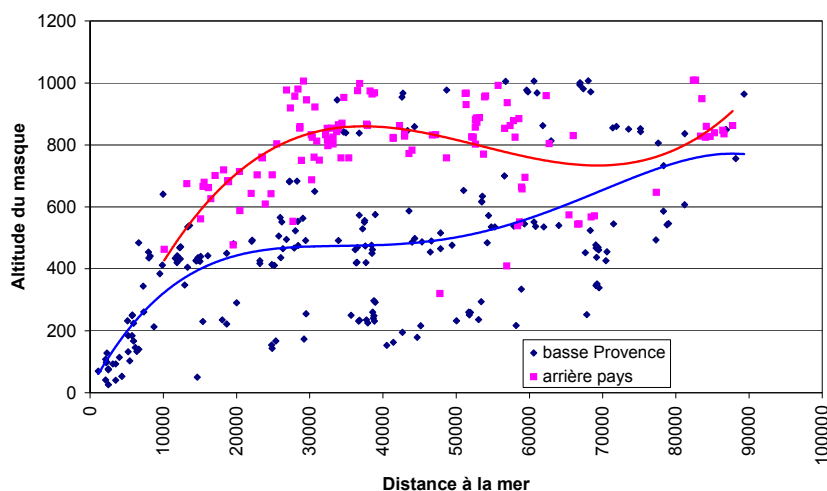


Figure A12.1 : relation entre altitude du masque à la mer et distance à la mer pour la basse Provence et l'arrière-pays.

Le tableau A12.1 ci-dessous permet la comparaison des résultats de la modélisation sur les variables CG entre les deux sous-ensembles bioclimatiques calculés séparément, la synthèse de ces deux sous-ensembles à l'échelle de la zone d'étude, et le modèle calculé directement sur l'ensemble de la zone d'étude.

Tableau n° A12.1: comparaison entre modèles par sous-ensembles bioclimatiques et modèle sur l'ensemble de la zone d'étude. Les coefficients en italique et grisé ne sont pas significatifs.

	<b>Zone d'étude</b>	<b>Basse Provence</b>	<b>Arrière-pays</b>	<b>BP+AP</b>
Nb relevés	325	206	119	325
% var expliquée	72.1%	65.8	55.7	62.1
Résidu moyen	1.31	1.04	1.21	1.10
<b>Variables</b>	<b>Coef</b>	<b>Coef</b>	<b>Coef</b>	
Amax0	<b>0.169</b>	<b>0.087</b>	<b>0.198</b>	
Amax247	<b>0.146</b>	<b>0.147</b>	<b>0.134</b>	
Alti	<b>0.131</b>	<b>0.109</b>	<b>0.083</b>	
Pete	<b>0.115</b>	<i>0.016</i>	<i>0.028</i>	
Dmer247	<b>0.106</b>	<b>0.056</b>	<i>0.032</i>	
Pmoy	<b>0.082</b>	<i>0.015</i>	<i>0.019</i>	
Tmoy	<b>-0.153</b>	<b>-0.182</b>	<b>-0.149</b>	
ikr	<b>-0.183</b>	<b>-0.305</b>	<b>-0.428</b>	
Dmer0		<b>0.055</b>	<i>0.042</i>	
Amax157		<b>0.063</b>	<i>0.008</i>	
Dmer157		<b>0.049</b>	<i>-0.015</i>	

Le calcul d'un modèle séparé pour les deux sous-ensembles donne des résultats prédictifs meilleurs que le calcul d'un modèle unique sur l'ensemble de la zone d'étude. En témoignent les résidus moyens : 1.04 et 1.21 respectivement pour les deux sous-régions (moyenne réunissant les deux = 1.10) contre 1.31 pour le modèle sur l'ensemble de la zone d'étude. Deux modèles séparés permettent une meilleure adéquation des coefficients des variables utilisées aux spécificités de chaque zone, notamment pour les variables géographiques. La différence de résidu, et donc de qualité prédictive, est suffisamment faible pour que le modèle unique sur la zone d'étude ne soit pas écarté, si l'on tient compte des complications qu'impliquent deux modèles différents.

On remarque secondairement que le pourcentage de variance expliquée pour chacun des sous ensembles bioclimatiques est inférieur au pourcentage expliqué par le modèle sur l'ensemble de la zone d'étude, tout en donnant une prédiction globale plus précise des indices floristiques.

Cela montre que la différence de climat entre basse Provence et arrière pays est forte : en séparant les deux sous ensembles, bien qu'on affine la prédiction locale des indices, on diminue le poids relatif des variables climatiques et géographiques en réduisant leur variabilité, par rapport aux autres variables de milieu (topo-édaphiques) qui conservent la plus grande partie de leur variabilité. Cette remarque est particulièrement vraie pour la pluie, qui a un poids négligeable dans chacun des sous ensembles séparés, et un poids assez fort dans le modèle global.

Les variables climatiques expliquent mieux les indices floristiques en basse Provence que dans l'arrière pays. Ce résultat s'explique par les contraintes climatiques (sécheresse) qui sont beaucoup plus fortes dans la basse Provence que dans l'arrière pays. Dans ce dernier, où les variables d'ordre climatiques sont moins limitantes, d'autres facteurs peuvent s'exprimer plus facilement.

L'IKR gagne un poids considérable dans les sous-ensembles bioclimatiques séparés. Avec la réduction de l'amplitude des variables qui concourent à la température et au climat, cette variable qui conserve toute sa variabilité prend plus d'importance relative. A la limite, lorsqu'on réduit la zone d'observation, l'IKR est la seule variable CG qui conserve une variance importante, et il devient alors dominant. Dans l'arrière pays, il a plus de poids qu'en basse Provence, sans doute à cause du relief plus marqué et de l'orientation de ce relief dans la direction privilégiée Est-Ouest qui crée des grands versants nord et sud, thermiquement très contrastés. Mais sans doute aussi parce que la différence entre un versant sud et un versant nord a plus d'importance écologique dans l'arrière pays : en basse Provence, cette différence ne permet pas de compenser entièrement les grandes périodes de sécheresses. Même les versants nord pentus sont en stress hydrique élevé en fin d'été et parfois à d'autres saisons lors d'années très sèches. Il n'y a donc pas totale compensation entre des variables CG par les variables TE. En arrière pays, les compensations par l'exposition et les autres variables CG sont possibles pour la plupart des stress hydriques et thermiques qui sont en général moins longs et moins intenses.

Nous avons appliqué cartographiquement les deux modèles obtenus, chacun à son sous-ensemble bioclimatique, puis assemblé les deux cartes pour reconstituer une carte d'ensemble de la zone d'étude. Il y a une assez grande cohérence d'ensemble, mais des petits problèmes aux limites. Les modèles séparés ont tendance à exagérer les valeurs extrêmes de leur domaine : valeurs d'indice maximal pour la basse Provence, et minimum pour l'arrière pays. C'est assez normal dans la mesure où ces valeurs extrêmes sont peu représentées dans l'échantillon, donc mal estimées par les modèles qui s'ajustent principalement sur les situations les plus fréquentes, au cœur du sous-ensemble considéré. Cela crée des discontinuités dans la carte à l'interface entre les deux sous-ensembles.

La solution adoptée pour résoudre le problème consiste à appliquer les deux modèles sur une zone tampon à cheval sur la limite entre les sous-ensembles, puis de moyenner sur cette zone tampon les 2 valeurs obtenues en pondérant chacune par l'inverse de la distance à sa limite intérieure. On obtient ainsi un passage progressif de l'un à l'autre modèle. La carte couplée et ainsi interfacée se confond quasiment avec celle du modèle global.

Le calcul de deux modèles séparés est donc intéressant scientifiquement, et devait être testé, mais ne se justifie pas sur le plan opérationnel.

Annexe 13

**Relations entre les indices Ib CG, Ib TE et la productivité des principales essences méditerranéennes dans la zone d'étude**

indice Climatique			Pin d'Alep	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable	moyen		favorable	très favorable		exceptionnel					
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5	~~~~~	-7.5	.....	-5.5	.....	-3.5	.....	-0.5	//////////	3.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3		-7.3	~~~~~	-5.3	.....	-3.3	.....	-1.3	//////////	1.7	//////////	4.7
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9	~~~~~	-5.9	.....	-3.9	.....	-1.9	//////////	0.1	//////////	3.1	//////////	6.1
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4	~~~~~	-4.4	.....	-2.4	.....	-0.4	//////////	1.6	//////////	4.6	//////////	7.8
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9	~~~~~	-6.0	~~~~~	-3.0	.....	-1.0	.....	1.0	//////////	3.0	//////////	6.0	//////////	8.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9	~~~~~	-4.7	~~~~~	-1.7	.....	0.3	.....	2.3	//////////	4.3	//////////	7.3	//////////	10.5
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2	~~~~~	-3.0	~~~~~	0.0	.....	2.0	.....	4.0	//////////	6.0	//////////	9.0	//////////	12.1
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6	~~~~~	-1.1	~~~~~	1.9	.....	3.9	.....	5.9	//////////	7.9	//////////	10.9	//////////	14.3
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4		1.5		4.5	~~~~~	6.5	.....	8.5	.....	10.5	.....	13.5	.....	19.3

indice Climatique			Cyprés Arizona	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable	moyen		favorable	très favorable		exceptionnel					
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5	~~~~~	-7.5	.....	-5.5	.....	-3.5	.....	-0.5	//////////	2.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3		-7.3	~~~~~	-5.3	.....	-3.3	.....	-1.3	//////////	1.7	//////////	3.3
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9	~~~~~	-5.9	.....	-3.9	.....	-1.9	//////////	0.1	//////////	3.1	//////////	4.7
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4	~~~~~	-4.4	.....	-2.4	.....	-0.4	//////////	1.6	//////////	4.6	//////////	6.1
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9		-6.0	~~~~~	-3.0	.....	-1.0	.....	1.0	//////////	3.0	//////////	6.0	//////////	7.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9		-4.7	~~~~~	-1.7	.....	0.3	.....	2.3	//////////	4.3	//////////	7.3	//////////	8.8
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2		-3.0	~~~~~	0.0	.....	2.0	.....	4.0	//////////	6.0	//////////	9.0	//////////	10.5
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6		-1.1	~~~~~	1.9	.....	3.9	.....	5.9	//////////	7.9	//////////	10.9	//////////	12.1
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4		1.5	~~~~~	4.5	~~~~~	6.5	.....	8.5	.....	10.5	.....	13.5	.....	15.3

indice Climatique			Pin pignon	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable	moyen		favorable	très favorable		exceptionnel					
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5		-7.5	.....	-5.5	.....	-3.5	//////////	-0.5	//////////	2.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3		-7.3		-5.3	.....	-3.3	.....	-1.3	//////////	1.7	//////////	3.3
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9	~~~~~	-5.9	~~~~~	-3.9	.....	-1.9	//////////	0.1	//////////	3.1	//////////	4.7
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4	~~~~~	-4.4	~~~~~	-2.4	.....	-0.4	//////////	1.6	//////////	4.6	//////////	6.1
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9		-6.0	~~~~~	-3.0	~~~~~	-1.0	.....	1.0	//////////	3.0	//////////	6.0	//////////	7.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9		-4.7	~~~~~	-1.7	~~~~~	0.3	.....	2.3	//////////	4.3	//////////	7.3	//////////	8.8
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2		-3.0	~~~~~	0.0	~~~~~	2.0	.....	4.0	//////////	6.0	//////////	9.0	//////////	10.5
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6		-1.1	~~~~~	1.9	~~~~~	3.9	.....	5.9	//////////	7.9	//////////	10.9	//////////	12.1
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4		1.5	~~~~~	4.5	~~~~~	6.5	.....	8.5	.....	10.5	.....	13.5	.....	15.3

Bornes de la somme des indices pour la classe d'indice topoédaphique considérée

indice Climatique			Chêne vert	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable	moyen		favorable	très favorable		exceptionnel					
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5	~~~~~	-7.5	::::::::::	-5.5	::::::::::	-3.5	::::::::::	-0.5	::::::::::	2.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3	~~~~~	-7.3	::::::::::	-5.3	::::::::::	-3.3	::::::::::	-1.3	~~~~~	1.7	~~~~~	3.3
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9	~~~~~	-5.9	::::::::::	-3.9	::::::::::	-1.9	::::::::::	0.1	::::::::::	3.1	//////////	4.7
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4	~~~~~	-4.4	::::::::::	-2.4	::::::::::	-0.4	::::::::::	1.6	::::::::::	4.6	//////////	6.1
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9		-6.0	~~~~~	-3.0	::::::::::	-1.0	::::::::::	1.0	::::::::::	3.0	//////////	6.0	//////////	7.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9	~~~~~	-4.7	~~~~~	-1.7	::::::::::	0.3	::::::::::	2.3	::::::::::	4.3	//////////	7.3	//////////	8.8
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2	~~~~~	-3.0	~~~~~	0.0	::::::::::	2.0	::::::::::	4.0	::::::::::	6.0	//////////	9.0	//////////	10.5
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6	~~~~~	-1.1	~~~~~	1.9	::::::::::	3.9	::::::::::	5.9	::::::::::	7.9	//////////	10.9	//////////	12.1
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4	~~~~~	1.5	~~~~~	4.5	::::::::::	6.5	::::::::::	8.5	::::::::::	10.5	//////////	13.5	//////////	15.3

indice Climatique			Chêne blanc	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable	moyen		favorable	très favorable		exceptionnel					
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5	~~~~~	-7.5		-5.5		-3.5		-0.5	~~~~~	2.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3		-7.3		-5.3		-3.3		-1.3	~~~~~	1.7	~~~~~	3.3
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9		-5.9		-3.9		-1.9		0.1	~~~~~	3.1	::::::::::	4.7
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4		-4.4		-2.4		-0.4	~~~~~	1.6	~~~~~	4.6	::::::::::	6.1
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9		-6.0		-3.0		-1.0		1.0	~~~~~	3.0	~~~~~	6.0	::::::::::	7.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9		-4.7		-1.7		0.3	~~~~~	2.3	~~~~~	4.3	::::::::::	7.3	//////////	8.8
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2		-3.0		0.0	~~~~~	2.0	::::::::::	4.0	::::::::::	6.0	::::::::::	9.0	//////////	10.5
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6		-1.1	~~~~~	1.9	~~~~~	3.9	::::::::::	5.9	::::::::::	7.9	//////////	10.9	//////////	12.1
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4	~~~~~	1.5	~~~~~	4.5	~~~~~	6.5	::::::::::	8.5	//////////	10.5	//////////	13.5	//////////	15.3

indice Climatique			Cèdre	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable	moyen		favorable	très favorable		exceptionnel					
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5		-7.5		-5.5		-3.5		-0.5		2.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3		-7.3		-5.3		-3.3		-1.3		1.7		3.3
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9		-5.9		-3.9		-1.9		0.1		3.1	~~~~~	4.7
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4		-4.4		-2.4		-0.4		1.6	~~~~~	4.6	~~~~~	6.1
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9		-6.0		-3.0		-1.0		1.0	~~~~~	3.0	~~~~~	6.0	::::::::::	7.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9		-4.7		-1.7		0.3	~~~~~	2.3	~~~~~	4.3	::::::::::	7.3	//////////	8.8
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2		-3.0		0.0	~~~~~	2.0	::::::::::	4.0	::::::::::	6.0	::::::::::	9.0	//////////	10.5
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6		-1.1	~~~~~	1.9	::::::::::	3.9	::::::::::	5.9	::::::::::	7.9	//////////	10.9	//////////	12.1
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4	~~~~~	1.5	~~~~~	4.5	::::::::::	6.5	::::::::::	8.5	//////////	10.5	//////////	13.5	//////////	15.3

Bornes de la somme des indices pour la classe d'indice topoédaphique considérée

indice Climatique			Sapin de Grèce	Indice topo-édaphique														
moy	min	max		extrême	très défavorable		défavorable		moyen		favorable		très favorable		exceptionnel			
-6.5	-8.0	à -5.0	plage rouge	-16.4		-12.5		-9.5		-7.5		-5.5		-3.5		-0.5		2.3
-4.3	-5.0	à -3.6	plage rose	-13.4		-10.3		-7.3		-5.3		-3.3		-1.3		1.7		3.3
-2.9	-3.6	à -2.2	plage orange	-12.0		-8.9		-5.9		-3.9		-1.9		0.1		3.1		4.7
-1.4	-2.2	à -0.5	plage jaune	-10.6		-7.4		-4.4		-2.4		-0.4		1.6	~~~~~	4.6	~~~~~	6.1
0.0	-0.5	à 0.5	plage grise	-8.9		-6.0		-3.0		-1.0		1.0	~~~~~	3.0	~~~~~	6.0	~~~~~	7.8
1.3	0.5	à 2.2	plage bleu	-7.9		-4.7		-1.7		0.3	~~~~~	2.3	~~~~~	4.3	~~~~~	7.3	~~~~~	8.8
3.0	2.2	à 3.8	plage verte clair	-6.2		-3.0		0.0	~~~~~	2.0	~~~~~	4.0	~~~~~	6.0	~~~~~	9.0	~~~~~	10.5
4.9	3.8	à 6.0	plage verte	-4.6		-1.1	~~~~~	1.9	~~~~~	3.9	~~~~~	5.9	~~~~~	7.9	~~~~~	10.9	~~~~~	12.1
7.5	6.0	à 11.0	plage verte foncé	-2.4		1.5	~~~~~	4.5	~~~~~	6.5	~~~~~	8.5	~~~~~	10.5	~~~~~	13.5	~~~~~	15.3

Bornes de la somme des indices pour la classe d'indice topoédaphique considérée

Correction topo-édaphique

**-8.4**

**-6**

**-3**

**-1**

**1**

**3**

**6**

**8.3**

Valeur enlevée à la borne inférieure de l'indice climatique de la plage considérée

Valeur retirée ou ajoutée à l'indice climatique moyen de la plage considérée

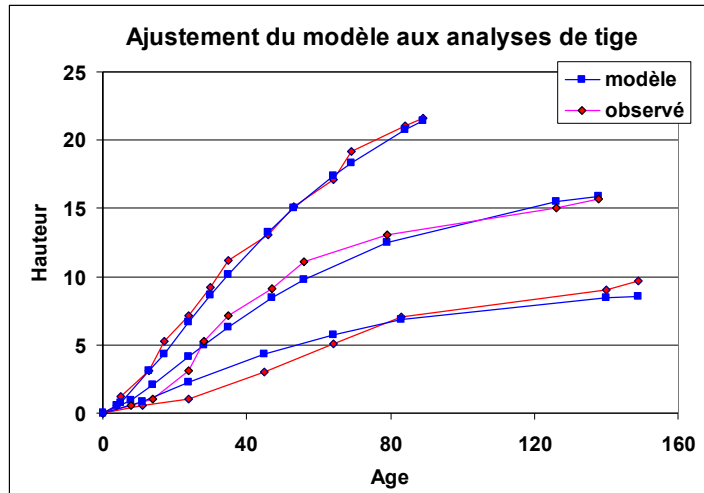
Valeur ajoutée à la borne supérieure de l'indice climatique de la plage considérée

Les bornes d'une colonne correspondent à l'indice climatique moyen des plages auquel on a ajouté ou retiré les valeurs de correction topo-édaphique, sauf pour les colonnes extrêmes pour lesquelles on a ajouté ou retiré la correction aux bornes des indices climatiques de la plage.

Pour la plage vert foncé, on a considéré la moyenne des pixels de la plage (~7.5) et non le milieu de l'intervalle de la classe.

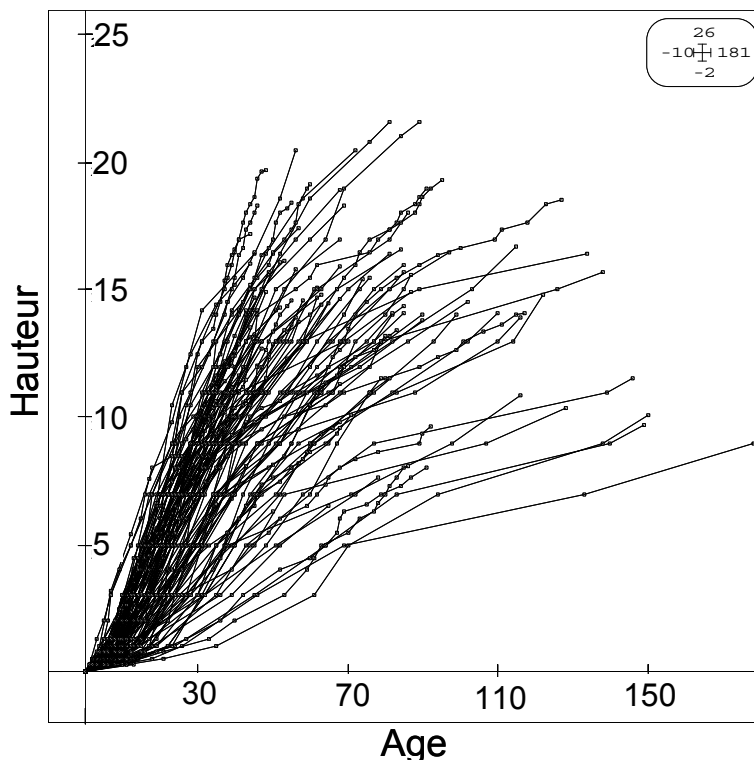
**Modèle de croissance en hauteur pour le pin d'Alep et clefs autécologiques***A14.1 : modèle de croissance et analyse de tige*

L'ajustement du modèle aux analyses de tige peut être bon sur l'ensemble de la courbe (exemple de la courbe du haut)



mais il est souvent variable suivant l'âge. Les deux courbes basses sont des exemples de croissances qui ont été successivement plus lentes ou plus rapides que le modèle moyen. La phase de démarrage lent a été courte dans la courbe du milieu, beaucoup plus longue dans la courbe basse. La tendance à accélérer dans les dernières années est très nette pour les deux courbes du bas. L'arbre le plus âgé (courbe du bas) a une croissance qui est relativement soutenue depuis près de 100 ans. Cette croissance plus rapide que le modèle peut s'expliquer par un démarrage difficile qui ne reflète pas la potentialité réelle du site, laquelle s'est exprimée tardivement.

Figure A14.1 : exemple d'ajustement du modèle de croissance aux courbes d'analyses de tige

**Ensemble des analyses de tige**

Les analyses de tige couvrent l'ensemble des classes de fertilité. Elles sont plus abondantes pour les arbres jeunes ou d'âge moyen car il a été difficile de trouver des arbres vieux qui ne présentent pas d'accidents de croissance, de pourriture au pied ni de cicatrices de gemmage. On remarque bien sur ce nuage de points le redressement des courbes de croissance avec le temps, les plus jeunes ayant une pente en moyenne supérieure.

Figure A14.2 : ensemble des analyses de tige

A14.2 : transformation des variables

A14.2.1 Transformations des variables continue

Variable	Code	Type transformation	Formule	Commentaire
Altitude	Alt	Symétrisation	=SI(ABS(200-Alt)>610;610;ABS(200-Alt))	La courbe de réponse à l'altitude est décroissante de part et d'autre d'un optimum situé à 200m. Elle se stabilise au-dessus de 600m
Pluie moyenne annuelle	Pmoy	Bornage haut	=si(Pmoy>950;950;Pmoy)	La courbe de réponse à la pluie moyenne annuelle est assez linéaire mais plafonne au dessus de 950mm
Pluie d'été	Pété	Bornage haut	=si(Pété>125;125;Pété)	La courbe de réponse à la pluie d'été est assez linéaire mais plafonne au dessus de 125mm
Température moyenne annuelle	Tmoy	Symétrisation	=ABS(13.8-Tmoy)	13.8°C constitue l'optimum dans la zone d'étude. La courbe de réponse décroît de part et d'autre
Distance à la crête	DisC	Bornage haut	=SI(DisC>350;350;DisC)	350m constitue un seuil au-delà duquel la réponse n'augmente plus
Exposition	Exp	Symétrisation	=SI(Exp=500;100;SI(Exp<=20;180+Exp;ABS(220-Exp)))	500 = pas de pente. L'exposition est symétrisée autour de 220 grades
Épaisseur colluvion	ColE	double bornage + log	=SI(ColE>100;LOG(77);SI(ColE<=25;LOG(2);LOG(ColE-23)))	Deux seuils (25 et 100cm). La réponse est logarithmique entre ces deux seuils
Épaisseur totale du sol	TotE	Bornage haut + log	=SI(TotE>120;LOG(140);LOG(TotE+20))	Un seuil haut (120cm), réponse logarithmique jusqu'à ce seuil
Réserve Utile	RU	Exponentielle	=EXP(RU/30)/400	Réponse exponentielle sans seuil

A14.2.2 Quelques illustrations des transformations-type

Symétrisation

Cette transformation est utilisée quand la réponse à la variable décroît symétriquement de part et d'autre d'un optimum, ou croît symétriquement de part et d'autre d'un minimum. Le point de symétrie n'est pas forcément central. La figure A14.3 donne deux exemples de symétrisation.

La température moyenne annuelle représente un cas simple avec un optimum de 13.8°C. Les valeurs sont d'autant plus défavorables que l'on s'éloigne de l'optimum.

Les expositions stationnelles sont un cas plus compliqué. Les expositions chaudes sont globalement plus défavorables que les expositions fraîches, le point de symétrie se situant autour de 220 grades à cause du décalage journalier des températures. Les expositions neutres (pente nulle ou inférieure à 4°C) sont notées 500 et donnent une valeur finale moyenne (100) dans la transformation.

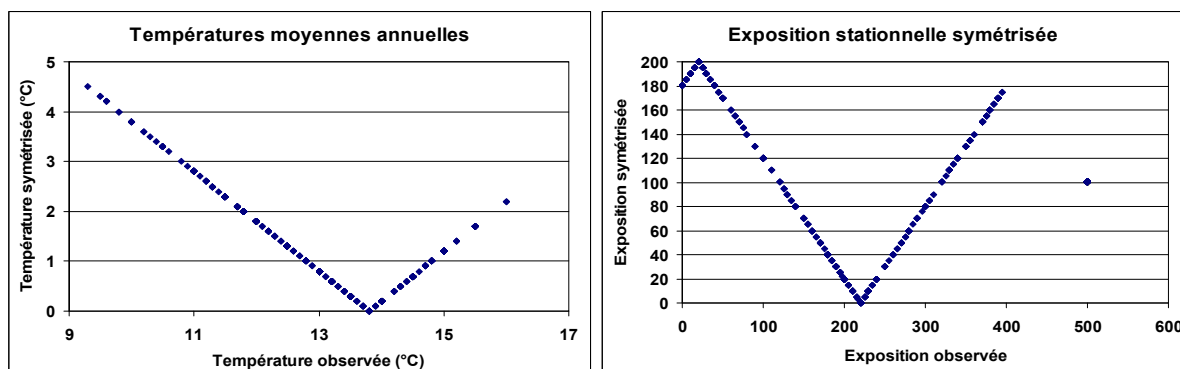


Figure A14.3 : Transformation de deux variables par symétrisation, la température moyenne annuelle et l'exposition stationnelle.



La variable exposition n'a finalement pas été utilisée car elle a été combinée avec la pente pour donner l'indice de climat lumineux de Becker (IKR, cf. annexe 4). Ni l'exposition stationnelle ni l'IKR ne se sont avérés significatifs car il y a une inversion entre la basse Provence, où les expositions fraîches sont favorables, et l'arrière-pays où elles sont moins favorables que les versants sud.

### Bornage

Le bornage est utilisé pour transformer des variables pour lesquelles la réponse marque un seuil assez net à l'un ou aux deux extrémités, avec une partie linéaire. Le bornage consiste à considérer qu'au dessus ou au dessous d'une certaine limite, la variable prend une valeur constante égale à celle du seuil. Deux exemples sont donnés dans la figure A14.4 avec la pente et la pluie moyenne annuelle. La pente a un effet défavorable à partir de 12 degrés. La pluie moyenne annuelle a un effet positif assez linéaire jusqu'au seuil de 950 mm au-delà duquel elle n'a plus d'effet.

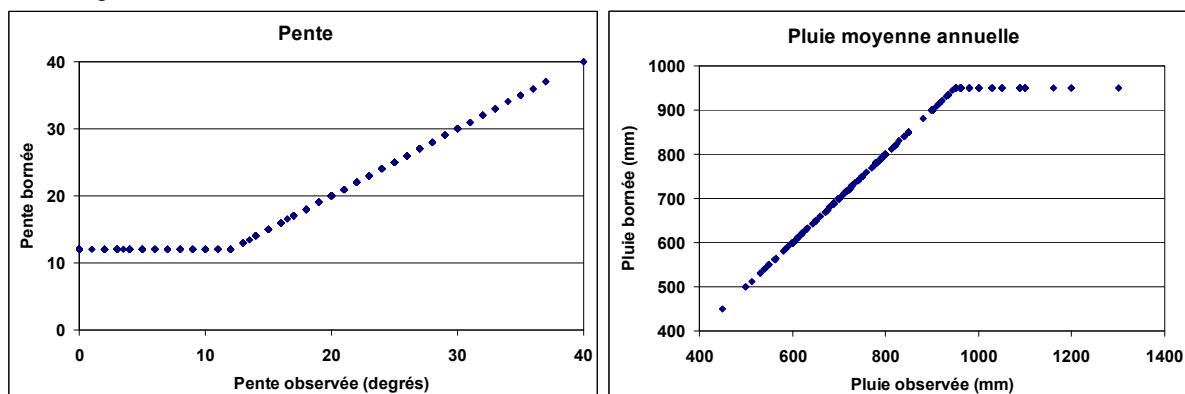


Figure A14.4 : transformation de variables par bornage

### Transformation logarithmique

Le cas de la profondeur de la colluvion de surface est intéressant car il combine à la fois un double bornage et une transformation logarithmique entre les deux seuils. La profondeur totale du sol combine une transformation logarithmique et un bornage supérieur (figure A14.5)

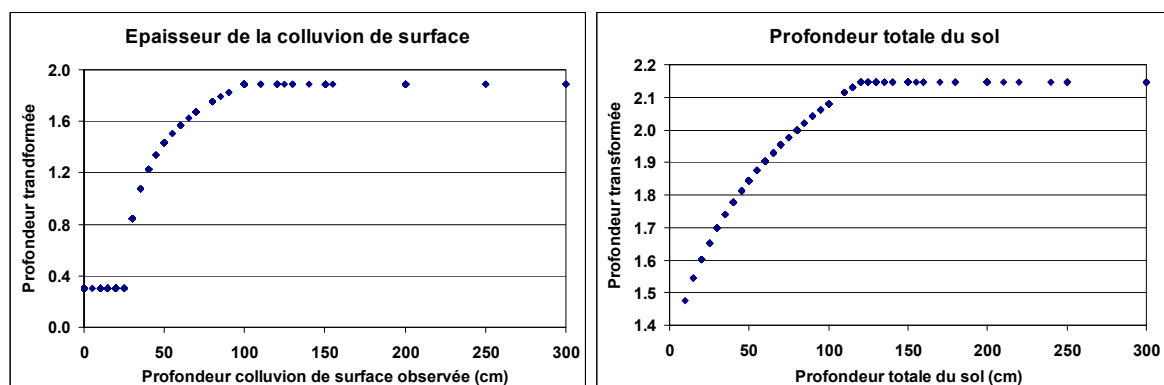
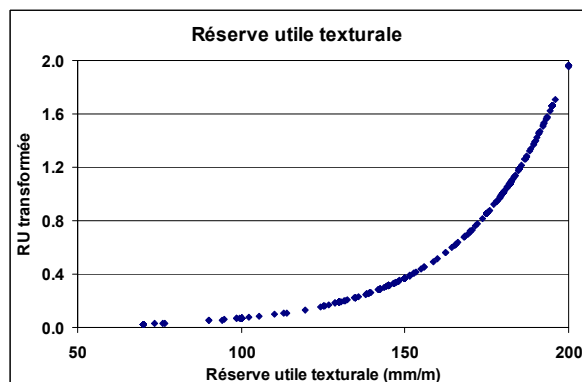


Figure A14.5 : transformation logarithmique

### Exponentielle



La réserve utile texturale a subi une transformation exponentielle. L'effet d'une augmentation de sa valeur est d'autant plus grand que la valeur de départ est élevée. Les textures équilibrées bénéficient d'un statut privilégié, dont l'effet est supérieur à celui de la valeur calculée théoriquement en laboratoire.

Figure A14.6 : transformation logarithmique de la réserve utile texturale en eau du sol.

## Clef autécologique pin d'Alep pour la France: 1 - toutes roches sauf marnes et argilites

### Climat

variable	Pluies d'été						Pluies moyenne annuelle (mm)						Température moyenne annuelle										
Classes	<70	70 - 85	85 - 95	95 - 115	115 - 160	>160	<600	600 - 700	700 - 780	780 - 850	850 - 1050	>1050	<10.9	10.9 - 11.6	11.6 - 12.1	12.1 - 12.6	12.6 - 13.2	13.2 - 14.4	14.4 - 15	15 - 15.5	>15.5		
Valeur	-0.5	-0.3	0	0.3	0.5	0	-1.8	-0.6	0	0.9	1.8	0	-0.9	-0.7	-0.3	0	0.5	0.9	0.47	0	-0.3	<b>Total climat</b>	
Note																							

### Relief

Variable	Topographie générale					Topo transversale			Terrasses		Altitude				
Classes	vallon vallée	bas de pente	plaine plateau	pent. et replats	sommet croupe haut pente	con-cave	plan	con-convexe	oui	non	<100	200 - 300	300 - 450	450 - 600	>600
Valeur	2.2	0.7	0	-0.3	-1.5	2.0	0	-2.0	4.0	0	0	1.2	0	-0.4	-1.2
Note															

<b>Total relief</b>
---------------------

### Surface du sol

Variable	Affleurements cailloux			Affleurements rocheux			
Classes	<10%	10-30%	>30%	0	1-10%	10-30%	>30%
Valeur	0.5	0	-0.5	1.0	0.4	-0.4	-1.0
Note							

<b>Total surface</b>
----------------------

### Roche

Variable	Pendage stationnel					Fracturation roche			Plaquettes	
Classes	Très défav	défav	0	fav	très fav	peu	moy	beau-coup	oui	non
Valeur	-0.6	-0.3	0	0.3	0.6	-0.6	0	0.6	-1.8	0
Note										

<b>Total roche</b>
--------------------

### Sol

Variable	Réserve en eau texturale (mm/m)					Profondeur totale du sol (cm)							% éléments grossiers							
Classes	<100	100 - 140	140 - 180	180 - 196	>196	<35	35 - 60	60 - 75	75 - 90	90 - 110	110 - 180	>180	0	1 - 20	20 - 40	40 - 60	60 - 80	80 - 95	>95	
Valeur	-1.3	-0.6	0	0.8	1.3	-2.6	-0.9	-0.3	0	0.6	1.2	1.7	0	1.4	0.5	0	-0.5	-1.0	-1.4	
Note																				

<b>Total sol</b>
------------------

<b>Total général</b>	47
----------------------	----

## Clef autécologique pin d'Alep pour la France: 2 - uniquement pour marnes et argilites

### Climat

variable	Pluies moyenne annuelle (mm)						Pluies d'été						T° moy annuelle		
<b>Classes</b>	<600	600 - 700	700 - 780	780 - 850	850 - 1050	>1050	<70	70 - 85	85 - 95	95 - 115	115 - 160	>160	<11.6	11.6 - 15	>15
<b>Valeur</b>	-1,3	-0,5	0	0,7	1,3	0	-0,5	-0,3	0	0,3	0,5	0	-0,9	0	-0,6
<b>Note</b>															

<b>Total climat</b>
---------------------

### Relief

variable	Topographie générale					Topo transversale			Terrasses	
<b>Classes</b>	vallon vallée	bas de pente	plaine plateau	pentés et replats	sommet croupe haut pente	concave	plan	convexe	oui	non
<b>Valeur</b>	1,8	0,6	0	-0,2	-1,2	2,2	0	-2,2	2	0
<b>Note</b>										

<b>Total relief</b>
---------------------

### Roche

variable	Affleurements rocheux				Pendage stationnel (*1)				
<b>Classes</b>	0	1-10%	10-30%	>30%	-2	-1	0	1	2
<b>Valeur</b>	0,5	0,2	-0,2	-0,5	-1,9	-1,0	0,0	1,0	1,9
<b>Note</b>									

<b>Total roche</b>
--------------------

### Sol

variable	Epaisseur colluvion					Réserve en eau texturale (mm/m)					Profondeur totale du sol						
<b>Classes</b>	0	5 - 30	30 - 50	50 - 80	>80 (*2)	<100	100 - 140	140 - 180	180 - 196	>196	<35	35 - 60	60 - 75	75 - 90	90 - 110	110 - 180	>180
<b>Valeur</b>	-1,7	-0,8	0	1,3		-0,6	-0,3	0	0,4	0,6	-3,2	-1,1	-0,4	0	0,8	1,5	2,2
<b>Note</b>																	

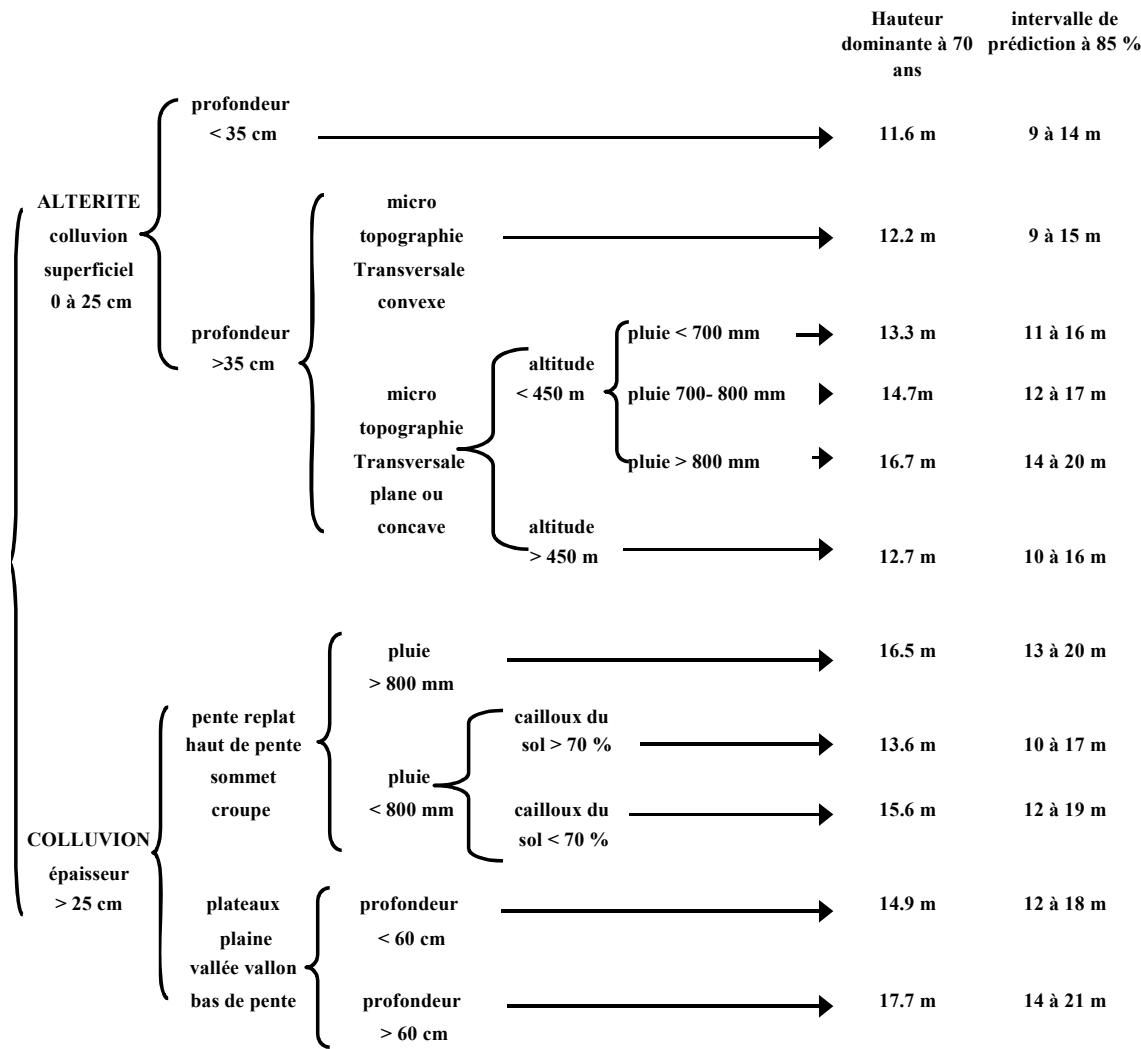
<b>Total sol</b>
------------------

<b>Total général</b>
----------------------

(\*1) Le pendage stationnel est à prendre en compte seulement si on est en présence d'une alternance de couches de natures différentes, d'une épaisseur d'ordre métrique ou inférieure permettant aux arbres de pénétrer entre les couches défavorables de marnes ou argilites.

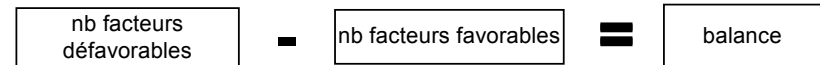
(\*2) Au delà de 80 cm de colluvion, surtout si la colluvion n'est pas de même nature que la roche mère, on considère que l'on ne se situe pas sur marne ou argilites. Dans ce cas, revenir à la clef générale.

### Clef autécologique pin d'Alep : 3 - modèle en arbre de décision et facteurs de compensation



Facteurs de compensation secondaire			
	modalités	modalités	
	-	← défavorables	très favorables →
	--	← très défavorable	défavorable →
<b>climat</b>	-	< 85 mm	> 100
pluie d'été	-	< 700 mm	> 800
pluie moyenne annuelle	-	> 450 m	200 à 300 m
altitude	--	> 600 m	
<b>relief</b>			
Topographie générale	-	pente et replat	vallon, vallée
	--	sommet croupe	bas de pente
	--	haut de pente	
micro-topographie	-	transversale convexe	transversale concave
terrasse			présence
<b>surface du sol</b>			
affleurement rocheux	-	> 10%	
	--	> 30%	
affleurement de cailloux	-	> 30%	< 10%
<b>Roche</b>			
pendage stationnel	-	parallelèle et conforme	rentrant et oblique
fracturation de la roche			
débit de l'altérite	-	Graviers cailloux	toutes dimensions
	--	plaquettes	pierres blocs
<b>Sol</b>			
texture	-	S et Sl (<100)	S L A (>196)
	--	Sa Sla SL (100-140)	Al et AL (180-196)
profondeur totale	-	35 à 75	> 180
	--	< 35 cm	90 à 180
% d'éléments grossiers	-	60 à 95 %	1 à 20 %
	--	> 95 %	20 à 40 %
Total -		Total +	

#### correction de la moyenne :



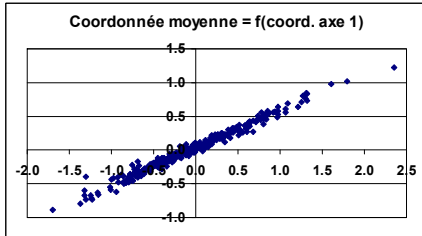
balance = -1 à +1	H = H70 moy	balance < 2 à 4 >	H = H70 moy + (1 / 6 de X)
balance < -2 à -4 >	H = H70 moy -(1 / 6 de X)	balance < 5 à 7 >	H = H70 moy + (2 / 6 de X)
balance < -5 à -7 >	H = H70 moy -(2 / 6 de X)	balance >= 8	H = H70 moy +(3 / 6 de X)
balance <= -8	H = H70 moy -(3 / 6 de X)		

**mode d'emploi:** cheminer dans l'arborescence en fonction des modalités des facteurs du milieu observés sur le terrain jusqu'à atteindre le bout d'une branche. On obtient ainsi une évaluation de hauteur à 70 ans et un intervalle de confiance. Pour se situer plus précisément dans l'intervalle, faire le décompte des modalités de facteurs favorables et défavorables : suivant la balance obtenue on se situera au dessus ou au dessous du H70 moyen tout en restant dans l'intervalle donné (X = intervalle de prédiction).

## Evaluation des modifications de flore sur placettes réelles et un jeu de placettes fictives

### A15.1: Amplitude des coordonnées de la flore des placettes

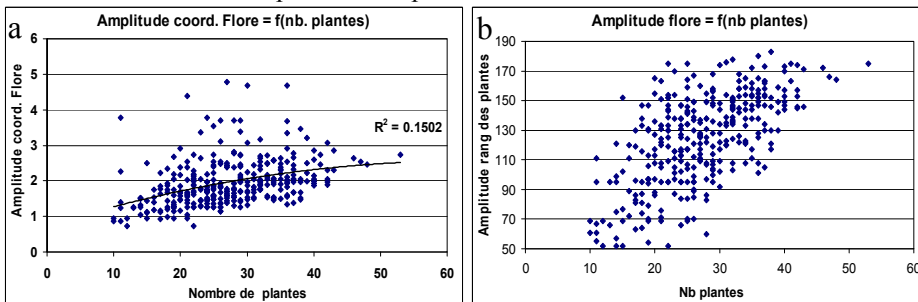
On cherche à savoir d'une part quelle est l'amplitude naturelle de la flore des placettes, donc s'il y a des mélanges entre flore xérophile et mésophile, d'autre part si l'inertie du système face aux modifications de la flore que nous simulons (addition/suppression de plantes et modifications d'abondance dominance) vient en partie de variations d'amplitude de cette flore entre placettes.



La relation entre coordonnée moyenne des plantes et coordonnées sur l'axe 1 est très forte. Les petites différences viennent des coefficients d'abondance dominance qui sont parfois dissymétriques dans la distribution par rapport au centre de gravité et changent la position de celui-ci, mais l'influence est en moyenne très faible. Il n'y a donc pas de déséquilibre moyen dans la répartition de ces coefficients de part et d'autre du centre de gravité (Fig. A15.1)

Figure A15.1 : Relation entre coordonnée moyenne des plantes et coordonnée des placette sur l'axe 1

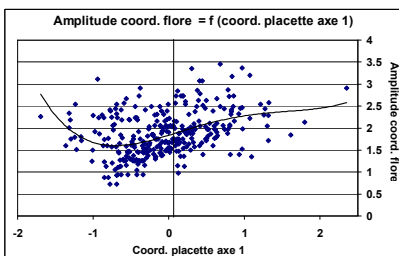
L'amplitude des coordonnées de la flore sur l'axe 1 est logiquement, mais faiblement ( $r^2=0.15$ ), liée au nombre de plantes (Fig. A15.2a). Une partie du nuage de points est assez dense et présente une assez forte corrélation, mais il y a des exceptions, avec des placettes à faible nombre de plantes et grande amplitude. Ces placettes sont supposées plus sensibles aux modifications que nous appliquons à la flore. La suppression des 5 placettes d'amplitude extrême améliore très sensiblement le coefficient de corrélation (0.22), tout en conservant une forte variabilité. Cette amplitude forte de coordonnées est liée à la présence de plantes de coordonnées extrêmes. On retrouve ces placettes décalées sur le graphique



montrant l'amplitude des rangs de la flore en relation avec le nombre de plantes (Fig. A15.2b), dans lequel le nuage est beaucoup plus dispersé, car à nombre de plantes égales, les placettes du milieu du tableau ont une amplitude relative supérieure en terme de rang qu'en terme de coordonnées.

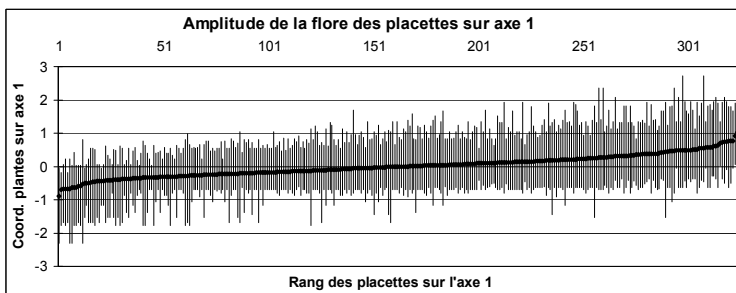
Figure A15.2 : Relations entre

nombre de plantes par placette et amplitude de la flore sur l'axe 1 (a = amplitude des coordonnées des plantes, b = amplitude des rangs des plantes).



Les amplitudes sont globalement croissantes avec la position sur l'axe 1 (fig. A15.3). Mais les placettes des rangs les plus faibles ont une amplitude assez forte, liée aux coordonnées des quelques plantes les plus xérophiles qui sont loin sur l'extrémité de l'axe. Il y a des placettes de forte amplitude à tous les niveaux. Cela se traduit par la présence de plantes assez mésophiles dans les placettes de milieux chauds et secs, et inversement de plantes assez xérophiles dans la zone fraîche et humide. La même relation peut être visualisée dans une représentation directe de l'amplitude de la flore pour toutes les placettes classées par ordre croissant sur l'axe 1.

Figure A15.3 : Amplitude des coordonnées de la flore en fonction de leur position moyenne sur l'axe

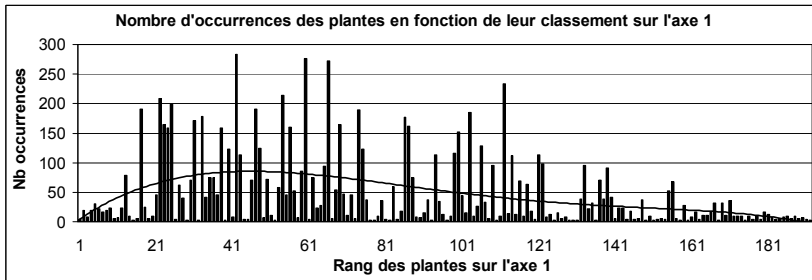


La figure A15.4 ci-contre montre que l'amplitude des placettes les plus xériques tient à la présence systématique des 2 plantes situées le plus loin négativement sur l'axe 1. Ces placettes n'ont quasiment pas de plantes dépassant la moyenne de l'axe. Par contre, dès que l'on sort de ces placettes extrêmes, on note l'apparition de plantes très au dessus du 0 sur l'axe 1. On a le même phénomène en symétrique à l'autre bout de l'axe où les quelques placettes les plus fraîches et humides n'ont pas de plantes en dessous de la moyenne de l'axe.

Figure A15.4 : Amplitude des coordonnées des plantes par placette en fonction de la position de ces dernières sur l'axe 1

Mais très vite en descendant sur cet axe, des plantes xérophiles apparaissent presque systématiquement. Cela peut en partie s'expliquer par l'histoire de la forêt qui est assez récente et a conservé des plantes de milieux ouverts, chauds et secs, même dans les zones humides. Mais aussi par le mélange des plantes à l'échelle du paysage dans le patchwork serré d'expositions

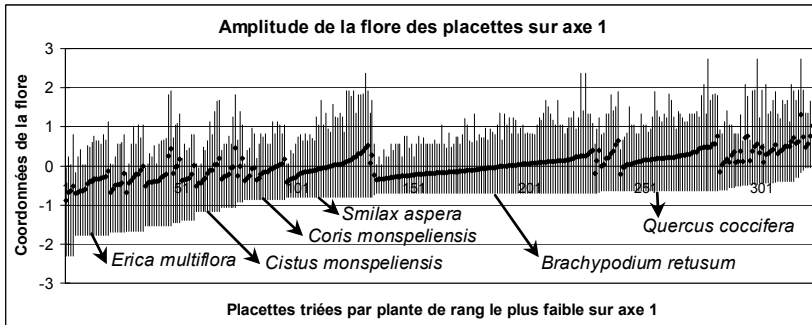
et de qualités de sol (voir discussion de la première partie de thèse) des plantes mésophiles se trouvent disséminées partout dans la zone sèche et vice-versa, ce qui produit une pression séminale forte dans les alentours.



plantes en fonction de leur rang sur l'axe 1

Pour l'amplitude de la flore par placette, il y a un effet assez net des plantes les plus courantes. Ces plantes se trouvent en grande majorité dans la moitié inférieure du classement par rang sur l'axe 1 (Figure A15.5), et en totalité dans les 2/3 inférieurs. Les placettes ont très souvent quelques exemplaires même si la moyenne est loin au-dessus ou en-dessous de leurs coordonnées.

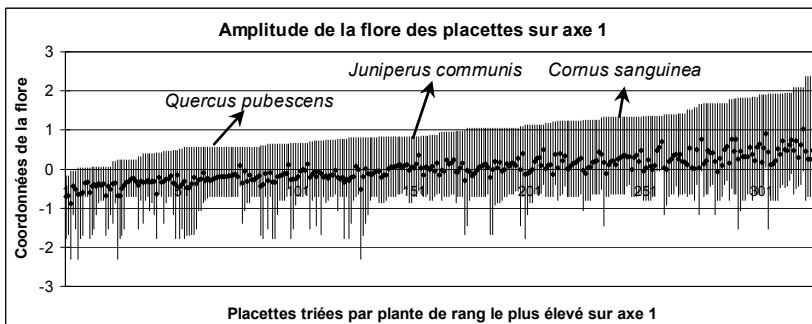
Figure A15.5 : Nombre d'occurrence des



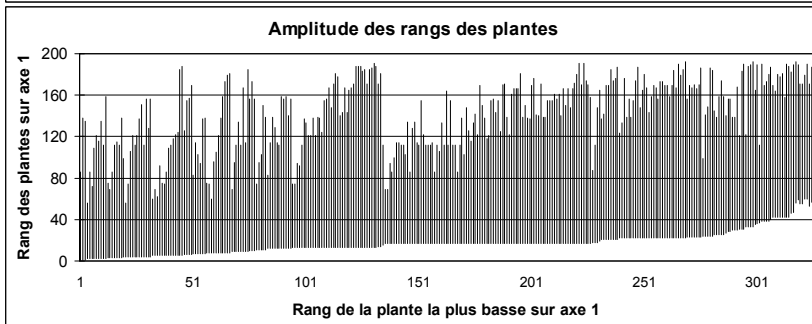
Du côté négatif (figure A15.6), le bornage est le fait

- d'une part des plantes les plus fréquentes (sans être forcément abondantes) parmi les plus lointaines sur l'axe 1 : n°2 = *Erica multiflora*, n°3 = *Globularia alypum*, n°4 = *Pistachia lentiscus*, n°8 = *Cistus monspeliensis*,

- et d'autre part de façon très flagrante de 3 plantes dominantes vers la moitié inférieure du tableau et qui à elles seules bornent près de la moitié des placettes vers le bas : *Smilax aspera*, *Brachypodium retusum* et *Quercus coccifera*. Les 22 premières plantes du côté négatif sur l'axe 1 bornent 87% des placettes. Ce qui signifie que 87% des placettes possèdent des plantes nettement xérophiles.



Du côté positif de l'axe, il n'y a pas de plante qui domine le bornage. Le plateau le plus long est formé par le chêne pubescent. *Cornus sanguinea* et *Juniperus communis* forment deux plateaux secondaires, avec dans une moindre mesure *Lonicera etrusca*. Les autres plateaux ne sont qu'apparents, étant formés par plusieurs plantes très proches sur l'axe 1 dont la différence de coordonnées est trop faible pour apparaître sur le graphique.



On voit encore mieux le mélange des espèces dans les graphiques équivalents mais visualisant les amplitudes des rangs des plantes. Les 20% de plantes les plus basses sur l'axe 1 sont présentes sur 95% des placettes, jusque dans les placettes les plus mésophiles. Les 20% de plantes les plus mésophiles sont présentes dans les 54% de placettes les plus hautes sur l'axe 1, et donc absentes d'une large partie inférieure du tableau.

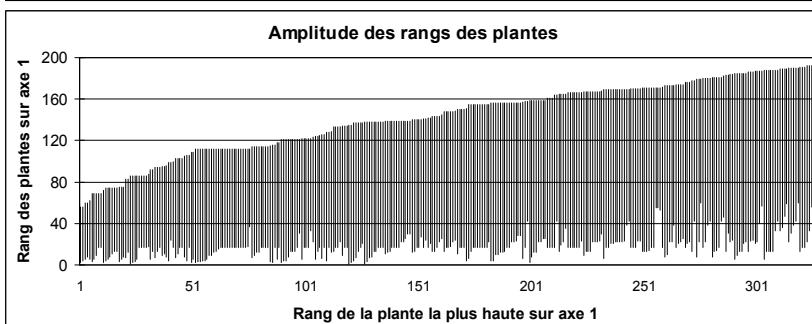


Figure A15.6 : Amplitude de la flore (coordonnées ou rang des plantes) pour les placettes triées par rang de leur plante la plus haute ou la plus basse sur l'axe 1.

Il y a donc plus de plantes xérophiles dans les placettes mésophiles que l'inverse. Cette présence de plantes xérophiles dans les placettes d'arrière-pays devrait permettre l'adaptation de la flore au changement climatique.

Le fait que des plantes mésophiles soient présentes quand même en nombre important dans une partie des placettes de basse Provence et de milieux xériques montre qu'il y a un potentiel de résistance de ces plantes aux conditions chaudes et sèches.

A15.2 : Définition des placettes fictives

Le tableau de définition de l'ensemble des placettes fictives se trouve page suivante.

Le tableau ci-dessous montre la répartition des plantes dans les placettes fictives 1 et 2

myc	erm	rug	gla	Pile	coj	ole	cim	stio	cer	ges	como	sma	Rhc	ths	sec	brr	buf	fut	era	cis	Quco	asa	Phan	roo	avb	ulp	psb	tef	fue	loi	asc	Rhal	dag	Pite	Viti	Arun	
1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	2	1
1	2	0	1	0	0	2	0	2	3	1	4	0	2	4	1	0	2	3	2	0	1	4	2	0	4	1	3	2	0	2	0	0	1	0	2	1	

Le tableau suivant montre le départ de la placette 1 glissant de plante en plante. En première partie, placettes non transformée. Il montre aussi les transformation effectuées sur les plantes : en deuxième partie, suppression de plantes coté droit et addition coté gauche, avec le problème des placettes possédant déjà des plantes dans les premières colonnes à gauche. En troisième partie, changement des coefficients d'abondance-dominance (à gauche, augmentation de 1, à droite diminution de 1, ce qui élimine les plantes ayant déjà un coefficient de 1.

myc	erm	rug	gla	Pile	coj	ole	cim	stio	cer	ges	com	sma	Rhc	ths	sec	brr	buf	fut	era	cis	Quc	asa	Pha	roo	avb	ulp	psb	tef	fue	loi	asc	Rha	dag	Pite	Viti	Arur	std	coa	onm	lag	PiH:			
1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	2	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	2	1	0	0	0

myc	erm	rug	gla	Pile	coj	ole	cim	stio	cer	ges	com	sma	Rhc	ths	sec	brr	buf	fut	era	cis	Quc	asa	Pha	roo	avb	ulp	psb	tef	fue	loi	asc	Rha	dag	Pite	Viti	Arur	std	coa	onm	lag	PiH:				
1	2	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
1	1	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	2	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	2	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

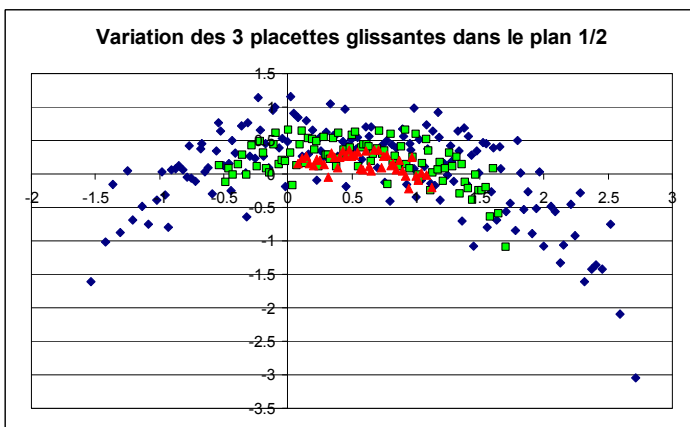
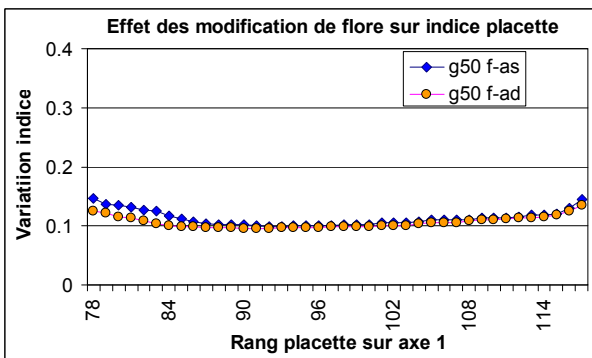
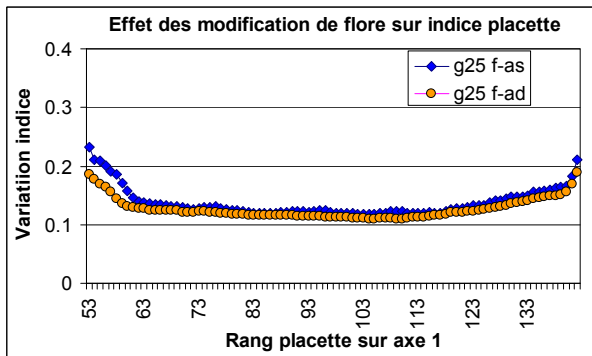
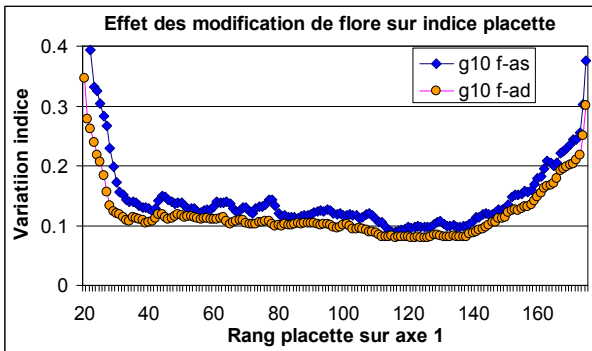
myc	erm	rug	gla	Pile	coj	ole	cim	stio	cer	ges	com	sma	Rhc	ths	sec	brr	buf	fut	era	cis	Quc	asa	Pha	roo	avb	ulp	psb	tef	fue	loi	asc	Rha	dag	Pite	Viti	Arur	std	coa	onm	lag	PiH:			
2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0.1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0.1	0	0	0	0	0

Tableau de définition des placettes fictives pour évaluer les variations d'indice en fonction des modifications de flore (Ajout/suppression de plantes et modification des coefficients d'abondance-dominance).

n°	Nb plantes	Amplitude (nb plantes)	présence de la première plante	présence de la deuxième plante	Coordonnée sur axe 1	abond-domin dernière plante
1	10	36	oui	oui	faible	1
2	25	36	oui	oui	faible	1
3	25	60	oui	oui	faible	1
4	25	100	oui	oui	faible	1
5	50	100	oui	oui	faible	1
6	50	150	non	oui	faible	1
7	<b>10</b>	<b>36</b>	<b>non</b>	<b>oui</b>	<b>faible</b>	<b>1</b>
8	<b>25</b>	<b>36</b>	<b>non</b>	<b>oui</b>	<b>faible</b>	<b>1</b>
9	<b>25</b>	<b>60</b>	<b>non</b>	<b>oui</b>	<b>faible</b>	<b>1</b>
10	<b>25</b>	<b>100</b>	<b>non</b>	<b>oui</b>	<b>faible</b>	<b>1</b>
11	<b>50</b>	<b>100</b>	<b>non</b>	<b>oui</b>	<b>faible</b>	<b>1</b>
12	<b>50</b>	<b>150</b>	<b>non</b>	<b>oui</b>	<b>faible</b>	<b>1</b>
13	10	36	non	non	faible	1
14	25	36	non	non	faible	1
15	25	60	non	non	faible	1
16	25	100	non	non	faible	1
17	50	100	non	non	faible	1
18	50	150	non	oui	faible	1
19	<b>10</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>1</b>
20	<b>25</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>1</b>
21	<b>25</b>	<b>60</b>			<b>moyenne</b>	<b>1</b>
22	<b>25</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>1</b>
23	<b>50</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>1</b>
24	<b>50</b>	<b>150</b>			<b>faible</b>	<b>1</b>
25	10	36			forte	1
26	25	36			forte	1
27	25	60			forte	1
28	25	100			forte	1
29	50	100			forte	1
30	50	150			forte	1
31	<b>10</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>2</b>
32	<b>25</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>2</b>
33	<b>25</b>	<b>60</b>			<b>moyenne</b>	<b>2</b>
34	<b>25</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>2</b>
35	<b>50</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>2</b>
36	<b>50</b>	<b>150</b>			<b>moyenne</b>	<b>2</b>
37	10	36			moyenne	3
38	25	36			moyenne	3
39	25	60			moyenne	3
40	25	100			moyenne	3
41	50	100			moyenne	3
42	50	150			moyenne	3
43	<b>10</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>4</b>
44	<b>25</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>4</b>
45	<b>25</b>	<b>60</b>			<b>moyenne</b>	<b>4</b>
46	<b>25</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>4</b>
47	<b>50</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>4</b>
48	<b>50</b>	<b>150</b>			<b>moyenne</b>	<b>4</b>
49	10	36			moyenne	5
50	25	36			moyenne	5
51	25	60			moyenne	5
52	25	100			moyenne	5
53	50	100			moyenne	5
54	50	150			moyenne	5
55	<b>10</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>6</b>
56	<b>25</b>	<b>36</b>			<b>moyenne</b>	<b>6</b>
57	<b>25</b>	<b>60</b>			<b>moyenne</b>	<b>6</b>
58	<b>25</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>6</b>
59	<b>50</b>	<b>100</b>			<b>moyenne</b>	<b>6</b>
60	<b>50</b>	<b>150</b>			<b>moyenne</b>	<b>6</b>



A15.3 : Effet de la marginalité des placettes sur leur réactivité aux variations imposées de la flore



Les variations d'indice avec les transformations de flore dépendent fortement de la configuration initiale des placettes.

Dans la figure A15.6 ci-contre, on voit les variations d'indice lors du glissement des placettes de l'extrémité inférieure à l'extrémité supérieure de l'axe 1.

En haut pour la placette fictive 1 (10 plantes, amplitude 25).

Au milieu placette fictive 4 (25 plantes, amplitude 100).

En bas, placette fictive 6 (50 plantes, amplitude 150).

Le glissement est forcément moins long pour les placettes ayant plus d'amplitude.

Les variations d'indice vont du simple au triple entre les placettes 6 et 1. La différence entre addition suppression de plantes (f-as) et modification de l'abondance-dominance (f-ad) est faible ou quasi inexistante, sauf aux extrémités où la présence de quelques plantes de coefficient supérieur à 2 et de forts écarts de coordonnées entre plantes exacerbent l'action des suppressions.

La faible inertie de la placette 1 est illustrée par les variations rapides liées à l'élimination de plantes à fort coefficient et par la différence entre les deux opérations de modification de la flore même en milieu de tableau.

Les différences d'inertie au changement de flore sont aussi très bien illustrées par la projection de ces placettes dans le plan 1/2 de l'AFC (Figure A15.7), les variations étant fortes aussi sur l'axe 2, mais d'autant plus réduites que le nombre de plantes est grand.

Figure A15.6 : Accroissement de la variation d'indice floristique des placettes en bordure de tableau.

Figure A15.7 : Projection des placettes glissantes dans le plan 1/2 de l'AFC. L'amplitude des variations sur l'axe 2 montre que les placettes ont d'autant plus d'inertie que le nombre de plantes est importante.

## Annexe 16

### Etude dendroécologique du pin d'Alep

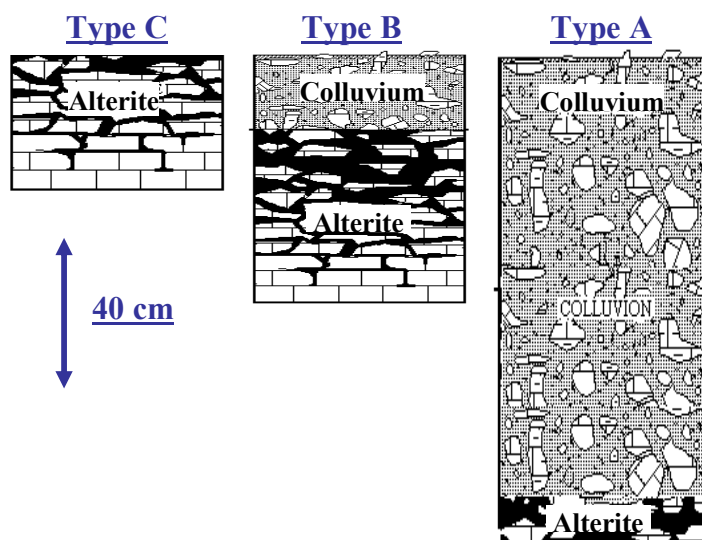
#### A16.1 : PLS sur les groupes de placette du pin d'Alep

Tableau A16.2 : significativité et variance expliquée de la première composante PLS pour les groupes de placettes. Dans les tableaux ci-dessous, P = pluviométrie moyenne annuelle, Tma = moyenne mensuelle des maximas, Tmo = température moyenne mensuelle, Tmi = moyenne mensuelle des minimas, We = minimorums transformés par exponentielle, Me = moyennes des minimas transformée par exponentielle, S2 = indice de sécheresse combinant pluie et température.

Probabilités issues de la permutation aléatoire						
	tr1	tr2	tr3	tr4	tr5	tr6
P Tma We	0.0009	0.0008	0.0009	0.0014	0.0023	0.0006
P Tmo Me	0.0019	0.0004	0.00035	0.00005	0.0001	0.00125
P Tmo We	0.00165	0.00025	0.0009	0.0016	0.00505	0.0035
P Tmi Me	0.0066	0.0017	0.0010	0.0019	0.0003	0.0153
P S2 Me	0.0001	0.0002	0.0002	0.0000	0.0001	0.0001
P Tmo	0.0263	0.0140	0.0165	0.0026	0.0007	0.0013
Variance expliquée						
	tr1	tr2	tr3	tr4	tr5	tr6
P Tma We	0.64	0.58	0.59	0.58	0.56	0.58
P Tmo Me	0.60	0.59	0.62	0.62	0.61	0.56
P Tmo We	0.62	0.58	0.59	0.56	0.54	0.54
P Tmi Me	0.58	0.55	0.60	0.57	0.61	0.48
P S2 Me	0.65	0.59	0.64	0.63	0.59	0.55
P Tmo	0.56	0.49	0.51	0.56	0.6	0.58

#### A16.2 : Présentation des sols types du gradient de la Sainte-Baume

Le sol des placettes de type B qui constituent le gradient complet d'altitude est une altérite moyennement fissurée de roches carbonatées dures, essentiellement calcaires dur mais aussi calcaire dolomitique ou conglomérat calcaire. Il peut comprendre en surface une petite colluvion de moins de 20 cm d'épaisseur. Sur les placettes de type C, l'altérite est peu profonde, la roche-mère moins altérée étant aussi moins fissurée, et les colluvions toujours absentes. Dans le type A, une colluvion ou alluvion profonde (> 1 m) recouvre soit d'autres couches alluviales ou colluviales, soit une altérite profonde.





# A new bioclimatic model calibrated with vegetation for Mediterranean forest areas

Michel VENNETIER<sup>1\*</sup>, Christian RIPERT<sup>1</sup>, Eric MAILLE<sup>1</sup>, Laurence BLANC<sup>2</sup>, Franck TORRE<sup>3</sup>,  
Philip ROCHE<sup>1</sup>, Thierry TATONI<sup>3</sup>, Jean-Jacques BRUN<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Cemagref, UR Écosystèmes Méditerranéens et Risques, Aix en Provence, France

<sup>2</sup> ONEMA, Délégation Régionale Midi-Pyrénées-Aquitaine, France

<sup>3</sup> Institut Méditerranéen d'Ecologie et Paléoécologie, UMR 6116, Université Paul Cézanne, Marseille, France

<sup>4</sup> Cemagref, UR Écosystèmes Montagnards, Grenoble, France

(Received 4 March 2008; accepted 30 June 2008)

## Keywords:

bioclimatic model /  
Mediterranean forest /  
water availability /  
floristic analysis /  
PLS regression /  
Provence

## Mots-clés :

modèle bioclimatique /  
forêt méditerranéenne /  
disponibilité en eau /  
analyse floristique /  
régression PLS /  
Provence

## Abstract

- Water availability is one of the main factors explaining flora composition and growth in Mediterranean regions, where it may decline with climate change.
- Our goal was to develop a model for forest site assessment in Mediterranean environments, focusing on water availability to assess potential vegetation composition and productivity in any places, whatever their level of disturbance.
- We designed a statistical model, using global climatic and geographic variables, as well as detailed local topographic and edaphic variables, to compute a bioclimatic index for Mediterranean forest environments. This model was calibrated in France with a flora index from 325 old forests. The model explained 80.3% of the flora index variance. The method fills a gap in existing models, bridging scales from the region to forest sites.
- Beyond its theoretical aspect, it was designed to allow practical tools to be derived from it for decision-making and management, such as the assessment of climate change impact on vegetation, and of forest productivity. Its development and adaptation is possible in other Mediterranean regions, and in any region where water is one of the main limiting factors.

## Résumé – Un nouveau modèle bioclimatique calibré à l'aide de la flore pour les milieux forestiers méditerranéens.

- La disponibilité en eau est un des principaux facteurs contrôlant la composition et la croissance de la flore en région méditerranéenne. Elle devrait décroître avec le changement climatique.
- Notre objectif était de développer un modèle pour l'analyse stationnelle des milieux forestiers méditerranéens. Basé sur la disponibilité de l'eau, il devait permettre l'évaluation de leur flore potentielle et de leur productivité, quel que soit leur état de perturbation.
- Nous avons conçu un modèle statistique, utilisant conjointement des variables globales, climatiques et géographiques, et des variables locales topographiques et édaphiques pour calculer un indice bioclimatique adapté aux milieux forestiers méditerranéens. Ce modèle a été calibré en France sur 325 placettes de forêts âgées à l'aide d'un indice floristique dont il explique 80.3 % de la variance. Avec des échelles de travail allant en continu de la région à la station forestière, la méthode comble un vide dans la gamme des modèles existants.
- Ce modèle ouvre des perspectives pour l'évaluation de l'impact du changement climatique sur la flore et de la productivité forestière. La méthode peut être adaptée à d'autres régions méditerranéennes et à toute région où le bilan hydrique est un des principaux facteurs limitants.

\* Corresponding author: [michel.vennetier@cemagref.fr](mailto:michel.vennetier@cemagref.fr)

## 1. INTRODUCTION

### 1.1. Context

Mediterranean forests of Europe and North Africa are particularly affected by climate change: drought is already one of the main environmental constraints (Daget, 1977) and the predictions of General Circulation Models forecast a faster warming than in most other continental areas, associated with a reduction of rainfall during the growth season (Hesselbjerg-Christiansen et al., 2007). This puts vegetation at risk of not adapting to local changes in its environment (Jump and Penuelas, 2005) nor following the fast shift in the limits of its climatic niche envelope. In order to assess and understand vegetation productivity and organization, and be able to forecast its response to expected global changes, scientists have developed many vegetation and bioclimatic models. However, few of them have been designed to predict vegetation structure or the distribution of dominant species on scales comprised between the region and forest sites. In California, Franklin (1998) and Meetenmeyer et al. (2001) compared various statistical methods to assess landscape-scale patterns of shrub-species abundance. They used climate data and geographic coordinates, adding local topographically mediated variables computed from digital maps such as slope, potential solar irradiance, substrate rockiness and soil moisture. Although the simulated distribution of plants generally fitted vegetation maps, error analysis suggested that important factors were not considered. A multiple scale approach (regional, landscape and site) is found in Ben Wu and Smeins (2000) for the prediction of rare plant occurrence in Texas (USA). However, each scale was tackled separately, local scale models using fine-resolution field data, while large scales models used independently coarse-scale geographic and climate information.

Although partly satisfactory according to their initial goals, most of the other attempts to model vegetation distribution and functions on local or intermediate scales come up against various problems, including human impact, which can partly hide the role of natural factors (Zimmermann and Kienast, 1999), the small size of the possible targeted area (Vogiatzakis and Griffiths, 2006), or difficulties accurately measuring some key variables (Mao et al., 2007). A thorough and realistic description of site characteristics seems necessary to understand and simulate vegetation composition, dynamics or productivity on a local scale (Rathgeber et al., 2003). This has rarely been done up to now, because local data are lacking or not sufficiently included in model parameters.

Vegetation analysis is usually an interesting tool for forest site assessment. Floristic composition and structure integrate all site conditions, including local conditions as well as global climate variables and their variability and extremes in the middle term, and the many interactions between all of them (Berges et al., 2006). Some of the plants are individually considered as good indicators of specific site conditions such as hydromorphy, pH, nutrient status or water availability (Gégout et al., 2003; Rameau et al., 1989). However, Mediterranean vegetation is generally disturbed by fire, grazing or clearing, so that the fast-changing vegetation is not representative of site

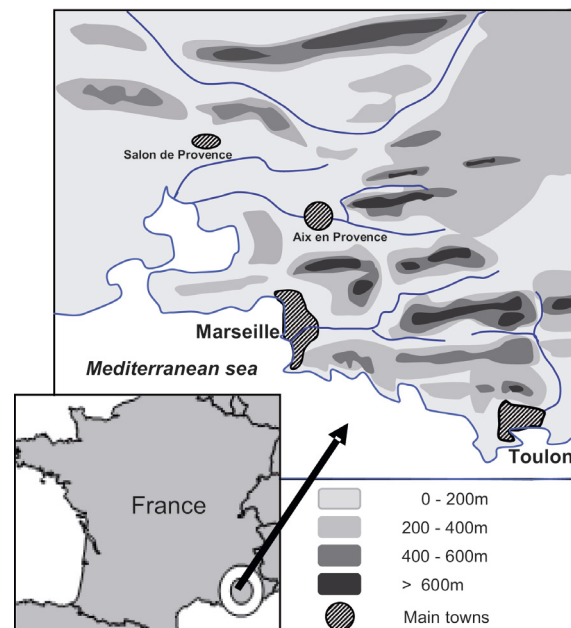


Figure 1. Map of the study area.

potential; in such conditions, site assessment must rely mainly on abiotic variables.

### 1.2. Basic hypothesis and goals

Our basic hypothesis was that water availability is the main constraint for Mediterranean vegetation (Le Houérou, 2005).

In this study, the main goal was to design a new model based on abiotic variables that could be used in Mediterranean environments for forest site assessment, in any places, whatever their level of disturbance. Focusing on water availability, it should help in assessing potential vegetation composition and productivity. Flora composition of undisturbed forests, as an integrated indicator, was used to calibrate this model, which was designed with three important additional goals to fill a gap in the range of existing models: (i) to integrate scales from very local to regional, (ii) to allow automatic mapping of its outputs on these various scales, so that vegetation dynamics could be simulated without scale constraints, and (iii) to contribute to the assessment of climate change impact on vegetation, as climate variations may directly and rapidly reduce water availability.

## 2. MATERIALS AND METHODS

### 2.1. Choice of the study area, stands and plots

The study area is located in Provence, South-Eastern France (Fig. 1). Its Mediterranean climate is characterized by a severe drought in summer (2 to 4 months), mild and humid winters, and a very low cloudiness. The mean annual temperature and rainfall range, respectively, from 15.3 °C/500 mm on the south-western

coast to 9.5 °C/1000 mm on the highest ridges, with an average of 13.2 °C/720 mm.

The limestone-based Provence was chosen for two reasons: (i) because some important soil parameters are homogenous: pH is stable and nutrients are rarely limiting, and (ii) because carbonated soils represent more than 80% of the Provence area. In this typical cuesta-type landscape, soils are generally shallow out of valleys and thalwegs, and ecosystem productivity depends to a large extent on nature and penetrability for the roots of superficial bedrocks.

Forests are dominated by unevenaged stands of *Pinus halepensis* Mill., most of the time mixed with *Quercus ilex* L. in the drier sites and *Quercus pubescens* Will. in more mesic sites and on deeper soils, and to a lesser extent by mixed stands of both oaks. In order to maximize the abiotic signal in the vegetation response, we selected only: (i) sites without any wildfire since the establishment of the dominant trees, (ii) old forests or forests established more than 70 years ago, and (iii) sites with no disturbing activity such as logging, grazing, clearing, trampling or prescribed fire in the last 30 years. In such controlled cases, vegetation should be representative of site conditions.

## 2.2. Sampling strategy

We used a stratified sampling design based on 4 main variables on a regional scale (for details about variables, see Table I): (1) bioclimatic zone (2 classes : meso-Mediterranean and supra-Mediterranean), (2) altitude in four classes: 200 m each between 0 and 800 m, (3) two main types of superficial soil layers (autochthonous = alterite ; allochthonous = colluvium, alluvium), and (4) potential solar irradiance (Becker, 1984) in 3 classes (hot, neutral and cool). Crossing these 4 main factors produced 48 possible combinations, among which 36 were present in the field. For each of these 36 combinations, a minimum of 7 and a maximum of 15 plots were chosen, balancing as far as possible for each combination and globally for the whole sample the classes of four secondary variables: parent rock, general topography, local site topography and total depth of soil observable layers.

Finally, 325 plots were surveyed, about one-third each year from 1996 to 1998. Their general size and shape is a 400 m<sup>2</sup> circle, a few plots being rectangular to guarantee homogeneous site conditions in narrow linear environments like thalwegs and ridges.

## 2.3. Variables

The survey includes:

- *Vegetation composition and structure*: (1) a flora census, using the classical Braun-Blanquet coefficients (Braun-Blanquet, 1932); (2) a description of the structure by the percentage of cover, in six height classes for each of the main tree species and for vegetation as a whole; (3) a wood core sample in five dominant Aleppo pines, the closest to the center of the plot, to assess their age with tree ring counting, and the height and circumference of these trees, and (4) when necessary and possible a count of tree rings on broadleaved species to assess the age of the last fire or logging.

The flora census was performed with a “variable-time strategy with minimum time limit” (Archaux et al., 2006), e.g. for a minimum of 1/2 h with a stop if no new species was found within 5 min.

- *Abiotic variables*: (1) climatic, geographic and orientation variables mapped with a GIS over the whole study area with a ground resolution of 50 m, and named globally “CG variables”; (2) variables which can be reliably measured only on a local scale, mainly topographic and edaphic, named “TE variables”.

For climatic variables, we interpolated the data from eighty-one meteorological stations with complete series over at least 38 years (1961–1998), over the whole study area and a peripheral buffer of 50 km to avoid border effects.

## 2.4. Statistical analyses

### 2.4.1. Designing the model

In order to identify floristic gradients that could be related to bioclimatic constraints and particularly water availability, we first performed a Correspondence Analysis (CA) with flora. We only took taxa present in at least three plots into account, keeping 192 plants among the 323 found in the plots.

We checked the relevance of the main CA axes towards bioclimatic gradients, introducing as supplementary variables the disjunctive classes of all abiotic variables (Becker, 1979). After testing several axes and gradients, alone or in pairs (Venetier, 2007), the coordinate of each plot on the first CA axis was finally retained as its flora index (Fi).

In order to model this “Fi” index with relevant abiotic variables as predictors, we used Partial Least Squares (PLS) regression (Ter-Braak and Juggins, 1993). PLS regression was particularly adapted as it has been designed to handle many variables with relatively few observations (Cramer et al., 1988), and to cope with correlated variables (Tenenhaus, 1998). The final choice of variables was performed by an ascending and descending stepwise PLS regression. The predicted value of Fi for each plot, using abiotic variables in the PLS model, was considered as its bioclimatic index (Bi).

### 2.4.2. Robustness of the model design

We checked the robustness of the CA axes towards potential inaccuracies of floristic censuses due to time or spatial strategies or the observer (Archaux et al., 2006; 2007) and towards analysis options. This verification was performed with a Multiple Factorial Analysis (MFA) (Escofier and Pages, 1994) testing the stability of CA axes and plot coordinates: on one hand, by increasing the number of plots where a plant must be present to be taken into account from 3 to 30, and on the other hand, comparing presence/absence and Braun-Blanquet coefficients in the analysis.

Some variables seemed to have a non-linear relationship with Fi. To optimize the PLS model, we first checked the relation of all relevant variables to Fi using neural networks (Guiot, 1991) and transformed some of them. Before being validated, each transformation was tested in the model, comparing the transformed and the raw variable in a new neural network optimization, and in the PLS model.

Details on the resampling and robustness tests of all our statistical analyses are given in Annex 1.

**Table I.** Selected variables, their normalized coefficient, transformation and short description.

Variable	Transform	Coef.	Description	Formula and classes
CG variables				
ikr	^2	-0.183	Becker light-climate index	<b>IKR</b> = $(\text{SIN}(\text{H}-\text{ATAN}(\text{A} * \text{COS}(\text{O})))) / \text{SIN}(\text{H})$ : with <b>H</b> = constant linked to the annual average angle with vertical of the sun at zenith (changes with latitude). <b>A</b> = Slope angle in radians. <b>O</b> = Slope orientation in radians.
Tan		-0.153	Mean annual temperature (°C)	9.6–15.5 °C
alti	Sigmoidal	0.131	Altitude (m)	30–820 m
Rsu	log	0.115	Summer rainfall : June to August cumulated rainfall (mm)	58–175 mm
Res		0.082	Annual rainfall excluding summer rainfall (mm)	454–913 mm
Amax0	Polynomial 3	0.169	Mask to the sea <sup>(1)</sup> : maximum altitude between a site and the coast-	30–1010m. Selected directions are the nearest point of coast line (0) and 247°.
Amax24		0.146	line in a given direction (m)	
Dsea247	Sigmoidal	0.106	Distance to the sea <sup>(1)</sup> in a given direction (km)	1–118 km
TE variables				
topG		-0.136	General topography on landscape and slope scales	1 = bottom of valley or thalweg, 2 = lower concave slope, 3 = plain or plateau, 4 = slope, 5 = convex summit or ridge
topS		-0.107	Topography on local scale (plot size). Crossing transversal and longitudinal topography in 3 classes each = Concave (+1), Plane (0), Convex (-1)	Five classes : -2 ; -1 ; 0 ; 1 ; 2
Oc%		-0.083	Percentage of parent rock outcrops on the plot	0–95 %
whc		0.100	Water-holding capacity of earth (mm/cm) based on soil texture	0.7–2 mm/cm
Cf%		-0.091	Percentage of coarse fragments in the soil (for the depth defined by totE variable)	0 ; 1–5 ; 6–10 ; 11–30 ; 31–60 ; 61–90 ; >90 %. The central value of each class is used for computation
totE	log	0.119	Total soil depth (cm) including: (i) alteritic and colluvium layers over unaltered hard parent bedrock, and (ii) total depth of alluvial or colluvium layers when they allow root development	0 – 4.0 m (limited for computation to 1.6 m)

<sup>1</sup> For the distance to the sea and the mask to the sea, three directions were initially chosen according to the main winds bringing the rain to the study area and the important buffer effect of the sea on temperature near the coast. Two were finally selected.

### 3. RESULTS

#### 3.1. Robustness of the basic analysis

In the MFA factorial map, the first two CA axes as well as the coordinates and ranks of plots on these axes were very stable ( $R^2 > 0.97$  for the coordinates) when the minimum occurrence for plants to be taken into account was increased from 3 to 25, cutting their number by more than 2. Only from the limit of 30 plots of occurrence, which means the elimination of more than 75% of all the plants and of 60% of those with at least 3 occurrences, a significant rotation of axes occurred and differences were found in the relative rank of plots on the first CA axis.

Accordingly, the 4 main CA axes and coordinates of plots were very stable whatever the code used for flora (presence/absence vs. Braun-Blanquet code:  $R^2 = 0.98$  on the first CA axis).

Neural Network analyses of 24 CG variables and 27 TE variables confirmed that the relations between abiotic variables and  $F_i$  were not always linear and required transformations, particularly for the CG group (Tab. I). The main TE variables did not require transformations, except soil depth.

#### 3.2. Flora analysis and the bioclimatic index

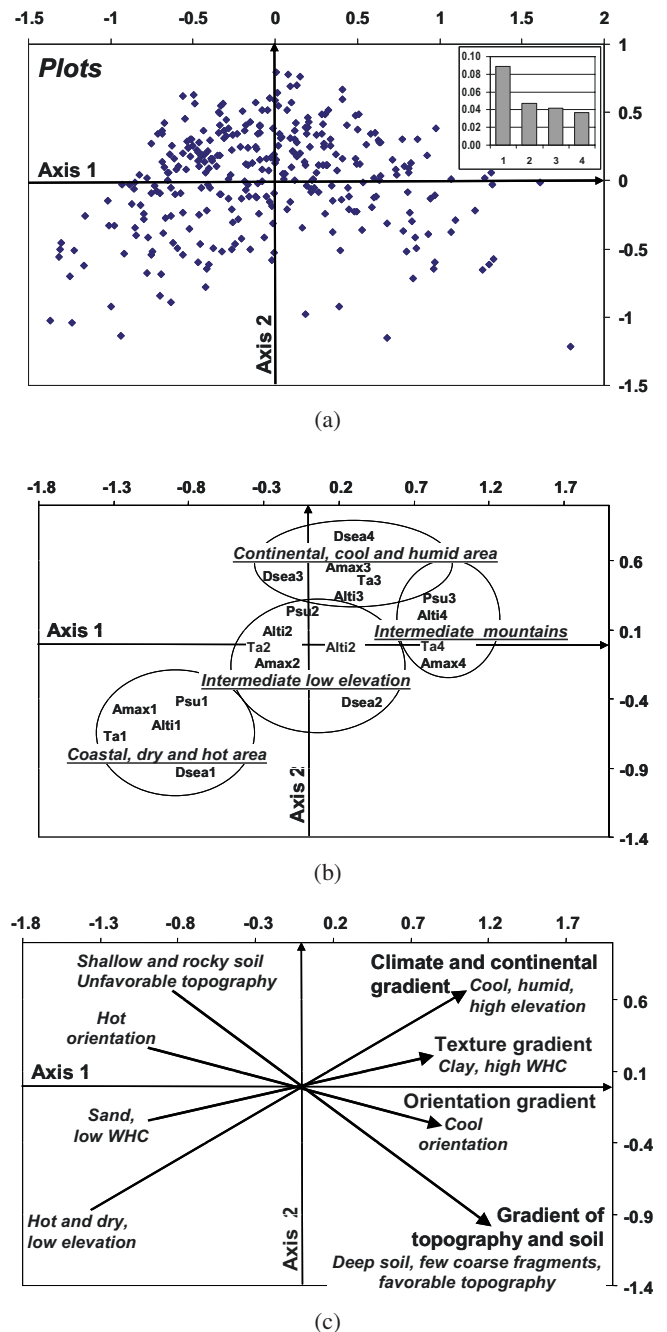
An average of 25 taxa were found in plots (8 to 51,  $sd = 7.8$ ). With an eigenvalue twice that of axis 2, the first CA axis was dominant by far (Fig. 2a). In this study, we did not focus on the ecological interpretation of individual plants and their position in the CA plane, but only on the main gradients resulting from flora composition as a whole.

Figure 2b displays as an example the classes of some of the main CG variables projected as supplementary variables on the first CA plane. All CG variables were well ordered throughout this map and correlated with the first axis. The same result was obtained with all TE variables related to water availability. Variables describing vegetation structure were not correlated with the first two CA axes.

Figure 2c shows a synthetic representation of four main ecological gradients interpreted from the distribution of all variables in the CA map. These gradients were calculated with a linear regression on the coordinates of the classes of variables concerned in the plane:

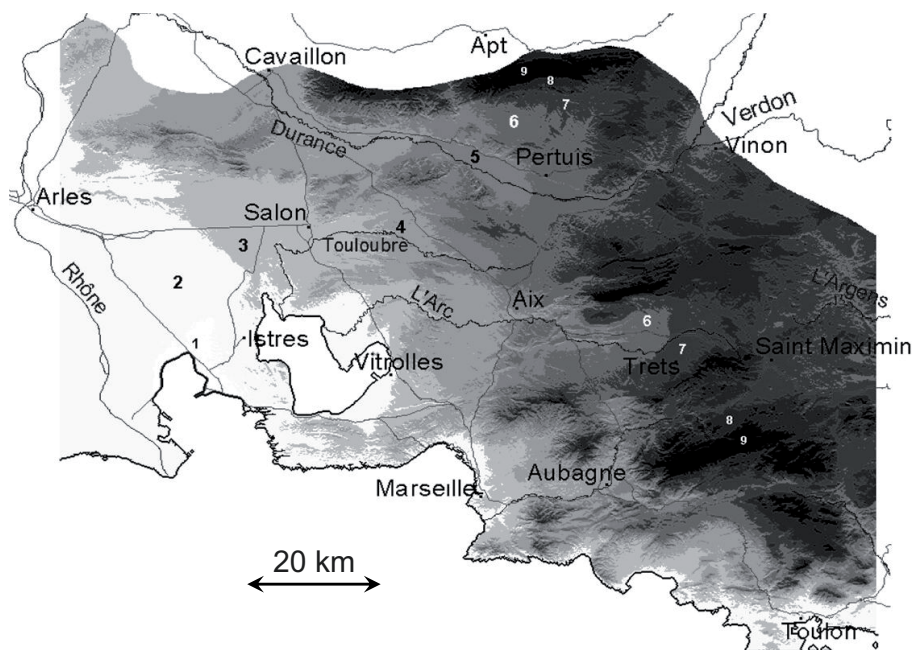
- (1) climate and geographic gradient: rainfall, temperature, altitude and continentality (resulting from Fig. 2b),
- (2) orientation gradient, taking into account orientation on all scales,
- (3) soil texture gradient: sand vs. clay and silt percentages, and related water-holding capacity (whc),
- (4) topography (from local to landscape scales) and soil quality gradient (local TE variables).

Without any exception, all variables had in the left half of the CA plane their classes related to low water availability (dry and hot climate, rocky or shallow soils, low water-holding capacity and unfavorable topography), and in the right half of the



**Figure 2.** (a) CA eigenvalues and distribution of the 325 plots in the main CA factorial map (axes 1/2). Axis No. 1 is by far dominant (twice the eigenvalue of No. 2). The slight arch effect is partly due to the geographical structure of the study area (see Fig 2b) with intermediate mountains close to the sea. (b) Disjunctive classes of some of the main CG variables (climate, continentality) projected as supplementary variables in the CA map (axes 1/2). A clear ordination appears with all hot and dry situations bottom left and cool and humid ones on the top right. The resulting climate and continental synthetic gradient is shown in fig 2c with three other gradients obtained with the same methods and other groups of variables. (c) Synthetic representation of the 4 ecological gradients combining all relevant variables by groups.





**Figure 3.** Regional map of the global bioclimatic index (Bi-CG) computed from 8 CG variables, centered and split into 9 classes, from 1 (the driest and hottest sites), to 9 (the more mesic ones). Limits of the classes:  $-1.101$  ;  $-0.496$  ;  $-0.357$  ;  $-0.218$  ;  $-0.541$  ;  $0.520$  ;  $0.216$  ;  $0.380$  ;  $0.601$  ;  $1.71$ . Maximum and minimum predicted values for plots:  $-0.832$  and  $1.03$ . The extreme positive values come from very steep north slopes with elevations between 800 and 1100 m (less than 1% of the study area not taken into account in the calibration of the model) ; the minimum prediction for plots, just a bit higher than the minimum value for the study area, shows that our sample correctly represented very dry and hot sites.

plane classes describing opposite situations. This first axis, resulting only from flora distribution, could be clearly related to water availability, which confirms our basic hypothesis.

Considering its dominance, this first axis was retained alone for modeling. The coordinate of each plot on this axis was considered as its flora index (Fi). This index was modeled, keeping finally 14 raw or transformed CG and TE variables (Tab. I) to obtain its abiotic estimate (Bi). The model explained 80.3% of Fi variance, among which CG and TE groups of variables explained, respectively, 47.7% and 32.6%.

We computed the bioclimatic index (Bi) for each plot, splitting it into two components based on the two groups of variables: a global index (Bi-CG), and a local index (Bi-TE). Although linked in the model by the common computation and probable interactions, these two indexes can be calculated separately.

### 3.3. Mapping the Bi-CG bioclimatic index

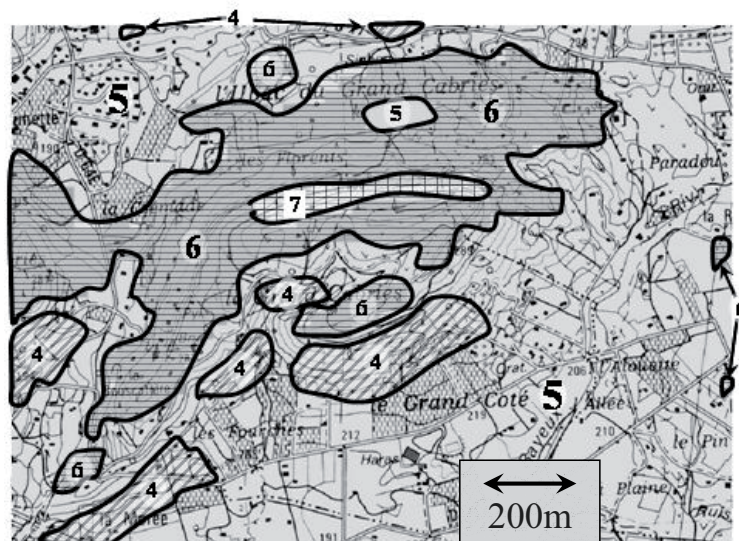
Figure 3 shows the map of the Bi-CG index split into 9 classes on a regional scale. Each class includes 1/9 of the total variation interval after exclusion of the 5% extreme values (2.5% at each end). These extreme values were merged with the first and last classes, respectively.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Robustness of the modeling approach based on flora

Although the flora is rather rich, the MFA proved that 30% of the plants, the most frequent, all perennial or easy to recognize in any season, were enough for expressing the water availability bioclimatic gradients; so that overlooking a few species during the flora census could not have modified the bases of our model built on the whole flora. As also demonstrated by the MFA, a possible slight variability in the notation of Braun-Blanquet codes between the experienced botanists which participated in the study would have had no influence on the result. Our model is thus very robust towards the variations and mistakes of random or human origin which usually spoil vegetation surveys. This can be explained by the overwhelming place held here by water availability in interaction with temperature, deeply structuring plant communities. A slight arch effect appeared in the factorial map (Fig. 2a) which could partly be explained by the geographic structure of the study area. Whatever its causes, we only used axis 1 for modeling, so that detrending the CA was not useful.

As we wanted the flora index to be used for the calibration of the abiotic model, and thus to be independent of environmental variables, whose list was long and not fixed a priori, Canonical Correspondence Analysis (CCA), although a standard method to link biotic gradients and environmental variables, did not fit our requirements.



**Figure 4.** Zoom in Figure 3 on the scale of a small local hill, with the same classes of Igb\_CG index as Figure 3, showing the high fragmentation of vegetation potential niche envelopes.

#### 4.2. Weight of variables and their interactions

Vegetation of relatively undisturbed Mediterranean forests appeared to be a reliable indicator of site conditions, in accordance with what is generally observed in other regions (Gégout et al., 2005). Reciprocally, a restricted number of environmental variables related to water availability allowed the reliable assessment of the Flora index. This should help in assessing the potential flora of any site of the study area, whatever its present state of evolution or disturbance. Among these variables, the set of global ones, easy to compute over large areas, allowed the calculation and mapping of a geographically and biologically wise bioclimatic index.

The Becker light-climate index (ikr) had the highest weight among individual variables. It expresses the contrast between cool and warm hillsides, particularly marked in the study area because of the east-west dominant orientation of mountain ranges, which creates a majority of large north- or south-facing slopes. Ikr is also the only global variable which remains a key variable on a local scale.

The specific position of the main mountain ranges perpendicular to humid winds coming from the sea creates a positive correlation between rainfall and altitude ( $r^2 = 0.54$ ), and negative between rainfall and temperature ( $r^2 = 0.44$ ). Furthermore, any rise in temperature increases evaporation and evapotranspiration by plants, and thus influences negatively the global and local water balance. It is thus impossible in the model to accurately separate the respective roles of rainfall, temperature and their interaction. Functionally, the contrast between south- and north-facing slopes, as well as the contrast between low and high altitudes are as much a matter of aridity as a matter of thermal contrast.

Geographic variables, defining together a continentality index, carry weight in the model. Although expressing mainly humidity and temperature gradients, they could not be re-

moved without a loss of more than 10% of the total explained variance. They integrate local effects of mountain ranges (cloudiness, cold air flows, temperature inversions, wind circulations and accelerations), which cannot be assessed with the interpolation of basic climatic variables.

All selected TE variables could be directly linked to the water gradient on a local scale. A soil useful water reserve is of paramount importance. This reserve combines several of our TE variables: soil depth (totE), water-holding capacity (whc) and the percentage of coarse fragments (Cf%).

Topography proved to be the most important TE factor. Topographic variables have a direct role in water availability, as local water circulation, concentration or drainage depends a lot on the shape of landscape on local and slope scales: concave, plane or convex. Soil quality and depth are also correlated with topography, although our sampling design limited this interaction.

#### 4.3. The operational scales of the model and its potential for assessing climate change impact

Even when mapped with only the Bi-CG index, the landscapes of the study area appeared as a highly fragmented patchwork on a local scale (Fig. 4). The contrast between both sides of a small hill may display locally up to 4 classes among the 9 found on a regional scale.

As TE variables explain one-third of Fi variance, adding the TE component increases the variability of this mosaic: every Bi-CG class may include several contrasted classes of Bi-TE on a local scale, particularly due to topography and soil depth, but also bedrock outcrops. When both components of the model are added, differences equivalent to 5 or 6 classes

among the 9 of Bi-CG can be found within a few hectares of hilly landscape.

The local limits of bioclimatic envelopes are thus very irregular and fragmented: many enclaves of meso-Mediterranean microclimate exist far inside the global envelope of the supra-Mediterranean area and vice versa. Thus, taxa adapted to warm and dry environments, liable to replace less tolerant ones in the case of climate warming and drying, are already scattered in the landscapes of the hinterland and ready to spread from these advanced bases. In contrast, numerous cooler or wetter microclimatic and edaphic poles are disseminated in the landscape at low altitude. They should allow the water-demanding species to survive beyond the average limit of their distribution area, at least for some time.

The notion of niches as redefined by Chase and Leibold (2003) allows the integration of evolutionary phenomena across levels and scales of organization. Although some models tried to predict the assemblage of species on the basis of both global and some local variables (Franklin, 2002), very few were made to downscale these modeled niches from global to very local scales. In forest environments, precise soil maps are rarely available. However, simulating the variability of edaphic variables is possible by combining existing models of soil type distribution in landscapes (Scull et al., 2003) and local validation and calibration tests (Lagacherie et al., 1995). Our model is the only one in which the topographic structure of landscape on different scales is integrated directly as variables, allowing either a precise site assessment on a local scale on observed data, or an automatic downscaling on simulated data. Mapping precisely both our indexes and derived ecological niches could be more fully automated in the future.

The classes chosen to map the Bi-CG index in this paper are arbitrary and could be adapted, split or grouped together to fit the specific conditions of particular sites, the limits of the observed distribution area of a species or of a nature reserve, for example. Characterizing the ecological niche of the main species or groups of species with a combination of the two components of our model can contribute to the assessment and mapping of their current and future potential niche distribution. The model may also help in evaluating realistically the potential dispersal of species throughout the landscape with various scenarios of climate change, as its ground definition is adapted to the average seed dispersal distance of the majority of plant species (Clark et al., 1999). This downscaling capacity is among its most original contributions. Furthermore, being able to integrate several scales allows one to approach the impact of climate change for species as well as for metacommunities (Leibold et al., 2004).

## 5. SYNTHESIS AND PROSPECTS

### 5.1. Other potential scientific and operational uses of the model

The relation established between flora composition and environmental abiotic variables comes out in many potential scientific and operational outputs, particularly the assessment of

the impact of climate change, the follow-up of vegetation dynamics and the assessment of forest productivity.

The Bi indexes are by themselves good indicators which can be used in forest site assessment and mapping, and to compare various sites at different locations for experimental designs requiring homogeneous constraints. A link can be established between forest productivity and both components of the model, as a single homogeneous framework on large areas (Vennetier, 2007).

It is possible for each plot to compare on one hand, Bi variations with various expected changes in climate, and on the other hand, Fi variations with a simulated vegetation shift. Fitting Fi and Bi variations may help in assessing climate change impact on vegetation. Resampling our plots in time will allow the same comparison with real climate and flora data.

The difference between the Fi index of burned or disturbed sites, or abandoned land, with their Bi index and the follow up of this difference in time can show how far they are from recovery and how fast they are recovering.

With fast climate warming, wildfire frequency and intensity should increase. This uncontrolled hazard may be the major factor reshaping the vegetation, faster and deeper than the climate change itself (Cary et al., 2006). The risk is all the more important as Bi indexes are low. The simulation and mapping of Bi-CG spatial evolution with climate change, combined with Bi-TE maps, could be used as inputs in fire risk modeling at landscape level.

### 5.2. Conclusion

We designed a new bioclimatic model adapted to the Mediterranean context. Computing a bioclimatic index which explains a large percentage of the observed variations of flora, it confirmed that water availability was one of the main factors shaping Mediterranean vegetation.

It is related to statistical models (Guisan et al., 2002) whose goals are to propose mathematical bases for the interpretation of ecological relationships observed or suggested by general models, and particularly to highlight the decomposition of the role and the respective weight of the explanatory variables.

Calibrated with an analysis of the global flora of studied sites, and thanks to the very detailed description of key local variables including topography, this model has no current equivalent in terms of design and of span of operational scales. It allows one to analyze the bioclimatic structures of landscapes and may help in assessing accurately the impact of climate change on vegetation on very local to regional scales.

The development of the method is possible in other regions: (1) in all the French Mediterranean area; (2) in any area where water is the main limiting factor and where a sufficient number of sites remain in a good state of conservation for a balanced flora sampling, and (3) in other regions where any single limiting factor for vegetation is dominant.

**Acknowledgements:** This research was funded by the French Ministry for Agriculture, Fishing and Foods, the Provence-Alpes-Côte d'Azur Région, the Ministry for the Environment and Sustainable

Development (GICC program, REFORME project), and the Cemagref. The authors are indebted to the technicians and students who contributed together to more than 200 days of field work over several years in sometimes difficult weather conditions, particularly Olivier Chandieux, Roland Estève, Fabien Brochiéro, Yaacoub Nassif and Cyrille Rathgeber. A detailed review of the manuscript by Bernard Prevosto helped improve the final version of this paper.

## REFERENCES

- Archaux F., Berges L., and Chevalier R., 2007. Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecol.* 188: 179–190.
- Archaux F., Gosselin F., Berges L., and Chevalier R., 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *J. Veg. Sci.* 17: 299–306.
- Becker M., 1979. Une étude phyto-écologique sur les plateaux calcaires du Nord-Est (Massif de Haye, 54). Utilisation de l'AFC dans la typologie des stations. Relations avec la productivité et la qualité du hêtre et du chêne. *Ann. Sci. For.* 36: 93–124.
- Becker M., 1984. Indices de climat lumineux selon la pente et l'exposition pour les latitudes de 40 à 50°. *Bull. Ecol.* 15: 239–252.
- Ben Wu X. and Smeins F.E., 2000. Multiple-scale habitat modeling approach for rare plant conservation. *Landsc. Urban Plan.* 51: 11–28.
- Berges L., Gégout J.C., and Franc A., 2006. Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Ann. For. Sci.* 63: 31–42.
- Braun-Blanquet J., 1932. *Plant sociology. The study of plant communities.* McGraw-Hill, New-York.
- Cary G.J., Keane R.E., Gardner R.H., Lavorel S., Flannigan M.D., Davies I.D., Li C., Lenihan J.M., Rupp T.S., and Mouillot F., 2006. Comparison of the sensitivity of landscape-fire-succession models to variation in terrain, fuel pattern, climate and weather. *Landsc. Ecol.* 21: 121–137.
- Chase J.M. and Leibold M.A., 2003. *Ecological niches.* University of Chicago Press, Chicago.
- Clark J.S., Silman M., Kern R., Macklin E., and Hillerislambers J., 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475–1494.
- Cramer R.D.I., Bunce J.D., Paterson D.E., and Frank I.E., 1988. Crossvalidation, bootstrapping, and partial least square compared with multiple regression in conventional QSAR studies. *Quantit Struct.-Act. Relatsh.* 7: 18–25.
- Daget P., 1977. Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, 34: 1–20.
- Escofier B. and Pages J., 1994. Multiple Factor analysis. *Comput. Stat. Data Anal.* 18: 121–140.
- Franklin J., 1998. Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *J. Veg. Sci.* 9: 733–748.
- Franklin J., 2002. Enhancing a regional vegetation map with predictive models of dominant plant species in chaparral. *Appl. Veg. Sci.* 5: 135–146.
- Gégout J.-C., Coudun C., Bailly G., and Jabiol B., 2005. EcoPlant: a forest sites database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *J. Veg. Sci.* 16: 257–260.
- Gégout J.C., Hervé J.C., Houllier F., and Pierrat J.C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *J. Veg. Sci.* 14: 55–62.
- Guiot J., 1991. *Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology.* J. Guiot & L. Labeyrie Ed., Marseille.
- Guisan A., Edwards T.C., and Hastie T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Model.* 157: 89–100.
- Hesselbjerg-Christiansen J. and Hewitson B., 2007. *Regional Climate Projection. In: IPCC (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., and Miller H.L., (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 p.
- Jump A.S. and Penuelas J., 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 8: 1010–1020.
- Lagacherie P., Legros J.P., and Burrough P.A., 1995. A soil survey procedure using the knowledge of soil pattern established on a previously mapped reference area. *geoderma* 65: 283–301.
- Le Houérou H.N., 2005. *The isoclimatic mediterranean biomes: bioclimatology, diversity and phytogeography, Vol. 1 and 2.* Le Houérou ed., Montpellier.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., and Gonzalez A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7: 601–613.
- Mao J.F., Wang B., Dai Y.J., Woodward F.I., Hanson P.J., and Lomas M.R., 2007. Improvements of a dynamic global vegetation model and simulations of carbon and water at an upland-oak forest. *Adv. Atmos. Sci.* 24: 311–322.
- Meentemeyer R.K., Moody A., and Franklin J., 2001. Landscape-scale patterns of shrub-species abundance in California chaparral - The role of topographically mediated resource gradients. *Plant Ecol.* 156: 19–41.
- R\_Development\_Core\_Team, 2004. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoite A., Dupont P., and Keller R., 1989. *Flore forestière française. Guide écologique illustré, 1, Plaines et Collines.* Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Rathgeber C., Nicault A., Kaplan J.O., and Guiot J., 2003. Using a biogeochemistry model in simulating forests productivity responses to climatic change and [CO<sub>2</sub>] increase: example of *Pinus halepensis* in Provence (south-east France). *Ecol. Model.* 166: 239–255.
- Scull P., Franklin J., Chadwick O.A., and McArthur D., 2003. Predictive soil mapping: a review. *Prog. Phys. Geogr.* (27) 2: 171–197.
- Tenenhaus M., 1998. *La régression PLS. Théorie et pratiques.* Editions Technip, Paris.
- Ter-Braak C.J.T. and Juggins S., 1993. Weighted averaging partial least square regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia* 269/270: 485–502.
- Thioulouse J., Chessell D., Doledec S., and Olivier J.M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.* 7: 75–83.
- Vennetier M., 2007. *Un nouveau modèle bioclimatique pour la forêt méditerranéenne. Application à l'étude de l'impact du changement climatique sur la végétation et à l'évaluation de la productivité forestière.* Thèse de doctorat, UR Écosystèmes méditerranéens et risques, Cemagref / Université Paul Cézanne (Aix-Marseille III) Aix en Provence.
- Vogiatzakis I.N., Griffiths G.H., 2006. A GIS-based empirical model for vegetation prediction in Lefka Ori, Crete. *Plant Ecol.* 184: 311–323.
- Zimmermann N.E., Kienast F., 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *J Veg Sci* (10) 4: 469–482.

**Annex 1: Validation and resampling methods in the statistical analyses.**

The number of significant components for PLS regression was chosen with a 10,000-replication permutation test on observations, keeping components whose percentage of explained variance was not passed by more than 5 % of the permutations. With significant components, variables were sorted through a 1,000-resampling cross-validation test ; only variables whose confidence interval (95%) for the partial correlation coefficient excluded 0 were used. For the choice of relevant variables in the model, each step of the ascending and descending stepwise PLS regression was validated by a permutation test on PLS components and a cross-validation for variables concerned. All variables in the final version of the model were highly significant on the first two PLS components ( $p < 0.001$ ).

Neural networks were used combining variables 6 by 6. Each neural network was optimized with a 200-replication

bootstrap, each replication including  $10^4$  calibration steps. After the optimization of the neural network, the response of each variable was plotted on its whole variation interval, the other variables being maintained at their mean value if they were not correlated with the tested one, or maintained successively at their first, second and third quartile for those which were correlated. In the last case, the 3 responses were combined in a sliding weighted mean to obtain the global response. We only transformed a variable according to a non-linear relation shown by neural networks when this relation was stable throughout these many tests and enhanced the total explained variance or its partial correlation coefficient.

We used ADE4 software (Thioulouse et al., 1997) for CA, MFA and PLS permutation tests, Statgraphics<sup>®</sup> software for stepwise PLS regression, R software (R\_Development\_Core\_Team, 2004) for the cross-validation of PLS variables, and PPPhalos software (Guiot, 1991) for neural networks.

# Forest flora turnover with climate change in the Mediterranean region

Submitted to Forest Ecology and Management (February 2009)

VENNETIER Michel<sup>(1-2)</sup> \* and RIPERT Christian<sup>(1)</sup>

\* Corresponding author. [michel.vennetier@cemagref.fr](mailto:michel.vennetier@cemagref.fr) tel: 33 4.42.66.99.22 FAX: 33 4.42.66.99.23

(1) Cemagref, Aix en Provence, CS 40061, 13182 Aix en Provence Cedex 5

(2) ECCOREV, FR 3098, Aix-Marseille Université, BP 80 F-13545 Aix en Provence cedex

## **Abstract**

This study aimed at assessing flora turnover in French Mediterranean forests with climate change. This turnover was first simulated with a bioclimatic model and then controlled in the field with a flora census in 2008, in permanent plots already surveyed in 1996-98. The simulation quantified the potential flora turnover for various climate change scenarios. The simulated turnover in the last 30, 20 and 10 years was respectively 11%, 14% and 25%. A fast turnover was observed in the permanent plots between the two censuses, corresponding to 14% of the initial plant composition, the last decade being exceptionally hot and dry in the study area. Despite flora resilience at landscape scale and various resistance strategies, plant composition adaptation to climate change seems to take only 20 years at local scale. Management issues are discussed, particularly biodiversity conservation in current reserve networks, which may be inadequate to ensure species long-term persistence with the current fast flora shift. Most of the biodiversity hotspots of the study area disappear when their niche envelopes are mapped with the bioclimatic model using year 2050 forecasted climate.

## **Keywords:**

Climate change; plant diversity; flora turnover; bioclimatic model; ecological niche; reserves

## **1 Introduction**

### **1.1 Context**

The Mediterranean basin is particularly concerned by climate change. On one hand, most of the long-term climatic research models forecast there a faster trend in the future than in most other regions of the earth (Hesselbjerg-Christiansen ; Hewitson, 2007); on the other hand this evolution will lead to a reduction of water availability during the growth season, aggravating what is already in the Mediterranean climate the main limiting factor for vegetation (Le Houerou, 2005).

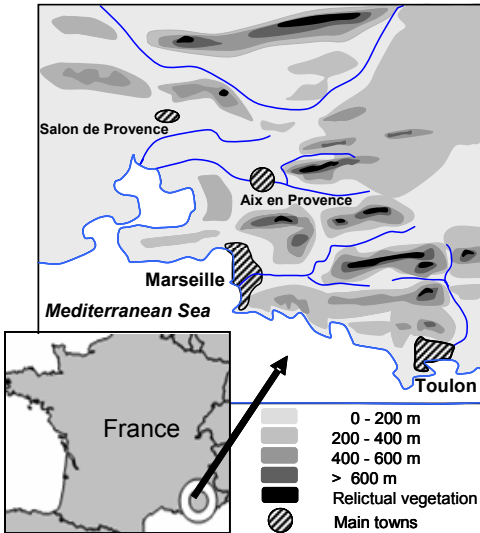
Certain plants may be unable to adapt to the very fast local modifications of their environment. They cannot all follow the limit shift of their potential distribution area because of a short mean dispersal distance (Clark et al., 1999), in spite of rare events of long distance dispersal by seeds (Clark, 1998; Higgins ; Richardson, 1999) or hybridization with pollen transport (Petit et al., 2004). This expected limit shift in the 21<sup>st</sup> century (Thuiller, 2004) is faster than the progression of tree species recorded at the end of the last ice age (Delacourt ; Delacourt, 1987) and than the sprawling of most invasive plants monitored nowadays (Richardson ; Rejmanek, 2004). Besides, all types of living beings are potentially brought to move or to disappear, among whom the symbiotic species and parasites (Moorcroft et al., 2006), endangering the established biological balance. Finally, climate change puts off the main stages of plant phenology (Menzel ; Fabian, 1999), what makes them more or less sensitive to fall and spring meteorological extreme events (Morin et al., 2007), and modifies their reproductive capacity (Sherry et al., 2007).

With climate change, flora composition evolves on local scale with plants appearing and disappearing (Bakkenes et al., 2002), but also in a more subtle way by variations of plant abundance-dominance: flora turn-over should be biased towards drought and heat tolerant plants, mesophilous plants losing ground. This trend could be strengthened by the decline of forest canopy, leaf area and branching density decreasing in case of severe or repeated drought (Callaway et al., 1994; Thabeet et al., 2009) and even more by extensive forest die-back (Allen et al., 2009; Bigler et al., 2006; Breshears et al., 2005). With a lighter canopy, undergrowth microclimate is warmer and drier.

Rare species are particularly vulnerable to vegetation shift although some are protected in specific reserves. At any scale, current reserve networks might be inadequate to ensure species long-term persistence (Araujo et al., 2004). In mountains particularly, niches are often fragmented by fast elevation and orientation gradients. Global warming pushing niches limits uphill, some species may locally disappear because their lower elevation limit reaches the top (Trivedi et al., 2008b). In Mediterranean low altitude mountains, some relicts of Alpine or medio-European vegetation remain in small fragmented areas, on steep north slopes near the top (

). They are locally biodiversity hotspots mixing species from different biomes (Médail ; Quézel, 1999), with a high level of endemism, and genetically original tree populations. Most of them are protected as reserves.

Many models were used to assess the flora shift and biodiversity changes, working on potential distribution areas, bioclimatic limits or niches (Botkin et al., 2007; Hansen et al., 2001; Thuiller, 2003), for individual species (Heikkinen et al., 2006; Thuiller et al., 2005) or species groups (Gaucherel et al., 2007). Most of these models have a low spatial resolution: the main results were obtained on the scale of countries (Badeau et al., 2004; Chuine ; Beaubien, 2001) continents or biomes (Malcolm et al., 2006) rarely at a more local scale (Gaucherel et al., 2007). Uncertainties for each model and result differences between models are important (Hampe, 2004; Thuiller, 2003; 2004), according to various parameterization choices, and to parameters spatial and time precision (Morin ; Chuine, 2005).



### 1.2 The bioclimatic model

Floristic composition and structure are usually good indicators of site conditions, including climate variables and their variability and extremes on the middle term (Berges et al., 2006). Our model design (Vennetier et al., 2008a) is based on the flora analysis of 325 unmanaged old forests of South-eastern France (Figure 1).

Figure 1: study area. Alpine and medio-European relict flora remains on steep north slopes near the top of the highest ridges.

It computes a bioclimatic index split into two components: a global component based on variables which can be mapped by GIS up to the regional scale, including climatic variables, and a local component based on local variables observed at site scale. It was designed to fill a gap in the broad variety of existing models (Botkin et al., 2007), bridging scales from the region to forest sites (1/4 ha), taking into account the interaction between local and global variables (Table 1)

Table 1: variables describing site conditions and used for the model. Coef is their partial correlation coefficient giving their relative weight in the PLS regression used for modelling.

	Coef	Variable description
Global variables	-0.183	Becker light-climate index (received solar energy)
	-0.153	Mean annual temperature (°C)
	0.131	Altitude (m)
	0.115	Summer rainfall : June to August cumulated rainfall (mm)
	0.082	Annual rainfall excluding summer rainfall (mm)
	0.169	Maximum altitude between a site and the coastline in two directions
	0.146	the closest coast line and 247° (m)
	0.106	Distance to the sea (km)
Local variables	-0.136	General topography at landscape and slope scale
	-0.107	Topography at local scale (plot size)
	-0.083	Percentage of parent rock outcrops on the plot
	0.100	Water holding capacity of earth (mm/cm) based on soil texture
	-0.091	Percentage of coarse fragments in the soil
	0.119	Total soil depth (cm)

This model is currently used to assess and map forest potential productivity. It also allows the simulation of the impact of climate change on flora composition (Vennetier, 2007). The process for this simulation is described in "material and methods".

### 1.3 The study goals

Our basic hypothesis is that plant composition turnover should be biased towards climate change trends, favouring heat and drought tolerant plants to the detriment of the more mesophilous ones. As the last 10 years were particularly hot and dry in the study area, including 2003 scorching heat and multi-years droughts, flora turnover should be measurable. The aims of this study were :

- on one hand to quantify with the model the potential flora turnover, simulated according to various climate change scenarios;
- on the other hand to validate these simulations, comparing them with plant composition turnover observed in the plots used to compute the model.
- finally, to use the model to map potential flora changes at various landscape scales, as a tool for decision makers and forest managers.

## 2 Material and method

### 2.1 Study area and sampling

The study area, about 7000 km<sup>2</sup>, is situated in limestone-based Provence, south-eastern France (Figure 1). The climate is typically Mediterranean, with a severe summer drought (2-4 months) and mild humid winters. The mean annual temperature and rainfall range respectively from 15.3°C / 500 mm on the south-western coast to 9.5°C / 1000 mm on the

highest ridges (around 1000 m), with an average of 13.2°C / 720 mm. Forest are dominated by mixed stands of *Pinus halepensis* Mill., *Quercus ilex* L. and *Quercus pubescens* Will.

A total of 325 plots (400m<sup>2</sup> each), representative of the main ecological factors and gradients, were surveyed in 1996-98. In order to minimize the role of disturbances in vegetation response, we selected only: (i) Sites without any wildfire since the establishment of the dominant trees, (ii) old forests or forests established more than 70 year ago. (iii) Sites with no disturbing activity such as logging, grazing, clearing, trampling or prescribed fire in the last 30 years. A flora census using the classical Braun-Blanquet abundance-dominance coefficients was performed, as well as a thorough description and measure of site conditions.

## 2.2 Model bases

The model is precisely described in Vennetier et al. (2008a). In this paper, only the bases which are useful for this study are explained. The model was designed in two steps.

### 2.2.1 Flora analysis

In the first step, we computed a correspondence analysis (CA) on the flora abundance-dominance of the 325 plots, keeping 192 plants present in at least 3 plots. It showed that water availability was the main factor driving flora composition in interaction with temperature (*Figure 2a*): displayed as supplementary variables in the CA plane, all variables related to water balance were significantly correlated with the first axis, which was by far dominant (eigenvalue twice the one of axis 2). Considering its dominance, this first axis was retained alone for modelling and considered as a synthetic bioclimatic gradient.

Plants species can be displayed in this plane (*Figure 2b*). Their coordinate on axis 1 sort them along the water availability and temperature gradient: on the left, the drought and heat tolerant plants (xero-thermophilous) and on the right, plants requiring more water and a cooler climate (mesophilous). According to this coordinate, we split plant species in five groups of equal number: super xero-thermophilous (sXT), xero-thermophilous (XT), intermediate (int), slightly mesophilous (Meso) and mesophilous (Meso+).

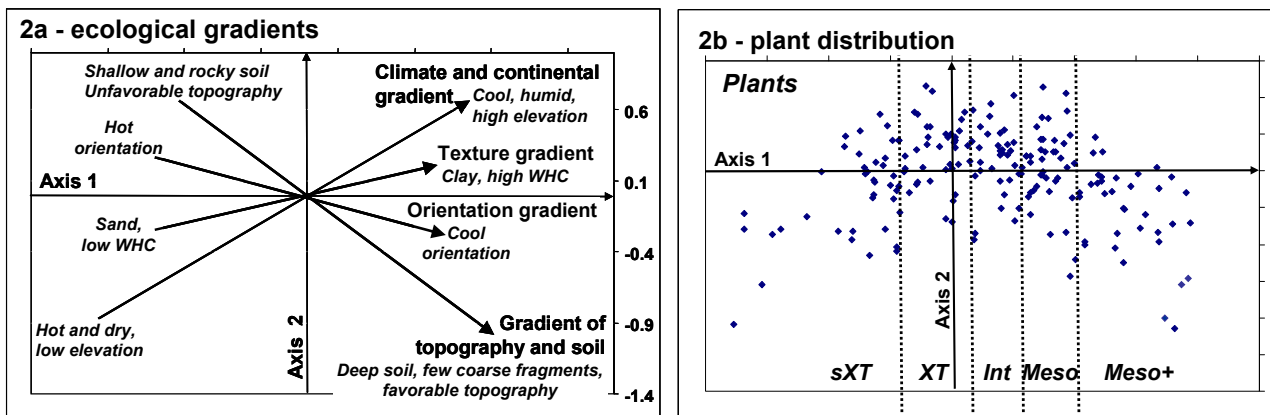


Figure 2: CA main plane

\* fig 2a: synthetic representation of four main ecological gradients interpreted from the distribution of all variables. These gradients were calculated with a linear regression on the coordinates of the classes of concerned variables in the plane. Axis 1 appeared as the synthesis of these 4 gradients, related to water availability and temperature, integrating local and global scales.

\* fig 2b: flora distribution. Plant species were split into 5 groups according to their coordinate on axis 1.

Plots were displayed in the main CA map. We considered their coordinate on axis 1 as their Flora index (Fi). This index allowed sorting plots along the synthetic bioclimatic gradient.

### 2.2.2 The bioclimatic model

In the second step, we designed a bioclimatic model based on a PLS regression, computing the estimate of the floristic index (Fi) of plots with abiotic variables describing site conditions. Fi predicted value is considered as plot bioclimatic index (Bi). The model explained 81% of Fi variance using height global variables describing climate, geography and aspect plus six local variables describing topography and soil (*Table 1*). Among used variables, rainfall split in 3 seasons (spring, summer and fall + winter) and the annual mean temperature played a key role. 1961-1996 climate values were used for modelling.

The good fit between the floristic index Fi and its estimate by the model (Bi) allowed using the model for the assessment of the impact of climate change on flora.



### 2.3 Simulation of climate change impact on plant turnover

The simulation used the two steps of the model:

First, we considered that an increasing mean annual temperature or decreasing spring or summer rainfall would favour sXT and XT groups, and stress the Meso and Meso+ ones. We simulated this impact, changing at plant distribution margins of each plot (1) the composition or (2) the abundance-dominance:

- (1) elimination of one to three plant species, those with the highest coordinates on CA first axis, and addition of one to three plant species, the closest to the actual minimum coordinate of this plot. This simulation led to a plant composition turn-over which was calculated as a percentage of the 1996 flora.

(2) respectively decrease / increase of the Braun-Blanquet coefficients of one to three of the plants species with the highest / smallest coordinates of each plot.

Using these modified plots as supplementary observations in the initial CA, we computed the new coordinates of each plot on axis 1, which means new and smaller Fi indices (modified plots shifted to the left in the CA plane).

In the second step, climatic variables were changed according to various climate change scenarios: we simulated (i) rainfall decrease alone (spring or summer or both), (ii) temperature increase alone (1 to 2°C) and (iii) various combined rainfall and temperature changes, including the climate of respectively the last 10, 20 and 30 years (1978-2007). New and smaller Bi indices for each plot were computed.

The good correlation between initial Fi and Bi indices allowed fitting their respective shift, and therefore assessing the plant composition turnover expected for each climate change scenario. In this study, we considered the flora as a whole and did not focus on individual species.

### 2.4 Validation with a new flora census

Fifty plots of the initial census, representative of the four main ecological gradients and scattered throughout the study area were chosen for a new flora census in 2008, by the same team using exactly the same protocols. Flora variations between the 2 sampling dates were analysed separating the five plant groups.

## 3 Results

### 3.1 Simulation of flora turnover

The average number of plants in our plots is 25 (8–57, SD=8), unchanged in the last 10 years. An increase or decrease of 2 points of Braun-Blanquet coefficients for a plant at the flora distribution margin of a plot was equivalent to a 5% occurrence turnover (+/- one plant species).

A 20% reduction of spring or summer rainfall would correspond to a 4 to 5% turnover, that is to say only 1 plant species, rarely 2, changing among 25 (Figure 3). The possible increase of 1°C would be more disturbing (7%), and combined with a 10% loss of spring or summer rainfall would change 10% of plant composition. The mean climate of respectively the last 30, 20 and 10 years led to a potential 11.5%, 14% and 25% flora turnover.

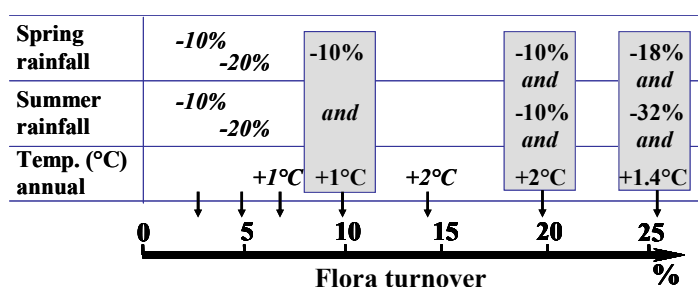
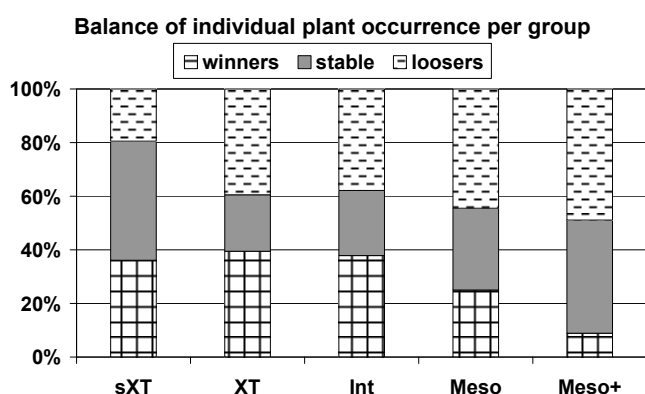


Figure 3: Simulated flora turnover (percentage of the original flora) fitted with simulated climate changes. The last box on the right corresponds to the mean climate of the last 10 years.

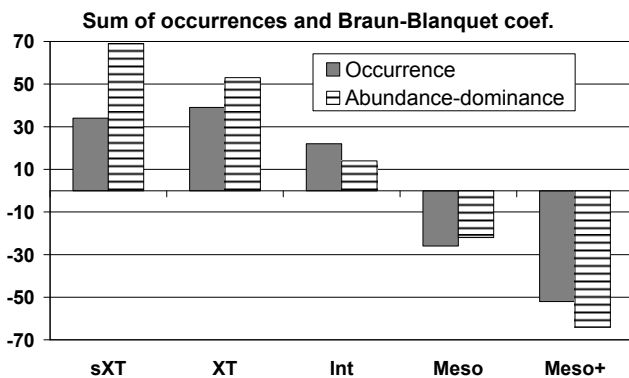
### 3.2 Comparison with the observed flora shift



The flora shift did not occur at random but was biased towards axis 1 bioclimatic gradient. In the Meso+ group, 50% of plant species lost ground, disappearing from plots (losers), far more than in the sXT group (only 20%) Figure 4.

Figure 4: Variation between 1996-98 and 2008 of the occurrence of plants according to their water stress and heat tolerance, as a percentage of the number plants per group. Winners / losers means plant species respectively present in more / less plots in 2008 than in 1996-98.

At the opposite, only 10% of the Meso+ plants were found in new plots compared with 40% of the sXT plants. In the Meso group, losers are 20% more numerous than winners. Changes in XT and intermediate groups were balanced, species of the same group appearing or disappearing at the same rate.



The differences between the two extreme groups were also clear from the sum of species occurrence and were even more important when considering Braun-Blanquet coefficients (Figure 5).

Figure 5: variations between 1996-98 and 2008 of the sums of occurrences and Braun-Blanquet coefficients per group in the 50 plots revisited in 2008. One occurrence = one species in one plot.

The sXT and XT groups together won 70 occurrences, corresponding to 1.5 plants per plot. But they won 120 points in the sum of Braun-Blanquet coefficients, nearly 2.5 points per plot. It means that not only new xero-thermophilous plants appeared in plots but also some plants of these groups, already present in 1996-98, increased in dominance and cover percentage. Meso+ and Meso groups lost together 70 occurrences and just a bit more in the sum of Braun-Blanquet coefficients, which means that losses in cover were mainly due to losses in occurrence. Globally the occurrence turnover, biased towards sXT and XT groups, reached 3 plants, equivalent to 12 % in 10 years. Variations in the sum of Braun-Blanquet coefficients not explained by occurrence variations must be taken into account. When their equivalent in occurrences was added (2 points for one occurrence), the total observed turnover was close to 14 %.

## 4 Discussion

### 4.1 Validating and quantifying vegetation turnover

A 5 to 10% flora turnover between two following censuses in the same plots is common even without any climate or other environmental change (Archaux et al., 2006). But in such a case there is no bias of the flora shift towards a specific gradient.

The Mediterranean forest flora in southern Europe was disturbed by several thousands years of extensive disturbances and development (Blondel ; Aronson, 1999). Although we selected relatively old and unmanaged forests, most of them were probably cultivated or at least disturbed by grazing, overlogging and controlled fires before the 19<sup>th</sup> century. Their natural evolution, as observed up to the end of the 20<sup>th</sup> century, should be mainly a maturation process leading to an increasing dominance of mesophilous and shade tolerant species and the reduction of light demanding, generally xero-thermophilous species, inherited from past land uses (Tatoni ; Roche, 1994). This natural trend, opposed to the observed one, increases the probability of a strong relation between climate change and the flora shift in the last ten years.

The observed flora turnover patterns were very close to those we used in this study to simulate the impact of climate change with our model. SXT and Meso+ groups were far more concerned than intermediate ones, thus validating our method for flora shift simulation.

Compared with previous studies, the 25% turnover forecasted at very local scale by our simulation seems accurate if the average climate of the last ten years remained stable for another decade or more: the difference between these 10 years and the previous 30 years is similar to the change forecasted for the next 30 to 40 years by IPCC medium scenarios (I.P.C.C., 2007). At European scale, Bakkenes *et al* (2002) showed that 32% of the European plant species that are present in a grid cell of a few square kilometres in 1990 should disappear from that cell before 2050. High rates of extinction among endemic species (average 11%, and up to 43%) were forecasted by Malcolm *et al.* (2006) for the whole Mediterranean basin and other biodiversity hotspots by 2100. At a more local scale, in low mountain ranges similar to our study area, (Trivedi et al., 2008a) found that 70 to 80% of plant species would lose most of their suitable climate space at the sites in the next 100 years. They also showed that larger scale approaches possibly underestimate climate based local extinctions by far.

### 4.2 Flora resistance at landscape and local scales

Flora turnover observed in our plots in the last decade is half the one predicted by the model with the mean climate of the last 10 years, and equal to the one predicted with the climate of the last 20 years.

Fortunately, flora has a good resilience to climate variations, and ten years are not enough to achieve the potential changes. Adapting to new climatic conditions may take about 20 years, including some extreme events (scorching heat, repeated droughts).

When mapped at any scale, our bioclimatic indices showed that the study area is a patchwork of several bioclimatic classes with many ecological niches for all types of species (

Figure 6a). At the scale of a small hill, when considering global and local variables, six among the nine classes represented at regional scales with only global variables can be found. Thanks to that fine grain mosaic, xero-

thermophilous plants are already scattered at many places in the hinterland and at high elevation, taking advantage of steep south-facing slopes, shallow and rocky soils, or simply remaining from very disturbing former land uses or fires. They can easily spread from these advanced bases when mesophilous species become less competing around because of climate change.

At the opposite, mesophilous species may survive in the most favourable sites like valleys, north aspects slopes at any scale and on deep soils, and come back by seed dispersal in favourable years. Mediterranean flora is particularly adapted to frequent and strong stresses. It is dominated by woody species, and includes a lot of plants selected by fire and therefore having large amounts of underground reserves to resprout. Several unfavourable years are necessary to run out these reserves. Plants have other survival strategies, including soil seed-banks with long lifespan (Zobel et al., 2007) and partial mortality limiting their leaf area. Their elimination from large areas needs time. However, the extensive dieback of some dominant tree species like Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the French Mediterranean area (Vennetier et al., 2008b) proves that the more mesophilous species are really at risk in these regions.

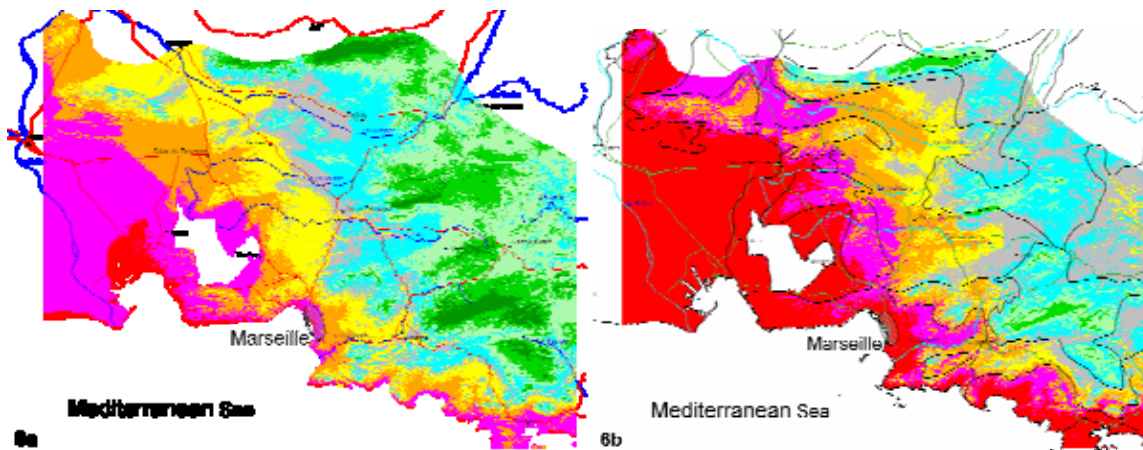


Figure 6: Bioclimatic index (Bi) mapped at regional scale in 9 classes.

Dark green correspond to the potential niche of Scots pine and related alpine and meso-European relict species.

6a: Map with 1961-96 mean climate

6b: Map with 2050 climate (IPCC, B2 Scenario). Relict vegetation has no potential niche left in the study area.

### 4.3 Management issues

Located at the very limit of their distribution range, many remainders of alpine or medio-European flora, protected in Mediterranean mountains reserves should be the first to disappear as suggested by our study and shown in

Figure 6b. Moreover, a low spatial cohesion of the habitat, below the critical level of metapopulation persistence, should increase the probability of extreme weather events to cause larger gaps in already scattered populations (Opdam ; Wascher, 2004).

In view of the fast turnover observed in the study area, an adaptation policy is badly required in the next 20 years. For the smallest isolated areas of relict forest vegetation, which should be soon kicked out by the top, *ex-situ* conservation of endemic and rare species should be urgently implemented. For example, more than 50% of very low elevation scattered Scots pine stands, far more resistant to heat and drought than most other origins of this species, were killed by 2003 scorching heat which passed a critical threshold , and their remainders are in bad health condition. This specific genetic resource may be lost in the next decades.

Other protected areas are generally included in developed lands. Although the majority of recommendations in the published journal literature lack sufficient specificity to operationalize them, Heller et al. (2009), highlighted the potential role of multi-use public and private lands in conservation practices. Foresters should go out of the forest to find ways with land managers for establishing corridors and looking for part of these human-dominated landscapes that should be suitable for forest species. Regularly updated, bioclimatic maps like

Figure 6 could help designing such strategies.

## 5 Conclusion

In this study, we verified the hypothesis that a fast flora turnover was under way at site scale in Mediterranean forests. The adaptation time of plant composition to the current climate change seems to be close to 20 years in the study area, from the comparison of simulated data and field validation. Conservation policies for rare and endangered species and more generally conservation policies based on fixed reserves networks should soon be reconsidered, particularly in Mediterranean mountains. It is all the more necessary that climate change may accelerate in the future.

In hilly or mountainous areas with highly fragmented niches and bioclimatic envelopes, the assessment of climate change impact at national or continental scales seems unrealistic. The right scale for an operational flora shift assessment is close to landscape structure and flora average dissemination distances, and should include detailed topographic and soil variables. Soil maps are rarely available in forest areas, but they can be simulated from soil types distribution models at landscape scale (Scull et al., 2003) and local validation and calibration tests (Lagacherie et al., 1995).

Therefore, such assessments at operational scale should be multiplied in the main ecosystems and regions to help correcting and interpreting large scale approaches. Small scales approaches, tailored to specific needs, also enhance local knowledge and encourage dissemination and decision at operational forest management level.

In our study, flora shift was assessed statistically in permanent plots. Many parameters including species migration real capacity, population dynamics, biotic interactions and community ecology should be taken into account (Brooker et al., 2007; Guisan ; Thuiller, 2005) to improve the spatial assessment of flora migration and turnover at landscape scale.

## Acknowledgments

The initial study was funded by the French Ministry for Agriculture and Fisheries. Several students and technicians contributed to field work particularly Jean S., Estève R., Chandieux O., Martin W.

## References

- Allen, C.D., Macalady, A., Chenchouni, H., Bachelet, D., Mcdowell, N., Vennetier, M., Gonzales, P., Hogg, T., Rigling, A., Breshears, D., Fensham, R., Zhang, Z., Kitzberger, T., Lim, J.-H., Castro, J., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2009. Climate-Induced Forest Mortality: A Global Overview of Emerging Risks, *Forest Ecology and Management*, submitted.
- Araujo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P.H., 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods, *Glob. Change Biol.*, (10) 9: 1618-1626.
- Archaux, F., Gosselin, F., Berges, L., Chevalier, R., 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses, *Journal of Vegetation Science*, (17): 299-306.
- Badeau, V., Dupouey, J.-L., Cluzeau, C., Drapier, J., Le Bas, C., 2004. Projet CARBOFOR. Tâche D1 : Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises INRA, Inventaire forestier national, Nancy, Number of 49 p.
- Bakkenes, M., Alkemade, J.R.M., Ihle, F., Leemans, R., Latour, J.B., 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050, *Glob. Change Biol.*, (8) 4: 390-407.
- Berges, L., Gegout, J.C., Franc, A., 2006. Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France, *Annals of Forest Science*, (63) 1: 31-42.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugman, H., Dobbertin, M., Rigling, A., 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland, *Ecosystems*, (9): 330-343.
- Blondel, J., Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*, Oxford University Press, Oxford.
- Botkin, D.B., Saxe, H., Araujo, M.B., Betts, R., Bradshaw, R.H.W., Cedhagen, T., Chesson, P., Dawson, T.P., Etterson, J.R., Faith, D.P., Ferrier, S., Guisan, A., Hansen, A.S., Hilbert, D.W., Loehle, C., Margules, C., New, M., Sobel, M.J., Stockwell, D.R.B., 2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity, *Bioscience*, (57) 3: 227-236.
- Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R.G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., Anderson, J.J., Myers, O.B., Meyer, C.W., 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought, *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, (102) 42: 15144-15148.
- Brooker, R.W., Travis, J.M.J., Clark, E.J., Dytham, C., 2007. Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change, *Journal of Theoretical Biology*, (245) 1: 59-65.
- Callaway, R.M., Delucia, E.H., Schlesinger, W.H., 1994. Biomass Allocation of Montane and Desert Ponderosa Pine - an Analog for Response to Climate-Change, *Ecology*, (75) 5: 1474-1481.
- Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range, *Ecology Letters*, (4) 5: 500-510.
- Clark, J.S., 1998. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord, *American Naturalist*, (152) 2: 204-224.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., Hillerislambers, J., 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests, *Ecology*, (80) 5: 1475-1494.
- Delacourt, P., Delacourt, H., 1987. *Long-term Forest Dynamics of the Temperate Zone*, Springer, New York.
- Gauchere, C., Guiot, J., Misson, L., 2007. Potential distribution area of French Mediterranean forests in the 21st century, *Global Ecology and Biogeography* (submitted).
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models, *Ecology Letters*, (8) 9: 993-1009.
- Hampe, A., 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide, *Global Ecology and Biogeography*, (13) 5: 469-471.
- Hansen, A.J., Neilson, R.R., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., Bartlein, P.J., 2001. Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes, *Bioscience*, (51) 9: 765-779.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araujo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W., Sykes, M.T., 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change, *Progress in Physical Geography*, (30) 6: 751-777.
- Heller, N.E., Zavaleta, E.S., 2009. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations, *Biological Conservation*, (142) 1: 14-32.
- Hesselbjerg-Christiansen, J., Hewitson, B., 2007. Regional Climate Projection. In: IPCC (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller eds., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. chap 11, pp 847-940
- Higgins, S.I., Richardson, D.M., 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal, *American Naturalist*, (153) 5: 464-475.

- I.P.C.C., 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. eds, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Lagacherie, P., Legros, J.P., Burrough, P.A., 1995. A Soil Survey Procedure Using the Knowledge of Soil Pattern Established on a Previously Mapped Reference Area, *Geoderma*, (65) 3-4: 283-301.
- Le Houerou, H.N., 2005. *The Isoclimatic Mediterranean Biomes: Bioclimatology, Diversity and Phytogeography*. Vol. 1 & 2, Le Houerou ed., Montpellier.
- Malcolm, J.R., Liu, C.R., Neilson, R.P., Hansen, L., Hannah, L., 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots, *Conservation Biology*, (20) 2: 538-548.
- Médail, F., Quézel, P., 1999. Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities, *Conservation Biology* (13) (6): 1510 -1513.
- Menzel, A., Fabian, P., 1999. Growing season extended in Europe, *Nature*, (397) 6721: 659-659.
- Moorcroft, P.R., Pacala, S.W., Lewis, M.A., 2006. Potential role of natural enemies during tree range expansions following climate change, *Journal of Theoretical Biology*, (241) 3: 601-616.
- Morin, X., Ameglio, T., Ahas, R., Kurz-Besson, C., Lanta, V., Lebourgeois, F., Miglietta, F., Chuine, I., 2007. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species, *Tree Physiol*, (27) 6: 817-25.
- Morin, X., Chuine, I., 2005. Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment, *Glob. Change Biol.*, (11) 9: 1493-1503.
- Opdam, P., Wascher, D., 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation, *Biological Conservation*, (117) 3: 285-297.
- Petit, R.J., Bodenes, C., Ducusso, A., Roussel, G., Kremer, A., 2004. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks, *New Phytologist*, (161) 1: 151-164.
- Richardson, D.M., Rejmanek, M., 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework, *Diversity and Distributions*, (10) 5-6: 321-331.
- Scull, P., Franklin, J., Chadwick, O.A., McArthur, D., 2003. Predictive soil mapping: a review, *Progress in Physical Geography*, (27) 2: 171-197.
- Sherry, R.A., Zhou, X.H., Gu, S.L., Arnone, J.A., Schimel, D.S., Verburg, P.S., Wallace, L.L., Luo, Y.Q., 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, (104) 1: 198-202.
- Tatoni, T., Roche, P., 1994. Comparison of Old-Field and Forest Revegetation Dynamics in Provence, *Journal of Vegetation Science*, (5) 3: 295-302.
- Thabeet, A., Vennetier, M., Gadbin-Henry, C., Denelle, N., Roux, M., Caraglio, Y., Vila, B., 2009. Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climate change in the French Mediterranean region, *Trees, structure and functions*, (accepted).
- Thuiller, W., 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change, *Glob. Change Biol.*, (9) 10: 1353-1362.
- Thuiller, W., 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change, *Glob. Change Biol.*, (10) 12: 2020-2027.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe, *Proc Natl Acad Sci U S A*, (102) 23: 8245-50.
- Trivedi, M.R., Berry, P.M., Morecroft, M.D., Dawson, T.P., 2008a. Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants, *Glob. Change Biol.*, (14) 5: 1089-1103.
- Trivedi, M.R., Morecroft, M.D., Berry, P.M., Dawson, T.P., 2008b. Potential effects of climate change on plant communities in three montane nature reserves in Scotland, UK, *Biological Conservation*, (141) 6: 1665-1675.
- Vennetier, M., 2007. *Un nouveau modèle bioclimatique pour la forêt méditerranéenne. Application à l'étude de l'impact du changement climatique sur la végétation et à l'évaluation de la productivité forestière*, Thèse de doctorat, UR Ecosystèmes méditerranéens et risques, Cemagref / Université Paul Cézanne (Aix-Marseille III) Aix en Provence.
- Vennetier, M., Ripert, C., Maillé, E., Blanc, L., Torre, F., Roche, P., Tatoni, T., Brun, J.-J., 2008a. A new bioclimatic model calibrated with flora for Mediterranean forested areas, *Annals of Forest Science*, (65) 711.
- Vennetier, M., Thabeet, A., Gadbin-Henry, C., Ripert, C., Prévosto, B., Borgniet, L., Vila, B., Guibal, F., Ray, R., Buron, V., Zanetti, C., 2008b. Conséquences de la canicule et de la sécheresse 2003 sur les pins méditerranéens. In: Landman, G., Landeau, S. (eds.), *Sécheresse et canicule 2003. Contribution des dispositifs de suivi et d'observation des forêts à la quantification des effets immédiats et à court terme*. Paris: ECOFOR, 2008b, under press.
- Zobel, M., Kalamees, R., Püssa, K., Roosaluuste, E., Moora, M., 2007. Soil seed bank and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes, *Forest Ecology and Management*, (250) 1-2: 71-76.

# Impact du changement climatique sur la flore: théorie et pratique en région méditerranéenne

VENNETIER Michel \* et RIPERT Christian

\* *Auteur correspondant.* michel.vennetier@cemagref.fr

Cemagref, Aix en Provence, CS 40061, 13182 AIX EN PROVENCE Cedex 5  
ECCOREV (FR 3098, Aix-Marseille Université / CNRS, BP 80 F-13545 Aix-en-Provence cedex)

## 1. Introduction

### 1.1. Hypothèse

Ce travail s'appuie sur une hypothèse formalisée par Daget (1977), mais admise et utilisée de longue date : en région méditerranéenne, la disponibilité en eau est le facteur limitant principal pour la croissance de la végétation et un élément clef de sa composition floristique.

La combinaison du minimum de pluies avec les mois d'été les plus chauds définit le climat méditerranéen, avec parallèlement des hivers doux à frais, et un maximum de pluies en automne ou au printemps. La limite du climat méditerranéen et sa répartition dans le monde varient selon les auteurs, mais tous s'accordent pour reconnaître que le stress hydrique d'été est le principal frein au développement de la flore.

Cette hypothèse est sous-jacente aux travaux qui ont décrit la stratification de la végétation méditerranéenne en étages bioclimatiques (Braun-Blanquet, 1952; Emberger, 1930). Ces étages s'appuient sur une description de la composition floristique mise en relation avec une combinaison de variables et indices liés à la température (moyenne annuelle, moyennes des maximums du mois le plus chaud, des minimums du mois le plus froid), et à la pluviométrie (Bagnouls et al., 1953; Emberger, 1955).

La température joue un rôle direct sur les limites d'espèces, à travers principalement ses valeurs extrêmes: par exemple les grands froids qui ont tué oliviers, eucalyptus et bien d'autres végétaux en Provence en 1929, 1956 ou 1985 (Devaux et al., 1978) ou les chaleurs exceptionnelles de 2003 qui ont fait dépérir le pin sylvestre dans sa frange méditerranéenne de basse altitude (Département Santé des Forêts, 2003-2007). Mais elle est aussi un élément-clef du bilan hydrique, via l'évaporation et l'évapotranspiration, et contribue directement au stress des végétaux.

Cette hypothèse peut être retournée : si la disponibilité de l'eau détermine une large part de la composition et de la croissance de la flore, on doit pouvoir utiliser ces dernières comme des indices pour approcher le bilan hydrique. En effet, la flore prise dans son ensemble est considérée comme intégratrice des conditions stationnelles sur le moyen terme, incluant les fluctuations interannuelles du climat et certains événements extrêmes, et les interactions entre le climat, le sol et le bilan hydrique local (Berges et al., 2006).

### 1.2. Contexte

Les régions méditerranéennes d'Europe et d'Afrique du Nord sont particulièrement concernées par les changements climatiques : d'une part les différents modèles de recherche climatique à long terme y prédisent une évolution plus rapide et plus importante que dans d'autres parties du monde (Hesselbjerg-Christiansen et al., 2007); d'autre part les changements attendus vont dans le sens d'une réduction de la disponibilité en eau durant la saison de végétation, aggravant ce qui constitue déjà le principal facteur limitant.

Dans certaines régions, le climat semble avoir anticipé les scénarios du futur: ainsi, au cours de la période 1998-2007, le climat de la Provence a été marqué par une très forte augmentation des températures moyennes annuelles (1,4°C) par rapport aux normales des 40 années précédentes, et par une réduction sensible des pluies de printemps et d'été. Les années 2004 à 2007 ont été

particulièrement sèches, ce qui a accentué les effets néfastes de la canicule de 2003, et provoqué des mortalités massives dans certains massifs forestiers (pin sylvestre et sapin dans le sud des Alpes, chêne liège dans les Maures).

L'un des risques liés à ces changements est que les végétaux ne puissent s'adapter aux modifications locales très rapides de leurs conditions de vie. C'est particulièrement vrai pour certains arbres forestiers qui ont des cycles de reproduction dépassant plusieurs dizaines d'années. Ils ne pourront pas tous suivre le déplacement des limites de leur aire potentielle de répartition, car ils ont souvent de courtes distances moyennes de dissémination. Par ailleurs, tous les types d'espèces vivantes sont potentiellement amenés à se déplacer ou à disparaître, parmi lesquelles des espèces symbiotiques ou parasites (Moorcroft et al., 2006), mettant en danger les équilibres biologiques établis. Enfin, les changements climatiques décalent dans le temps les principales étapes de la phénologie des plantes (Menzel et al., 1999), ce qui les rend plus ou moins sensibles à certains accidents météorologiques de printemps et d'automne (Morin et al., 2007), et modifie leur capacité reproductive (Sherry et al., 2007).

### 1.3. Bases et objectifs de cette étude

En s'appuyant sur l'hypothèse posée ci-dessus, et afin de répondre aux interrogations des forestiers méditerranéens face à l'impact du changement climatique, nous avons au cours des 10 dernières années développé un modèle bioclimatique basé sur l'analyse de la composition floristique d'un large échantillon de vieilles forêts de Provence. Grâce à une évaluation du bilan hydrique, ce modèle permet de cartographier les potentialités forestières à des échelles allant de quelques centaines de m<sup>2</sup> à plusieurs milliers de km<sup>2</sup> (Vennetier et al., 2003), mais aussi de simuler l'impact du changement climatique sur la composition floristique (Vennetier, 2007).

En se basant sur les fonctionnalités de ce modèle, les objectifs de cette étude étaient :

- d'une part de quantifier précisément les variations de la flore simulées suivant différents scénarios de changement climatique,
- et d'autre part de valider ces simulations en les comparant aux variations de flore observées sur le terrain au cours des 12 dernières années, marquées par des conditions climatiques particulièrement rudes dans notre zone d'étude provençale.

## 2. Matériel et méthode

### 2.1. Zone d'étude et échantillonnage

Notre zone d'étude est un quadrilatère de 7000km<sup>2</sup> situé en Provence calcaire, entre la vallée du Rhône à l'ouest, celle du Gapeau à l'est, la mer Méditerranée au sud et le Luberon au Nord (Figure 1).

Un échantillon de 325 placettes permanentes y a été installé en 1996-97, représentatif de l'ensemble des conditions écologiques. Un inventaire de flore aussi exhaustif que possible y a été réalisé en même temps qu'un relevé des variables descriptives du milieu et de la structure de la forêt.

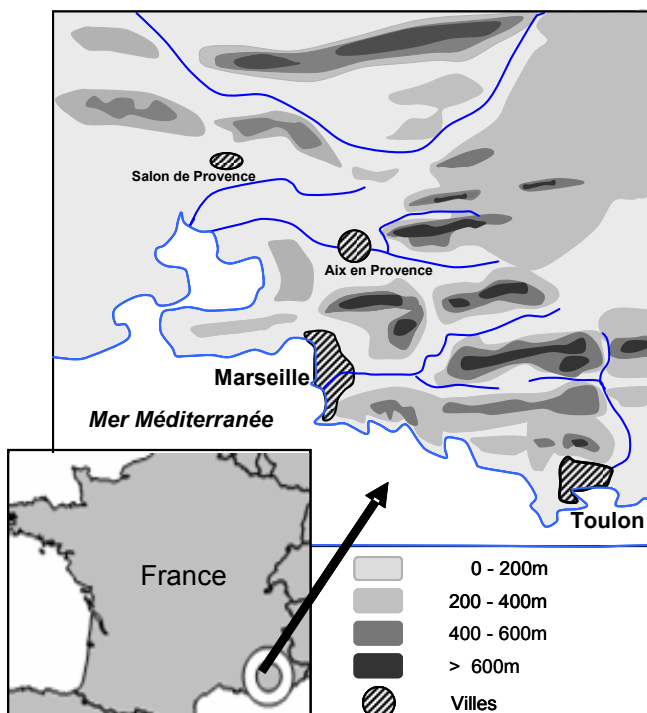


Figure 1: zone d'étude

## 2.2. Bases du modèle

Nous ne décrivons pas ici en détail la conception du modèle qui est opérationnel sur le terrain depuis de nombreuses années (Ripert et al., 2002) et a été validé scientifiquement et publié par ailleurs (Venetier et al., 2008). Nous n'en repreneons que les fonctionnalités utilisées dans ce travail. Ce modèle est conçu en deux étapes:

### 2.2.1. Analyse floristique

Dans la première étape, nous réalisons une analyse statistique purement basée sur la flore des placettes: analyse Factorielle des Correspondances (AFC) avec les 192 plantes présentes au moins 3 fois dans l'inventaire. Elle permet de démontrer que la disponibilité en eau est bien le facteur principal de la composition végétale : projetées dans cette analyse, l'ensemble des variables liées au bilan hydrique s'organisent autour de l'axe principal de l'AFC qui est statistiquement très dominant. (

Figure 2).

Les plantes peuvent être représentées dans le même plan : elles se positionnent en fonction de leur répartition dans les placettes, et donc dans le paysage. L'axe 1 les trie dans un ordre croissant de bilan hydrique : à gauche du plan, sont représentées les plus résistantes à la sécheresse et à la chaleur (xéro-

thermophiles), et à droite les plus exigeantes en eau et en fraîcheur (mésophiles). Sur la base des coordonnées sur cet axe, nous avons scindé les plantes en 5 groupes d'importance égale : les super-xérophiles (xéro-), les xérophiles (xéro), les intermédiaires (int), les mésophiles (més) et les très mésophiles (més+).

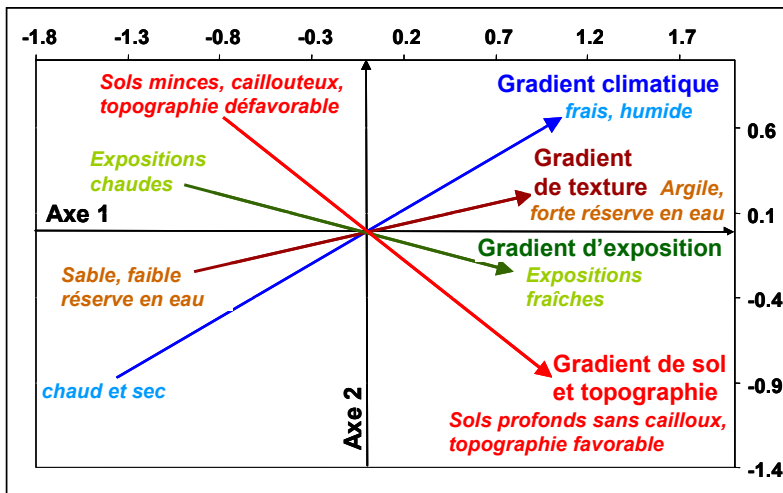


Figure 2: plan des deux premiers axes de l'AFC. L'axe 1 est la résultante de tous les gradients qui contribuent au bilan hydrique. C'est donc clairement un axe de disponibilité en eau pour les végétaux.

Dans la même projection, on peut représenter les placettes (Figure 3), dont la position est déterminée par leur composition floristique (mathématiquement, une placette se positionne au centre de gravité des plantes qu'elle contient). Nous

considérons donc la coordonnée d'une placette sur l'axe 1 comme son "Indice floristique" (If), cet indice permettant de trier les placettes, comme les plantes, dans le gradient de bilan hydrique.

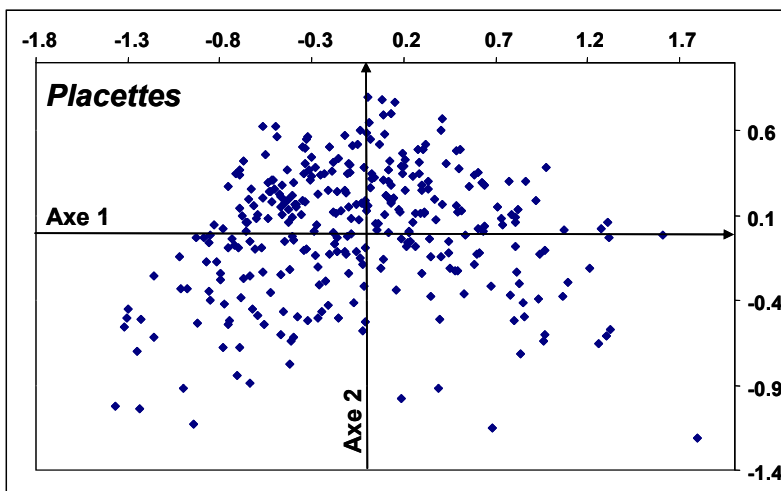


Figure 3 : position des placettes dans le plan des deux premiers axes de l'AFC. La coordonnée des placettes sur l'axe 1 est retenue comme indice floristique, puisqu'elle est déterminée par sa composition végétale.



### 2.2.2. Modèle bioclimatique

Dans la deuxième étape, nous cherchons à prédire l'indice floristique des placettes à partir des variables descriptives du milieu. La valeur prédite est considérée comme leur indice bioclimatique (Ib). Parmi les variables climatiques, les pluies (scindées en 3 "saisons": printemps, été, automne + hiver) et la température moyenne annuelle jouent un rôle important. Les valeurs climatiques retenues pour la modélisation de la flore de 1996-97 sont celles de la période 1961-96. Cette modélisation permet d'expliquer 81% des variations de la flore à l'aide de 8 variables climatiques et géographiques, et de 6 variables décrivant la topographie locale et le sol.

C'est la très bonne correspondance entre les indices floristiques (If) et leur estimation par le modèle (Ib) qui permet de réaliser les simulations de l'impact potentiel du changement climatique.

### 2.3. *Simulations de l'impact des changements climatiques*

La simulation se base sur les deux étapes du modèle:

Dans un premier temps, on modifie les paramètres climatiques de chaque placette dans le modèle, en se basant sur des scénarios fournis par les météorologues, ou sur les données des années récentes. On obtient donc pour ces placettes un nouvel indice bioclimatique : si le climat devient plus chaud et plus sec, cet indice diminue, et les placettes se déplacent vers la gauche de l'axe 1.

Dans un deuxième temps, on considère qu'une augmentation de la température ou une diminution de la pluie durant les saisons critiques (printemps et été) accroît le stress hydrique, et tend à faire disparaître prioritairement dans chaque placette les plantes les plus exigeantes en eau et les moins tolérantes à la chaleur. Parallèlement, les plantes les plus résistantes à la chaleur et à la sécheresse, libérées d'une partie de la concurrence par ces disparitions, devraient gagner du terrain en nombre d'espèces et en recouvrement. On simule donc l'effet potentiel du changement climatique sur la végétation en modifiant la flore observée de chaque placettes suivant ce schéma : élimination de plantes mésophiles et addition de plantes xéro-thermophile, ou diminution de l'abondance des plantes mésophiles et accroissement de celle des plantes xéro-thermophiles.

En représentant ces placettes à flore modifiée comme observation supplémentaire dans l'AFC d'origine, on calcule pour chacune d'elle un nouvel indice floristique (If'), inférieur au précédent et correspondant donc à un déplacement vers la gauche sur l'axe 1 de l'AFC.

La très bonne qualité prédictive du modèle permet de faire correspondre les variations simulées au cours des deux étapes, et donc mettre en parallèle des modifications du climat et des pourcentages de modification de la flore.

### 2.4. *Validation par un nouvel inventaire*

Cinquante des placettes de l'étude initiale, représentatives des principaux gradients écologiques, ont été réinventoriées au printemps 2008 par la même équipe en respectant strictement les mêmes protocoles. Les deux inventaires ont été comparés en séparant les 5 classes de plantes triées par ordre de bilan hydrique. Afin d'éviter les variations de flore qui pourraient être dues à des dates différentes d'inventaires, nous avons comparé d'une part l'inventaire total de la flore et d'autre part l'inventaire des plantes pérennes et reconnaissables en toutes saisons.

## 3. Résultats

### 3.1. *Simulation des variations de flore*

La *Figure 4* montre les correspondances entre des modifications simulées du climat et de la flore en pourcentage de la flore d'origine. Nous avons simulé des variations de la pluie seule (soit d'été, soit de printemps), de la température seule et de différentes combinaisons de pluies et de températures. Le changement le plus extrême, à droite de la figure, correspond aux modifications observées du climat au cours des 10 dernières années par rapport à la période 1961-96. La flore d'une placette comporte en moyenne 25 plantes.

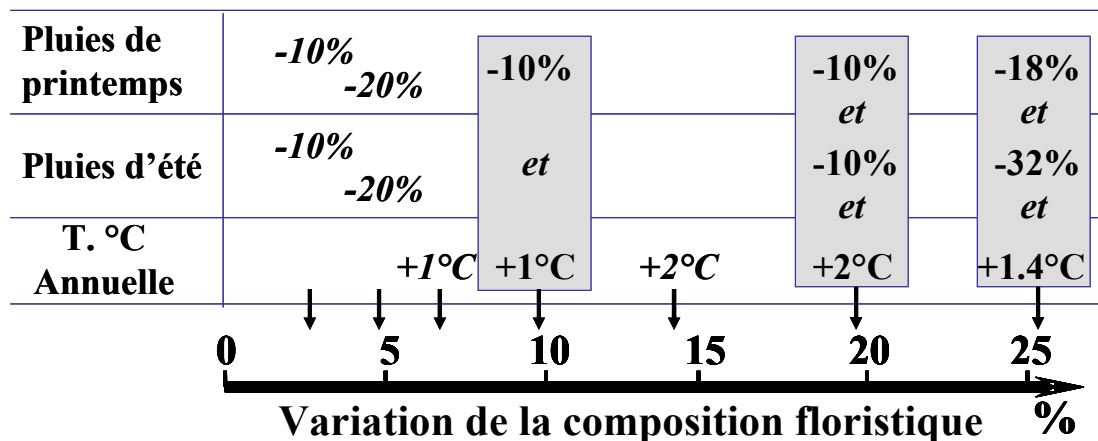


Figure 4 : Modification attendues de la flore (en pourcentage des espèces présentes à l'origine) en fonction des changements simulés du climat.

La réduction de 20% des pluies de printemps ou des pluies d'été ne modifie que d'une plante la composition floristique, soit moins de 5%. La hausse de 1°C des températures a plus d'effet, et conjuguée avec une perte de 10% des pluies de printemps (ou d'été), aboutit à près de 10% de variations de la flore. Si le climat des 10 dernières années se maintenant sur le moyen terme, c'est plus d'un quart de la flore qui serait changé, soit 6 à 7 plantes/25.

### 3.2. Validation par l'observation

Les résultats présentés ci-dessous sont équivalents que l'on considère toutes les plantes ou seulement celles qui sont reconnaissables en toutes saisons, montrant qu'ils ne sont pas biaisés par la méthode ou la date des inventaires.

La Figure 5 montre les variations de l'occurrence des plantes dans les placettes entre les deux inventaires de 1996-97 et 2008. Près de 50% des plantes les plus exigeantes en eau (mésos+) ont disparu en 2008 de placettes où elles étaient présentes en 1996-97, contre 20% seulement des plus résistantes au stress hydrique et thermique. A l'inverse, moins de 10% des plantes mésos+ ont gagné du terrain contre près de 40% des plantes xéro+. Les apparitions et disparitions d'espèces ne se sont donc pas faites au hasard, mais ont été surtout contrastées dans les groupes extrêmes de bilan hydrique. Dans le groupe méso, on note un déséquilibre de près de 20% au profit des disparitions. Les changements dans les groupes xéro et intermédiaire ont été assez équilibrés, certaines espèces d'un même groupe remplaçant celles qui disparaissaient.

Variations d'occurrence des plantes (1997-2008)

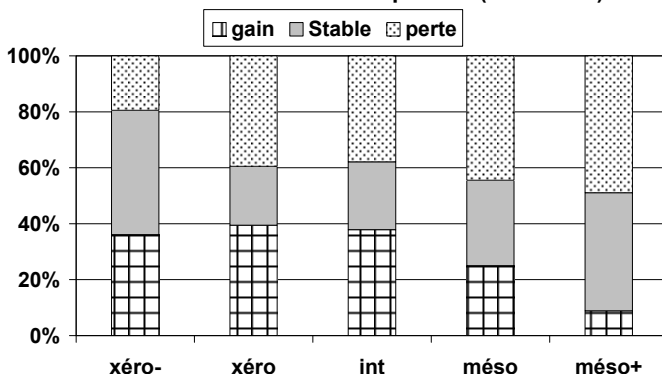
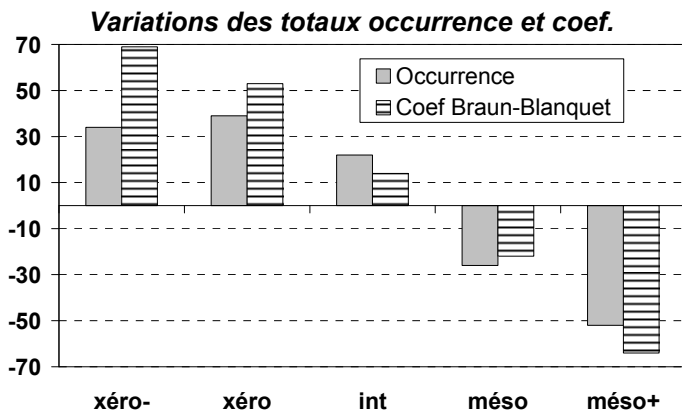


Figure 5: Variation entre 1996-97 et 2008 de l'occurrence des plantes en fonction de leur résistance au stress hydrique et thermique, en pourcentage du nombre de plantes par classe. Une plante a gagné (resp. perdu) si elle est présente en 2008 dans plus (resp. dans moins) de placettes qu'en 1996-97.

L'écart entre mésophiles et xéro-thermophiles se creuse encore plus si on considère le recouvrement des espèces à l'aide des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (Figure 6)

En valeur absolue sur 50 placettes, les classes xéro- et xéro gagnent ensemble 70 occurrences, soit en moyenne 1,5 plantes par placette, mais près de 120 points, soit près de 2.5 indices de Braun-Blanquet. Cela signifie que non-seulement des plantes xérophiles nouvelles sont apparues dans les placettes, mais que certaines, déjà présentes, ont aussi gagné en recouvrement. Les plantes méso+ et méso ont



perdu ensemble 70 occurrences et autant en coefficients, avec un équilibre entre pertes de présence et perte de recouvrement. Globalement, la variation de la flore par placette atteint 3 plantes soit 12 % en 10 ans.

*Figure 6: variation entre 1996-97 et 2008 des sommes des occurrences et des sommes des coefficients de Braun-Blanquet par classes de bilan hydrique sur les 50 placettes réinventoriées en 2008. Une occurrence = une plante dans une placette.*

#### 4. Discussion

Une variation de 5 à 10% de la composition entre deux inventaires successifs est fréquemment observée en absence de toute tendance climatique ou d'autres facteurs de l'environnement (Archaux et al., 2006). Mais dans ce cas, il n'y a aucune raison pour que cette variation soit liée à un gradient climatique. La flore méditerranéenne a de plus une dynamique propre indépendante du changement climatique, car les écosystèmes sont loin d'un état stable après les multiples perturbations qu'ils ont subies dans le passé et continuent de subir. Dans notre cas, bien que les placettes soient situées dans des zones depuis longtemps forestières et peu anthropisées, l'évolution vers un écosystème de plus en plus mature devrait favoriser les espèces plutôt sciaphiles et mésophiles, au détriment des espèces pionnières opportunistes généralement xérophiles et héliophiles. Or c'est exactement l'inverse qui s'est produit sur les 10 dernières années.

Ces évolutions valident le protocole de manipulation de la composition floristique que nous avons utilisé pour la simulation, à l'aide de notre modèle, de l'impact du changement climatique. Mais elles aboutissent à un taux de variations inférieur à celui qui est prédit par le modèle. Cela indique que la flore possède, heureusement, une certaine inertie face aux changements d'environnement. Les espèces mésophiles peuvent survivre dans des zones favorables comme les vallons frais, les versants nord en pente forte, les zones abritées par des falaises, près de résurgences ou sur des sols très profonds. Elles peuvent regagner du terrain en se disséminant depuis ces refuges à chaque année favorable. Elles peuvent aussi se maintenir longtemps dans la banque de graines du sol et germer à la première occasion. Leur disparition définitive ne peut donc se produire à grande échelle que sur le moyen ou long terme. Les mortalités massives de pin sylvestre et sapin dans le sud-est de la France confirment cependant que la menace sur ces espèces exigeantes en eau est réelle.

A l'opposé, la flore xéro-thermophile est déjà largement disséminée dans les zones de climat frais et humide, profitant de sols superficiels, de versants très chauds, de falaises et crêtes rocheuses. Elles restent aussi présentes dans des sites plus favorables pour des raisons historiques, la grande majorité du territoire ayant été surexploité par l'homme jusqu'au siècle dernier. Elles peuvent ainsi facilement s'étendre depuis ces bases avancées dans les espaces libérés par les plantes mésophiles, expliquant leur dynamique rapide observée dans cette étude.

Les fortes variations de la flore simulées par notre modèle ont donc toutes les chances de se produire, dans un délai de quelques dizaines d'années au plus.

#### Bibliographie

Archaux F. ; Gosselin F. ; Berges L. ; Chevalier R. (2006) Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, vol. 17, p. 299-306.

Bagnouls F. ; Gaussen H. (1953) Saison sèche et indice xérothermique. *Doc. Cartes Product. Végét., Série Généralités*, vol. 3, n° 1, p. 1-47+ carte.

- Berges L. ; Gegout J.C. ; Franc A. (2006) Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 1, p. 31-42.
- Braun-Blanquet J. (1952) Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. CNRS, Montpellier, 297 p.
- Daget P. (1977) Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, n° 34 p. 1-20.
- Département Santé Des Forêts (2003-2007) Plusieurs rapports (actualisation permanente) sur l'état de santé des forêts après la canicule de 2003 peuvent être trouvés sur le site WEB du département santé des forêts du Ministère de l'Agriculture. [http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets\\_r314.html](http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets_r314.html).
- Devaux J.P. ; Le Bourhis M. (1978) La limite septentrionale du pin d'Alep en France. Etude dendroclimatique de l'impact des froids exceptionnels. *Biologie Ecologie méditerranéenne*, vol. V, n° 4 p. 133-158.
- Emberger L. (1930) La végétation de la région méditerranéenne : essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. Gen. Bot.*, n° 42, p. 641-662, 705-721.
- Emberger L. (1955) Une classification biogéographique des climats. *Rec Trav Lab Géol Bot Zool Fac Sci (Montpellier)*, n° 7, p. 1-47.
- Hesselbjerg-Christiansen J. ; Hewitson B. (2007) Regional Climate Projection. In: *IPCC (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller eds., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 p.*
- Menzel A. ; Fabian P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, vol. 397, n° 6721, p. 659-659.
- Moorcroft P.R. ; Pacala S.W. ; Lewis M.A. (2006) Potential role of natural enemies during tree range expansions following climate change. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 241, n° 3, p. 601-616.
- Morin X. ; Ameglio T. ; Ahas R. ; Kurz-Besson C. ; Lanta V. ; Lebourgeois F. ; Miglietta F. ; Chuine I. (2007) Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, vol. 27, n° 6, p. 817-25.
- Ripert C. ; Vennetier M. (2002) Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français. Chapitre 2 bis : Evaluation des potentialités forestières. Cemagref Edition, Aix en Provence, 61 p.
- Sherry R.A. ; Zhou X.H. ; Gu S.L. ; Arnone J.A. ; Schimel D.S. ; Verburg P.S. ; Wallace L.L. ; Luo Y.Q. (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 104, n° 1, p. 198-202.
- Vennetier M. (2007) *Un nouveau modèle bioclimatique pour la forêt méditerranéenne. Application à l'étude de l'impact du changement climatique sur la végétation et à l'évaluation de la productivité forestière*. Thèse de doctorat, UR Ecosystèmes méditerranéens et risques, Cemagref / Université Paul Cézanne (Aix-Marseille III) Aix en Provence, 284 p.
- Vennetier M. ; Ripert C. ; Maille E. ; (2003) Etude des potentialités forestières de la Provence calcaire ouest : Evaluation à petite échelle sur de grandes surfaces. *Forêt méditerranéenne*, vol. XXIV, n° 1, p. 32-36
- Vennetier M. ; Ripert C. ; Maillé E. ; Blanc L. ; Torre F. ; Roche P. ; Taton T. ; Brun J.-J. (2008) A new bioclimatic model calibrated with flora for Mediterranean forested areas. *Annals of Forest Science*, vol. 65, n° 711.



# Has global change induced divergent trends in radial growth of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis* at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France)

Bruno VILA<sup>1,2\*</sup>, Michel VENNETIER<sup>2</sup>, Christian RIPERT<sup>2</sup>, Olivier CHANDIOUX<sup>2</sup>, Eryuan LIANG<sup>2,3</sup>,  
Frédéric GUIBAL<sup>1</sup>, Franck TORRE<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, CNRS UMR 6116, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,  
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F-13397 Marseille Cedex 20, France

<sup>2</sup> Cemagref, UR Écosystèmes Méditerranéens et Risques, Groupement d'Aix-en-Provence, Le Tholonet, BP 31, F-13612 Aix-en-Provence, France

<sup>3</sup> Present address: The Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, PO Box 2871, Beijing 100085, China

(Received 7 March 2008; accepted 27 June 2008)

## Keywords:

global change /  
bioclimatic limit /  
radial growth /  
*Pinus halepensis* /  
*Pinus sylvestris*

## Abstract

• It is agreed that climate (precipitation and temperature) influences the distribution of plant species. Near the margins of a species' natural range, climate becomes limiting to physiological processes. There, climate change may be expected to have a significant impact on tree growth and the species' ranges may be altered.

• In order to assess what influence climate change could exert on the distribution of pine species at their margin, radial growth trends in ring-width chronologies over the last century were analysed. In the French Mediterranean area where climate change is characterized by increased temperature, forest plots were selected along an altitudinal transect on the north-facing slope of the Sainte-Baume mountain (Bouches-du-Rhône, France) where the ranges of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis* overlap.

• Two growth patterns were identified. For *P. halepensis*, radial growth has increased at all altitudes indicating that climate change has improved growth conditions of this species near the margin of its ecological range. For *P. sylvestris*, radial growth has increased only at low altitudes and even decreased at high altitudes.

• It must be deduced that the growth changes observed cannot be generalised either at the species level or at the geographical level and must be interpreted with great caution.

## Mots-clés :

changement global /  
limite bioclimatique /  
croissance radiale /  
*Pinus halepensis* /  
*Pinus sylvestris*

## Résumé – Les changements globaux ont-ils induit des tendances de croissance radiale opposées chez *Pinus sylvestris* et *Pinus halepensis* à leur limite bioclimatique ? L'exemple de la forêt de la Sainte-Baume.

• Il est admis que les facteurs climatiques (températures et précipitations) sont en partie responsables de la distribution des espèces en limitant leurs processus physiologiques en limite de distribution d'aire. Dans ce cas, les conséquences des changements climatiques sur la croissance sont susceptibles d'y être le plus marqué et leurs distributions pourraient varier.

• Afin d'évaluer les conséquences des changements climatiques, les tendances de croissance observées au siècle dernier dans les séries temporelles de cernes ont été analysées. En zone méditerranéenne française, où les changements climatiques sont caractérisés par une augmentation des températures, des placettes ont été sélectionnées selon un gradient altitudinal sur le flanc nord de la montagne de la Sainte-Baume (Bouches-du-Rhône, France) où les distributions de *Pinus sylvestris* et *Pinus halepensis* se superposent.

• Deux patrons de croissance ont été identifiés. La croissance radiale de *P. halepensis* a augmenté quelle que soit l'altitude considérée indiquant que le changement climatique a amélioré les conditions de croissance de l'espèce à sa limite de distribution. Chez *P. sylvestris*, des tendances de croissance opposées inattendues ont été mises en évidence : la croissance a augmenté à faible altitude et a diminué aux altitudes les plus élevées.

• Il en résulte que les changements de croissance observés ne peuvent être généralisés ni au niveau spécifique ni à une échelle géographique et doivent être interprétés avec la plus grande prudence.

\* Corresponding author: [bruno.vila@univ-provence.fr](mailto:bruno.vila@univ-provence.fr)

## 1. INTRODUCTION

It is generally agreed that climate influences species distribution through the amount of precipitation and temperature. Within the distribution range, growth is often controlled by the length of the active growing season and minimum temperature (IPCC Climate Change, 1995a). Climate change has already induced significant changes in these parameters. During the 20th century, a strong warming trend of  $+0.08\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.03\text{ }^{\circ}\text{C}$  per decade has occurred. The nine warmest European years have been recorded since 1989 (Luterbacher et al., 2004). In phase with the global trend, European winters have warmed more than summers, resulting in milder winters and decreased seasonal variation (Jones and Moberg, 2003). In Europe, Menzel and Fabian (1999) reported that the average annual growing period has increased by 10.8 days since the early 1960s. In addition, under the impact of climate change, the species' ranges and boundaries have been altered (Chuine and Cour, 1999; Walther et al., 2002; Walther, 2003; Woodward, 1987). But uncertainty surrounds the extent to which climate change may influence species distribution.

Retrospective analyses of tree-ring chronologies are a powerful tool to assess the effects of climate change on tree growth. During the past decades many papers have reported short and long-term increases in radial and height growth for various tree species in several regions of the Northern Hemisphere over the last century (Briffa, 1992; Spiecker et al., 1996). In France, whatever the forest management practice may be, this has been observed for *Abies alba* Mill. (Becker, 1987; Becker et al., 1994; Bert, 1992a; 1992b), *Picea abies* (L.) Karst (Becker et al., 1994), *Pinus laricio* Poir. (Lebourgeois and Becker 1996), *Larix decidua* Mill. (Belingard and Tessier, 1997), *Fagus sylvatica* L. (Badeau et al., 1995; Picard, 1995), *Quercus pubescens* Willd. (Rathgeber et al., 1999), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. (Bergès et al., 2000; Dhôte et al., 2000).

It is generally accepted that changes in radial growth are related to climate change and to some extent to the rise of temperature, but also to increasing atmospheric  $\text{CO}_2$ , changes in management practices or land-use, fertilization by nitrogen compounds or a combination of these factors (IPCC Climate Change 1995a; 1995b; Jarvis, 1998).

The limited number of studies in the Mediterranean area, based either on past growth or on growth modelling under global change, show contradictory results depending on tree species and sometimes within a same species. A few studies have focused on *P. halepensis* Mill. and *P. sylvestris* L., two major conifer species in the French Mediterranean zone (Barbéro and Quézel, 1990) whose distribution area is pan-European for *P. sylvestris* and circum-Mediterranean for *P. halepensis*. These distribution areas overlap along a narrow strip in certain mountains in Provence (southeastern France). There, the limit between these two pine species accurately fits with the limit between the meso-mediterranean and the supra-mediterranean bioclimates (Barbéro et al., 1998; Quézel and Médail, 2003). For *Pinus halepensis*, Vennetier and Hervé (1999) evidenced trends towards increased height growth. Rathgeber et al. (2005) did not evidence any significant trend

in ring-width but found an increase of earlywood density and a decrease of latewood and maximum density. For *Pinus sylvestris* in the Mediterranean area, decreasing growth trends were predicted, in particular for populations near the limits of its geographical range (Keller et al., 1997; 2000).

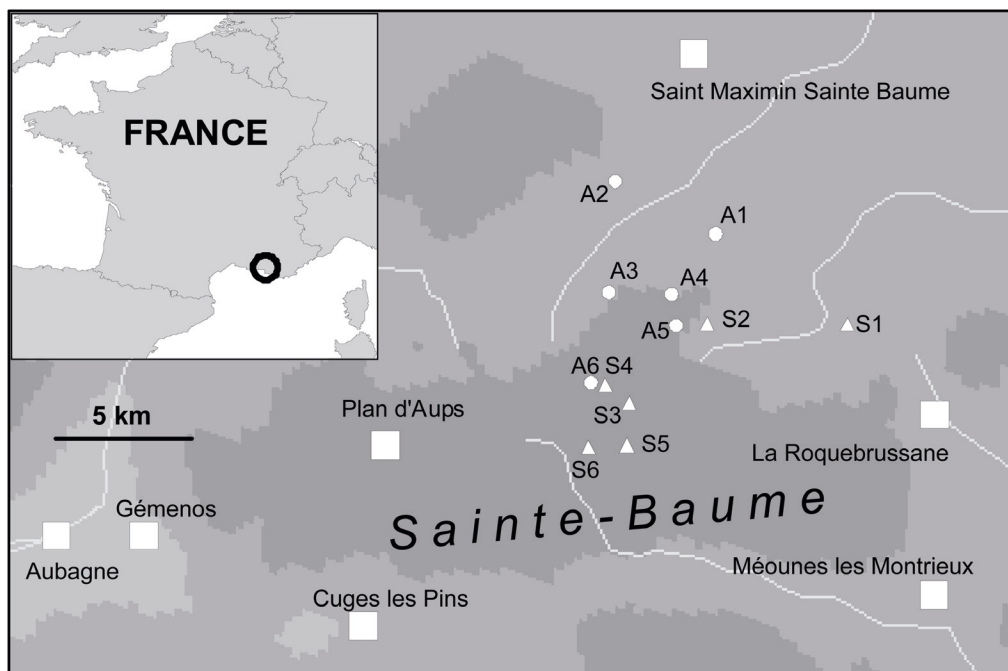
Near the centre of its geographical range, climatic factors rarely limit growth except in years of most extreme climate and in the most limiting local situations. Near the margin of its range, a species may develop on a relatively small variety of sites, and climate frequently becomes highly limiting to physiological processes, including growth (Fritts, 1976). In these situations, climate change is likely to have a significant impact on tree growth. In order to assess what influence climate change could have at the margin of species distribution, this article aims at analysing how climate change has influenced radial tree growth during the last century of two pine species, *P. halepensis* and *P. sylvestris*, growing on the Sainte-Baume mountain (south-east France). For that purpose, we analysed long-term variations in radial tree growth in plots selected along an altitudinal transect near the margin of the *P. sylvestris* geographical range and at the limit of the ecological range of *P. halepensis*. For both species, growth trends were compared for trees growing along an altitudinal cline.

## 2. MATERIALS AND METHODS

### 2.1. Study area, experimental design and plots

The studied area is located on the north-facing slope of Sainte-Baume Mountain, Bouches-du-Rhône, France (Fig. 1). The experimental design includes six plots for each of the two species (*P. halepensis* and *P. sylvestris*) with 108 trees. For *P. sylvestris* six plots were designated from S1 to S6 and for *P. halepensis* from A1 to A6. The average climate is defined as humid Mediterranean with cool winters and warm and dry summers (2 to 5 months of drought). The climatic data set collected at Plan d'Aups (altitude 679 m) is the most representative of the study sites. Over the last 30 years at Plan d'Aups, the mean annual temperature was  $10.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ . The mean annual rainfall was 826 mm but quite irregular (extreme range: 243–1518 mm). Extreme climatic events such as severe frosts (*minimorum* ranged between  $-10$  and  $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$  in January or February), scorching heat (*maximorum* exceeded  $38\text{ }^{\circ}\text{C}$  in July or August) and long droughts (lasting up to 8 months) were recorded during the last century. The climate trends were similar to those evidenced by Lebourgeois et al. (2001) over the last century in France. At the meteorological stations neighbouring the studied plots, minimum temperatures increased by  $0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , maximum temperatures increased by  $1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$  whereas no trends in precipitation were observed (calculated as the difference obtained over the 1900–2000 period derived from linear regression with time, Fig. 2).

Tree plots ranged along the altitudinal transect between 350 and 960 m. As temperature decreases with increasing altitude ( $0.6\text{ }^{\circ}\text{C}$  per 100 m), the difference between the bottom and the top of the mountain is estimated at around  $4.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ . According to a network of temporary meteorological stations installed in the 1970s, the mean annual rainfall ranges from 850 mm at the foot of the mountain to 1150 mm at summit. The upper part of the transect is more windy than the lower part but no wind data were available.



**Figure 1.** Location of Sainte-Baume Mountain, meteorological stations and sampled plots. Plots of *Pinus halepensis* ranged from 350 to 690 m and were designated A1-A6. Plots of *Pinus sylvestris* ranged from 380 to 960 m and were designated S1-S6. Variations in grey indicate the relief.

All plots bear soil derived from a calcareous rock layer. They consist of alteritic material covered or not by a colluvial horizon. For each plot, 16 topo-edaphic variables were recorded. Some are reported in Table I. These variables were used to calculate a topo-edaphic index following the methodology developed by Ripert and Vennetier (2005). This topo-edaphic index whose values span the  $-80$  to  $+80$  interval made it possible to sample homogenous plots with medium characteristics ( $-80 < I < -20$ : poor topo-edaphic quality,  $-20 < I < +30$ : medium topo-edaphic quality,  $I > +30$ : excellent topo-edaphic quality).

## 2.2. Sample preparation, ring series and standardization

For each species, 2–3 groups of 15 trees were sampled along the altitudinal transect. Besides this standard sample depth for dendrochronology studies (Fritts, 1976), 3–4 other intermediate groups of 5 trees for each species were sampled in order to strengthen the transect. In order to reduce bias due to possible change of tree status over time (Cherubini et al., 1998), we selected only dominant trees assuming that the social ranking remained stable over time (Dhôte et al., 2000). According to local forestry records, the forest stands were unmanaged and no thinning or logging was done at least during the last fifty years.

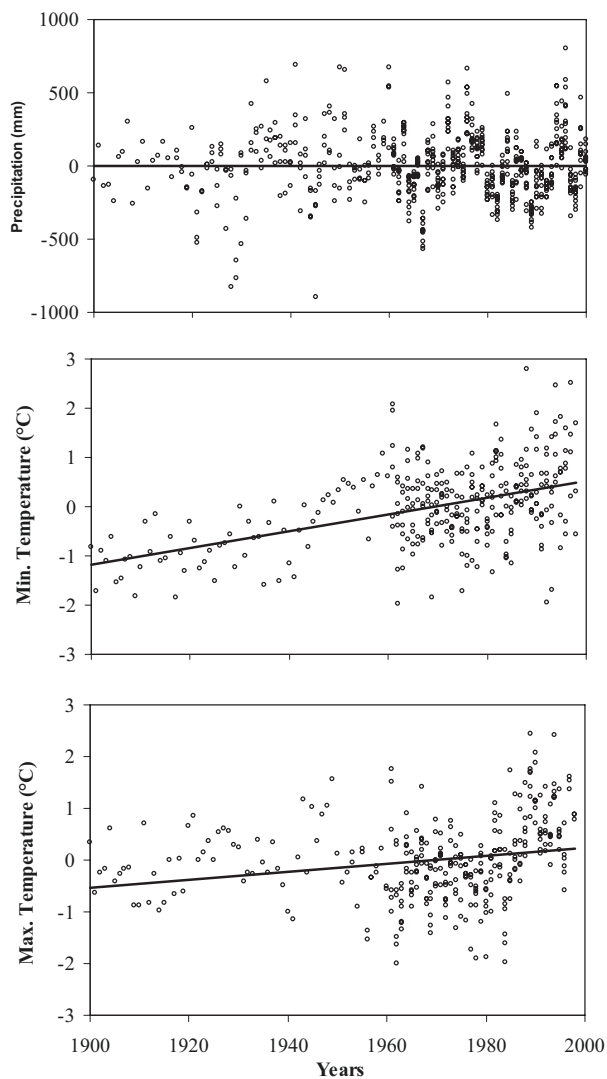
Three cores per tree were collected. Cores were polished using successively finer grits of sand paper then cross-dated by means of skeleton-plot established under a binocular microscope (Stokes and Smiley, 1968). No particular intra-annual density fluctuation, conspicuous enough to disturb skeleton plot process, was noticed (Campelo et al., 2006). Each core was then measured using an Eklund measuring device (precision 1/100 mm). To check cross-dating

and possible errors during the measurement, ring-width plots were visually compared and finally cores from the same tree were averaged to obtain a mean individual chronology for each tree (Fritts, 1976). Visual cross-dating was done between trees and some trees that did not crossdate were discarded.

To study growth trends, ring-width series were transformed into basal area increment ( $\text{mm}^2$ ) series using PPPhalos software (<http://www.imep-cnrs.com/>) developed by Guiot and Goeury (1996). This transformation removes the geometric effect that links ring-width to diameter increment (Rathgeber et al., 1999).

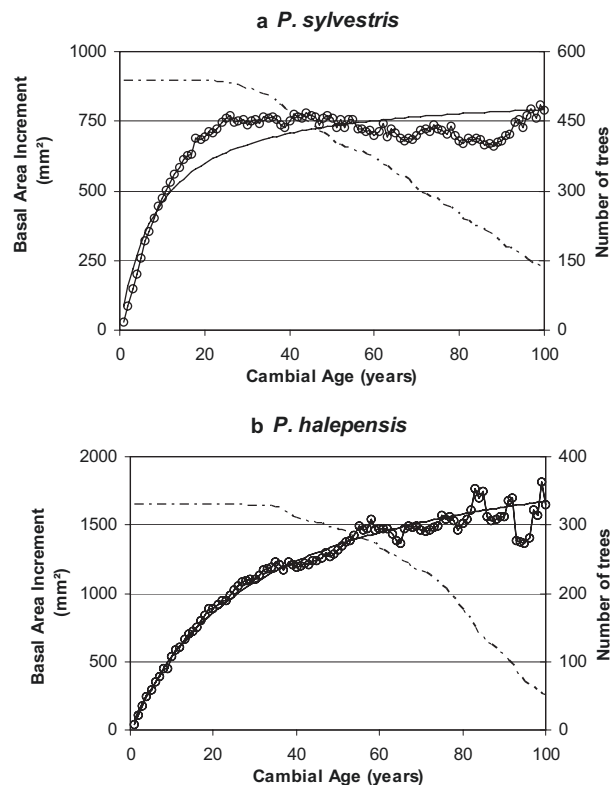
Because growth trends also vary with tree age (i.e. increasing in the juvenile phase, stabilizing in the mature phase and decreasing in the senescent phase), data were also indexed to remove age effect by means of a Regional Curve Standardization (RCS; Esper et al., 2003). The Regional Curve (RC) was built for each species by ranking basal area series according to cambial age on trees from a wide ecological range and a wide range of tree age classes. These basal area series were averaged according to cambial age to build up the RC. RCS assumes that such “age-ranked” time series collectively describe the functional form of the overall, age-related, growth trend typical for the species, in a given region (Esper et al., 2003). Because all the sampled trees were unevenly aged (20 to 140 years), rings of a given cambial age formed in different calendar years under various ecological and meteorological conditions were averaged. The mean basal area for each cambial age can therefore be considered as representative of the biological growth of the species, because effects of various climatic and site conditions were cancelled out by the large sample size (Dhôte et al., 2000; Esper et al., 2003). To build the RCS, data from the French Mediterranean region stored in the tree-ring database of the Mediterranean Institute of Ecology and Paleoecology (<http://www.imep-cnrs.com/>) and data collected in our study were used (i.e.,





**Figure 2.** Climate trends in the studied area during the last decades. Anomalies of minimum temperatures, maximum temperatures and rainfall in the annual data were fitted with linear regressions. Temperature changes were statistically significant at the  $P < 0.001$  level, whereas rainfall changes were not significant. Maximum and minimum temperatures involved the meteorological stations of Marseille, Plan d'Aups, Brignoles, Aubagne, Gémenos, Méounes-les-Montrieux et Roquefort-la-Bédoule and the rainfall involved the meteorological stations of Marseille, Plan d'Aups, Aubagne, Saint-Maximin-la-Sainte-Baume, Brignoles, Barjols, Trets, Cuge-les-Pins, Gémenos, Méounes-les-Montrieux, La Roquebrussane et Roquefort-la-Bédoule.

537 *P. sylvestris* and 330 *P. halepensis* trees). Indexation was done by dividing basal area increment series by the RC which was adjusted by a rectangular hyperbola equation:  $A_{RC} = (G_{max} \times CA)/(t_{0.5} + CA)$  where  $A_{RC}$  is the adjusted RC,  $G_{max}$  is the maximum basal area increment,  $CA$  is the cambial age and  $t_{0.5}$  is the cambial age at  $0.5 G_{max}$ . This function is well known as the Michaelis-Menten equation for which an exact parameter estimation procedure has been proposed



**Figure 3.** Regional Curve Standardization (RCS) for radial growth of (a) *P. sylvestris* and (b) *P. halepensis* in the French Mediterranean region. Solid lines indicate the RCS (basal area increment in  $\text{mm}^2$ ) and small dots indicate sample depth.

by Mackenzie (2005). For each species, the RC and the number of trees used to build the RC are plotted in Figure 3.

After standardisation by applying the RC, at each plot, annual trends were analysed using simple linear regression. The goodness of the fit was tested by classical analyses of variance (Fisher F-test). Slopes were calculated. R software was used for statistical analyses. The regression enabled us to compare growth trends along the altitudinal transect over the last century.

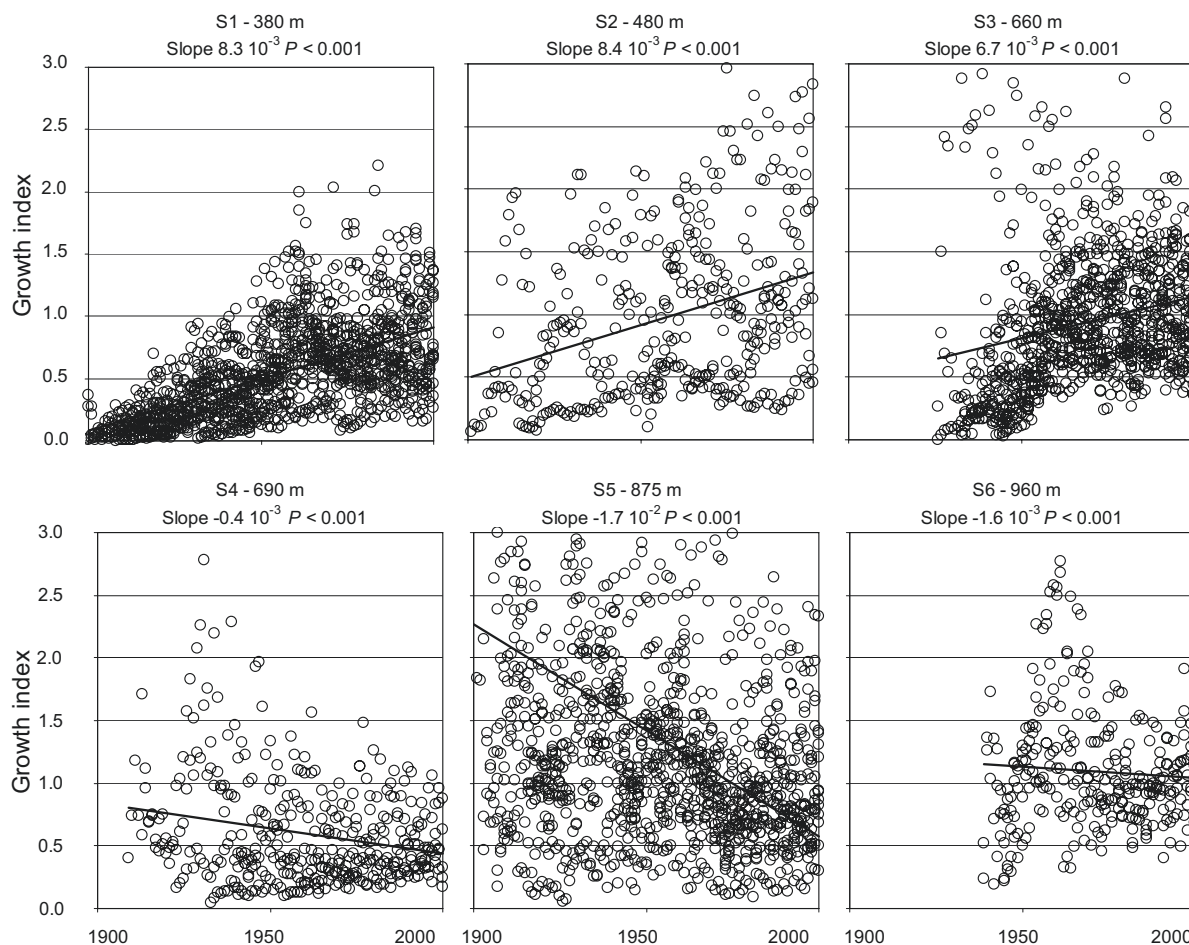
### 3. RESULTS

In the case of *P. sylvestris*, trends in radial growth over time were evidenced in all plots (except plot 6 at 960 m) but these trends were variable and became either negligible or even negative at the highest altitude (F-test,  $P < 0.001$ ; Fig. 4). Slopes varied between  $-1.7 \cdot 10^{-2}$  and  $8.4 \cdot 10^{-3}$ . Two groups of plots were identified: tree growth increase ( $P < 0.001$ ) at plots S1, S2 and S3; tree growth decrease at plots S4 and S5 ( $P < 0.001$ ) whereas no significant trend was evidenced for plot S6 ( $P = 0.26$ ).

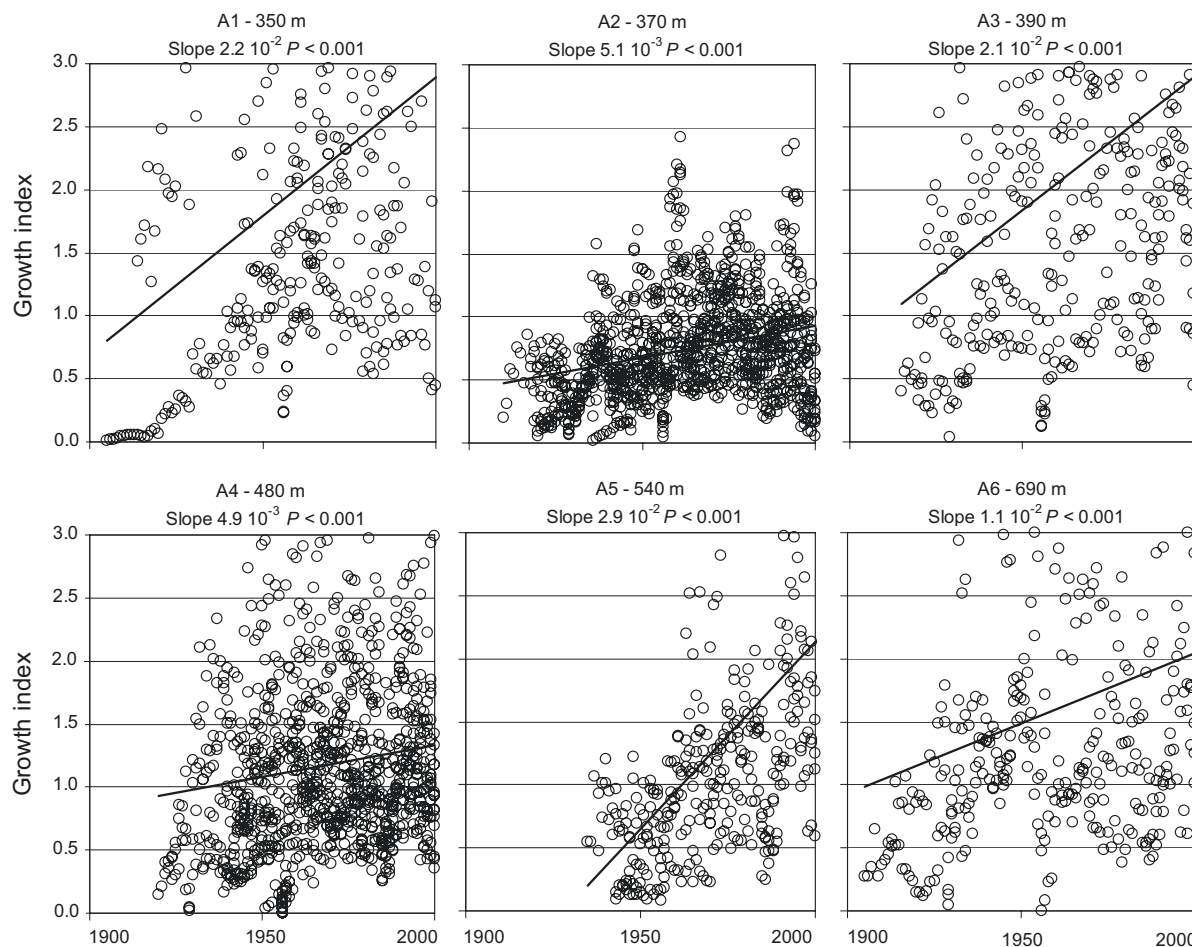
In the case of *P. halepensis*, whatever the plot, tree growth increase significantly ( $P < 0.001$ ; Fig. 5). Slopes varied between  $4.9 \cdot 10^{-3}$  and  $2.9 \cdot 10^{-2}$ . At plots A2 and A4, tree growth increase moderately.

**Table I.** Descriptions of the sites where *P. sylvestris* and *P. halepensis* were sampled along an altitudinal cline in the Sainte-Baume range in Southern France.

Species	Plot name	Altitude (m)	Slopes (°)	Exposition (Gr)	Number of trees	Age (mean ± std error)	Soil depth (cm)	Type	Texture			Water reserve (mm/cm)	Topo-edaphic index
									Sand	Loam	Clay		
<i>P. sylvestris</i>	S1	380	20	0	15	88.1 ± 20.1	> 100	Colluvium	1	1	1	1.70-1.95	24
<i>P. sylvestris</i>	S2	480	28	395	5	82.8 ± 25.2	25-45	Colluvium	0	2	1	1.70-1.95	3
<i>P. sylvestris</i>	S3	660	22	342	14	79.7 ± 20.0	> 100	Colluvium	2	0	1	1.35-1.60	30
<i>P. sylvestris</i>	S4	690	5	305	5	96.2 ± 6.3	> 100	Alterit	0	2	1	1.70-1.95	17
<i>P. sylvestris</i>	S5	875	20	400	13	99.1 ± 19.5	50-75	Alterit	0	1	2	1.70-1.95	-12
<i>P. sylvestris</i>	S6	960	19	20	5	63.2 ± 1.80	75-100	Colluvium	0	1	2	1.70-1.95	12
<i>P. halepensis</i>	A1	350	8	110	5	78 ± 17.8	75-100	Colluvium / lapiaz	0	1	1	1.70-1.95	-15
<i>P. halepensis</i>	A2	370	6	3	15	80.9 ± 13.5	50-75	Alterit	0	2	1	1.70-1.95	6
<i>P. halepensis</i>	A3	390	13	25	5	73.4 ± 19.1	50-75	Colluvium	0	1	2	1.70-1.95	5
<i>P. halepensis</i>	A4	480	10	10	16	66.1 ± 12.3	50-75	Colluvium	0	2	0	1.35-1.60	3
<i>P. halepensis</i>	A5	540	10	30	6	65.2 ± 7.1	75-100	Colluvium	2	0	0	≤ 0.7	-7
<i>P. halepensis</i>	A6	690	5	345	4	85.0 ± 11.7	50-75	Colluvium	0	2	0	1.35-1.60	17



**Figure 4.** Tree ring increment indexes as a function of time for *P. sylvestris* growing in 6 plots located along an altitudinal cline in the Sainte-Baume range, southern France. Slopes of the linear regressions as well as the corresponding probabilities are indicated.



**Figure 5.** Tree ring increment indexes as a function of time for *P. halepensis* growing in 6 plots located along an altitudinal cline in the Sainte-Baume range, southern France. Slopes of the linear regressions as well as the corresponding probabilities are indicated.

#### 4. DISCUSSION

Trends in radial growth have largely been attributed to changes in environment and climate, but could also be due to sampling procedure or to other processes. We examine below possible biases that could have affected our data set.

A possible source of bias involves the sample structure and ecological diversity of the study sites. It is likely that older trees growing in the most unfavourable sites show low growth rates, overestimating radial growth trends. In fact, to build up the RC, different age classes were used from several ecological and bioclimatic conditions that guarantee that each species RC describes a regional age-related growth trend. Moreover, at the Sainte-Baume mountain, we aimed to minimise as far as possible age differences and site differences, all the plots being characterised by a medium topo-edaphic index.

Within each plot, another bias could result from selective tree sampling. In natural stands where competition could play a significant role, a bias could be that dominant trees sampled at the present time may have been non-dominant in the past. This bias is unlikely because the social ranking is strongly conserved in pine stands (Dhôte et al., 2000). Changes in forest

management practices, with stronger and repeated thinning in the young forest stands, could also be responsible for higher radial growth of the dominant trees but this hypothesis cannot apply to our study sites which have not been logged for several decades.

Last, another bias could involve standardisation techniques. Ring-width decreases as tree age increases mainly for geometrical reasons (Bergès et al., 2000) but standardisation was processed by calculating basal area increments. A bias could occur for *P. sylvestris* for which mean growth was slightly underestimated between 10 and 40 years and slightly overestimated between 70 and 100 years. Underestimation may create a positive trend; conversely, overestimation may create a negative trend.

Overall, none of these biases can explain the trends observed.

Some environmental factors such as increasing temperature, increased CO<sub>2</sub> concentration and increased nitrogen deposition or a combination of these factors may play a role in recent changes observed in radial increment.

#### 4.1. Atmospheric CO<sub>2</sub> increase

Many studies attribute positive trends in radial increment to fertilisation by atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment (Graybill and Idso, 1993; Kienast and Luxmoore, 1988; LaMarche et al., 1984; Rathgeber et al., 2000). Experimental studies with enhanced CO<sub>2</sub>-concentration on tree seedlings and saplings report stem growth stimulation in the first years of the experiment followed by stabilised growth in the next years (Dobbertin, 2005; Kilpeläinen et al., 2003). Studies on mature trees, either in field experiments or next to natural CO<sub>2</sub>-springs, suggest either a response to CO<sub>2</sub> in stem growth only in young trees or no response at all (Dobbertin, 2005). By using a biogeochemistry model to simulate forest productivity, Rathgeber et al. (2003) showed synergy between climate effect and CO<sub>2</sub> increase. If one accepts that a fertilising effect of CO<sub>2</sub> might occur, that alone could explain positive trends and balance the negative trends observed on some *P. sylvestris* plots. Given that the fertilising effect of CO<sub>2</sub> has a similar impact on all plots, that would not change the responses observed in the different plots. It may be concluded that species and plots react differently according to altitude whatever CO<sub>2</sub> concentration may be.

#### 4.2. N-deposition

Nitrogen is a limiting factor for forest growth. Airborne nitrogen comes from agricultural fertilizers, vehicle exhaust and sewage treatment plants. Nitrogen deposition has increased in some industrialised and agro-industrial areas by up to 50 times the natural background and the global annual release of human-derived soluble nitrogen already exceeds annual natural nitrogen fixation (Vitousek et al., 1997). Nevertheless this impact is region-specific and it is not reported to be particularly strong in southern Provence or in the Sainte-Baume mountain area (INERIS, 2004). Given that nitrogen deposition might be expected to occur in the same way in all plots, it cannot be responsible for differences observed between plots or between species.

#### 4.3. Climate change

Although fertilising effects of CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition cannot be altogether ruled out, their impact cannot be as consistent as that of climatic factors.

Previous dendroecological studies addressing tree-ring to climate relationships revealed that, at Sainte-Baume mountain, *P. sylvestris* growth exhibits a positive response to precipitation from April to September. Regarding the temperature effects, ring width exhibits a negative response to maximum and mean temperatures particularly in May, June and July (Tessier, 1984; 1986). The relationship with temperature is positive in April and September. These results are consistent with the general pattern of the annual growth of conifers in low latitudes or altitudes which focus the major role of spring and summer water balance in determining radial growth rates (Lebourgeois,

2007). For *P. halepensis*, autumn (November-December) of the previous year and spring (April-May) precipitation plays a key role in ring-width: a positive relationship was found by Serre-Bachet (1982) and Nicault (1999) between these parameters and ring-width. Winter temperatures also positively influence ring-width.

But changes in climatic parameters were recorded and trends were observed over the last decades. In France between 1956 and 1997, seasonal and monthly climate changes were observed and characterized by increases (i) in minimum temperature of about 1.6 °C in summer and about 1.9 °C in winter, (ii) in maximum temperature of about 1.8 °C in summer and about 2.0 °C in winter and (iii) of 1.2 °C for the year. A frequent increase in the number of warm days ( $T_{moy} > 5$  °C) in autumn and winter and a slighter decrease in frosty days ( $T_{min} < 0$  °C) were also recorded. A weak trend in precipitation and a higher frequency of change for rainless days (decreasing in spring and autumn) were observed (Lebourgeois et al., 2001). At the meteorological stations near Sainte-Baume mountain, similar trends were observed. The increase of minimum temperatures is similar to that of an altitudinal shift of 133 m whereas the increase of maximum temperatures is similar to that of an altitudinal shift of 300 m evidencing that climate also changed along the altitudinal transect.

Such changes have influenced both species' radial growth but in different ways. *P. sylvestris* and *P. halepensis* differ in their long-term trends over the last century. The latter always shows positive growth trends while the former shows divergent trends according to altitude.

For *P. sylvestris*, the response pattern is complex and it varies with altitude. In the study sites, where climate change has worsened growth conditions by increasing both summer temperature and drought, to which the species is sensitive, the increased growth observed in trees below 700 m at their bioclimatic limit is unexpected. The recent rise of spring minimum and maximum temperatures may help trees below 700 m to benefit from the water reserve stored during previous autumn and winter. At higher altitude the decreased growth observed may be related to wind acting as an additional desiccating factor, which may increase the effects of drought and solar radiation (Telewski, 1995). At high altitude, our results are consistent with those obtained by Keller et al. (1997, 2000) who predicted a decrease of radial growth of *P. sylvestris* by using a ring-width to climate statistical model and a 2× CO<sub>2</sub> scenario.

For *P. halepensis*, the increase of minimum temperatures in January and February and that of temperatures from March to June helps trees to take advantage of the amount of water stored in the soil during winter. Warmer autumns favour a significant second growth period after summer drought (Picard, 1995). The absence of reaction of *P. halepensis* to water deficit and maximum temperatures during summer drought depends on a strategy in which trees elude unfavourable conditions by stopping growth and closing stomata (Aussenac and Valette, 1982; Serre, 1976). Only positive trends were observed in radial increment at all altitudes. These results are consistent with those obtained by Venetier and Hervé (1999) who evidenced increases in height growth. Rathgeber et al. (2005) found that there was no growth trend for *P. halepensis* but these authors

worked on short ring series (1950–1999 without years 1956–1959) collected from a large geographical area and addressed variables other than ring-width. It seems that for *P. halepensis*, although warming has shifted values of limiting factors, they remain within the range that trees can withstand. The positive growth trend whatever the altitude considered could be attributed to the extension of the growing period.

## 5. CONCLUSION

This study has documented different long-term variations over the last century for two species growing in the same forests in the south-east of France. On the one hand, *P. halepensis* shows a growth increase at any altitude. On the other hand, *P. sylvestris* displayed divergent growth trends depending on altitude. These contrasting trends are all the more remarkable as growth decrease involves plots which were expected to react positively to warming. This study suggests that the extent of tree growth change due to changes in environmental conditions must be interpreted with great caution and from a long term perspective. Although it is not easy to relate long-term variations in tree growth to possible variation of species distribution, it must be reported that a current extension of the range of *P. halepensis* at altitude is noticeable in the Sainte-Baume Mountain area: some isolated pioneer trees (30 years old) are growing up to 1000 m on the south ridge, far above the theoretical limit of around 700–800 m estimated a few decades ago for this species (Quézel and Médail, 2003). Extending such analyses on the Sainte-Baume Mountain to plots under other edaphic conditions and to other massifs in the French Mediterranean area could provide new information regarding the balance between the two pine species at their bioclimatic limit in the context of climate changes.

**Acknowledgements:** This study was funded by the Public Interest Group (GIP) on Forest Ecosystems (Ecofor), the Provence-Alpes-Côte d'Azur Region and Cemagref. The authors are indebted to many private owners who gave us permission to work in their forests. Roland Estève and Raphaël Manlay contributed much to field work. Jean-Louis Edouard facilitated access to the IMEP database that was helpful for establishing the RC for standardisation. Authors are also grateful to Thomas Curt, Bernard Prévosto, Cathy Fernandez and the anonymous reviewers.

## REFERENCES

- Aussenac G. and Valette J.-C., 1982. Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. et de divers pins dans le Mont-Ventoux, Ann. Sci. For. 39, 41–62.
- Badeau V., Dupouey J.L., Becker M., and Picard J.F., 1995. Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L. in northeastern France. A comparison between high and low density stands, Acta Oecol. 16: 571–583.
- Barbéro M. and Quézel P., 1990. La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Bull. Soc. Linn. Prov. 41: 77–88.
- Barbéro M., Loisel R., Quézel P., Richardson D.M., and Romane F., 1998. Pines of the Mediterranean basin. In: Richardson D.M. (Ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 153–170.
- Becker M., 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique et dendrochronologique, Ann. Sci. For. 44: 379–402.
- Becker M., Bert G.D., Bouchon J., Picard J.F., and Ulrich E., 1994. Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du 19<sup>e</sup> siècle, Rev. For. Fr. XLVI-4: 335–341.
- Belingard C. and Tessier L., 1997. Étude dendrochronologique comparée de vieux peuplements de *Larix decidua* Mill. dans les Alpes françaises du sud. Dendrochronologia 11: 69–78.
- Bergès L., Dupouey J.L., and Franc, A., 2000. Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century, Trees- Struct. Funct. 14: 398–408.
- Bert G.D., 1992a. Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Étude phytoécologique et dendrochronologique, Thèse de Doctorat, Université Henri-Poincaré, Nancy, 200 p.
- Bert D., 1992b. Silver fir (*Abies alba* Mill.) shows an increasing long-term trend in the Jura mountains. Lunqua Report 34: 27–29.
- Briffa K.R., 1992. Increasing productivity of natural growth conifers in Europe over the last century, Lunqua Report 34: 64–71.
- Campelo F., Nabais C., Freitas H., and Gutiérrez E., 2006. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. Ann. For. Sci. 64: 229–238.
- Cherubini P., Dobbertin M., and Innes J.L., 1998. Potential sampling bias in long-term forest growth trends reconstructed from tree-rings: a case study from the Italian Alps, For. Ecol. Manage. 109: 103–118.
- Chuine I. and Cour P., 1999. Climatic determinants of budburst seasonality of temperate-zone trees. New Phytol. 143: 339–349.
- Dhôte J.F., Dupouey J.L., and Bergès L., 2000. Modifications à long terme, déjà constatées, de la productivité des forêts françaises, Rev. For. Fr. LII numéro special: 37–48.
- Dobbertin M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. Eur. J. For. Res. 124: 319–333.
- Esper J., Cook E.R., Krusic P.J., Peters K., and Schweingruber F.H., 2003. Tests of the RCS method for preserving low frequency variability in long tree-ring chronologies. Tree-ring Res. 59: 81–98.
- Fritts H.C., 1976. Tree ring and climate, Academic Press, New York, 567 p.
- Graybill D.A. and Idso S.B., 1993. Detecting the aerial fertilization effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in tree-ring chronologies. Glob. Biogeochem. Cycles 7: 81–95.
- Guiot J. and Goery C., 1996. PPPBase, a software for statistical analysis of paleoecological and paleoclimatological data, Dendrochronologia 14: 295–300.
- IPCC, Climate Change 1995a. The Science of Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, 572 p.
- IPCC, Climate Change 1995b. Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change: Scientific-Technical Analyses. Cambridge University Press, Cambridge, 878 p.
- INERIS, 2004. Effet des dépôts atmosphériques de soufre et d'azote sur les sols et les eaux douces en France, Ministère de l'écologie et du Développement Durable, Paris. 116 p.

- Jarvis P.G., 1998. *European Forest and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge, 380 p.
- Jones P.D. and Moberg A., 2003. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2001. *J. Clim.* 16: 206–223.
- Keller T., Guiot J., and Tessier L., 1997. Climatic effect of atmospheric CO<sub>2</sub> doubling on radial tree-growth in southeastern France. *J. Biogeogr.* 24: 857–864.
- Keller T., Edouard J.-L., Guibal F., Guiot J., Tessier L., and Vila B., 2000. Impact d'un scénario climatique de réchauffement global sur la croissance des arbres. *C. R. Biol.* 323, 10: 913–924.
- Kienast F. and Luxmoore R.J., 1988. Tree ring analysis and conifer growth responses to increased atmospheric CO<sub>2</sub> levels. *Oecologia* 76: 487–495.
- Kilpeläinen A., Peltola H., Ryyppö A., Sauvala K., Laitinen K., and Kellomäki S., 2003. Wood properties of Scots pines (*Pinus sylvestris*) grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration. *Tree Physiol.* 23: 889–897.
- LaMarche V.C. Jr., Graybill D.A., Fritts H.C., and Rose M.R., 1984. Increasing atmospheric carbon dioxide: Tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science* 225: 1019–1021.
- Lebourgeois F., 2007. Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Ann. For. Sci.* 64: 333–343.
- Lebourgeois F. and Becker M., 1996. Dendroécologie du pin laricio de Corse dans l'Ouest de la France. Évolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Ann. Sci. For.* 53: 931–946.
- Lebourgeois F., Granier A., and Bréda N., 2001. Une analyse des changements climatiques régionaux en France entre 1956 et 1997. Réflexions en terme de conséquences pour les écosystèmes forestiers. *Ann. For. Sci.* 58: 733–754.
- Luterbacher J., Dietrich D., Xoplaki E., Grosjean M., and Wanner H., 2004. European seasonal and annual temperature variability, trends and extreme since 1500. *Science* 303: 1499–1503.
- Mackenzie A., 2005. *Instant notes maths and stats for biologists (Instant Notes Series)*. Taylor and Francis (Ed.), London, 310 p.
- Menzel A. and Fabian P., 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- 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, Thèse, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 256 p.
- Picard J.F., 1995. Évolution de la croissance radiale du hêtre dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann. Sci. For.* 52: 11–21.
- Quézel P. and Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 571 p.
- Rathgeber C., Guiot J., Roche P., and Tessier L., 1999. Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. *Ann. For. Sci.* 56 : 211–219.
- Rathgeber C., Nicault A., Guiot J., Keller T., Guibal F., and Roche P., 2000. Simulated responses of *Pinus halepensis* forest productivity to climatic change and CO<sub>2</sub> increase using a statistical model. *Glob. Planetary Change* 26: 405–421.
- Rathgeber C., Nicault A., Kaplan J.O., and Guiot J., 2003. Using a biogeochemistry model in simulating forests productivity responses to climatic change and [CO<sub>2</sub>] increase: example of *Pinus halepensis* in Provence (south-east France). *Ecol. Model.* 166: 239–255.
- Rathgeber C., Nicault A., and Guiot J., 2005. Évolution de la croissance radiale du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Provence calcaire (sud-est de la France). *Ecol. Mediterr.* 31: 75–82.
- Ripert C. and Vennetier M., 2005. Évaluer la potentialité forestière d'un site sans observer la flore. Présentation d'une méthode développée en région méditerranéenne calcaire. ONF, RDV techniques N°8: 15–22.
- Serre F., 1976. Les rapports de la croissance et du climat chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). I. Méthodes utilisées. L'activité cambiale et le climat, *Oecol. Plant.* 11, 2: 143–171. II. L'allongement des pousses et des aiguilles et le climat Discussion générale. *Oecol. Plant.* 11: 201–224.
- Serre-Bachet F., 1982. Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de la Gardiole près Riens (Var, France), *Ecologia Mediterranea* VIII, 2: 167–183.
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., and Skovsgaard J.P., 1996. Growth trends in European forests: studies from 12 countries. *European Forest Institute Research Report N°5*, Springer-Verlag, Heidelberg, 372 p.
- Stokes M.A. and Smiley T.L., 1968. *An introduction to tree-ring dating*. Chicago, Univ. Chicago Press, 73 p.
- Telewski F.W., 1995. Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In: Coutts M.P., Grace J. (Eds.), *Wind and trees*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 237–263.
- Tessier L., 1984. Dendroclimatologie et écologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le Sud-Est de la France. Thèse d'Etat, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 275 p.
- Tessier L., 1986. Approche dendroclimatologique de l'écologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. Dans le Sud-Est de la France. *Acta Oecol.* 7: 339–355.
- Vennetier M. and Hervé J.C., 1999. Short and long term evolution of *Pinus halepensis* (Mill.) height growth in Provence, and its consequences for timber production. In: Timo Karjalainen T., Spiecker H., Laroussine O. (Eds.), *Tree growth acceleration in Europe*, Nancy, pp. 263–265.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., and Mellilo J.M., 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494–499
- Walther G.R., 2003. Plants in a warmer world. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6: 169–185.
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., and Bairlein F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Woodward F.I., 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 90 p.