



HAL
open science

La vulnérabilité du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) à la sécheresse en milieu méditerranéen selon les propriétés hydriques du sol

Marie Nourtier

► **To cite this version:**

Marie Nourtier. La vulnérabilité du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) à la sécheresse en milieu méditerranéen selon les propriétés hydriques du sol. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2011. Français. NNT : 2012AVIG0646 . tel-00927093

HAL Id: tel-00927093

<https://theses.hal.science/tel-00927093>

Submitted on 10 Jan 2014

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.

UNIVERSITE d'AVIGNON ET DES PAYS DE VAUCLUSE

N° attribué par la bibliothèque

**La vulnérabilité du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) à la
sécheresse en milieu méditerranéen selon les
propriétés hydriques du sol**

THESE par

Marie Nourtier

Pour obtenir le grade de :

Docteur de l'université d'Avignon et des pays de Vaucluse

Spécialité : Sciences agronomiques

Préparée à :

Unité **EMMAH** (UMR1114 – INRA/UAPV) et Ecole doctorale **SIBAGHE**

Soutenue publiquement le 2 décembre 2011 devant le jury composé de :

Directeur de thèse	Dr. André Chanzy	INRA Avignon
Rapporteurs	Dr. Eric Dufrêne	CNRS
	Dr. Jean-Pierre Lagouarde	INRA Bordeaux
Examineurs	Dr. Nathalie Bréda	INRA Nancy
	Dr. Thierry Dutoit	UAPV
	Myriam Legay	ONF
	Dr. Jordi Martinez-Vilalta	University of Barcelona

Remerciements

Au cours de ces trois années passées à Avignon, j'ai été très entourée, tant sur le plan professionnel que personnel et je tiens à remercier ici toutes les personnes qui ont été présentes et ont permis la réalisation de ce travail.

Tout d'abord, je souhaite remercier André qui a dirigé cette thèse pour la confiance qu'il m'a accordée dans la réalisation de ce travail. Il a toujours été très disponible pour m'épauler dans l'analyse et la transmission de mes résultats et a su préserver ma motivation malgré les aléas toujours présents dans la réalisation d'une thèse. Je me suis efforcée de prendre en exemple son perfectionnisme, mais également son pragmatisme, et sa rigueur scientifique. Je le remercie pour sa disponibilité, ses conseils toujours pertinents et pour la part très importante qu'il a eu dans cette initiation au travail de recherche.

L'ensemble du travail de terrain et de mise en place de l'expérimentation n'aurait pu se faire sans aide technique. Particulièrement, un très grand merci à Bernard qui m'a accompagné sur le Ventoux de très nombreuses fois et par tous les temps et, sans qui les changements de batteries et l'acquisition des données n'auraient pas été possible. Merci également à Jean-François, Olivier et Gilbert, grâce à qui j'ai pu construire certains capteurs et réaliser les câblages, pour leur patience et la bonne humeur qui règne toujours dans leur laboratoire. Mais aussi à Arnaud et à l'équipe des forêts : Nico, Florence et William pour leur précieuse aide sur le terrain et leur très agréable compagnie.

Ce travail a bénéficié des conseils et discussions de nombreux scientifiques qui ont su me guider et répondre à mes questionnements à tout moment et lors des comités de thèse. Ainsi, merci à André Granier, Hendrik Davi, Frederik Baret, Frederik Jacob, Marie Weiss, Myriam Legay, Roland Huc, Serge Rambal. Je souhaite spécialement remercier Hendrik et Max qui ont joué un rôle très important pour tout le travail accompli ensemble, pour leurs conseils, pour le temps qu'ils m'ont accordé et leur soutien mais aussi pour tous les très bons moments passés ensemble. Je tiens également à remercier l'ensemble des membres de l'unité EMMAH qui m'ont, dès que j'en avais besoin, toujours fourni l'aide nécessaire et pour l'ambiance sympathique qu'ils savent créer avec la complicité des membres d'Agroclim. Merci aussi à toutes les personnes avec qui j'ai successivement partagé mon bureau : Jerem, Luis, Nico, Alexis, Rémi, pour avoir égayé les journées de travail et supporté l'étalement de mes affaires...

Une pensée spéciale pour tous les amis qui m'ont soutenue et grâce à qui j'ai passé (et ça continue) de très bons moments durant ces trois années. Un grand merci à mes colloques : Max, Julie, Julie, Mathieu et Mathieu, à qui s'est mêlée Carole pendant un moment, pour la vie très agréable que nous partageons et le soutien à tout moment, particulièrement pour la fin de la thèse. Mais merci également à Céline, Myriam, Servane, Jerem, Hendrik, Nico, Maïté, Julien, François, Rémi, Nathalie, Valentina... Ils ne sont pas à Avignon, mais leur soutien et leur amitié sont tout aussi précieux ; merci aux lillois : Emily, Charly, Yenyen, Renaud et aux « toulousains » : Claire, Claire, Flo, Val, Cécile, Mél, Pierre, Anne, Marc... pour ne citer qu'eux. Je dois

également à un grand merci à mon frère, à mes parents et grands parents pour leur appui dans mes choix et leur présence à tout moment. Le mot de la fin sera pour Bat que je souhaite remercier pour tous les bons moments passés ensemble, pour m'avoir toujours soutenue et pour avoir supporté mes « coups de bourre » et leurs conséquences...

Avant propos

Cette thèse s'est déroulée au sein de l'unité EMMAH (Environnement Méditerranéen et Modélisation des AgroHydrosystèmes) de l'INRA d'Avignon entre 2008 et 2011. Elle a été encadrée par André Chanzy. Elle faisait part du projet DRYADE ayant pour objet la vulnérabilité de différentes essences forestières à la sécheresse. Son financement a été assuré par une bourse provenant pour moitié du projet DRYADE et pour l'autre moitié de l'ONF (Office National des Forêts).

"L'arbre n'est point semence, puis tige, puis tronc flexible, puis bois mort. Il ne faut point les diviser pour le connaître. L'arbre c'est cette puissance qui lentement épouse le ciel."

Antoine de Saint-Exupéry, Citadelle

Table des matières

Introduction	5
Chapitre 1. Le fonctionnement hydrique des arbres et l'influence de la sécheresse	9
1.1. Avant propos	10
1.2. Processus déterminant : la transpiration	10
1.3. Quels processus sont impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse ?	13
1.3.1. Perte de conductivité du xylème par cavitation	14
1.3.2. Variabilité de la régulation stomatique et mortalité due à la sécheresse	16
1.3.3. Conséquences de la sécheresse sur le fonctionnement des arbres	18
1.4. Ajustements possibles au manque d'eau	19
1.5. Approche par modélisation du bilan hydrique	20
1.5.1. Intérêt de la modélisation	20
1.5.2. Mécanismes impliqués dans la simulation du bilan hydrique	22
1.5.3. Mécanismes impliqués dans la régulation de la transpiration	23
1.5.4. Le bilan de carbone d'un arbre	24
1.6. La détection du stress hydrique	24
1.6.1. Le bilan d'énergie	25
1.6.2. La résistance aérodynamique	26
1.6.3. La mesure de la température de surface	29
1.6.4. Application aux couverts forestiers	30
1.7. La détection de l'état sanitaire du couvert	31
1.7.1. Utilisation d'indices dans le domaine visible	32
1.7.2. Les corrections nécessaires	33
1.7.3. La détection de défoliation en forêt	34
1.8. Le Sapin pectiné et son fonctionnement	34
1.9. Démarche adoptée dans l'étude	37
Chapitre 2. Les sites étudiés et le dispositif de mesure	41
2.1. Les sites d'études	42
2.1.1. Le Mont Ventoux : montagne méditerranéenne	42
2.1.2. La forêt domaniale de l'Issole	45
2.2. Les placettes et sites de mesure	46
2.2.1. Le choix des placettes	46
2.2.2. Le transect en courbe de niveau	47
2.3. Le dispositif expérimental	48
2.3.1. Caractérisation du type de sol des placettes	48
2.3.2. Caractérisation du fonctionnement hydrique des arbres et du sol	52
2.3.3. Une méthode de correction de la mesure de flux de sève	55
2.3.4. La mesure Ts à l'échelle de l'arbre et des conditions météorologiques	67
2.3.5. Synthèse des mesures réalisées	70
2.4. La mesure de Ts à l'échelle du versant	71
2.5. Caractérisation de l'ajustement au milieu et du développement des arbres	72
Chapitre 3. La régulation de la transpiration et l'ajustement aux conditions hydriques : mesures et résultats d'expérimentation	75
3.1. Introduction	76

3.2. La vulnérabilité à l'embolie des branches et des racines	78
3.3. La régulation de la transpiration et le stress hydrique selon les types de sol	80
3.3.1. Introduction	80
3.3.2. Article	80
3.3.3. Conclusions de l'article	109
3.4. Les surfaces d'aubier et foliaire	110
3.4.1. Un ajustement de ces surfaces ?	110
3.4.2. Évolution temporelle du déficit foliaire	112
3.5. Les taux de croissance selon les types de sol	113
3.6. Un effet de la compétition ?	115
3.7. Synthèse	116
Chapitre 4. Approche par modélisation : influence du développement des arbres soumis à la sécheresse sur leurs bilans hydrique et carboné	119
4.1. Introduction	120
4.2. Caractéristiques de CASTANEA	122
4.2.1. Les échanges d'eau et de carbone avec l'atmosphère	123
4.2.2. L'allocation du carbone	125
4.2.3. Le bilan hydrique du sol	125
4.2.4. Initialisation de la biomasse racinaire	126
4.3. Modification de la simulation du bilan hydrique	127
4.3.1. Introduction	127
4.3.2. Effet de la dynamique des racines fines sur la modélisation des bilans hydrique et carboné	127
4.3.3. Conclusions de l'article	168
4.3.4. La variabilité de $g_{1\max}$	169
4.3.5. Effet de la biomasse racinaire initiale	170
4.4. Synthèse	171
Chapitre 5. Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier	175
5.1. Introduction	176
5.2. La détection de l'état sanitaire du couvert	178
5.2.1. Introduction	178
5.2.2. Matériel et méthodes	179
5.2.3. Résultats	185
5.2.4. Discussion et conclusion	190
5.3. La détection de la variation spatiale et temporelle du stress hydrique à l'aide de l'infrarouge thermique	192
5.3.1. Introduction	192
5.3.2. Le suivi de l'intensité du stress hydrique par la température de surface	193
5.3.3. Conclusion de l'article	218
5.3.4. Suivi journalier de la température de surface	219
5.4. Synthèse	219
Chapitre 6. Conclusion	221
6.1. Synthèse	222
6.2. Perspective de recherche	226
6.3. Contribution pour la gestion forestière	228
Bibliographie	230

Introduction

Des dépérissements forestiers et des taux de mortalité d'arbres anormalement élevés, causés par des facteurs biotiques (insectes défoliateurs ou sous-corticaux, champignons) et/ou abiotiques (tempête, inondation, incendie, sécheresse ou pollution atmosphérique), sont régulièrement observés. Si des sécheresses exceptionnelles ont entraîné l'augmentation de la mortalité en forêt par le passé (Becker et al., 1989; Bert, 1993; Thomas et al., 2002), le nombre d'observations de phénomènes de mortalité dans les peuplements forestiers à l'échelle mondiale en lien avec cet aléa climatique et l'augmentation des températures semble s'être accru lors de cette dernière décennie (VanMantgem et al., 2009; Allen et al., 2010).

Dans le contexte actuel du changement climatique, se pose la question de la réponse des essences forestières à une augmentation de la température et de la fréquence, de l'intensité et de la durée des sécheresses associées à un accroissement de la concentration en CO₂ atmosphériques (Reichstein et al., 2002; Davi et al., 2006; Macias et al., 2006; Lebourgeois et al., 2010; Ryan, 2011). En effet, si le lien entre la sécheresse et la mortalité semble avéré, les processus impliqués dans cette mortalité sont encore mal connus (McDowell and Sevanto, 2010; Sala et al., 2010). Une augmentation du carbone atmosphérique favoriserait la croissance des arbres pendant quelques années qui, par la suite, pourrait se stabiliser ou diminuer à cause de la limitation de l'apport en azote (Saxe et al., 1998; Norby et al., 2010). En revanche, la sécheresse limiterait la croissance et provoquerait la mort des arbres dans les cas extrêmes. Les effets négatifs des sécheresses sont particulièrement importants sur les peuplements situés au niveau des limites climatiques les plus sèches de l'aire de répartition de l'espèce concernée, comme en témoigne la plus grande sensibilité au climat de la croissance radiale de ces populations (Peñuelas et al., 2001; Macias et al., 2006). Ces peuplements forestiers constituent alors un modèle pertinent pour mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la vulnérabilité des arbres vis-à-vis de la sécheresse.

Le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) subit actuellement des dépérissements et des mortalités importantes en limite sud de son aire de répartition (Certini et al., 2000; Camarero et al., 2011; Ficko et al., 2011; Marechal and Ladier, 2011), sous un climat méditerranéen caractérisé par de fréquentes sécheresses estivales dont l'augmentation en fréquence, durée et intensité est attendue (Somot et al., 2008). Ces dernières, associées à d'autres facteurs tels que des infections par des champignons (Certini et al., 2000), la gestion forestière passée et la compétition résultante (Becker et al., 1989; Bert, 1993; Camarero et al., 2011), les propriétés

du sol (Bert, 1993; Thomas et al., 2002) ou la pollution atmosphérique (Bert, 1993), sont souvent évoquées comme cause de ces dépérissements et mortalités. Les atteintes actuelles subies par le Sapin pectiné en Provence sont principalement localisées dans les zones les plus sèches : à faible altitude, pour une topographie convexe et sur les versants sud (Marechal and Ladier, 2011). Les taux de mortalité peuvent dépasser 50 % pour certains peuplements et le facteur déclenchant qu'est la sécheresse semble bien identifié (Ladier, 2009). Cependant, sur certains sites, les phénomènes de mortalité sont répartis en mosaïque à l'échelle de la station forestière et semblent alors liés aux importantes variations des propriétés du sol de ces milieux.

Par la variabilité de ses capacités de rétention de l'eau, le sol influe sur la quantité d'eau disponible pour les arbres et donc sur l'intensité des sécheresses édaphiques. La fréquence, l'intensité et la durée de ces dernières influencent directement le fonctionnement hydrique de l'arbre à court terme par la régulation des échanges gazeux avec l'atmosphère et par la disponibilité des ressources hydriques et carbonées qui en résulte (McDowell, 2011). Les sécheresses influencent également le fonctionnement des arbres à long terme en entraînant différentes réponses plastiques à ces contraintes (Bréda et al., 2006). Ainsi, les arbres ont la capacité de s'acclimater à cette disponibilité de la ressource par la modification de leur demande en eau et de leur capacité de prélèvement de cette dernière via l'exploration du sol par les racines (Rambal, 1984; Canadell et al., 1996; Doussan et al., 2003; Otieno et al., 2006; Nadezhdina et al., 2007). En effet, un volume élevé de sol exploré et un accès à certaines ressources hydriques en profondeur peuvent permettre de limiter la durée et l'intensité des sécheresses subies par les arbres (Sperry et al., 1998; Certini et al., 2000; Martinez-Vilalta et al., 2002a; Bréda et al., 2006; West et al., 2008).

La variabilité des propriétés hydriques du sol peut alors entraîner certains ajustements des arbres faisant intervenir des processus à différents niveaux d'organisation et à différentes échelles temporelles. Les niveaux de vulnérabilité à la sécheresse peuvent donc différer selon les conditions pédo-climatiques sous lesquelles les arbres se sont développés et alors montrer une forte variabilité spatiale. Un moyen d'accéder à cette variabilité spatiale permettrait de localiser les zones où la probabilité de mortalité des arbres est plus élevée. Afin de pouvoir appréhender la vulnérabilité à la sécheresse à large échelle, une caractérisation de sa variabilité spatiale par télédétection serait un atout majeur pour l'étude du milieu forestier.

Le dépérissement et la mortalité des arbres influencent directement la dynamique forestière, mais ont également d'autres impacts sur le milieu naturel, tels que l'accroissement du risque d'incendie et d'érosion des sols (Allen, 2007). A court terme, l'impact économique ne semble

pas négligeable, dans la mesure où la valeur marchande du bois diminue (Marechal and Ladier, 2011). Le risque à long terme est la perte du couvert forestier et des les fonctions qui lui sont associées : services écologiques tels que la constitution d'un habitat primordial pour la biodiversité, régulation des cycles de l'eau et du carbone (Breshears and Allen, 2002; Newman et al., 2006), services économiques liés à l'exploitation du bois (Marechal and Ladier, 2011) et services sociaux relatifs au rôle d'espace récréatif que jouent les massifs forestiers (Marechal and Ladier, 2011).

Étant donné les durées de vie des arbres et la lenteur des dynamiques impliquées dans la constitution d'un couvert forestier, les décisions en termes de gestion forestière doivent être prises dans une logique d'anticipation de plusieurs dizaines d'années. Ainsi, mieux comprendre la vulnérabilité des forêts à la sécheresse et sa variabilité spatiale est une question fondamentale pour la gestion forestière. L'objectif de cette étude est ainsi de pouvoir localiser les secteurs les plus vulnérables pour pouvoir y adapter la gestion.

Les questions posées sont alors :

- **Quels processus sont impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse du Sapin pectiné ?**
- **Comment peut-on expliquer les différences de vulnérabilité au sein de la forêt étudiée en fonction des conditions du milieu et particulièrement des propriétés du sol ?**
- **Est-il possible de détecter le stress hydrique du Sapin pectiné ? Peut-on en localiser les variations spatiales par télédétection ?**

L'observation de dépérissements importants et de taux de mortalité élevés subis par le Sapin pectiné au niveau de sa limite sud d'aire de répartition a justifié le choix de cette espèce comme sujet. Il a été principalement étudié sur le Mont Ventoux où les taux de mortalité observés semblent être liés aux propriétés variables du sol en termes de réserve en eau utilisable. Pour aborder ces questions, différentes approches ont été adoptées pour étudier les divers impacts d'une sécheresse sur le Sapin pectiné. Cette étude se base sur des mesures réalisées en forêt afin de mieux identifier les processus qui lient les phénomènes de sécheresse et de mortalité des arbres et leur variabilité spatiale, notamment par la compréhension du rôle des propriétés du sol sur cette variabilité. Une approche par modélisation est également utilisée pour compléter la compréhension de ces mécanismes. La télédétection est aussi

utilisée afin d'évaluer son potentiel pour l'élaboration d'une cartographie de la vulnérabilité des peuplements à la sécheresse à l'échelle de la station forestière.

Chapitre 1

Le fonctionnement hydrique des arbres et l'influence de la sécheresse

1.1. Avant propos

Un des objectifs de cette étude étant d'identifier les principaux processus impliqués dans le phénomène de mortalité des sapins due à la sécheresse, ce premier chapitre vise à exposer les connaissances et questionnement sur le fonctionnement hydrique des arbres et leur vulnérabilité à la sécheresse ainsi qu'à définir les principaux concepts utilisés. Certains éléments du fonctionnement hydrique n'étant pas accessibles à la mesure dans notre cas d'étude, ou intervenant sur de longues échelles de temps, ils seront appréhendés par modélisation. Les principaux mécanismes permettant de modéliser ces processus sont alors également énoncés.

Par ailleurs, un autre objectif étant de cartographier la variabilité de la vulnérabilité au sein du peuplement forestier, une spatialisation de certains de ces processus représentatifs du fonctionnement hydrique des arbres est nécessaire. Les outils utilisés à cette fin sont alors présentés.

1.2. Processus déterminant : la transpiration

L'eau est nécessaire à toute plante terrestre pour maintenir l'ensemble de ces cellules actives hydratées. Elle constitue 80 à 90 % du poids des plantes herbacées, environ 50 % de celui des arbres et arbustes, et agit en tant que solvant et réactif, et pour le maintien de la turgescence des cellules (Kramer and Boyer, 1995). Dans la majorité des cas, ce besoin en eau est assuré par le prélèvement de l'eau du sol puis par son transport (dans les tissus conducteurs formant le xylème) jusqu'aux feuilles et par sa répartition dans les cellules. Ceci permet l'apport en éléments minéraux prélevés dans le sol et l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles régule le bilan d'énergie et la température du feuillage. Au niveau des feuilles, se situent des stomates permettant le flux d'eau depuis les tissus de la feuille vers l'atmosphère définissant la transpiration.

La force créée par la perte d'eau au niveau des cellules du mésophyle des feuilles est le moteur du transport ascendant de la sève depuis le sol jusqu'aux feuilles. En effet, l'eau s'évapore à travers la paroi de ces cellules ce qui crée une tension (différence de potentiels hydriques) le long de la colonne de tissus conducteurs qui permet le prélèvement de l'eau par les racines. Cette théorie (Cohesion-Tension theory) a été proposée par Dixon and Joly (1894). La transpiration peut alors être estimée par la différence des potentiels hydriques (capacité d'un

compartiment à retenir l'eau) du sol (ψ_s en MPa) et des feuilles (ψ_l en MPa), en fonction de la conductivité totale (K en $\text{mmol s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-1}$) au transport de l'eau comprenant celle des tissus conducteurs et celle du sol.

$$T = -K \cdot (\psi_l - \psi_s) \quad \text{Équation 1.1}$$

Certaines mesures de tension réalisées dans les vaisseaux du xylème se sont révélées être inférieures à celles calculées selon la Cohesion-Tension theory, ce qui sous-entend que certains mécanismes secondaires, comme une pression appliquée au niveau du xylème par exemple, pourraient être impliqués dans l'élévation de la sève vers les feuilles (Meinzer et al., 2001). D'autres expérimentations doivent ainsi être réalisées pour compléter les connaissances dans ce domaine (Meinzer et al., 2001). Par ailleurs, les feuilles sont recouvertes d'une couche appelée cuticule qui est imperméable à l'eau si elle est sèche en période de stress hydrique mais qui peut laisser passer l'eau lorsqu'elle est humide (Kramer and Boyer, 1995). Elle possède alors sa propre résistance au transfert de l'eau vers l'atmosphère mais bien supérieure à celle au niveau des stomates (Kramer and Boyer, 1995). Outre l'évaporation des molécules d'eau régissant la transpiration, l'ouverture stomatique permet l'absorption, par diffusion dans la chambre sous stomatique, du CO_2 qui sera transmis aux cellules photosynthétiques de la plante. La résistance à la diffusion du CO_2 est plus élevée que celle de l'eau à cause de la taille des molécules (Kramer and Boyer, 1995). Le rapport entre la quantité d'eau transpirée et la quantité de carbone assimilée détermine l'efficacité de l'utilisation de l'eau.

L'ouverture des stomates dépend de la demande climatique et de la disponibilité en eau du sol. La demande climatique est principalement caractérisée par l'humidité de l'air et par la quantité de lumière reçue par la feuille. Le déficit de saturation en vapeur d'eau de l'atmosphère (vapor pressure deficit ; VPD en MPa) correspond à la différence entre la pression de la vapeur d'eau à saturation de l'air qui ne dépend que de sa température, et celle de l'air qui prend en compte à la fois la température et la concentration en molécules de vapeur d'eau. Le VPD caractérise le pouvoir évaporant de l'air. L'augmentation du VPD entraîne une augmentation de la transpiration jusqu'à un certain seuil au-delà duquel les stomates se ferment. On parle alors de sécheresse atmosphérique. De même, lorsque le sol s'assèche, la tension au niveau des feuilles nécessaire au prélèvement de l'eau augmente. Selon les espèces, cela entraîne une diminution de la transpiration (fermeture des stomates) et

le potentiel foliaire est maintenu à un niveau élevé, ou un abaissement du potentiel foliaire pour maintenir la transpiration (les stomates sont maintenus ouverts). L'élément de régulation de ces pertes d'eau est donc la fermeture stomatique plus ou moins forte à partir d'un certain seuil de potentiel hydrique. Variable selon les espèces, il existe un seuil critique du potentiel hydrique foliaire en-dessous duquel les stomates se ferment complètement (Sperry et al., 1998; Fischer et al., 2006). Le potentiel foliaire est maintenu au-dessus de ce niveau pour maintenir les échanges gazeux en limitant la perte de conductivité dans le continuum sol-plante (Tyree and Sperry, 1988). Le phénomène de fermeture des stomates, suite à un assèchement du sol, serait déclenché par un signal hormonal provenant des racines qui, en cas de déficit hydrique, produisent de l'acide abscissique (ABA) qui est transmis aux cellules stomatiques par la sève brute (Tardieu and Davies, 1992; Whitehead, 1998).

Avec ses conséquences physiologiques sur l'ouverture des stomates, la sécheresse édaphique ou atmosphérique induit une diminution de la transpiration et donc de la photosynthèse. De plus, malgré cette réduction de photosynthèse, la respiration des cellules persiste, induisant un rejet de CO₂ dans l'atmosphère (Granier et al., 2007). La sécheresse a alors des conséquences au niveau des bilans hydrique et carboné de la végétation entraînant des modifications du fonctionnement général des plantes (synthèse des composants de défense contre les pathogènes, croissance de ses différentes composantes, ...). Ainsi, la sécheresse est un facteur déterminant du fonctionnement des plantes. Cependant, une augmentation de la fréquence et de l'intensité de cet aléa climatique peut les rendre vulnérables et entraîner une surmortalité d'une partie de la végétation. Par ailleurs, le couvert végétal est impliqué dans les cycles globaux de l'eau et du carbone et le rôle de puits de carbone, que joue généralement la forêt, peut être compromis sous l'effet de la sécheresse. Étant donnée la surface terrestre touchée par le phénomène de sécheresse: 42 à 52 % (Schultz, 1995; Newman et al., 2006), il est important de mieux comprendre les conséquences physiologiques et les processus impliqués dans la vulnérabilité de la végétation. L'écosystème méditerranéen, étant régulièrement soumis à des sécheresses estivales, constitue un bon exemple pour ce type d'étude.

Encadré 1 : La sécheresse, définition.

La sécheresse est un phénomène météorologique caractérisé par un déficit hydrique prolongé dû à une période sans précipitations (Palmer, 1964). Elle peut être définie en termes de durée, amplitude (déficit moyen) et sévérité (déficit hydrique cumulé) (Dracup et al., 1980). Le déficit hydrique peut être caractérisé par la différence cumulée entre les précipitations et l'évapotranspiration qui est déterminée par les conditions atmosphériques. La sécheresse édaphique désigne un assèchement du sol et donc une plus faible disponibilité de l'eau pour les plantes. Cette dernière est alors dépendante des conditions météorologiques et des capacités de rétention du sol considéré et de la quantité d'eau prélevée par les plantes. La sécheresse atmosphérique détermine la demande climatique en évaporation de l'atmosphère et est caractérisée par le VPD.

Le stress hydrique est la réponse physiologique de la végétation à une sécheresse. Dans cette étude, il sera défini comme une diminution de la transpiration par rapport à la transpiration potentielle qui représente celle d'un couvert alimenté de manière satisfaisant en eau et sous les mêmes conditions météorologiques (Boulet et al., 2007). Cette transpiration potentielle dépend de la régulation stomatique. Le stress hydrique intervient alors à partir d'un certain seuil de déficit hydrique du sol. L'effet du VPD sur cette régulation peut être ou non pris en compte pour le calcul de la transpiration potentielle si la sécheresse atmosphérique est étudiée ou non.

1.3. Quels processus sont impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse ?

La vulnérabilité d'un écosystème à une perturbation ou à un stress dépend de sa résistance à ces derniers et de sa résilience, c'est-à-dire sa capacité à retrouver son état initial par la suite (Turner et al., 2003; Füssel, 2007). Manion (1981) répartit les facteurs influençant la santé des arbres en trois catégories : facteurs prédisposant, déclenchant et aggravant. La mort d'un arbre constitue souvent un point d'un processus continu (Franklin et al., 1987). En région méditerranéenne, le stress hydrique est une contrainte régulière, mais d'intensité, de fréquence et de durée variables, affaiblissant les peuplements forestiers les plus vulnérables. Les capacités de rétention en eau du sol font du site sur lequel les arbres se développent un facteur prédisposant, tout comme la demande climatique ou le degré de compétition pour la ressource hydrique dans le cas de la vulnérabilité à la sécheresse (Bert, 1993; Thomas et al., 2002, Becker et al., 1989). Cette dernière constitue en général le facteur déclenchant entraînant la mort de l'arbre et différents processus exposés ci-après peuvent expliquer l'affaiblissement de

l'arbre par le stress hydrique. Les agents biotiques, dont la démographie peut être augmentée par la sécheresse dans certains cas, amplifient les effets du stress hydrique sur les arbres affaiblis et peuvent tenir lieu de facteur aggravant (McDowell et al., 2008). Dans certains cas, notamment en l'absence de facteurs biotiques, la sécheresse peut entraîner une perte de vitalité de l'arbre, sans forcément se solder par sa mort (Cailleret, 2011).

Encadré 2 : La vulnérabilité

La vulnérabilité est la capacité à être blessé c'est-à-dire le degré potentiel auquel un système peut être négativement affecté suite à l'exposition à un aléa, qui peut être une perturbation ou un stress (Turner et al., 2003). Elle dépend de l'intensité et de la fréquence de cet aléa mais également de la résistance et de la capacité d'adaptation du système considéré (Turner et al., 2003).

La vulnérabilité est un terme utilisé de différentes manières selon les communautés. Füssel (2007) propose un cadre conceptuel pour la définir. Elle concerne un **système** et un **attribut de ce système** soumis à un **aléa** potentiellement préjudiciable spécifié selon une **référence temporelle**. Ainsi, dans notre cas, est étudiée la vulnérabilité de la santé du sapin pectiné à la sécheresse qui le menace de dépérissement ou de mort. La référence temporelle est l'échelle de l'année et concerne les années passées (dernière décennie) et à venir.

1.3.1. Perte de conductivité du xylème par cavitation

Lors d'un stress hydrique, il existe un risque de cavitation c'est-à-dire une interruption de la colonne d'eau entre les racines et les feuilles par la formation d'une bulle d'air dans les tissus conducteurs. Actuellement, l'hypothèse la plus acceptée pour expliquer l'embolie est celle développée par Zimmermann (1983) qui invoque la formation de bulles d'air au niveau des ponctuations réparties à l'intérieur des vaisseaux ou de trous formés dans les parois. Cet air serait aspiré et emplirait le conduit à cause de la forte tension appliquée pour la montée de la sève en période de sécheresse. La cavitation peut également survenir l'hiver lorsque la sève gèle et dégèle (Zimmermann, 1983; Meinzer et al., 2001). Chez les conifères, l'anatomie des trachéides composant le xylème permet d'arrêter la propagation de l'embolie dans les vaisseaux, la bulle d'air restant bloquée au niveau des séparations entre trachéides (Cochard, 2006). Cependant, si l'embolie est réversible chez les angiospermes (Holbrook and Zwieniecki, 1999), elle semble irréversible chez les conifères (Brodribb et al., 2010). Elle peut tout de même être compensée par la mise en place de nouveaux tissus conducteurs lors de la croissance de l'arbre l'année suivante (Bréda et al., 2006; Brodribb et al., 2010). La

cavitation entraîne la dessiccation des tissus privés d'alimentation en eau et réduit la conductivité totale du xylème. La contribution du xylème à la résistance totale du continuum hydraulique n'est pas clairement établie (Sack and Holbrook, 2006) mais la diminution de sa conductivité induit une diminution de la transpiration. Selon les espèces, de par son anatomie, le xylème est plus ou moins vulnérable à l'embolie. Des courbes de vulnérabilité peuvent être établies, représentant la perte de conductivité du xylème en fonction de la pression appliquée (Figure 1.1 ; courbe grise). La cavitation peut, cependant, être évitée ou limitée par la fermeture des stomates et c'est cette régulation qui déterminera le taux d'embolie maximal d'une espèce.

Au sein d'un arbre, ce sont généralement les racines les plus vulnérables à l'embolie (Jackson et al., 2000b; Martinez-Vilalta et al., 2002b; McElrone et al., 2004). Les racines les plus profondes présentent, en général, une conductivité plus importante mais cela a pour conséquence une augmentation de la vulnérabilité à l'embolie par rapport aux racines de surfaces (Jackson et al., 2000b; McElrone et al., 2004). L'adaptation des traits hydrauliques des arbres traduit, différente selon les espèces, l'équilibre entre efficacité et sécurité du transport de l'eau (Sperry et al., 2008).

Les pétioles des feuilles sont également très vulnérables à l'embolie, ce qui peut entraîner une chute foliaire pendant les sécheresses (Cochard and Granier, 1999).

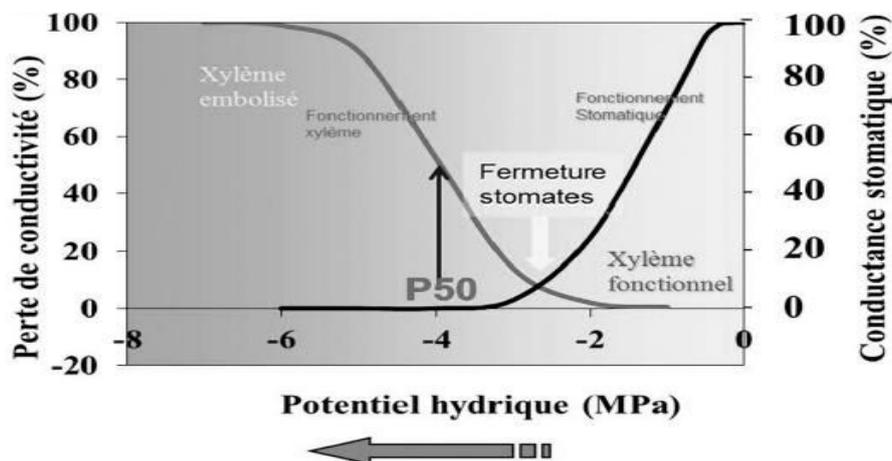


Figure 1.1 : Illustration de l'interaction entre la vulnérabilité à l'embolie du xylème et le contrôle stomatique chez les arbres. La fermeture des stomates permet de limiter la perte de conductivité qui aurait été occasionnée par la diminution du potentiel hydrique. Courbe grise : Évolution de la perte de conductivité (en % de la valeur maximale) en fonction de la sécheresse dans une branche, représentée par les potentiels hydriques ou tensions de plus en plus négatives (MPa) ; flèche noire : la valeur de P50 correspond au potentiel induisant 50% de perte de conductivité. Courbe noire : Évolution de la fermeture stomatique (en % de la valeur de conductance maximale). D'après Huc (2011).

1.3.2. Variabilité de la régulation stomatique et mortalité due à la sécheresse

Selon les espèces, les réponses physiologiques concernant la stratégie de régulation de la transpiration des arbres face à la diminution du potentiel hydrique du sol varient et sont bien caractérisées (McDowell et al., 2008). Les espèces isohydriques ont un contrôle stomatique rapide et la transpiration diminue rapidement avec le potentiel hydrique (Tardieu and Simonneau, 1998). Ceci permet de maintenir un potentiel foliaire au-dessus d'un seuil critique et ainsi d'éviter des taux importants d'embolie des tissus conducteurs de sève (Sperry et al., 1998). Par conséquent, le niveau de photosynthèse est également réduit pendant les stress hydriques. Au contraire, en période de sécheresse, les stomates des espèces anisohydriques restent ouverts maintenant la transpiration et la photosynthèse plus longtemps (Tardieu and Simonneau, 1998) lorsque le potentiel hydrique du sol diminue mais entraînant une réduction plus importante des potentiels foliaires. Les taux d'embolie du xylème de ces espèces sont alors plus élevés. Évidemment, dans chaque catégorie, le degré de contrôle stomatique varie selon les espèces. Malgré ce contrôle des pertes en eau, la vitalité des arbres peut être réduite lorsque les sécheresses sont trop intenses ou prolongées pouvant se solder par la mort de l'arbre.

McDowell et al. (2008) présentent alors deux hypothèses pouvant expliquer la mortalité des arbres induite par la sécheresse dépendant de leur type de régulation stomatique. En cas de sécheresse exceptionnelle, les espèces isohydriques souffriraient principalement d'une famine carbonée (carbon starvation) causée par une faible assimilation pendant la sécheresse et à l'épuisement des réserves carbonées par la respiration qui, par contre, est maintenue (Figure 1.4). De plus, le niveau de respiration des arbres augmente avec la température. Ainsi, le bilan de carbone serait négatif au cours de la sécheresse. Cet épuisement carboné se produirait plus vraisemblablement lors de suffisamment longues sécheresses pour épuiser les réserves de carbone. Les espèces anisohydriques seraient plus sensibles à un affaiblissement par un dysfonctionnement hydraulique (hydraulic failure) dû à l'embolie. Le dysfonctionnement hydraulique se produirait plus probablement lors de sécheresses intenses lorsque le potentiel hydrique diminue fortement et outrepassé les capacités de résistance de l'arbre (Figure 1.4). Le continuum de transport de l'eau serait alors brisé.

Aucune des deux hypothèses n'est actuellement démontrée par expérimentation (Sala et al., 2010). Le dysfonctionnement hydraulique semble probable d'après les constats de mortalité accrue suite à une déshydratation des feuilles causée par la cavitation du xylème (Sala et al., 2010) mais les phénomènes impliqués dans l'épuisement carboné sont toujours débattus.

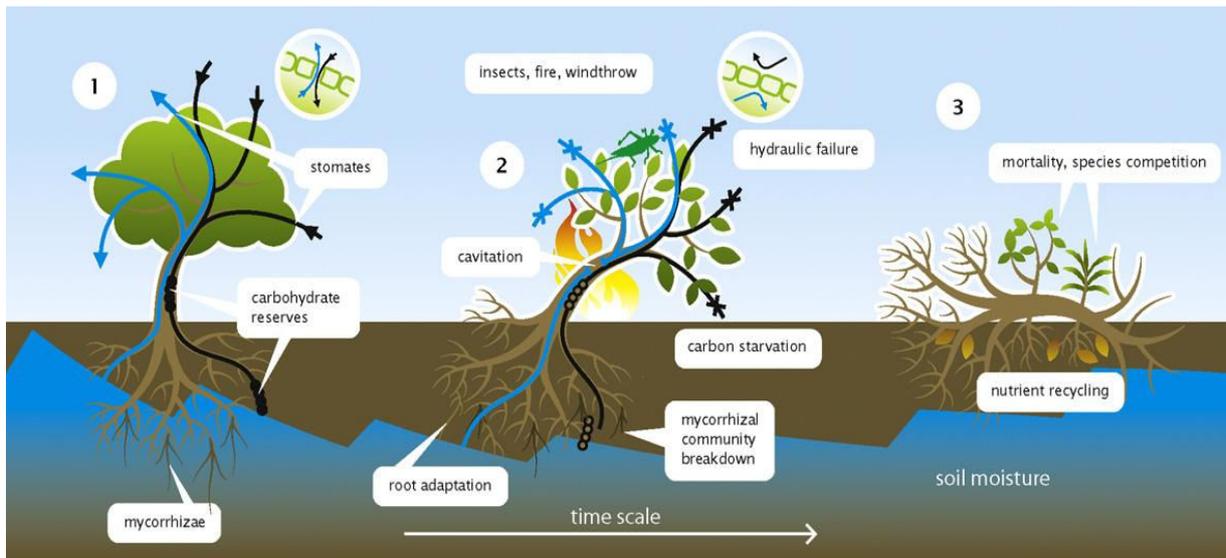


Figure 1.2 : Illustration schématique de l'interaction entre la sécheresse et le cycle du carbone avant, pendant et après une période d'intense stress hydrique, et les échelles de temps impliquées dans la réponse. Dans la situation (1) l'humidité du sol est suffisante et les flux d'eau et de carbone sont corrélés à la conductance stomatique. Dans la situation (2) une intense sécheresse survient, entraînant la cavitation et/ou la privation de carbone, suivie par une vulnérabilité accrue à d'autres perturbations comme les insectes, le feu et le vent. Dans la situation (3) de la mortalité sélective et de la repousse se produisent, en cohérence avec la stratégie des espèces. D'après van der Molen et al. (2011).

Il n'est pas expérimentalement prouvé que l'épuisement des réserves carbonées se produise pendant des sécheresses (Sala et al., 2010). Différents exemples cités par Sala et al. (2010) montrent qu'un épuisement des réserves n'entraîne pas forcément la mortalité des arbres et inversement, des mortalités sont observées alors que des réserves carbonées sont toujours disponibles. De plus certaines espèces augmentent l'allocation du carbone aux réserves pendant la sécheresse. D'autres hypothèses sont alors avancées. La privation de carbone pour le métabolisme des arbres pourrait provenir d'un mauvais transport des composés carbonés par le phloème vers les cellules, qui peut lui aussi subir une perte de conductivité ou à cause d'une augmentation de la viscosité de la sève (McDowell and Sevanto, 2010; Sala et al., 2010). Le chargement ou le déchargement des composés carbonés ou la conductance de la sève dans le phloème pourraient être affectés par la sécheresse (McDowell and Sevanto, 2010; Sala et al., 2010).

1.3.3. Conséquences de la sécheresse sur le fonctionnement des arbres

La sécheresse provoque aussi des modifications du fonctionnement des arbres à plus long terme à travers de nombreux mécanismes (McDowell and Sevanto, 2010; Sala et al., 2010; Molen et al., 2011). Tout d'abord, la surface foliaire et la production de feuilles diminuent entraînant une réduction de la photosynthèse mais également de la demande en eau pendant plusieurs années (Bréda et al., 2006; Limousin, 2009). Une diminution de la croissance et donc, de la mise en place de nouveaux tissus conducteurs, est généralement observée les années suivant la sécheresse (Adams and Kolb, 2005; Sarris et al., 2007; Cailleret and Davi, 2010). Les capacités reproductrices des arbres peuvent également être affectées suite à une sécheresse : la production de graines pourrait être augmentée directement après la sécheresse puis diminuée à plus long terme (Bréda et al., 2006).

La mortalité des racines fines est probablement accrue pendant le stress hydrique (Santantonio and Hermann, 1985; Lebourgeois et al., 1998; Bréda et al., 2006; Olesinki et al., 2011). Cependant, l'allocation du carbone aux racines pourrait être modifiée après une sécheresse entraînant une évolution (amélioration ou altération) des capacités de prélèvement de l'eau à long terme (Molen et al., 2011). De même, pendant une sécheresse, l'allocation aux réserves peut être accentuée (Bréda et al., 2006). Ceci affecte alors la résilience des arbres suite à un stress hydrique. Par ailleurs, la diminution de l'allocation du carbone aux défenses accroît la sensibilité des arbres aux attaques d'insectes et de pathogènes, d'autant plus que les arbres produiraient des composés volatiles attirant les insectes lorsqu'ils sont affaiblis (McDowell et al., 2008; Allen et al., 2010; Molen et al., 2011).

Ces modifications sont encore mal connues et dépendent probablement des sites, des espèces et de l'intensité de la sécheresse. Notamment, on ne sait pas comment l'allocation du carbone est modifiée pendant et après une sécheresse. D'après Bréda et al. (2006), le processus de mortalité induite par la sécheresse est encore mal compris et des approches par modélisation mécaniste et par expérimentation sont nécessaires pour mieux comprendre les conséquences physiologiques à court et long termes, l'implication du système racinaire et l'interaction avec le sol, et mieux identifier la part de l'embolie du xylème et des réserves de composés carbonés dans ce phénomène.

1.4. Ajustements possibles au manque d'eau

Lors d'un stress chronique différents phénomènes peuvent permettre le maintien d'une population. La plasticité, c'est-à-dire la possibilité pour un génotype donné d'exprimer différents phénotypes selon les conditions environnementales, peut permettre aux arbres de s'acclimater aux conditions pédologique et atmosphérique locales. Si la réponse des arbres face à des conditions locales particulières et/ou à leur modification peut également se faire par adaptation génétique, ce processus est intergénérationnel et donc plus lent. Enfin, lors d'une modification environnementale, si le maintien de la population ne peut être assuré par ces processus, il peut l'être par la migration.

Au sein d'une population, différents ajustements sont donc possibles face aux variations de disponibilité en eau. Ainsi, sur sols ayant une faible capacité de rétention de l'eau, un rapport entre surface foliaire et racinaire serait plus favorable et a été observé (Sperry et al., 1998; Certini et al., 2000; Martinez-Vilalta et al., 2002a; Bréda et al., 2006; West et al., 2008). En effet, une diminution de la surface foliaire limite la transpiration alors que l'augmentation de la surface racinaire favorise le prélèvement de l'eau. Ceci implique une modification de l'allocation au profit des racines. De plus, un développement racinaire plus en profondeur dans le sol, pouvant atteindre plusieurs mètres, constitue également un ajustement aux sols limités par leur contenu en eau et un déplacement progressif du prélèvement de l'eau vers la profondeur peut être observé en période de sécheresse (Rambal, 1984; Canadell et al., 1996; Doussan et al., 2003; Otieno et al., 2006; Nadezhdina et al., 2007). En milieu karstique, la roche mère peut bloquer le développement racinaire en profondeur lorsque l'épaisseur de sol est faible (Heilman et al., 2009) mais, au niveau de certaines structures, les racines peuvent également atteindre des ressources d'eau plus pérennes en profondeur en tirant profit des fissures dans la roche (McElrone et al., 2004). Par ailleurs, les espèces d'arbres présentent différentes stratégies de développement des racines fines dans les couches superficielles de sol pendant les courtes pluies se produisant en période de sécheresse. Ainsi, certaines espèces ne modifient pas la dynamique de développement de ces racines alors que certaines allouent du carbone pour augmenter la surface racinaire de la couche superficielle afin de maximiser le prélèvement de l'eau et l'assimilation du carbone en résultant (Schwinning and Sala, 2004; Schwinning et al., 2004). Cette adaptation dépend alors de l'équilibre entre coût et gain en carbone pendant ces périodes.

Sur les sols secs, on observe également une tendance à la diminution du rapport entre surface foliaire et surface d'aubier (surface conductrice de sève dans le tronc) permettant d'avoir une plus grande surface conductrice ainsi qu'une réserve d'eau dans le tronc plus élevée et une

moindre perte par transpiration (Withehead et al., 1984; Margolis et al., 1988; Mencuccini and Grace, 1995; White et al., 1998; Martinez-Vilalta et al., 2009). Par ailleurs, les traits hydrauliques affectant la conductivité du xylème (diamètre des vaisseaux, densité du bois, vulnérabilité à l'embolie) peuvent également montrer des variations intra-spécifiques et subir des modifications selon les conditions environnementales, tendant vers une augmentation de la conductivité dans les milieux secs (Zimmermann, 1983; Withehead et al., 1984). La structure des feuilles, telle que la masse surfacique foliaire influençant la transpiration augmenterait également en cas de limitation en eau et une variabilité des capacités photosynthétiques peut également en résulter (Kramer and Boyer, 1995; Limousin, 2009). Cette modification associée aux variations de niveau de transpiration entraîne une modification de l'efficacité d'utilisation de l'eau c'est-à-dire le rapport entre photosynthèse et transpiration qui est généralement plus élevé dans les zones les plus sèches (Ehleringer and Cooper, 1988; Lajtha and Getz, 1993; Brodribb and Hill, 1998).

1.5. Approche par modélisation du bilan hydrique

1.5.1. Intérêt de la modélisation

En écologie fonctionnelle, les modèles peuvent être utilisés à différentes fins (Davi, 2004) :

- ✗ Un modèle peut être un outil théorique et méthodologique lorsqu'il est utilisé pour améliorer la connaissance d'un système et révéler les carences dans cette connaissance. L'évolution d'un système sous certaines hypothèses est alors simulée et les résultats sont confrontés à des mesures expérimentales. Les hypothèses émises sont alors validées ou invalidées et il est possible de hiérarchiser les paramètres nécessaires par leur importance, particulièrement ceux dont la valeur n'est pas connue.
- ✗ Les modèles peuvent constituer un outil de synthèse des connaissances sur un système dont les processus sont bien connus et peuvent servir à mieux analyser son comportement dans certaines conditions. Les différents processus peuvent alors être hiérarchisés selon leur importance par rapport à la question posée.
- ✗ Lorsque les processus régissant le système sont bien déterminés et le modèle validé, il peut être utilisé de manière prédictive pour évaluer la dynamique du système sous certaines conditions. Cet aspect est, par exemple, employé dans la prédiction de l'évolution des écosystèmes sous l'effet de certains aspects des changements globaux.

Des modèles empiriques sont souvent utilisés dans le milieu forestier pour prédire la hauteur et l'accroissement en volume du peuplement en fonction de son âge par exemple. Cependant, ces modèles ont un domaine de validité et une description des phénomènes limitée. Des modèles plus mécanistes permettent de relier différents processus impliqués dans le fonctionnement du système étudié à partir d'une description explicite des mécanismes physiologiques, physiques et chimiques sous tendant ces processus. Ces modèles réduisent la partie empirique par une analyse réductionniste se fondant sur les lois établies aux échelles inférieures. Dans le contexte forestier, le système peut être composé d'un arbre moyen, pris comme équivalent de la population ou d'un assortiment d'arbres individuellement caractérisés. D'après les différents processus et ajustements des arbres impliqués dans la vulnérabilité des arbres à la sécheresse, les processus clés à simuler dans notre étude sont la transpiration et la photosynthèse qui régissent les flux d'eau et de carbone. Ils sont déterminés par la demande climatique et le développement foliaire des arbres et sont régulés par le contenu en eau du sol et leur capacité de prélèvement racinaire (Figure 1.3). Ainsi, l'allocation du carbone aux différentes parties de l'arbre et notamment aux systèmes foliaires et racinaire ainsi qu'aux réserves (Figure 1.3) doit être pris en compte dans une telle approche par modélisation pour approcher la quantité de carbone disponible et le développement de ces systèmes ainsi que leur impact sur les cycles de l'eau et du carbone.

Nous exposons ici les principaux processus pour un système « arbre » que nous chercherons à modéliser et les mécanismes qui peuvent être utilisés pour la modélisation de ces processus (Figure 1.3). Différentes formalisations existent pour chacun d'entre eux dont nous donnons quelques exemples. Les mécanismes utilisés dans cette étude seront présentés dans le Ch. 4.

Dans cette partie, nous nous limiterons à la représentation des flux hydriques et de leur couplage avec l'assimilation de carbone qui sont les plus impactés par les variations climatiques. Pour une représentation plus complète du fonctionnement de l'arbre, il faudrait également prendre en compte la disponibilité des différents éléments minéraux qui influe également sur la vitalité d'un arbre.

Le fonctionnement hydrique des arbres et l'influence de la sécheresse

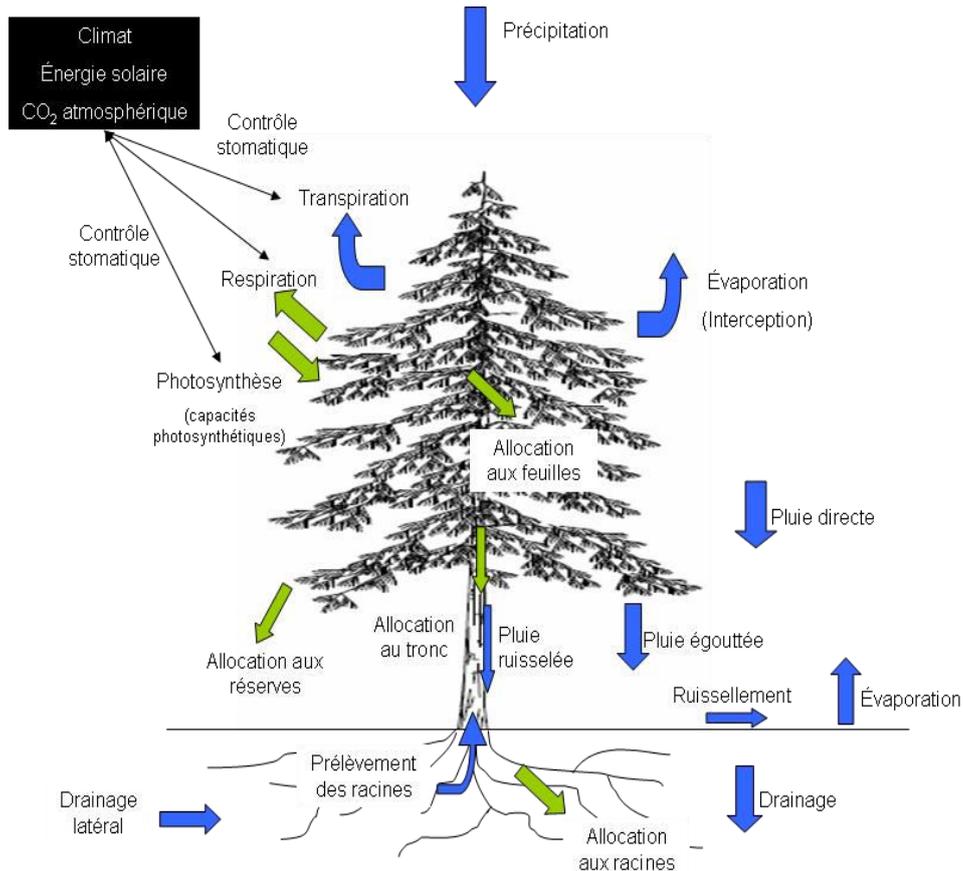


Figure 1.3 : Schéma des processus impliqués dans le bilan hydrique (flèches bleues) et du carbone (flèches vertes) pour un arbre.

1.5.2. Mécanismes impliqués dans la simulation du bilan hydrique

La modélisation des effets de la sécheresse nécessite la prise en compte des mécanismes régissant le bilan hydrique, plusieurs compartiments du système influant sur ce bilan.

Le contenu en eau du sol dépend de la recharge par les précipitations, du départ de l'eau par l'évaporation et de la transpiration et du drainage au sein du sol (Figure 1.3). Une partie seulement de la pluie arrive au sol, l'autre partie étant interceptée par le feuillage (Figure 1.3). Cette interception dépend de la densité du couvert. Elle peut être calculée à partir de l'indice foliaire et de la fraction de trouées. Une proportion de l'eau interceptée s'écoule le long du tronc jusqu'au sol alors que le reste s'évapore en fonction de la capacité d'accumulation de l'eau par le couvert (Figure 1.3). Les transferts hydriques dans le sol peuvent être régis de manière empirique entre plusieurs réservoirs ou grâce à des mécanismes (équations de Richards par exemple) qui nécessitent une connaissance des propriétés physique du sol.

Le sol peut être caractérisé par la réserve en eau qu'il est susceptible de contenir grâce à deux termes empruntés aux sciences agronomiques : la capacité aux champs détermine la teneur en eau du sol lorsque tout écoulement gravitaire a cessé et le point de flétrissement permanent qui correspond au potentiel hydrique à partir duquel les racines ne peuvent plus extraire l'eau du sol (Guyot, 1997). La différence entre ces deux termes détermine la réserve utile. La couche de sol considérée pour connaître la réserve en eau utile aux arbres dépend du volume de sol exploré par les racines.

1.5.3. Mécanismes impliqués dans la régulation de la transpiration

Il est possible de modéliser le stress hydrique « ressenti » par la plante par une relation entre le niveau d'ouverture stomatique (modélisé par une conductance) et la baisse du contenu en eau du sol. Le feuillage peut être schématisé comme une seule feuille (big leaf) ou décrit comme un ensemble de strates pour lesquelles une conductance stomatique est calculée séparément en fonction des propriétés du feuillage. La modélisation de l'effet de la demande climatique sur la conductance stomatique peut être réalisée selon deux approches : par la prise en compte de la lumière incidente photosynthétiquement active (PAR), du VPD et de la concentration en CO₂ dans la chambre sous stomatique (Jarvis, 1976) ou par une relation empirique avec le rapport entre l'humidité relative et l'assimilation carbonée (Ball et al., 1987). La conductance stomatique est alors insérée dans le calcul de la transpiration et de la photosynthèse qu'elle régule (Figure 1.3). L'effet du stress hydrique peut être pris en compte par une diminution de la conductance stomatique proportionnelle à celle du contenu en eau lorsqu'il descend en-dessous d'une certaine proportion de la réserve utile généralement fixée à la valeur générique de 0.4 (Granier et al., 1999) ou directement par une relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique du sol (Martinez-Vilalta et al., 2002a). Finalement, la transpiration peut être calculée selon plusieurs approches dont deux fréquemment utilisées sont, celle développée par Monteith (1973) en combinant le bilan d'énergie et le transferts de masses avec une approche empirique de certains paramètres ou, celle développée par Shuttleworth and Wallace (1985) en combinant les flux d'énergie (voir 1.6.1). Son calcul prend en compte les facteurs météorologiques et les différentes résistances du couvert : aérodynamiques et stomatique.

Le stress hydrique et son effet sur la transpiration peuvent également être simulés par une série de résistances dépendant du gradient de potentiels hydriques entre le sol et les racines et au sein des tissus conducteurs de la plante (Sperry et al., 1998). Ces modèles intègrent alors la

limitation du prélèvement de l'eau en période de stress hydrique due à l'augmentation des résistances au transfert de l'eau avec la diminution des potentiels hydriques le long du continuum hydraulique, c'est-à-dire au sein du sol, des racines, du tronc, des branches et des feuilles.

1.5.4. Le bilan de carbone d'un arbre

Outre la conductance stomatique, l'assimilation carbonée dépend généralement de la concentration en CO₂ de l'atmosphère et des capacités photosynthétiques des arbres (Figure 1.3). Le bilan de carbone de la végétation fait également intervenir la respiration du système (Figure 1.3). Elle peut être divisée en respiration de maintenance des cellules (qui dépend de leur teneur en azote et de la température) et de croissance et rend compte des besoins en carbone pour les réactions biochimiques en fonction de la température. Le carbone résultant de la différence entre photosynthèse et respiration (NPP : net primary production) est alors alloué à la croissance des différentes parties de l'arbre et à la constitution de réserves carbonées (Figure 1.3). Le besoin en carbone des différents organes peut varier en fonction de la saison et de l'occurrence des sécheresses (Grote, 1998). Ceci peut être pris en compte si ces modifications temporelles des taux d'allocation sont connues.

1.6. La détection du stress hydrique

La détection du stress hydrique nécessite la détection des variations de la transpiration des arbres. Ces dernières sont accessibles par différentes mesures directes au niveau des arbres mais, afin de pouvoir accéder à ces variations à large échelle, une utilisation de la télédétection serait un outil intéressant. Cette dernière permet d'appréhender certaines variables biophysiques de la végétation en mesurant les flux d'énergie émis ou réfléchis par la végétation grâce à des capteurs sensibles à différentes longueurs d'onde. Or, le flux d'eau de la transpiration est lié aux variables du bilan d'énergie de la végétation. L'énergie nécessaire à l'évaporation de l'eau des feuilles provient des rayonnements solaire et atmosphérique, dont une partie est absorbée et une partie réfléchi. Une partie de cette énergie est dissipée par la transpiration, une autre par un flux de chaleur sensible entre les feuilles et l'atmosphère (Kramer and Boyer, 1995). Ce flux est dû à la différence de températures qui existe entre la surface des feuilles et l'air. La mesure de la température de surface étant accessible par

téledétection dans le domaine thermique, cette différence peut alors être utilisée pour détecter les variations du flux évaporatoire (Seguin, 1979).

1.6.1. Le bilan d'énergie

Le transfert de chaleur se fait par diffusion dans la couche limite autour des feuilles et par la convection induite par les mouvements d'air dus au vent ou à des différences de densité des couches d'air de températures différentes. L'évaporation de l'eau doit aussi être prise en compte puisqu'elle entraîne une baisse de la température de surface des feuilles (T_s). L'énergie nécessaire à ce changement d'état de l'eau correspond au flux de chaleur latente. Un bilan d'énergie pour la surface terrestre comportant les feuilles de la plante et la surface du sol peut être écrit :

$$R_n - G = H + \lambda E \quad \text{Équation 1.2}$$

R_n correspond au rayonnement net qui correspond à l'énergie solaire (R_g) et atmosphérique (R_a) reçue moins les pertes dues au rayonnement réfléchi (en fonction de l'albédo α et de l'émissivité ε) et à l'émission thermique de la surface dépendant de la température de surface des feuilles (T_s). G est le flux de chaleur provenant du sol. Les flux sont exprimés en $W.m^{-2}$.

$$R_n = (1 - \alpha).R_g + \varepsilon.R_a - \varepsilon.\sigma.T_s^4 \quad \text{Équation 1.3}$$

H est le flux de chaleur sensible qui dépend des propriétés de l'air (ρ en $kg.m^{-3}$, sa densité et C_p en $J.kg^{-1}.K^{-1}$, sa chaleur spécifique), des températures de surface et de l'air (T_a en K) et de la résistance aérodynamique (r_a en $m.s^{-1}$) au flux. Cette dernière dépend de la vitesse du vent et sera détaillée par la suite.

$$H = \rho.C_p.(T_s - T_a)/r_a \quad \text{Équation 1.4}$$

λE est le flux de chaleur latente qui représente l'évapotranspiration (évaporation de l'eau du système et transpiration du couvert) du système et donc dépend du pouvoir évaporatoire de l'air représenté par la différences des pressions partielles de vapeur d'eau à saturation (e_{sat} en kPa) et ambiante (e_a en kPa) et des résistances stomatique (r_s en $s.m^{-1}$) et aérodynamique (r_a en $s.m^{-1}$). λ ($MJ.kg^{-1}$) correspond à la chaleur latente de vaporisation de l'eau et γ ($kPa.K^{-1}$) est la constante psychrométrique.

$$\lambda E = \rho.Cp.(e_{sat}(Ts) - e_a) / (\gamma.(r_s + r_a)) \quad \text{Équation 1.5}$$

D'après ces équations, quand le bilan d'énergie est modifié par les conditions environnementales ou par des variations de niveaux de transpiration, la température des feuilles varie. La température de surface peut alors être utilisée pour détecter les variations de transpiration et notamment les périodes de stress hydrique (Fuchs, 1990; Guilioni et al., 2008; Blonquist-Jr et al., 2009). C'est, généralement, son écart à la température de l'air qui est étudié (Équation 1.6). Cet écart est également très sensible à la résistance aérodynamique (détaillée ci-après) qui est dépendante des propriétés du couvert végétal et de la vitesse du vent. Ainsi, pour un couvert à faible résistance aérodynamique, l'écart entre la température de surface et celle de l'air est réduit pouvant compromettre la détection des variations de transpiration.

$$Ts - Ta = \frac{(Rn - G - \lambda E).r_a}{\rho.Cp} \quad \text{Équation 1.6}$$

Des capteurs sensibles aux longueurs d'ondes dans l'infrarouge thermique (IRT) entre 8 et 14 μm permettent d'avoir accès à cette variable et à ses variations spatiales à différentes résolutions spatiales selon le capteur utilisé. Ainsi, l'intégration de la température de surface dans des modèles de transfert Sol – Végétation – Atmosphère peut permettre d'avoir accès aux variations spatiales et temporelles de l'évapotranspiration d'un système et donc de son état hydrique (Courault et al., 2005). Cependant l'estimation de certains paramètres tels que la résistance aérodynamique est délicate et les différents facteurs (instrumentaux, directionnels et atmosphériques), influençant la température de surface, impliquent une variabilité du signal qui n'est pas toujours corrigée. Ces facteurs et leurs influences sont exposés par la suite.

1.6.2. La résistance aérodynamique

Cette résistance, intégrée dans le calcul des flux turbulents, peut être définie différemment selon le type d'approche utilisée pour décrire le couvert végétal, variant par le nombre de strates considérées: l'approche monocouche suppose que le sol et la végétation constituent une strate ; l'approche bicouches sépare ces deux entités ; l'approche multicouches répartit la végétation en plusieurs strates (Courault et al., 2005).

✘ **Approche monocouche**

Dans l'approche monocouche (Noilhan and Planton, 1989), la résistance aérodynamique est caractérisée par (Figure 1.4) :

- la longueur de rugosité mécanique (z_{om}) qui correspond à la hauteur pour laquelle le profil de vitesse du vent s'annule lorsqu'on extrapole le profil de vent de forme logarithmique vers le sol.
- la longueur de rugosité thermique (z_{oh}) qui correspond à la hauteur pour laquelle la température de l'air est égale à la température de surface (appelée alors température aérodynamique).

Dans le cas des couverts végétaux, il est nécessaire d'ajouter aux hauteurs de rugosité, la hauteur de déplacement (d) pour prendre en compte la nature poreuse du couvert. Cette hauteur permet de définir un nouveau niveau de référence au-dessus de la surface du sol (Figure 1.4) et dépend de la hauteur du couvert.

La signification physique des deux termes de rugosité mécanique et thermique est assez équivoque mais ils symbolisent la résistance au transfert de molécules d'eau et d'air dans l'atmosphère (Garratt, 1978). La résistance aérodynamique dépend également de la vitesse du vent (u_s) qui influe sur ces transferts (Grace, 1977).

$$r_a = \frac{\ln[(z_m - d)/z_{om}] \ln[(z_h - d)/z_{oh}]}{k^2 u_s} \quad \text{Équation 1.7}$$

Les niveaux z_m et z_h correspondent respectivement aux niveaux de référence météorologiques pour la mesure de la vitesse du vent et la température de l'air (Figure 1.4). k correspond à la constante de Van Karman.

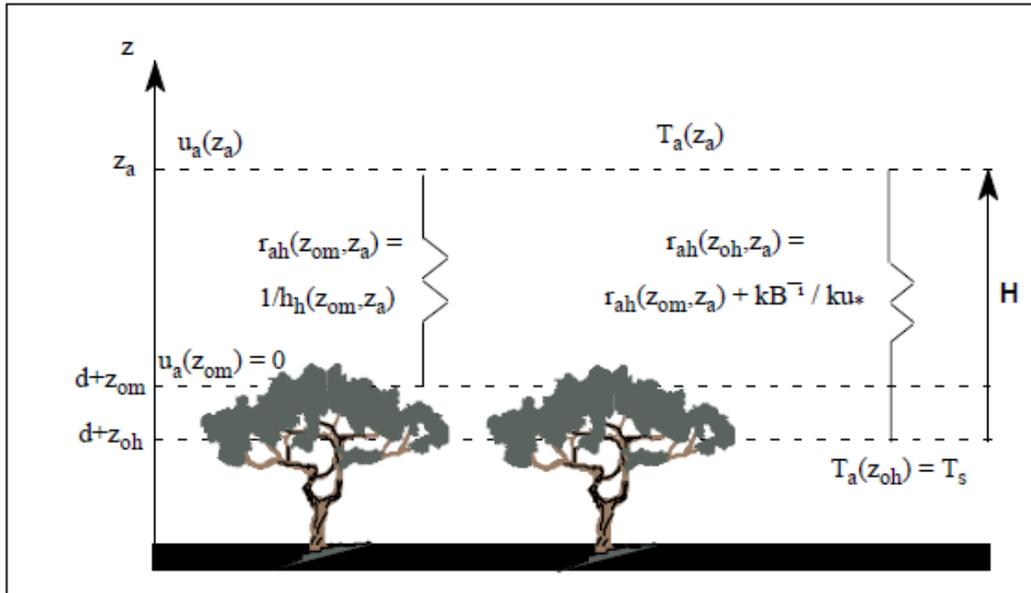


Figure 1.4 : Schéma des résistances impliquées dans le calcul de la résistance aérodynamique. Les niveaux de références notés z_a correspondent aux niveaux z_m et z_h . D'après Jacob (1999).

La hauteur de rugosité mécanique dépend de la structure du couvert et est souvent exprimée en fonction de la hauteur (h) du couvert. La hauteur de rugosité thermique peut être exprimée en fonction de la hauteur de rugosité mécanique. Un paramètre, kB^{-1} correspondant à $\ln(z_{om}/z_{oh})$, permet de relier les deux hauteurs de rugosité (Lhomme et al., 2000). Il peut être exprimé par une valeur fixe ou estimé selon la structure du couvert (LAI), et/ou en fonction de la différence entre T_s et T_a (Prévoit et al., 1993; Lhomme et al., 2000). A priori, il dépend de la structure du couvert, des conditions météorologiques et du stress hydrique de la végétation. Ainsi, la diversité des facteurs influant sur ces paramètres du bilan énergie peut compliquer voire fausser leur estimation (Kustas et al., 1996).

✱ Approches bicouches et multicouches

Pour ces types d'approches, une température de surface est évaluée pour chaque strate (Lhomme et al., 1994). Seule la longueur de rugosité mécanique est alors utilisée mais elle ne considère que la paramétrisation des transferts au-dessus du couvert. A l'intérieur, des résistances de couche limite sont différenciées pour toutes les couches du couvert. Il est donc nécessaire de connaître le profil de vitesse de vent et de densité de végétation à l'intérieur du couvert. Les modèles double couche sont les plus couramment utilisés (Shuttleworth and Wallace, 1985; Lhomme et al., 1994; Braud et al., 1995). Ces approches ont le mérite de mieux décrire le couvert végétal et de séparer l'évaporation du sol de la transpiration, ce qui présente un intérêt certain pour estimer la photosynthèse et les flux de CO_2 à partir de

modèles utilisant le flux d'énergie. Cependant, elles nécessitent une quantité de données supplémentaires (Jacob, 1999).

1.6.3. La mesure de la température de surface

La mesure du flux d'énergie radiative provenant de la surface réalisée par satellite ou par camera rapprochée permet de connaître la température de surface d'un couvert mais nécessite de prendre en compte différentes perturbations provenant de l'instrument, de la méthode de mesure ou de l'atmosphère.

1.6.3.1. Différents facteurs influençant la mesure

L'instrument doit être étalonné par rapport à un corps noir dont la température connue varie sur un intervalle suffisamment large de températures. Par ailleurs, la végétation a sa propre émissivité de surface (ε_s) qui dépend du type de couvert et influe sur le flux d'énergie mesuré (ϕ en $W.m^{-2}$; Équation 1.8). Ainsi, sa prise en compte permet de corriger la mesure des effets de réflexion des rayonnements (Oliosio, 1995).

$$\phi = \varepsilon_{s;8-14} \cdot \sigma \cdot T_s^4 \quad \text{Équation 1.8}$$

$$\phi = \varepsilon_{s;8-14} \cdot \sigma \cdot T_s^4 + (1 - \varepsilon_{s;8-14}) Ra_{8-14} \quad \text{Équation 1.9}$$

où σ est la constante de Boltzmann ($5.67 W.K^{-4}.m^{-2}$), Ra_{8-14} le rayonnement atmosphérique dans l'intervalle spectral de mesure et qui est réfléchi vers le capteur et $(1 - \varepsilon_{s;8-14})$ correspond au coefficient de réflexion.

* Contribution de l'atmosphère

Le rayonnement émis par la surface est modifié par l'atmosphère par des phénomènes de réflexion, d'absorption et d'émission. Ces effets dépendent de l'épaisseur de l'atmosphère entre le capteur et la cible et de sa concentration en vapeur d'eau, dioxyde de carbone et ozone (Lenoble, 1993). Des modèles existent simulant les effets de l'atmosphère en fonction

de sa composition et de l'éloignement du capteur permettant de connaître la correction à apporter à la mesure de température (Price, 1983; Jacob et al., 2008).

1.6.3.2. Effets directionnels

Pour une même cible, Le flux d'énergie mesuré varie selon les angles de mesure. Cet effet est dû à la proportion d'ombre sur la zone visée. La différence d'angle zénithal et azimutal entre le rayonnement solaire et la visée du capteur, et la structure du couvert déterminent la proportion d'ombres dans la zone visée créant l'anisotropie de la mesure. Lorsque l'angle du soleil est identique à l'angle de visée du capteur, il n'y a pas d'ombre et la température est maximale. On parle de phénomène de « hot spot » (Lagouarde et al., 1995; Lagouarde et al., 2000). Ces effets angulaires peuvent être problématiques lorsque le champ de visée du capteur est large créant des variations spatiales sur la mesure au sein d'une image. Par ailleurs, si l'objet de l'étude est la transpiration du couvert, il est nécessaire de pouvoir distinguer le sol de la végétation, ce qui peut s'avérer difficile pour les couverts de faible densité. Certains auteurs conseillent alors d'utiliser un angle de visée oblique (au moins 45° par rapport à la verticale) afin de maximiser la part de la végétation dans le champ de visée du capteur (Luquet, 2002; Luquet et al., 2003). Une autre approche est d'utiliser une résolution adéquate pour séparer les différentes parties de l'image, notamment les parties ombrées des parties éclairées (Luquet, 2002; Luquet et al., 2003).

1.6.4. Application aux couverts forestiers

Si l'influence des différents facteurs météorologiques influençant directement la température de surface et les aspects atmosphériques et directionnels introduisant un biais dans sa mesure sont pris en compte, la température de surface, ou plus précisément un indice basé sur cette dernière, peut permettre de détecter les variations de l'état hydrique de la végétation sur une large zone d'étude. Lorsque l'étude est réalisée à large échelle, il est nécessaire de spatialiser les différents facteurs impliqués, notamment les conditions météorologiques. Ainsi, lors d'une comparaison de deux placettes forestières ayant une transpiration différente, Pierce et al. (1990) n'ont pas pu détecter de différences d'écart de la température de surface à celle de l'air à cause de différentes vitesses de vent au-dessus des placettes.

Comme évoqué précédemment, la densité du couvert et ses variations spatiales influent sur la rugosité du couvert, de même que le type de végétation. Les essences d'arbres ne présentent pas la même résistance aux flux de chaleur et de vapeur d'eau et peuvent se différencier donc par leur température de surface moyenne (Leuziger and Körner, 2007).

Une rugosité du couvert élevée (faible résistance aérodynamique) entraîne une augmentation du flux de chaleur sensible (et latente) et donc une diminution de l'écart de la température de surface à celle de l'air qu'il est possible de détecter (Équation 1.6). Ainsi, les conditions hydriques très contrastées d'un couvert de hêtres n'ont pu être discernée grâce à la variation de la différence $T_s - T_a$ du fait sans doute de sa forte rugosité (Duchemin, 1998; Duchemin et al., 1999). Dans la même étude, un indice basé sur la température de surface et le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index; représentatif de la densité de couverture forestière; cf. 1.7.1) n'avait pas non plus permis de suivre la transpiration du couvert, à l'inverse de celle d'un couvert de Pins maritimes moins dense. Cependant, dans ce cas, la mesure faite par satellite confondait les signaux du couvert forestier, du sous-bois et du sol et fournissait une information globale sur l'état hydrique des placettes forestières, ne permettant pas le suivi précis de la transpiration des pins (Duchemin, 1998; Duchemin et al., 1999).

Étant donné la forme des aiguilles de Sapins et la structure du couvert, la résistance aérodynamique d'une sapinière est supposée être faible (Martin et al., 1999). Cependant, si le contrôle stomatique est fort et que la résistance stomatique s'élève suffisamment pour entraîner une augmentation notable de la température de surface au-dessus de celle de l'air (Smith, 1980; Martin et al., 1999), la détection du stress hydrique peut être envisageable.

1.7. La détection de l'état sanitaire du couvert

Lors de phénomènes de dépérissement en forêt, il peut être nécessaire de réagir rapidement par la mise en place de protocoles de suivi. Ces protocoles peuvent être basés sur des observations sur le terrain (Nageleisen, 2007) mais la télédétection peut permettre de couvrir une plus large zone (Joria et al., 1991). La télédétection dans le domaine visible largement développée semble être un bon outil, étant sensible aux variations de densité de couvert. Les bases de données satellitaires peuvent également permettre de réaliser une étude rétrospective de ces dépérissements. Dans tous les cas, une validation est nécessaire en utilisant les données de terrain.

1.7.1. Utilisation d'indices dans le domaine visible

Comme cela a été expliqué précédemment, toute surface réfléchit une partie de l'énergie reçue par le rayonnement solaire et atmosphérique. La proportion de l'énergie réfléchi est appelée réflectance et dépend des propriétés spectrales de la surface. Ainsi, la végétation et le sol n'ont pas les mêmes propriétés spectrales (Figure 1.5) et, de même, selon la couleur et la structure des feuilles, les différents types de végétation n'ont pas des réflectances identiques. La lumière visible peut être séparée en différents domaines spectraux caractérisés par un intervalle de longueurs d'ondes. Ainsi, en combinant la réflectance mesurée dans les différents domaines, il est possible de construire des indices permettant de séparer les propriétés de la surface telles que la présence ou non de végétation, mais également de séparer les propriétés de la végétation par la couleur ou la densité du feuillage.

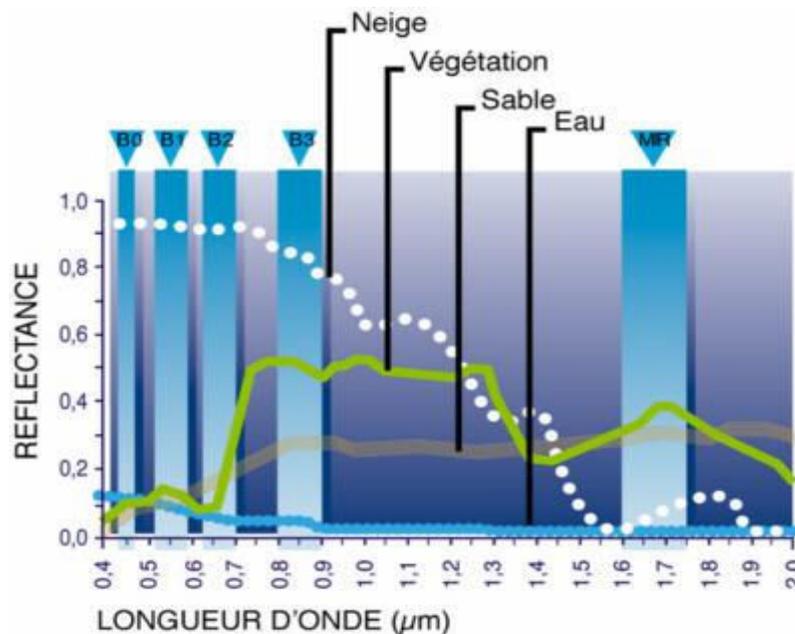


Figure 1.5 : Propriétés spectrales de différentes surfaces en fonction des longueurs d'onde de l'énergie émise. Les bandes verticales bleues représentent les domaines spectraux (ou bandes) des capteurs du satellite SPOT 4 en exemple. La bande B1 correspond au domaine du vert (V) ; B2, du rouge (R) ; B3, du proche infrarouge (PIR) ; MR, du moyen infrarouge. Source : CNES.

Concernant l'étude de la végétation, 99 % de l'information utile est contenue dans la réflectance mesurée par les bandes spectrales rouge (ρ^R) et proche-infrarouge (ρ^{PIR}) (Baret et al., 1988), la première étant peu sensible à la végétation alors que la deuxième est sensible à la photosynthèse et à la densité du couvert car elle est réfléchi par les chloroplastes des feuilles (McVicar and Jupp, 1998). Ce sont alors ces bandes qui sont combinées dans les indices utilisés pour l'étude de la végétation. De plus, l'utilisation de ces indices permet de minimiser

les effets du sol sous la végétation (Guyot, 1995). Ils peuvent alors constituer un outil pertinent pour la localisation du dépérissement ou de la mortalité en forêt qui se traduit par une perte foliaire et donc une diminution de la densité de la canopée.

Les indices de végétation les plus communément utilisés sont le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) et le RVI (Ratio Vegetation Index).

$$\text{NDVI} = \frac{\rho^{\text{PIR}} - \rho^{\text{R}}}{\rho^{\text{PIR}} + \rho^{\text{R}}} \quad \text{Équation 1.10}$$

$$\text{RVI} = \frac{\rho^{\text{PIR}}}{\rho^{\text{R}}} \quad \text{Équation 1.11}$$

Des études montrent que le NDVI peut être lié au LAI par une relation linéaire (Tian et al., 2002). Outre la détermination de l'état sanitaire, il peut constituer alors un indice important pour caractériser le couvert forestier. Par exemple, il peut être utilisé pour déterminer les variations spatiales de sa résistance aérodynamique en fonction de la densité du couvert (cf. 1.6.2) ou être intégré dans certains modèles comme paramètre du développement foliaire (Running et al., 1989). Le RVI, en utilisant le rapport entre les réflectances des deux bandes spectrales, permet de minimiser les effets perturbateurs de la mesure tels que les conditions d'éclairage, la géométrie de la visée et les effets atmosphériques (Baret and Guyot, 1991; Collins and Woodcock, 1994).

1.7.2. Les corrections nécessaires

De même que pour l'étude de la température de surface, l'utilisation de la télédétection dans le domaine visible nécessite de prendre en compte les effets dus à l'instrument, à l'épaisseur de l'atmosphère et les effets directionnels (Vicente-Serrano et al., 2008). De plus, si l'étude est réalisée à large échelle, la topographie du sol influe également sur le signal (Vicente-Serrano et al., 2008). Ces corrections sont d'autant plus importantes à réaliser lorsque l'étude porte sur une série temporelle d'images qui doivent alors être homogènes par rapport à ces effets perturbateurs (Song et al., 2001).

1.7.3. La détection de défoliation en forêt

La télédétection dans le domaine optique a été utilisée avec succès pour le suivi des changements en forêt, notamment dus à des défoliations. La pertinence du capteur utilisé dépend de l'échelle de l'étude. Sur une large zone, les capteurs satellitaires à moyenne résolution (SPOT, LANDSAT) sont performants et les résultats obtenus avec les indices montrent une bonne adéquation avec les données de terrain (plus de 70 % de localisations avérées) (Joria et al., 1991; Wulder et al., 2006). Lorsque la zone d'étude est plus réduite, l'utilisation de photographies aériennes ou des capteurs satellitaires à fine résolution s'avèrent plus adéquats (Haara and Nevalainen, 2002; Wulder et al., 2006; Sprintsin et al., 2007).

1.8. Le Sapin pectiné et son fonctionnement

Le Sapin pectiné est une espèce d'origine méditerranéenne et a connu une remontée vers le nord avec le réchauffement passé des climats. C'est une essence typique de l'étage montagnard inférieur se répartissant entre 400 et 1800 m d'altitude (Rameau et al., 1989; Aussenac, 2002). Il a une très longue durée de vie, pouvant atteindre 600 ans (Wolf, 2003). En France, le Sapin se trouve en peuplement monospécifique ou associé au Hêtre (*Fagus sylvatica*) ou à l'Épicéa (*Picea abies*). Cette essence tolère l'ombrage pendant plusieurs années (Valladares and Niinemets, 2008). Il peut ainsi se développer sous un autre couvert forestier en fin de succession végétale (espèce dryade). En Provence, et notamment sur le Mont Ventoux, il a récemment reconquis son territoire en se développant sous les pineraies plantées au cours du programme RTM (Restauration des Terrains de Montagne).



Figure 1.6 : Aire de répartition du Sapin pectiné en Europe. D'après Wolf (2003).

Concernant les propriétés du sol, le Sapin pectiné est indifférent à la nature de la roche mère. Son enracinement est de type pivotant mais devient traçant après quelques années par mortalité naturelle du pivot et est peu sensible aux contraintes du sol (Drénou, 2006). Cependant, il est sensible à la sécheresse édaphique et atmosphérique, notamment pendant la saison de végétation (Guehl and Aussenac, 1987; Aussenac, 2002; Macias et al., 2006; Battipaglia et al., 2009; Lebourgeois et al., 2010).

Le sapin pectiné semble contrôler tardivement sa transpiration ce qui lui confère un caractère moins bien adapté aux stations forestières sèches que les autres espèces de Sapins méditerranéens, d'après une étude réalisée sur des rameaux sujets à une diminution de l'humidité de l'air (Aussenac, 1980, 2002). Néanmoins, d'autres mesures réalisées, cette fois, in situ sur des peuplements Alpains semblent contredire ce précédent résultat et montrent que le potentiel hydrique du sol entraînant l'arrêt de l'activité photosynthétique du Sapin pectiné était comparable à celle des autres espèces de Sapins méditerranéens (-2 MPa) due à une importante régulation stomatique, et se situe entre celui des Pins (potentiel moins négatif) et celui des Chênes et du Cèdre qui poursuivent leur activité à des potentiels hydriques plus négatifs (Guicherd, 1994; Peguero-Pina et al., 2007).

Chez le Sapin pectiné, une diminution de la conductance stomatique (étude réalisée sur des rameaux) due à une augmentation de la différence de concentrations en vapeur d'eau entre la feuille et l'air (en $\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$) affecterait plus fortement la transpiration que l'assimilation du carbone (Guehl et al., 1991). De fortes valeurs de cette différence (à partir de $13 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$) ont tout de même entraîné une diminution de l'assimilation (Guehl et al., 1989; Guehl et al., 1991). La photosynthèse est également sensible aux fortes températures qui limitent ses capacités photosynthétiques au dessus de $36 \text{ }^\circ\text{C}$ et entraînent un arrêt irréversible de l'activité photosynthétique des feuilles au-delà de $47 \text{ }^\circ\text{C}$ (Robakowski et al., 2002). Par ailleurs, le Sapin pectiné est sensible aux gelées tardives du printemps expliquant son absence à haute altitude mais supporte les hivers très froids, jusqu'à $-35 \text{ }^\circ\text{C}$ (Ducrey, 1998; Aussenac, 2002). Il est cependant moins sensible aux gelées tardives que le hêtre avec lequel il est mélangé sur le Mont Ventoux (Cailleret and Davi, 2011).



Photo 1-1 : Photographies d'un Sapin pectiné sur le site d'étude et d'une partie du système racinaire d'un arbre tombé.

D'un point de vue économique cette essence est importante de par la qualité de son bois et la quantité de récolte réalisée dans les forêts françaises (Figure 1.7) dont 10 % de la superficie et 8.5 % des récoltes (environ 600 000 m³) se font dans le sud-est de la France. Cependant, elle a subi des dépérissements successifs depuis de nombreuses années dans les stations sèches réparties en France (Pauly, 2006).

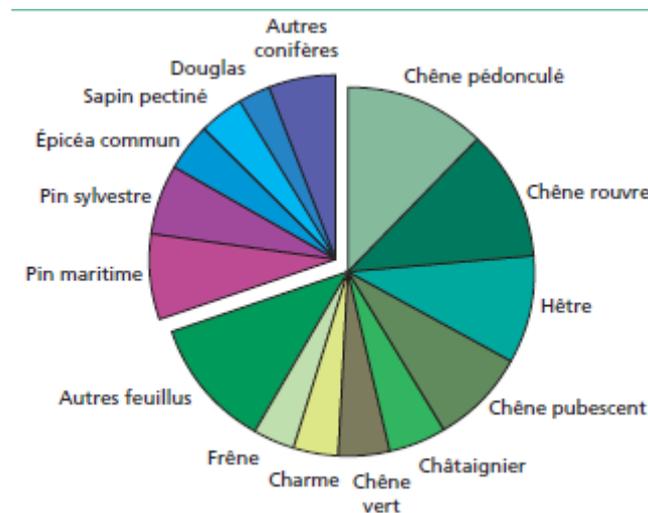


Figure 1.7 : Répartition en superficie (ha) par essence des forêts dédiées à la production de bois en France. D'après l'Inventaire Forestier National (IFN, 2008).

1.9. Démarche adoptée dans l'étude

Ayant pour ambition de réaliser des cartes révélant les zones les plus sensibles à la sécheresse, cette étude nécessite une meilleure compréhension des processus impliqués dans la vulnérabilité du Sapin pectiné à cet aléa en relation avec les conditions pédologiques et climatiques, et d'en appréhender les variations spatiales. L'étude était localisée sur le Mont Ventoux où des taux de mortalité élevés sont observés et semblent être liés aux propriétés hydriques variables du sol.

Suite aux considérations précédentes, les questions posées sont maintenant :

- **Quel type de régulation stomatique est développé par le Sapin pectiné ?**
- **Quel est son niveau de vulnérabilité à l'embolie ? Suite à une sécheresse, le carbone disponible limite-t-il le fonctionnement du Sapin pectiné ?**
- **Présente-t-il des ajustements fonctionnels aux conditions pédo-climatiques variables ?**
- **Les stress hydriques « ressentis » par le Sapin pectiné présentent-ils différentes intensités selon les conditions pédologiques ? Ce phénomène pourrait-il expliquer la variabilité spatiale des taux de mortalité ?**
- **Est-il possible de détecter le stress hydrique du Sapin pectiné ? Peut-on en localiser les variations spatiales par télédétection ?**

Certains des processus impliqués dans la réponse au stress hydrique du Sapin pectiné ont été étudiés grâce à des mesures sur des arbres situés dans des conditions pédo-climatiques contrastées sur le Mont Ventoux ou par modélisation. La variabilité spatiale de la vulnérabilité au stress hydrique a été abordée grâce à la télédétection dans le but d'approcher l'état hydrique et de l'état sanitaire du couvert. Ainsi, pour aborder ces questions, différentes approches ont été adoptées (Figure 1.8).

La première est une **expérimentation** menée pendant plusieurs années afin d'analyser le comportement hydrique du Sapin pectiné. Représentative du comportement hydrique général de l'arbre, cette expérimentation a été centrée sur l'étude de la transpiration et couplée avec de nombreuses autres mesures (Figure 1.8). L'objectif était de caractériser le type de régulation stomatique développée par le Sapin pectiné. Un autre enjeu était de caractériser les intensités de stress hydrique subies par les arbres et leur variabilité en fonction des conditions

climatiques et pédologiques. Différents sites d'étude présentant des conditions pédologiques et climatiques contrastées ont donc été sélectionnés sur le Mont Ventoux pour réaliser ces mesures. De plus, nous avons cherché à mesurer la vulnérabilité à l'embolie du Sapin pour identifier si sa mortalité avait une origine hydraulique ou si l'hypothèse d'un manque de disponibilité en carbone devait être favorisée (Figure 1.8). Menées en collaboration avec d'autres unités de recherche, des mesures complémentaires ont visé à évaluer si les arbres avaient développé certains ajustements aux propriétés hydriques du sol (Figure 1.8).

La deuxième voie explorée est la **modélisation mécaniste**. Elle vient compléter la première approche par l'estimation quantitative de certains paramètres du bilan hydrique inaccessibles par mesure directe mais en se basant sur les autres mesures réalisées (Figure 1.8). Les processus impliqués dans le bilan de carbone étant intégrés dans le modèle, son utilisation a également permis d'évaluer les effets des stress hydriques mesurés sur la photosynthèse et la disponibilité du carbone, élément critique dans l'étude de la vulnérabilité à la sécheresse (Figure 1.8). Le but de cette approche est également de tester certaines hypothèses émises quant aux processus impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse et les ajustements aux conditions pédologiques, par l'étude de l'évolution des différentes parties des arbres sur le long terme. Le modèle utilisé dans cette partie est CASTANEA. En effet, il permet de modéliser par différents mécanismes les processus impliqués dans le bilan hydrique et carboné ainsi que l'allocation du carbone disponible aux différentes parties de l'arbre.

La troisième approche est la **télé-détection** de l'état sanitaire et hydrique du couvert forestier (Figure 1.8).

- Dans le **domaine visible**, elle a été utilisée pour évaluer s'il était possible de déceler l'état sanitaire du couvert, notamment en localisant les arbres morts dans le couvert forestier pour réaliser une analyse rétrospective de cet état en lien avec le climat.
- Étant donné l'objet de l'étude, des méthodes pour caractériser les variations spatiales de la transpiration ont été testées. Ceci peut être réalisé grâce à l'étude de la température de surface. La télé-détection dans le domaine de l'**infrarouge thermique** a alors été utilisée pour tenter d'évaluer l'état hydrique du couvert de Sapins et sa variabilité (Figure 1.8). Dans un premier temps, en prenant en compte les considérations précédentes, un protocole s'ajoutant à l'expérimentation a été mis en place afin d'estimer, à l'échelle de l'arbre, les niveaux de température du surface (par rapport à celle de l'air) qu'il était possible de mesurer et si les variations temporelles

de la température de surface permettaient de révéler le stress hydrique du Sapin. Par la suite, la faisabilité d'une cartographie des variations spatiales et temporelles de l'intensité du stress hydrique, par recours à la thermographie infrarouge à plus large échelle, a été évaluée.

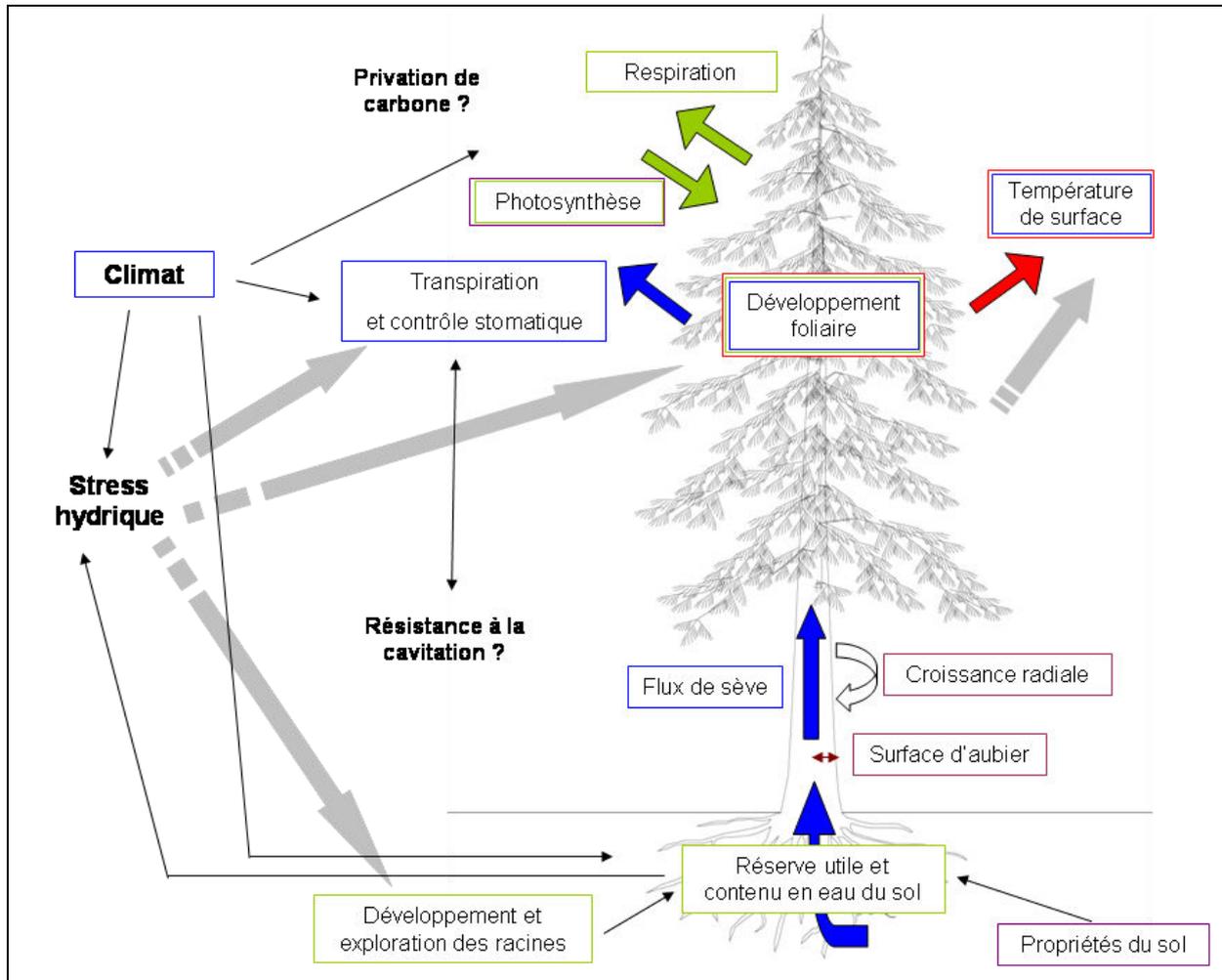


Figure 1.8 : Schéma représentant les principaux aspects du développement des arbres et les flux étudiés par les différentes approches. L'étude de l'influence du stress hydrique sur ces paramètres est indiquée par les flèches grises. Les termes encadrés en bleu ont été appréhendés grâce à une approche par expérimentation, ceux en vert, par modélisation et ceux en rouge, par télédétection. Les paramètres encadrés en violets sont ceux dont les mesures et analyses ont été réalisés dans d'autres études mais dont les résultats sont utilisés ici.

Chapitre 2

Les sites étudiés et le dispositif de mesure

Plusieurs sites ont été choisis en fonction de leurs caractéristiques pédologiques et climatiques sur le massif forestier du versant nord du Mont Ventoux. Sur certains sites à différentes altitudes, appelés placettes (20x20 m), les mesures expérimentales liées au fonctionnement hydrique des arbres ont été mises en place pour un suivi sur plusieurs années. Sur d'autres sites formant le transect, situés à la même altitude mais présentant des conditions pédologiques contrastées, ainsi que sur les placettes susnommées, des mesures ponctuelles du développement des arbres et de leur état sanitaire ont été effectuées. Les caractéristiques des placettes et des sites de mesure, le dispositif expérimental et les mesures réalisées sont décrits dans ce chapitre mais les méthodes particulières à chaque approche seront développées plus en détail dans les chapitres concernés.

2.1. Les sites d'études

Le sapin pectiné a principalement été étudié sur le versant nord du Mont Ventoux. Un autre massif forestier, la forêt domaniale d'Issole, constitué majoritairement de sapins pectinés a également été choisi afin de comparer les niveaux de signal de température de surface sur les deux massifs.

2.1.1. Le Mont Ventoux : montagne méditerranéenne

2.1.1.1. Les peuplements forestiers

Par sa position biogéographique à la rencontre des biomes médio-européens, alpins et méditerranéens, par ses longs gradients altitudinaux (de 400 à 1900m d'altitude) et par son orientation est-ouest induisant des milieux contrastés selon les versants, le Mont Ventoux est un massif montagneux où règne une biodiversité exceptionnelle tant végétale qu'animale (Blondel, 2007). Une partie du mont Ventoux est classée en réserve de biosphère afin de préserver cette biodiversité et notamment certaines espèces rares telles que la vipère d'Orsini présente dans les milieux ouverts, le pavot du Groënland ou de nombreuses espèces d'oiseaux. L'expansion de la forêt est maintenant contenue afin de maintenir ces milieux ouverts. En milieu forestier la biodiversité est plus importante dans les peuplements mélangés (Blondel, 2007). Les peuplements forestiers sur le Mont Ventoux sont pour la plupart issus de reboisements qui ont eu lieu au cours du 19^e et 20^e siècle dans le cadre de la restauration des terrains de montagnes pour lutter contre l'érosion après un déboisement trop important au cours des siècles précédents. Actuellement, la gestion forestière favorise la régénération

naturelle au détriment des plantations (Dreyfus, 2007). En versant sud, le cèdre s'étend vers l'aval dans les peuplements de chênes vert et pubescent alors que le hêtre se maintient à haute altitude. En versant nord, les peuplements de pins (pin sylvestre et pin noir principalement) ont évolué vers des peuplements mélangés de hêtre, de sapin pectiné et de feuillus (alisier, érable à feuille d'obier...) éparpillés (Dreyfus, 2007). Ces derniers prennent une part de plus en plus importante dans le peuplement et les pins vieillissants sont coupés par les gestionnaires forestiers (Dreyfus, 2007). Sur le versant nord, à haute altitude (1200-1650 m), il existe une ancienne hêtraie sapinière relique qui peut être considérée comme forêt primaire (Melki and Briola, 2007).

Des dépérissements et mortalités de Pins sylvestres et Sapins pectinés sont observés mais seul ce dernier est étudié ici. Il est localisé sur le versant Nord du Mont Ventoux entre 1000 et 1700 m d'altitude. Les taux de mortalité sont très variables : 21 % en moyenne mais entre 0 et 54 % selon les placettes (Cailleret et al., submitted). Au-dessus de 1300 m d'altitude, il y a très peu de cas de mortalité.

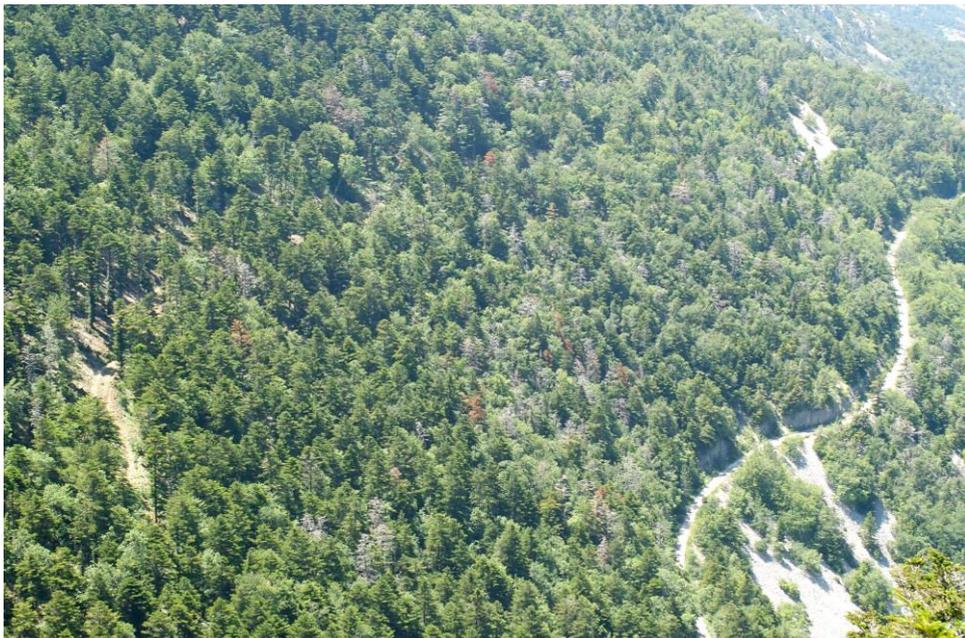


Photo 2.1 : Photographie illustrant la répartition des Sapins morts sur une partie du versant nord du mont Ventoux.

2.1.1.2. Les conditions pédo-climatiques

Le climat est caractérisé par des sécheresses estivales marquées et des précipitations maximales se produisant à l'automne et au printemps, ce qui est typique du bioclimat méditerranéen. La pluviométrie annuelle est de 700 à 1000 mm par an (Melki and Briola,

2007) et est constante depuis les années 1960, alors que les précipitations estivales diminuent (Figure 2.1). Ces dernières sont fréquemment en dessous de 80 mm pour les mois de juillet et août (mesures des 40 dernières années). Un gradient altitudinal de la pluviométrie de 14 mm pour 100 m est observé (Cailleret, 2011). Au niveau des températures, on observe une tendance à l'augmentation depuis quelques années, notamment pour les températures estivales (Figure 2.1). Les hivers sont en général secs et froids, les températures étant fréquemment sous 0 °C. A cause d'un gradient thermique altitudinal marqué moyen (-0.7 °C pour 100 m d'élévation en altitude), les températures sont très basses à haute altitude, le manteau neigeux peut ainsi se maintenir plus de 140 jours au sommet (1909 m d'altitude). De plus, le mont Ventoux est soumis au mistral, un vent fort et sec provenant du nord (Melki and Briola, 2007).

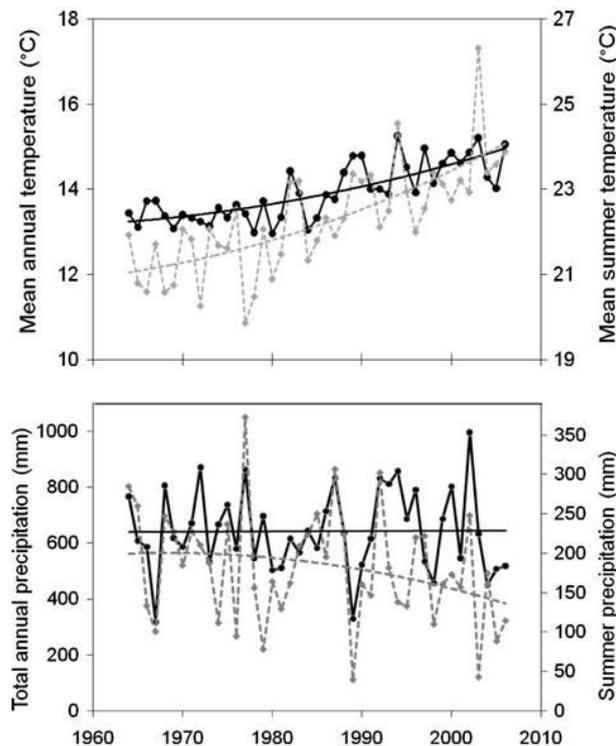


Figure 2.1 : Tendance climatique de la zone étudiée (mesure de la station météorologique de Carpentras à 99 m d'altitude) entre 1964 et 2006. La moyenne annuelle (en noir) et de l'été (juin-août ; en gris) des températures augmente significativement ($p < 0.1$). La diminution des précipitations de l'été (en gris) est significative ($p < 0.1$) alors qu'il n'y a pas de tendance annuelle (en noir). D'après Cailleret and Davi (2011).

D'un point de vue géologique, le mont Ventoux est issu d'un anticlinal incliné vers le nord dont la crête initiale s'est rompue laissant un versant à faible pente au sud et un versant à très forte pente (de 23 à 47°) au nord (Melki and Briola, 2007). Les couches supérieures de la roche mère sont composées de calcaire qui a formé un relief karstique sous l'action de

l'infiltration de l'eau. L'infiltration de l'eau dans ce relief est très importante et elle ressort au niveau des sources et des résurgences.

A cause de la faible productivité de la végétation, de la sécheresse édaphique estivale et de l'érosion marquée qui a eu lieu lorsque les massifs étaient déboisés au cours du 19^e siècle, les sols présentent une faible épaisseur. Cependant, le relief karstique du Mont Ventoux confère une grande variabilité à cette épaisseur de sol (Xie et al., 2012). De plus, la proportion d'éléments grossiers étant importante (de 20 à 90 %) et la roche mère calcaire très fracturée, la quantité d'eau retenue dans les sols est faible.



Photo 2.2 : Photographie d'une placette dans la forêt étudiée illustrant la forte pente et teneur en cailloux du site.

2.1.2. La forêt domaniale de l'Issole

La part de l'étude menée sur cette forêt a été restreinte. Ainsi, seule une rapide présentation en est réalisée.

La forêt domaniale de l'Issole est un massif forestier des Préalpes situé dans le parc naturel régional du Haut Verdon (Figure 2.2) et dont le versant nord est majoritairement composé de sapins pectinés, de mélèzes et de pins sylvestres. La roche mère est constituée de calcaires argileux. La période estivale est également marquée par une sécheresse intense. La pluviométrie moyenne de mai à août est de 311 mm et de 1032 mm en cumul annuel (Panini and Amandier, 2005). Par rapport au Mont Ventoux, la pluviométrie est légèrement plus faible (différence de moyenne mensuelle supérieur à 20 mm) alors que la température

annuelle est plus élevée (inférieur à 1 °C différence) à altitudes similaires (Cailleret, 2011). Dans cette forêt, la proportion d'arbres morts est faible mais celle de Sapins dont le houppier est endommagé est plus importante que sur le mont Ventoux (Cailleret et al., 2011). D'après des mesures de résistivité électrique réalisées (présentation ultérieure), le sol et le sous-sol semblent plus homogènes sur ce site.



Figure 2.2 : Localisation des deux forêts d'étude.

2.2. Les placettes et sites de mesure

Les placettes ont été choisies pour représenter des conditions pédo-climatiques différentes alors que le transect a été choisi pour représenter des conditions climatiques similaires mais une variabilité des propriétés hydriques du sol varié. Quasiment toutes les mesures réalisées, l'ont été sur chacune des quatre placettes choisies mais la durée de ces mesures et le nombre d'arbres étudiés varient entre les placettes.

2.2.1. Le choix des placettes

Les placettes expérimentales ont été sélectionnées pour représenter les conditions hydriques à différentes altitudes et pour différents types de sols en termes de teneur en cailloux et de profondeur au-dessus de la roche mère.

A l'origine du dispositif expérimental, l'effet altitude a été étudié en instrumentant des arbres situés sur deux placettes à basse (1020 m) et haute (1360 m) altitudes. Les différentes mesures en continu ont alors été réalisées sur la période de 2008 à 2010.

Par la suite, afin d'étudier l'impact de la capacité de rétention en eau du sol sur le fonctionnement hydrique, ces mesures ont également été réalisées sur des arbres sélectionnés dans deux placettes à altitude intermédiaire (1100 m sur le transect) présentant des conditions pédologiques très contrastées. La période de mesure correspond aux années 2009 et 2010.

La nomenclature des placettes correspond aux lettres A à D selon une altitude croissante (Figure 2.3).

2.2.2. Le transect en courbe de niveau

Sur un transect en courbe de niveau long de 800 m pour lequel les propriétés du sol ont été caractérisées et présentent une forte variabilité, les caractéristiques des arbres en diamètre, hauteur, surface foliaire et surface d'aubier ont été relevées. Les arbres considérés sont ceux situés dans l'intervalle de 2 m de part et d'autre de la ligne définie par le transect (Figure 2.3). De plus, l'état sanitaire de ces arbres a été évalué par Maxime Cailleret de l'unité Écologie des forêts méditerranéennes (INRA) selon le protocole développé par le Département Santé des Forêts. Les arbres sont classés dans cette étude en trois catégories : sains, dépérissants et morts.

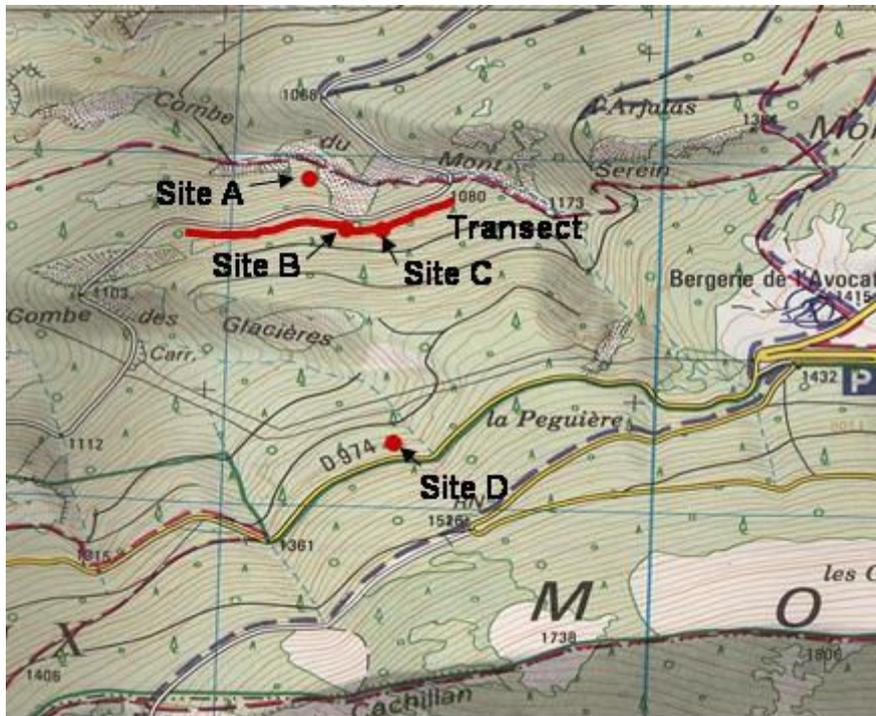


Figure 2.3 : Localisation des sites d'étude sur le versant Nord du Mont Ventoux.

2.3. Le dispositif expérimental

Différentes composantes influençant le fonctionnement hydrique des arbres ont été mesurées afin d'identifier la variabilité de la régulation de la transpiration et de l'intensité des stress hydriques subis par les arbres selon les conditions météorologiques et pédologiques. Ainsi, les différents niveaux de sécheresses édaphiques et atmosphériques ont également été caractérisés. Par ailleurs, sur chaque placette, l'évolution de la température de surface était également mesurée pour la mettre en lien avec celle de la transpiration. Les différentes mesures sont décrites ci-dessous. Les données étaient enregistrées grâce à des centrales d'acquisition alimentées par des batteries, de même que les capteurs nécessitant une énergie électrique.



Photo 2.3 : Photographie d'une des placettes expérimentales.

2.3.1. Caractérisation du type de sol des placettes

Le sol a été caractérisé par Xie Yingge en utilisant la tomographie électrique 3D pour les placettes et 2D pour le transect en courbe de niveau en 2D (Xie et al., 2012). Cette technique permet de cartographier la résistivité électrique du sol et du sous sol par une méthode non invasive, ce qui permet d'éviter l'ouverture de fosses, impossible à réaliser sur le mont Ventoux (sol fortement caillouteux et difficultés d'accès à des engins lourds). Un compromis doit être fait entre la résolution et la profondeur d'investigation souhaitée, déterminée en jouant sur la configuration spatiale des électrodes utilisées pour la mesure. La résistivité dépend d'un certain nombre de caractéristiques dont la structure des matériaux rocheux ainsi que la teneur en élément grossiers qui ont impact direct sur la réserve en eau des sols. Xie et

al. (2012) montrent que la mesure de la résistivité électrique donne accès à une indication qualitative de la réserve en eau potentielle du sol. Pour les placettes de l'expérimentation, la résistivité a été mesurée 3 m autour des arbres fortement instrumentés et a été considérée jusqu'à une profondeur de 5 m (Figure 2.4) afin d'explorer les propriétés du sol sur la profondeur potentielle de distribution des racines (Rambal, 1984; Canadell et al., 1996). Pour le transect en courbe de niveau, la résistivité a été mesurée sur toute sa longueur en 2D (Figure 2.5) avec une profondeur d'investigation de 20 m.

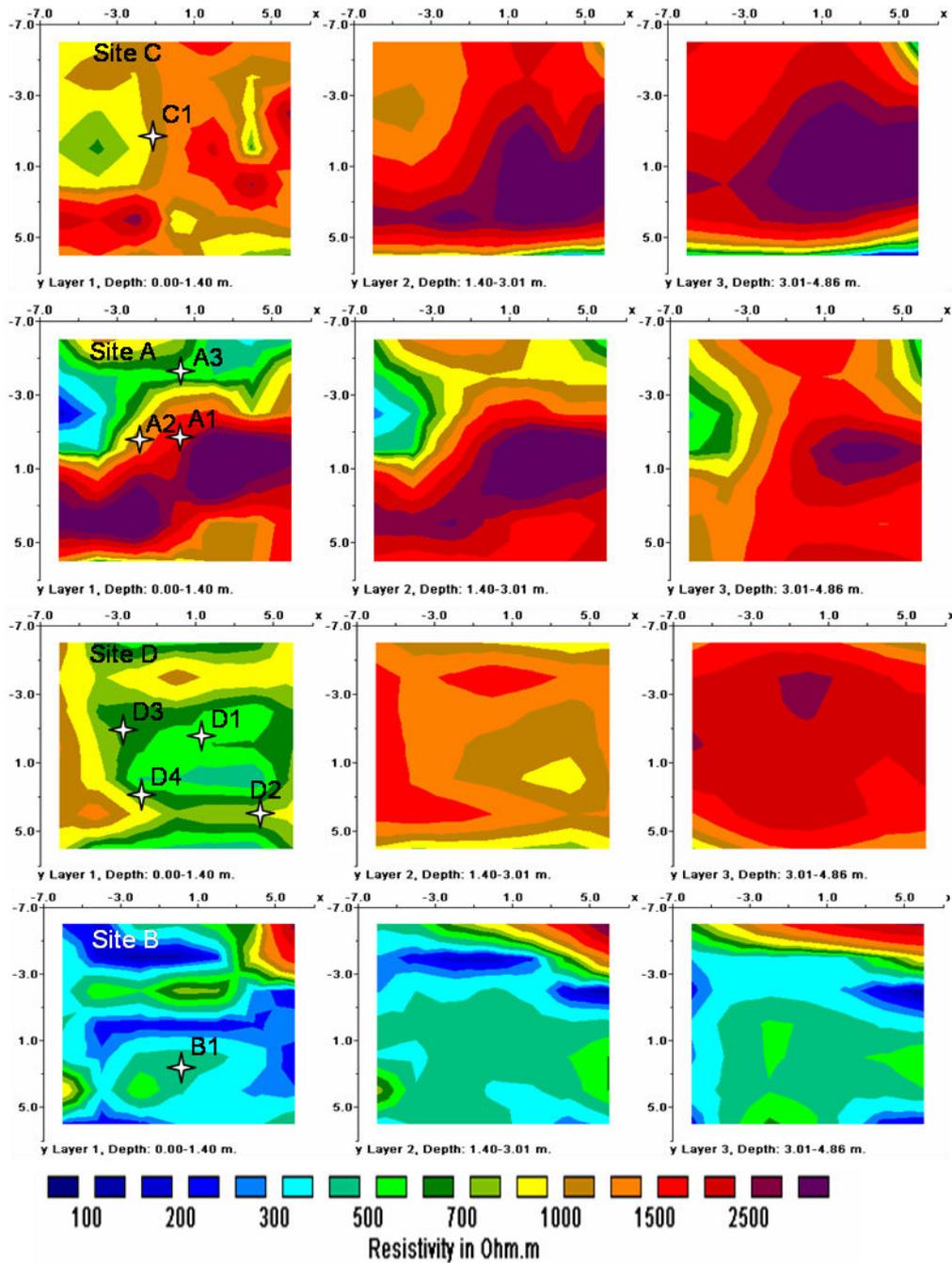


Figure 2.4 : Profils 3D de résistivité électrique réalisé sur les 4 placettes. De gauche à droite, les différents profils correspondent à la résistivité intégrée sur 0 - 1.4 m, 1.4 - 3 m et 3 - 4.9 m.

La résistivité et donc la réserve utile potentielle des placettes étaient très contrastées, allant d'une placette à la teneur en cailloux supérieure à 80 % (Site C ; Figure 2.4) à une placette ayant une faible proportion d'élément grossier sur 5 m de profondeur (Site B ; Figure 2.4). Au sein d'une même placette, la variabilité de la résistivité électrique peut être importante (exemple du Site A ; Figure 2.4) conférant des conditions hydriques différentes pour des arbres pourtant adjacents. Ainsi, cette technique de caractérisation du contenu en éléments grossiers du sol permet de révéler la variabilité intra-parcellaire de la profondeur et de la

capacité de stockage de l'eau des sols. Le profil réalisé sur le transect révèle également la grande variabilité de la profondeur du sol entre les placettes (Figure 2.5). Les différentes mesures réalisées sur les arbres peuvent alors être mises en relation avec les propriétés du sol caractérisées par cette technique.

En Issole, la structure du sol et du sous-sol paraît plus homogène que sur le Mont Ventoux, d'après les profils réalisés (Figure 2.6).

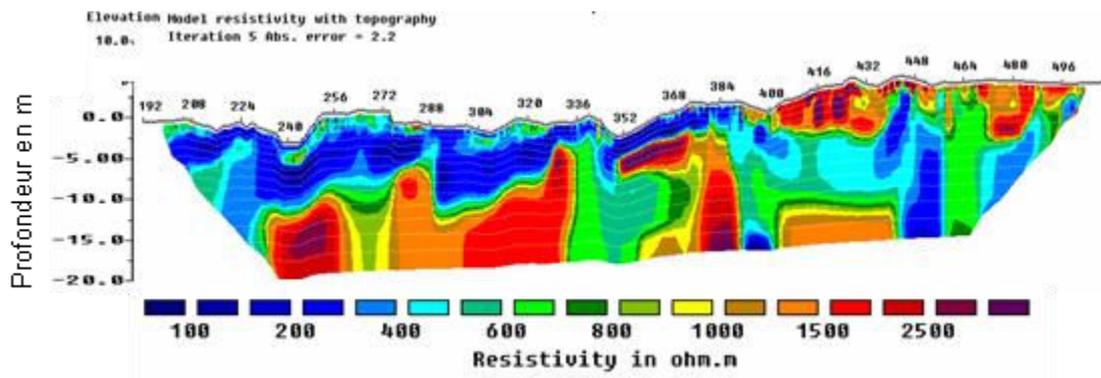


Figure 2.5 : Extrait du profil 2D de résistivité électrique réalisé sur le transect.

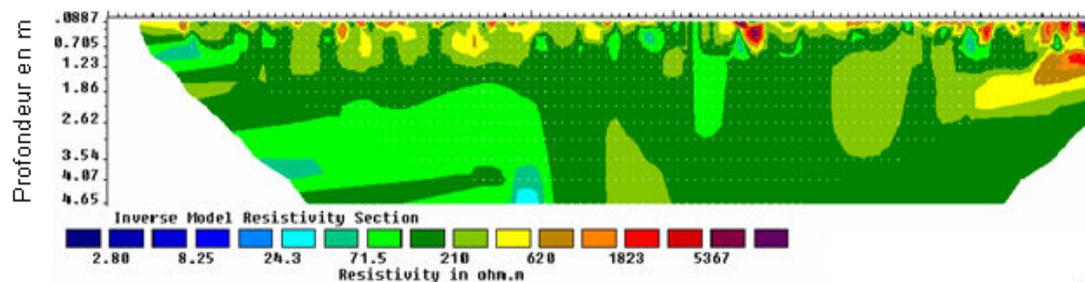


Figure 2.6 : Extrait d'un profil 2D (longueur de 25 m) de résistivité électrique réalisé dans la forêt d'Issole.

Pour la suite de l'étude, des classes de résistivité ont été définies afin de caractériser de manière qualitative la réserve en eau potentielle des sols. Elles sont déterminées grâce à la moyenne de la résistivité mesurée sur 5 m de profondeur à partir des profils 2D ou 3D (Tableau 2.1).

Tableau 2.1 : Définition des classes de résistivité

Classe n°	Intervalle de résistivité moyenne considéré (Ohm.m)	Arbres des placettes localisés dans cette classe	Nombre d'arbres du transect localisés dans cette classe
1	0 - 500	B1	51
2	500 - 1000	A3 – D1 – D2 – D3 – D4	22
3	> 1000	A1 – A2 – C1	22

2.3.2. Caractérisation du fonctionnement hydrique des arbres et du sol

* Le contenu en eau du sol

La teneur en eau du sol a été mesurée sur les placettes A et D. Sur chaque placette, trois fosses ont été instrumentées avec cinq sondes capacitives (DECAGON EC-10) insérées tous les 20 cm jusqu'à un mètre de profondeur dans le sol. Étant donnée la teneur en cailloux du sol et la forte variabilité du sol, une calibration des sondes pour obtenir une mesure d'humidité n'a pas été possible. Ainsi, un indicateur d'humidité a été défini en considérant pour chaque capteur une mesure relative prenant en compte les valeurs minimum et maximum relevées pour le capteur considéré.

En collaboration avec Maxime Cailleret et Hendrik Davi de l'unité d'Écologie des Forêts Méditerranéennes (INRA), des mesures de potentiels de base ont été réalisées pendant deux années consécutives (2008-2009) sur les placettes A et D. Sur les placettes B et C, ces mesures ont été réalisées uniquement en 2009. La mesure de potentiel de base se fait avant le lever du soleil lorsque la transpiration des arbres est nulle. A ce moment, on considère que la tension de l'eau au sein des tissus conducteurs de l'arbre est à l'équilibre avec la tension de l'eau disponible dans le sol. La mesure a été réalisée sur des rameaux en utilisant une chambre de pression Schölander (Scholander et al., 1965)

* La transpiration des arbres

Au cœur du fonctionnement hydrique des arbres, leur transpiration a été mesurée pendant deux ou trois années selon les placettes. Parmi les différentes méthodes existantes, nous avons choisi celle à dissipation thermique développée par Granier (1985). Cette méthode est mise en œuvre en insérant une paire d'aiguilles dans le tronc, disposées selon le sens de la circulation de la sève. L'aiguille supérieure est chauffée et la dissipation de la chaleur va dépendre du flux de chaleur convectif lié au flux de sève. Ainsi, la différence de température entre les deux aiguilles peut être reliée au flux de sève, la différence de température étant d'autant plus faible

que le flux de sève est élevé. Une calibration générique permet alors de calculer le flux à partir de cette différence de température (Granier, 1985) et conduit à la connaissance de la densité de flux de sève sur la section couverte par les aiguilles

Ces capteurs sont habituellement chauffés en continu. Cependant, l'alimentation en électricité se faisant par des batteries et les sites étant relativement difficiles d'accès sur un terrain de montagne, un chauffage cyclique a été adopté afin de limiter le rythme de remplacement des batteries (Cf. Tableau 2.2 pour le détail des cycles de mesure). L'utilisation de cette technique de chauffage cyclique ne permet pas d'atteindre un régime permanent et a entraîné une erreur dans la mesure. J'ai ainsi développé une méthode de traitement des mesures présentée dans l'article "Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime" publié dans *Annales of Forest Sciences* présenté ci-après.

Tableau 2.2 : Différents cycles de mesure adoptés pendant l'expérimentation. Les cycles étaient identiques sur toutes les placettes.

Année	Jours julien	cycle diurne		cycle nocturne	
		chauffe	arrêt	chauffe	arrêt
2008	121-365	1h	30'	1h	45'
	1-99	1h	30'	1h	45'
2009	99-168	30'	45'	30'	3h
	168-365	1h	1h	1h	3h
2010	1-283	1h	1h	1h	3h

Sur un arbre par placette, la densité de flux de sève a été mesurée à deux profondeurs dans le tronc : entre 0 et 2 cm et entre 2 et 4 cm de profondeur. Ceci permet de caractériser la répartition radiale du flux qui n'est pas constante dans l'aubier. De plus, certaines mesures expérimentales semblent montrer que le flux à l'intérieur de l'aubier correspondrait au prélèvement de l'eau par les racines profondes (Nadezhdina et al., 2007; Cermak et al., 2008; Nadezhdina, 2010). La mesure de ce flux de sève pourrait alors permettre de caractériser la proportion de l'eau prélevée en profondeur, sans toutefois indiquer de manière quantitative la profondeur de ce prélèvement.

Par ailleurs, la mesure de flux de sève nécessite une mise à l'échelle (Granier et al., 1996) pour obtenir des valeurs de transpiration. Elle a été faite en prenant en compte la surface totale d'aubier sur laquelle la sève est conduite et la répartition radiale de la densité de flux dans le tronc et estimée par rapport à la surface projetée de la couronne pour pouvoir comparer les

arbres entre eux en termes de surface transpirante. La mesure de transpiration est alors exprimée en litre d'eau transpirée par m² de sol et par heure (voir Ch. 3).

2.3.3. Une méthode de correction de la mesure de flux de sève

2.3.3.1. Introduction

L'utilisation du chauffage cyclique pour la mesure de la densité de sève a permis une économie en électricité mais a cependant induit un biais dans la mesure. En effet, la mesure réalisée avec un chauffage cyclique a été comparée avec celle réalisée avec un chauffage continu sur le même arbre ou sur des arbres voisins pendant une période suffisamment longue pour observer une large gamme de valeurs de flux. Selon le cycle de chauffage utilisé, les flux étaient soit surestimés ou sous-estimés. Une méthode de correction des mesures réalisées en chauffage cyclique existait (Do and Rocheteau, 2002a, b) mais n'était pas satisfaisante pour notre cas particulier de densité de flux faible. Une autre méthode de correction du biais a alors été mise au point et fait l'objet de l'article suivant. Elle est basée sur une calibration par rapport aux mesures de flux avec chauffage continu, à partir de l'équation établie par Granier (1985). Elle nécessite un couple de capteurs fonctionnant en même temps mais chauffés différemment par deux systèmes d'alimentation électrique.



Photo 2.4 : Photographie des aiguilles servant à la mesure de densité de flux de sève avec la méthode à dissipation de chaleur.

2.3.3.2. Article

Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime

Marie Nourtier · André Chanzy · André Granier · Roland Huc

Received: 10 February 2011 / Accepted: 17 March 2011
© INRA and Springer Science+Business Media B.V. 2011

Abstract

• **Context** The thermal dissipation method to measure sap flow in tree stems can be used with cyclic heating to reduce electricity consumption and/or to account for natural temperature gradients. Nevertheless, errors in sap flow estimation can be introduced because the thermal equilibrium has not been reached at the measurement time.

• **Aim** We propose a method to assess this error and to estimate sap flow density. It is based on Granier's (Ann For Sci, 42:193–200, 1985) non-species-specific calibration.

• **Methods** This work was performed on silver fir trees (*Abies alba* Mill.) with low sap flux densities (maximum of $0.68 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$). To estimate the error, we developed a calibration procedure using the experimental set-up in trees. This approach is based on a pair of sensors having similar temporal patterns in sap flux density, one being under cyclic heating while the other is continuously heated.

• **Results** Applying Granier's calibration without correction led to large errors (relative error reached 200%). After correction, the error was greatly diminished; it was lower

than $0.042 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ when using short heating cycles (0.5 h).

• **Conclusion** The correction was applicable to all silver fir trees monitored. However, this method can be easily repeated to investigate the validity domain of the correction.

Keywords Sap flow · Thermal dissipation method · Cyclic heating · Error correction · Silver fir

1 Introduction

Sap flow measurement is the only method to assess water fluxes in the soil–vegetation–atmosphere continuum at the tree scale or over complex terrain where the soil water balance or micrometeorological methods cannot be implemented. There are several techniques for measuring sap flow (Köstner et al. 1998), including heat pulse velocity, tissue heat balance (Čermák-type) and radial flowmetry (Granier type). Granier's method (Granier 1985, 1987) is one of the most commonly used for trees because of its simplicity, low cost and reliability (Andrade et al. 1998; Braun and Schmid 1999; Do and Rocheteau 2002a; Lu et al. 2004). This technique uses a thermal dissipation probe radially inserted into the stem. The equation for calculating sap flux density is applicable to every tree species when the sensor geometry and electrical power remain identical and when the entire length of the probe is surrounded by the hydroactive xylem, creating a high thermal conductivity between the probe and the wood (Granier 1987; Lu et al. 1996; Lu et al. 2004). The main drawback of the Granier method is its relatively high electricity consumption, which may be a critical issue in the experimental design because several repetitions are needed to scale up the measurements made at the tree level to an entire forest stand.

Handling Editor: Gilbert Aussenac

M. Nourtier · A. Chanzy (✉)
INRA–UMR1114, INRA/UAPV, Environnement Méditerranéen
et Modélisation des AgroHydrosystèmes,
Site Agroparc,
84914 Avignon, France
e-mail: achanzy@avignon.inra.fr

A. Granier
INRA–UMR1137, Écologie et Écophysiole forestière,
54280 Champenoux, France

R. Huc
INRA–UR629, Écologie des Forêts Méditerranéennes,
Site Agroparc,
84914 Avignon, France

Granier (in Köstner et al. 1998) first proposed cyclic heating to diminish power consumption. Do and Rocheteau (2002a, b) further developed the cyclic heating method to reduce both power consumption and the effect of ambient thermal gradients. However, cyclic heating limits temporal resolution. Therefore, using a cyclic heating method implies making a trade-off between spatial and temporal sampling. This method also requires recalibration because the thermal stationary regime is not always reached at the end of a heating or cooling cycle. Do and Rocheteau (2002a, b) established a non-species-specific calibration (D&R calibration) fitted to non-stationary regimes using short cycles. The D&R calibration was built with measurements on artificial columns filled with sawdust and was confirmed on tropical trees by Isarangkool Na Ayutthaya et al. (2010). However, they found an overestimation of 30% under low flow conditions and proposed an updated calibration relationship. The time needed to reach the stationary regime is determined by the heat exchanges between probes, wood and xylem sap. Therefore, this time may depend on the tree species, the sap flow rate and the trunk diameter. It is possible, then, that D&R calibration cannot be generalised to all tree species and dimensions.

The aim of this study was to assess whether cyclic heating can be applied to measure sap flow with the Granier method on silver fir trees with low sap flow rates. Unlike the D&R calibration approach, which is based on a specific calibration for cyclic measurements, we used the calibration relationship proposed by Granier (1985). Use of this relationship is strongly supported by its successful application with numerous tree species. A primary objective of the present study was to analyse how a non-stationary regime impacts temperature measurements and the resulting sap flow calculations in relation to the timing of the heating cycle. A generic correction method, based on in situ measurements, was then developed and evaluated. This correction method involves building parameters from the previous error assessment to extrapolate the non-stationary regime to the stationary regime. Finally, a comparison was made with the D&R calibration method.

2 Materials and methods

2.1 Granier's method

Sap flow is measured with a thermal dissipation sap flowmeter composed of two probes. These probes are inserted radially into the xylem, just beneath the tree bark. One of the two probes is heated with a constant energy input, while the other is not heated and remains at the same temperature as that of the wood. Sap flux density is a function of the temperature difference (ΔT) between the

two probes. Under no-flow conditions, the temperature of the heated probe stabilises at a maximum value, ΔT_0 , when heat dissipation by conduction through the wood equals the heat input. An accurate measurement of ΔT_0 is necessary for the calculation of sap flux density. Under no-zero flow conditions, heat convection increases and ΔT decreases. Granier (1985) calibrated the following relationship to estimate sap flux density (J_t in litres per square decimetres per hour) at time t :

$$J_t = \alpha \cdot \left(\frac{\Delta T_0 - \Delta T_t}{\Delta T_t} \right)^\beta = \alpha K^\beta \quad (1)$$

where $\alpha = 4.2841 \text{ L dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, $\beta = 1.231$, ΔT_0 is the maximum temperature difference between both probes under zero flow conditions and ΔT_t is the temperature difference between probes at time t .

2.2 Experimental design

This study was conducted on silver fir (*Abies alba* Mill.) trees at Mont Ventoux (southern France, 44°10'28" N, 5°16'44" E), an area with both mountain and Mediterranean climate conditions. Four trees, separated by a few metres, were chosen in a plot at 1,360 m in elevation. On average, the trees were 18 m in height and 38 cm in diameter at breast height. On one tree, two sensors were inserted at breast height between 0- and 2-cm depth at the north and west azimuths. Care was taken to place the sensors far enough apart to avoid interference between the probes. On the three other trees, one sensor was inserted at the north azimuth at breast height (Table 1). Additional information on the studied trees is given in Table 1.

In another plot at 1,020 m in elevation, one tree was instrumented with three sensors at the north, east and west azimuths, and two other sensors were installed on the north sides of two other tree stems. These trees were included in the experimental design to test the validity of the correction.

2.3 Characterisation of the impact of non-stationary regime on ΔT measurement and sap flow calculation

The aim of the experiment was to characterise how far a sensor's thermal regime from the stationary condition is at the end of the heating cycle and what the consequences are for sap flow calculation when Granier's calibration is used. To achieve these aims, we designed a specific measurement configuration based on the use of two sensors with similar temporal behaviours, one being heated continuously and the other with cyclic heating.

Because it can take a long time to reach a stationary regime, waiting for this moment compromises the time

Table 1 Characteristics of the investigated trees and of the set-up of the sensors, and mean differences of the sap flux density variations between all sensors

	Sensor 1	Sensor 2	Sensor 3	Sensor 4	sensor 5
Sensor 1		0.065	0.056	0.030	0.017
Sensor 2			0.009	0.053	0.050
Sensor 3				0.042	0.039
Sensor 4					0.017
Azimuth on the stem	N	W	N	N	N
Stem diameter at breast height (cm)	28.5	44.1	44.1	42	40.1
Mean sap flux density ($L \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$)	0.30	0.22	0.24	0.32	0.24

Sensors 1 and 4 form pair 1. Sensors 2 and 3 are those on the same trees and form pair 2. Sensors 3 and 4 are the continuously heated sensors

resolution of measurements from cyclic heating. Therefore, we wanted to estimate the error that arises when performing ΔT measurements before the stationary condition is reached. This error is defined as the difference between $\Delta T_{t\text{-cyclic}}$ at time t , corresponding to the end of a heating cycle, and a reference ΔT_{ref} , which is the value of ΔT that would be obtained if the stationary regime was reached. The difficulty resides in the estimation of this last term, which must be determined with the same sensor to avoid sap flow variability between sensors installed either on the same tree or on different trees. In this study, ΔT_{ref} was established by extending the heating period until t_m , the time required to reach the stationary regime. This time depends on the heat exchanges between probes, wood and xylem sap. This length of time increases when the sap flow is low. This is shown in Fig. 1, in which the ΔT variations obtained at night and near midday are displayed. The figure clearly shows that after 1 h of heating, the thermal stationary regime had not been reached and that the ΔT stabilised more quickly when fluxes were high. To be confident that the stationary conditions were reached, the heating period (t_m) during the night was set to 6 h (after a 3-h non-heating period), while it was set to $t_m = 3$ h (after a 2-h non-heating period) during the day. We found in the night measurements that when the sap flow was close to zero, 3 h of heating was sufficient to reach the stationary regime, thus confirming that the selected t_m was appropriate.

The difference in temperature at t_m (ΔT_{t_m}) is not a direct estimator of ΔT_{ref} because the ΔT may vary between t and t_m due to the natural daily sap flow fluctuations. To estimate such variations, we used the continuously heated sensor. On this sensor, the ΔT values were selected at the same times, t and t_m (Fig. 2).

The errors were calculated separately for both terms of Eq. 1: ΔT_0 and ΔT_r . The error is defined as the difference between ΔT_{ref} and the value of $\Delta T_{t\text{-cyclic}}$, measured at the

end of the heating cycle. The value for the ΔT_{ref} is estimated by ΔT_{t_m} (measured by the sensor under cyclic heating) which is corrected by the natural difference resulting from the transpiration course derived from the continuously heated sensor (Fig. 2). The error ($E_{\Delta T}$) was estimated for days and nights separately:

$$E_{\Delta T} = \Delta T_{\text{ref}} - \Delta T_{t\text{-cyclic}} \quad (2)$$

with

$$\Delta T_{\text{ref}} = \Delta T_{t_m\text{-cyclic}} - (\Delta T_{t_m} - \Delta T_t)_{\text{continuous}} \quad (3)$$

giving

$$E_{\Delta T} = (\Delta T_{t_m} - \Delta T_t)_{\text{cyclic}} - (\Delta T_{t_m} - \Delta T_t)_{\text{continuous}} \quad (4)$$

Sap flux density derived from cyclic heating is then corrected as follows:

$$J_{t\text{-corr}} = \alpha \cdot \left(\frac{(\Delta T_0 + E_{\Delta T_0}) - (\Delta T_t + E_{\Delta T_t})}{\Delta T_t + E_{\Delta T_t}} \right)^\beta \quad (5)$$

where $E_{\Delta T_0}$ is the error in probe temperature difference during the night and $E_{\Delta T_t}$ during the day.

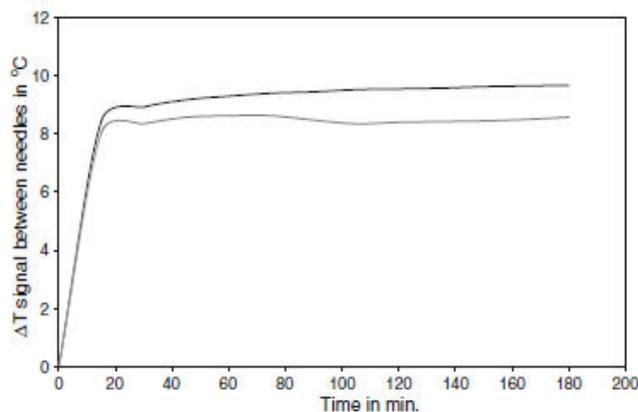


Fig. 1 Kinetics of sensor temperature difference during the non-stationary period (1) under zero flow conditions (black line) and (2) under medium, midday flow conditions, $J=0.7 \text{ L m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (grey line)

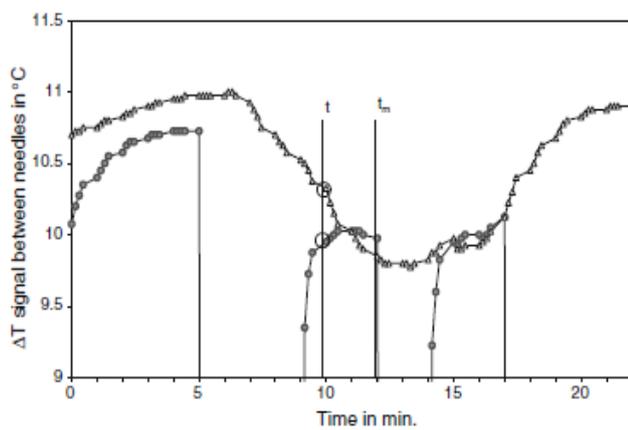


Fig. 2 Illustration of the error calculation method over a day. Grey points and line represent cyclic heating and black triangles and line represent continuous heating. Frequency of measurements is at 15-min intervals. In this example, measurement at time t is performed 1 h after turning on the heat

The effectiveness of this correction on sap flux density is determined by a comparison of the errors made before and after correction. Errors are calculated as follows:

$$E_J = (J_m - J_t)_{\text{cyclic}} - (J_m - J_t)_{\text{continuous}} \quad (6)$$

$$E_{J_{\text{corr}}} = (J_m - J_{t_{\text{corr}}})_{\text{cyclic}} - (J_m - J_t)_{\text{continuous}} \quad (7)$$

where E_J is the error in the sap flux density calculation before the correction, expressed in litres per square decimetre per hour, $E_{J_{\text{corr}}}$ is the error in the sap flux density calculation after correction, expressed in litres per square decimetre per hour, J_m is the sap flux density at the stationary regime and J_t is the sap flux density calculated from the cyclic or continuous heating methods at the end of a given cycle, both in litres per square decimetre per hour.

We performed the measurements over 15 days. Three heating cycles were monitored per day: one during the night and the other two during the day. Different combinations of night and day cycles were tested. During each heating period, the values of $\Delta T_{t_{\text{cyclic}}}$ were retained at times $t=1, 3,$ and 5 h after heating began during the night and $t=0.5, 1, 1.5,$ and 2 h after heating began during the day.

As with the D&R calibration, a direct relationship between K , computed with the uncorrected cyclic ΔT , and the reference sap flux density, J_b , calculated from continuously heated sensors, would have been possible.

2.4 Comparison of sap flow dynamics between sensors

The method for assessing error and developing a correction technique assumes the use of a pair of sensors

presenting similar variations in sap flux density between t and t_m . This similarity was assessed by monitoring the sap flow dynamics during a 3-month period with all of the sensors installed on the five trees of the plot at 1,360 m. The sap flow dynamic of each sensor was characterised by the variation in sap flux density (using a 1-h heating and 1 h cooling protocol without correction) between 10:00 a.m. and 12:00 p.m. and between 12:00 p.m. and 4:00 p.m. The differences in these variations between the two sensors of each pair were calculated for each day and at each period. The results were then averaged over a 3-month period for each pair. The time intervals of 2 and 4 h were chosen to be representative of or larger than the time lag between t and t_m . Moreover, the selected periods of measurement corresponded to periods of high sap flux variation during the day.

2.5 Validation of the applicability of the corrections on other trees

The rationale of the correction method is to estimate the error in ΔT when conditions are non-stationary at the end of the heating period. To further assess the validity of this approach, we evaluated whether the increase in the ΔT during the heating process is mainly driven by sap flux, implying that the thermal properties of the wood, the quality of the probe contact and local site influences are second-order factors. We made this evaluation on ten sensors installed on the seven different silver fir trees located at the two Mont Ventoux sites presenting different climatic conditions (1,360 and 1,020 m in elevation) and with similar diameters (ranging from 30 to 45 cm). The measurements were carried out for more than 6 months in 2009. From these measurements, we computed the difference in ΔT after 15 min vs. 1 h of heating. This difference can be considered as an indicator of the heat exchange at the sensor level and the time required to reach stationary conditions. The results were related to the sap flux density calculated without making the proposed correction of ΔT .

2.6 Data analysis

Analysis of the data was made by computing the following statistical quantities: the mean absolute error, to estimate the accuracy of the measurements; the standard deviation, to characterise the error distribution and the bias, to assess systematic errors. The mean relative error (absolute error divided by sap flux density) is also displayed to represent the weight of the error in comparison to the measurements. However, under low flux conditions, the relative error may be particularly strong. As the fluxes were often very low, interpretations of the mean relative error should be made with caution.

3 Results

3.1 Comparison of sap flow dynamics

The mean differences in sap flux density variations were calculated and are displayed in Table 1. The best results were achieved when the sensors were on the same tree. In this case, the difference in sap flux density variations was very low and corresponded to a low proportion of mean sap flux density (4%). For the other pairs, this proportion was higher and varied between 7% and 25% of the mean sap flux density of the pair. These results highlight the difficulties in determining a priori which trees had similar sap flow dynamics. Using a pair of sensors installed on the same tree is therefore recommended. In the following sections, analyses were done considering two pairs of sensors: one installed on trees with similar sap flux density dynamics (pair 1 in Table 1) and the other installed on the same tree (pair 2 in Table 1).

3.2 Estimation of sap flux density error

During the night, the error made in temperature difference between sensors, $E_{\Delta T_0}$, appeared to depend only on the duration of heating (Table 2). This can be explained by a very low and stable night sap flow. The longer the heating period and the closer the conditions of measurement are to the stationary regime, the lower the error is. For instance, with a heating period of 5 h, we obtained a low average absolute and constant error, $E_{\Delta T_0}=0.03^\circ\text{C}$. With a 1-h heating, the mean $E_{\Delta T_0}$ was much higher but was also relatively stable, with a standard deviation representing 17% of the mean error (Table 2). We did not find obvious factors explaining $E_{\Delta T_0}$ variability, and it was therefore considered to be constant.

During the day, $E_{\Delta T_i}$ depended on the sap flow rate (J_t). For a given combination of night and day heating duration, the relationship between the error before correction, $E_{\Delta T_i}$, and the sap flux density is linear. Because J_t is calculated from ΔT measured during the night and during the day, the coefficients of the relationship are different according to the heating durations of both night and day. The linear relationships obtained with the two pairs of sensors were

Table 2 Mean absolute error in ΔT_0 during the night for increasing heating durations, in degrees Celsius

Night heating duration	Pair 1	Pair 2
1 h	0.42 (0.12)	0.51 (0.085)
3 h	0.088 (0.048)	0.12 (0.053)
5 h	0.029 (0.024)	0.025 (0.017)

Standard deviations are in parentheses

found to be identical, and a single set of coefficients is shown in Fig. 3 and Table 3. This demonstrates that the lack of accuracy in the choice of sensors to form pair 1 had little consequence on the $E_{\Delta T_i}=f(J_t)$ relationship. For 1.5- and 2-h heating cycles during the day, the error can be considered to be constant.

When considering the value of the ΔT between sensors before reaching the stationary regime, the mean error, E_J , in the sap flux density calculation was important: it could lead to an average error of $0.17 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for pair 1 and $0.16 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for pair 2 (Table 4), which are high in comparison to the mean sap flux density measured on continuously heated sensors during the experiment: $0.22 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for sensor 4 of pair 1 and $0.25 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for sensor 3 of pair 2. Depending on the combination of day and night cycles and on sap flux conditions, a lack of correction would lead to an overestimation or an underestimation (Table 4). The error was higher for the short cycles of the day (0.5 and 1 h of heating) except when the duration of night heating was 1 h. In this case, the errors in night and day measurements were balanced, and the compensation led to a small error in the fluxes (Table 4). The best results were obtained with a heating period equal to or longer than 1.5 h during the day and 3 h during the night. Because there was a poorer assessment of the natural temporal ΔT variation for pair 1 compared to the estimation for pair 2, there was an overestimation of the error for pair 1.

3.3 Correction of the sap flux density

In Fig. 3, the linear relationship between $E_{\Delta T_i}$ and J_t suggests that $E_{\Delta T_i}$ can be estimated as follows, and as shown in Table 2, we can assume that $E_{\Delta T_0}$ is constant:

$$E_{\Delta T_i} \cong a \cdot J_t + b \quad (8)$$

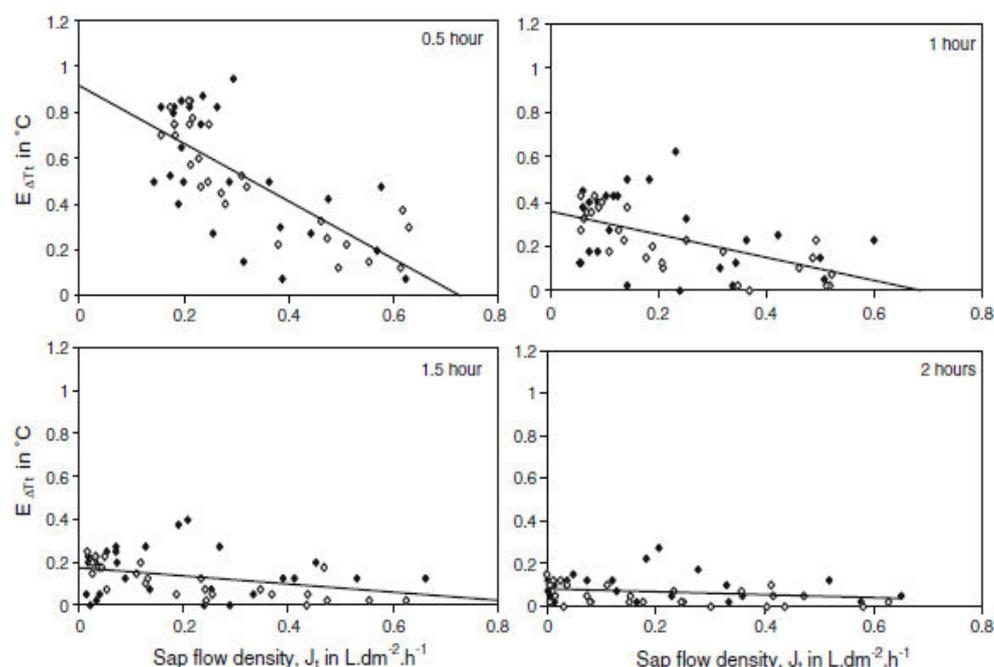
$$E_{\Delta T_0} \cong c \quad (9)$$

where a and b are derived from the linear regression equation, J_t is the sap flux density calculated before correction and c is the mean constant error calculated for the night-time.

The results of the evaluation of the error after correction are only presented for pair 2, the pair for which the reference was more accurately estimated. The correction was done using coefficients from the linear regression fitted to this pair.

With the coefficients from the regression, the mean error in the sap flux density calculations decreased after the correction for each tested cycle (Table 5). There was a clear overall improvement: the maximum mean error was reduced almost by a factor of 4. For cycles with the longest periods of heating (3 or 5 h of night heating and 2 h of day

Fig. 3 Relationships between day error, $E_{\Delta T}$, and sap flux density, J_s , before correction for each day heating cycle (corresponding to indications of time on the graph) and for 3 h of heating during the night. Results are presented for the two pairs (pair 1, black unfilled circles; pair 2, filled circles). Black line shows the linear regression for both pairs 1 and 2. Coefficients of regression are in Table 3



heating), little improvement was obtained, with the error only reduced by 10%, but the errors were already much lower before the correction than those obtained for shorter heating cycles. For these cycles, the improvement was greater, leading to a remaining error close to that of the longest heating cycle (Tables 4 and 5). The remaining mean absolute error was always lower than $0.042 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Table 5), which should be compared to the mean sap flux density over the experiment, at $0.23 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, and to the maximum sap flux density, at $0.68 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. After the correction, the mean relative error was lower than 30% in most cases (Table 5) while it could represent more than 100% of the reference sap flux density before the correction (Table 4). The accuracy is comparable to that obtained by Do and Rocheteau (2002b) and Isarangkool Na Ayuthaya et al. (2010). In the latter, a relative error of 41% was found when sap fluxes were lower than $0.5 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

In most cases, the value of the bias was close to the mean absolute error (Table 5). This means that, after correction, there was a systematic overestimation of the sap flux density. The bias decreased with an increase of the duration of the night-time heating period. Therefore, errors

during night measurements are one of the reasons for such a bias.

3.4 Accounting for maximum ΔT_0 at night

When using the longest heating cycles (3 or 5 h) during the night, we minimised the error in the ΔT_0 estimation. However, we ignored night transpiration if it occurred because we considered only one value per night. An additional error should be considered in such a case because a single value may not be enough to identify the maximum ΔT . An analysis of the night course of ΔT from the continuously heated sensors showed that the maximum night ΔT_0 never occurred at the same time (Fig. 4). Thus, when arbitrarily setting the time of night measurement, an additional error is made in the estimation of ΔT_0 resulting from not selecting the actual night maximum. For example, this additional error was estimated by the difference between ΔT at 3:00 a.m. and the actual night maximum ΔT detected by the continuously heated sensors, 0.08°C , on average (standard deviation, 0.08°C), representing an error of $0.031 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ under the maximal sap flux density ($0.68 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) and of $0.013 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ under the minimal sap flux density ($0.017 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$). More than 50% of the night maximal ΔT occurred at 6:00 a.m., before dawn (Fig. 4), but selecting these data did not decrease the error in ΔT_0 . Statistically, the minimum error occurred when ΔT_0 was measured between 1:00 a.m. and 3:00 a.m. The decreased accuracy when estimations of ΔT_0 estimation (0.023°C) were made at predawn remained low compared to the optimal estimator at 2 a.m. To determine the best time for the measurement of ΔT_0 , the statistical analysis of the occurrence of the minimum error should be repeated.

Table 3 Coefficients a and b and R^2 of the linear relationship between $E_{\Delta T}$ and J_s of Fig. 3 for a night heating period of 3 h

Day heating period (h)	a	b	R^2
0.5	-1.25	0.92	0.54
1	-0.51	0.35	0.29
1.5	-0.19	0.17	0.12
2	-0.07	0.086	0.058

Table 4 Means and standard deviations of the absolute error, bias (mean error) and mean relative error in sap flux density calculations before correction (Eq. 6)

Night heating period	Day heating period (h)	Mean absolute error (L dm ⁻² h ⁻¹)		Standard deviation absolute error (L dm ⁻² h ⁻¹)		Bias (L dm ⁻² h ⁻¹)		Mean relative error	
		Pair 1	Pair 2	Pair 1	Pair 2	Pair 1	Pair 2	Pair 1	Pair 2
1 h	0.5	0.076	0.062	0.044	0.044	-0.039	0.013	1.81	0.77
	1	0.064	0.109	0.046	0.064	0.033	0.109	0.36	0.51
	1.5	0.077	0.144	0.058	0.060	0.066	0.144	0.28	0.53
	2	0.085	0.163	0.052	0.054	0.085	0.163	0.25	0.49
3 h	0.5	0.152	0.124	0.075	0.060	-0.152	-0.123	1.74	1.69
	1	0.070	0.040	0.051	0.026	-0.064	-0.023	1.41	1.77
	1.5	0.044	0.028	0.035	0.022	-0.029	0.009	1.01	0.65
	2	0.028	0.029	0.024	0.024	0.025	-0.010	0.21	0.30
5 h	0.5	0.172	0.163	0.079	0.054	-0.172	-0.163	1.94	2.12
	1	0.083	0.060	0.054	0.032	-0.081	-0.060	1.47	1.52
	1.5	0.053	0.029	0.036	0.018	-0.045	-0.025	1.14	1.25
	2	0.029	0.014	0.025	0.011	-0.023	-0.008	0.57	0.66

3.5 Applicability of the corrections on other trees

The relationship between sap flux density before correction and the slope of the increase in ΔT during the heating period is an indicator of the trees' thermal properties. A linear relationship ($R^2=0.6$) fits for all trees at both sites (Fig. 5). Considering the relationships of every tree separately (Fig. 5), the coefficients are not significantly different (p value > 0.9). The kinetics of heat exchanges were therefore similar for all the monitored fir trees, allowing us to apply the coefficients of Eqs. 8 and 9 estimated from a single tree to all of the others.

4 Discussion

4.1 Performance of the sap flux density correction method

The proposed method demonstrates that Granier's calibration can be used when the appropriate corrections are made to the ΔT measurements to account for non-stationary regime. It opens the possibility of extrapolating a thermal equilibrium from short heating cycles. We obtained a relative error in sap flux density lower than 30% in most cases. This experiment was carried out on trees with low sap flux densities during the measurement period; the maximum sap flux density was

Table 5 Means and standard deviations of the absolute error, bias (mean error) and mean relative error in sap flux density calculations after correction (Eq. 7)

Night heating period	Day heating period (h)	Mean absolute error (L dm ⁻² h ⁻¹)	Absolute error standard deviation (L dm ⁻² h ⁻¹)	Bias (L dm ⁻² h ⁻¹)	Mean relative error
1 h	0.5	0.031	0.031	0.026	0.51
	1	0.040	0.033	0.035	0.24
	1.5	0.042	0.034	0.041	0.19
	2	0.030	0.027	0.024	0.27
3 h	0.5	0.032	0.028	0.017	0.21
	1	0.026	0.024	0.018	0.26
	1.5	0.026	0.024	0.021	0.23
	2	0.025	0.021	0.020	0.21
5 h	0.5	0.030	0.029	-0.010	0.55
	1	0.021	0.018	0.011	0.35
	1.5	0.021	0.018	0.016	0.20
	2	0.015	0.013	0.009	0.12

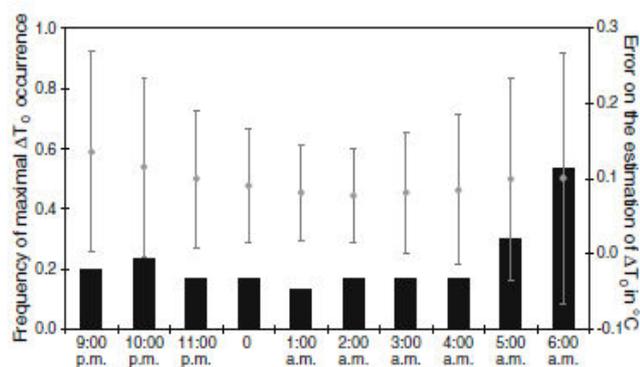


Fig. 4 Frequency of the maximal ΔT_0 occurring for each night period, measured from continuously heated sensors (black bars). Maximums can occur at different times of night. Error is calculated by comparison to maximal ΔT_0 and is represented by grey points

$0.68 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, whereas it is typically between 1 and $2 \text{ Ldm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for coniferous trees (Lu et al. 1996; Köstner et al. 1998; Čermák et al. 2004; Delzon and Loustau 2005; Nadezhdina et al. 2007). The error before correction would have been lower with higher fluxes. Indeed, in our case, the length of time necessary to reach a stationary regime was long.

Furthermore, applying a long heating period during the night, even if it reduces the remaining error, limits data collection to a single value per night. As a result, it is not possible to detect night transpiration, leading to an increase in the risk of error when night transpiration occurs at the time of measurement. In the end, the duration of heating should be chosen based on a trade-off between time resolution, precision after correction and energy saving. One recommendation is to use a 5-h heating cycle during the night, with ΔT_0 measured at predawn, and a 1-h heating and 1-h cooling cycle during the day to minimise bias and absolute error, and to have a rather good time resolution during the day. Additionally, to guarantee a valid correction, attention should be paid to the choice of sensors that form pairs on trees with the same sap flux dynamics. This aspect of the method can compromise its precision. When

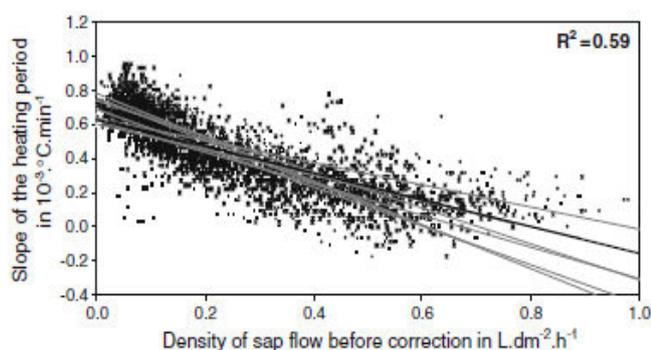


Fig. 5 Relationship between the slope of the heating period (difference of measured ΔT between 15 min and 1 h of heating) and sap flux density (calculated without correction) for each tree. The black line corresponds to the linear relationship for all trees together

the temporal pattern of sensors does really not match, the correction is far less accurate (results not shown).

The applicability of the relationship established has been validated for the silver fir trees of Mont Ventoux, but it is not certain whether it is suitable for fir trees with higher growth rates or different trunk diameters or for other tree species. The strength of the proposed method is that it can be implemented on existing experimental setups by simply changing the configuration of the acquisition protocol to have one or several pairs of sensors. It is therefore easy to repeat the method, collect references on the correction coefficients a , b and c and analyse their variations in relation to tree characteristics. An experiment in the laboratory with a controlled J_t would be interesting to test the hypothesis of reaching the stationary regime at t_m and adding accuracy to the calibration.

4.2 Comparison with the D&R calibration

In addition to the proposed correction method, we computed sap flow densities using the D&R calibration on the cyclic sensor and using Granier's calibration on the continuous sensor of pair 2 to obtain a reference sap flux density. The D&R calibration was applied using ΔT measurements after 0.5 h of heating and cooling to reproduce D&R heating protocols. To be as close as possible to the D&R heating protocol, we applied the proposed correction method with measurements from a cycle of 0.5 h of heating during the day and 1 h at night. The results are displayed in Fig. 6. There is a clear overestimation when the calculation is done with D&R calibration and a poor relationship ($R^2=0.52$) with the reference measurements. This overestimation was already observed by Isarangkool Na Ayuthaya et al. (2010) for low sap flow rates, but the difference was much smaller. The sap

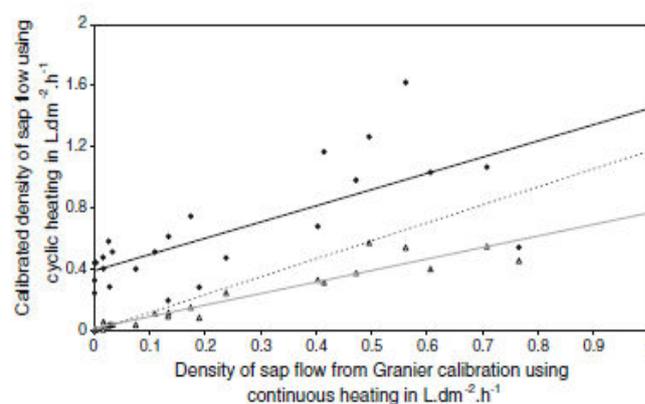


Fig. 6 Relationships between the sap flux density using a continuous heating and Granier's calibration and (1) the sap flux density using a cyclic heating calculated based on the proposed method (triangles and grey continuous lines) and (2) the sap flux density calculated based on D&R calibration (black points and black linear regression). Cyclic measurements were performed using a heating period of 0.5 h during daylight and 0.5 h during the night to implement D&R and 0.5 and 1 h for the proposed method

flux densities obtained with the proposed method were correlated closely to the reference ($R^2=0.90$), showing the efficiency of the calibration procedure. The purpose here is not to compare a calibrated (the proposed method) to an uncalibrated (D&R) method, but to highlight that the wood temperature dynamic under cyclic heating can depend on the sap flux density rates and on the tree species. Therefore, care should be taken in applying the D&R calibration in different contexts.

Do and Rocheteau (2002b) also highlighted the importance of the cyclic method to account for the natural temperature gradients. We took advantage of two several-day periods without heating to estimate these gradients: a hot period in July and a cooler one in May. There were significant gradients, and they presented daily cycles. The cycles were variable from one day to another and between sensors. The mean natural gradients were 0.16°C in July and 0.125°C in May. It is possible to measure them at the end of the cooling period when using cyclic heating. The question is whether equilibrium is attained and if the ΔT measured at the end of the cooling phase reflects the natural temperature gradients. In July, the thermal equilibrium at the end of the cooling period was attained faster as fluxes were higher, and the mean ΔT measured (after 1 h of cooling) at the end of the cooling phase was 0.20°C . In this case, the natural gradients represented 78% of the ΔT measured. In May, the ΔT measured at the end of the cooling phase was higher (0.25°C), as the equilibrium is not reached, and the proportion of the natural gradient in ΔT was lower (50%). Accounting for these natural gradients can be accomplished when calculating the corrected sap flux density by subtracting, as proposed by Do and Rocheteau (2002a), values of ΔT_{off} to each ΔT of Granier's equation. When applying this to the sap flux density calculation (with correction for a cycle of 5-h heating and 3-h cooling during the night, and 2-h heating and 2-h cooling during daylight), the mean difference with the initial corrected calculation was $0.037 \text{ L dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (standard deviation, $0.047 \text{ L dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), with a positive or a negative bias depending on the sensor. In our experiment, the natural temperature gradients had a moderate influence on the sap flux density calculation. However, that may have been interesting to take them into account. With this perspective, the proposed cyclic method offers advantageous possibilities in comparison to the classical Granier approach.

5 Conclusion

Cyclic heating is of great interest for saving energy, an issue that can be a limiting factor in some experiments. If short heating cycles are applied, the stationary regime is not always reached, leading to errors in sap flux calculations. The

correction method is easy to implement and the calibration period must cover the encountered range of sap flux density. The only constraint is to implement two heating protocols concurrently during the calibration period because the calibration protocol is based on a pair of sensors. Once calibrated, the correction method can be applied to all sensors under similar heating cycles in trees of the same species but located at different places in a forest, and short heating cycles can be used. The proposed correction method is flexible in terms of heating cycle characteristics but should be calibrated for each cycle characteristics. As the correction calibration can be repeated easily, its validity can be established by considering other tree species.

Acknowledgments We thank G. Sappe and D. Gounelle for their help in constructing the sensors and B. Bes for his help in the field. The paper was significantly improved thanks to the remarks and suggestions from Dr. P. Lu and from an anonymous reviewer.

Funding The research was funded by the Agence Nationale de Recherche (project ANR-06-VULN-004) and by the Office National des Forêts (ONF) by the bias of a PhD grant.

References

- Andrade JL, Meinzer FC, Golstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Sivera K (1998) Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia* 115:463–471
- Braun P, Schmid J (1999) Sap flow measurements in grapevines (*Vitis vinifera* L.). 2. Granier measurements. *Plant Soil* 215:47–55
- Čermák J, Kučera J, Nadezhdina N (2004) Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees* 18:529–546
- Delzon S, Loustau D (2005) Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agric For Meteorol* 129:105–119
- Do F, Rocheteau A (2002a) Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 1. Field observations and possible remedies. *Tree Physiol* 22:641–648
- Do F, Rocheteau A (2002b) Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 2. Advantages and calibration of non continuous heating system. *Tree Physiol* 22:649–653
- Granier A (1985) A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann For Sci* 42:193–200
- Granier A (1987) Sap flow measurements in Douglas fir tree trunks by means of a new thermal method. *Ann For Sci* 44(1):1–14
- Isarangkool Na Ayutthaya S, Do FC, Pannengpetch K, Junjittakam J, Maeght J-L, Rocheteau A, Cochard H (2010) Transient thermal dissipation method of xylem sap flow measurement: multi-species calibration and field evaluation. *Tree Physiol* 30:139–148
- Köstner B, Granier A, Cermak J (1998) Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Ann For Sci* 55:13–27
- Lu P, Biron P, Granier A, Cochard H (1996) Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. *Ann For Sci* 53(1):113–121

Lu P, Urban L, Zhao P (2004) Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice. *Acta Bot Sin* 46(6):631–646

Nadezhdina N, Cermak J, Meiresonne L, Ceulemans R (2007) Transpiration of Scots pine in Flanders growing on soil with irregular substratum. *For Ecol Manag* 243:1–9

2.3.3.3. Conclusion

Par rapport à la méthode existante, la méthode développée permet d'améliorer la correction des mesures de flux avec un chauffage cyclique dans notre contexte de flux faibles. Cependant, bien que diminuée suite à la correction, une erreur résiduelle existe, et se répercutera lors du calcul de la transpiration. Nous l'avons jugée acceptable pour notre cas d'étude. La correction établie par cette méthode était valable pour les sapins du site d'étude

2.3.4. La mesure Ts à l'échelle de l'arbre et des conditions météorologiques

Sur ces placettes, la température de surface a été mesurée sur les arbres les plus instrumentés (un par placette) grâce à un radiothermomètre (Heiman KT15, angle d'ouverture de 33° ; voir Tableau 2.3). Dans un premier temps (en 2008 sur les placettes A et D), cette mesure avait été réalisée grâce à une perche métallique fixée sur un arbre et le radiothermomètre était orienté de manière à mesurer la température de surface de l'arbre adjacent étudié. Cependant, cette méthode ne permettait pas de choisir l'azimut de la visée. Ainsi, selon les arbres, l'orientation de la visée n'était pas la même et un phénomène de hot spot (cf. 1.7) se manifestait à différents moments de la journée. Les mesures n'étaient alors pas comparables entre sites et difficilement interprétables d'un point de vue temporel à cause des mouvements différenciés des deux arbres. Le dispositif a donc été modifié et un mât a été installé directement sur l'arbre dont la température de surface était suivie (Photo 2.5). Ceci permettait de fixer une visée verticale et de réduire la proportion d'ombre à zéro autour du midi solaire, période à laquelle la transpiration est supposée être maximale de même que l'effet du stress hydrique sur cette dernière. Le radiothermomètre était installé sur une croix fixée sur le mât à 1 m au-dessus de la couronne. La zone visée correspondait alors à un cercle de 1.9 m de diamètre en respectant l'inclinaison du houppier. Cette zone était alors constituée uniquement d'une partie du feuillage de l'arbre et non de sol ou de sous-bois. Cependant, des aiguilles du feuillage mais également des branches étaient également visibles dans cette zone (Photo 2.6).



Photo 2.5 : Photographie de l'ancien (à gauche) et du nouveau (à droite) dispositif de mesure de la température de surface et des conditions météorologiques. Photographie : A. Chanzy.



Photo 2.6 : Photographie de la partie de la couronne visée sur un arbre instrumenté. Le cercle rouge correspond à la délimitation de la zone de visée. Les cônes visibles sur la photographie avaient été retirés pour ne pas perturber la mesure. Photographie : N. Mariotte.

Sur ce même mat, les variables météorologiques impliquées dans la régulation de la transpiration et le bilan d'énergie ont été mesurées : le rayonnement global (R_g), la température (T_a) et l'humidité de l'air (R_h) qui permet de calculer le VPD, et la vitesse du vent (u_s). Toutes ces mesures étaient réalisées avec un pas de temps de 15'' et la valeur enregistrée était la moyenne sur une période de 30'. La précision de mesures de chacun des capteurs est présentée dans le Tableau 2.3. De plus, des pluviomètres ont été installés sur les sites A et D, au niveau de zones découvertes. La mesure correspond à la somme des précipitations, qui est réalisée toutes les 30'. Les pluviomètres n'étant pas chauffés, les données de l'hiver ne sont pas fiables, les précipitations étant fréquemment sous forme de neige et s'accumulant dans le réceptacle du capteur. Pour les mesures de rayonnement, un pyranomètre supplémentaire a été installé dans une zone dégagée (un pierrier) sur un support dont l'horizontalité était garantie. Ceci a permis de confirmer que les mesures réalisées au-dessus des arbres avec le pyranomètre sur le mât étaient exploitables. Le R^2 de la relation entre les mesures de rayonnement réalisées à 12:00 TU sur le pierrier et sur les sites était élevé : $R^2 = 0.99$ pour le site A et $R^2 = 0.97$ pour le site D. Les maxima de rayonnement mesurés étaient similaires entre les sites (Figure 2.7). L'après midi de chaque journée les pyranomètres sur le pierrier et sur le site A étaient à l'ombre (Figure 2.7), la valeur utilisée était alors celle provenant des mesures du site D. De même, les données de rayonnement utilisées sur les sites B et C sont celles du site D.

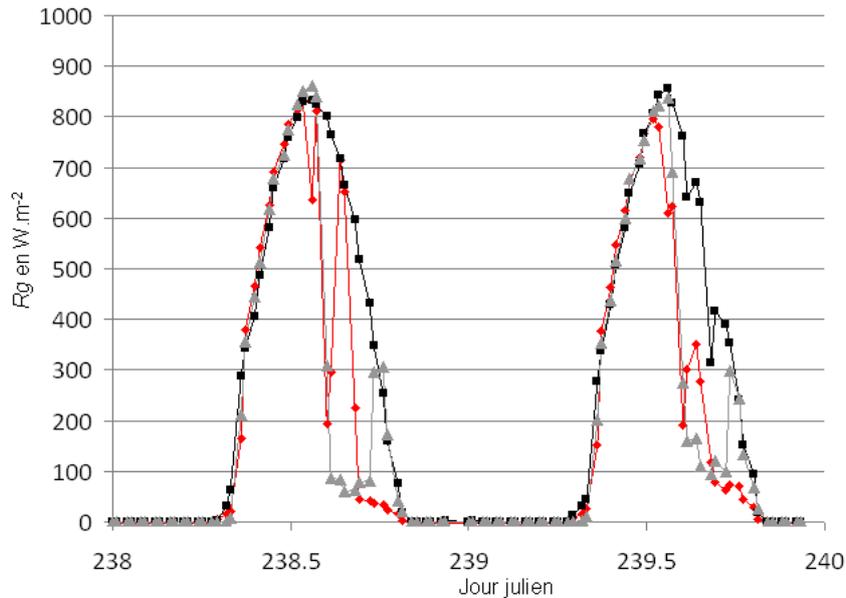


Figure 2.7 : Exemple de dynamique journalière (jour 238 et 239 de l'année 2008) du rayonnement mesuré sur le pierrier (en rouge) et sur les sites A (en gris) et D (en noir). L'après midi, une baisse du rayonnement à certaines périodes est observé sur le pierrier et le site A alors que le rayonnement est à sa valeur maximale sur le site D.

Sur la période de mesures de trois ans, certaines données étaient manquantes. Elles ont alors été estimées à partir de relations linéaires entre les variables météorologiques établies pour chaque couple de sites ($R^2 > 0.9$ pour T_a ; $R^2 > 0.8$ pour R_h ; $R^2 > 0.6$ pour u_s). Lorsqu'aucune donnée n'était disponible sur les quatre placettes, les valeurs manquantes étaient comblées à partir de relations linéaires établies avec les mesures de stations météorologiques qui étaient installées au sol, au niveau d'une trouée, sur chaque placette. Ainsi, des fichiers météorologiques complets ont pu être obtenus, ce qui est notamment nécessaire pour l'approche par modélisation.

Tableau 2.3 : Précision des différentes mesures météorologiques et de la température de surface.

Type de capteur	Modèle du capteur	Variable mesurée	Précision de la mesure
Sonde platine	Thermistance Campbell 107	T_a ($^{\circ}C$)	± 0.5 $^{\circ}C$
Anémomètre	Vector Instruments A100L2	u_s ($m.s^{-1}$)	± 0.1 $m.s^{-1}$
Radiothermomètre	Heitronics KT15.82	T_s ($^{\circ}C$)	± 0.4 $^{\circ}C$
Hygromètre	Vaisala HMP35D	R_h (%)	± 5 %
Pyranomètre	Kipp & Zonen	R_g ($W.m^{-2}$)	± 5 %

2.3.5. Synthèse des mesures réalisées

Selon les placettes, les différentes mesures n'ont pas été réalisées pendant la même durée ni sur le même nombre d'arbres. Les arbres sur lesquels la densité de flux de sève était également mesurée en profondeur dans l'aubier correspondent à ceux sur lesquels la température de surface était mesurée ainsi que les conditions météorologiques au dessus de leurs couronnes. Ce sont les arbres numérotés 1 de chaque placette. Une synthèse des caractéristiques des placettes et des mesures réalisées est disponible dans le tableau ci-après (Tableau 2.4).

Tableau 2.4 : Caractéristiques des placettes et liste des mesures réalisées sur chacune. Les années de mesures sont également précisées.

Placette		A	B	C	D
Altitude (m)		1020	1100	1100	1360
Pente		36°	47°	44°	27°
Pourcentage de Sapins morts (%)		26	36	21	7
Pourcentage d'éléments grossiers (%) (une fosse de 1 m par placette)		80	83	65	58
Caractéristiques moyennes des arbres en 2008	Age (an)	63	81	105	156
	Hauteur (m)	16	12	15	15
	DBH (cm)	28	25	31	36
Nombre d'arbres étudiés pour la mesure de	densité de flux de sève	3	1	1	4
	Nombres d'arbres				
	Période	2008-2010	2008-2010	2009-2010	2009-2010
	densité de flux de sève en profondeur	1	1	1	1
	ψ_{pd} 2008-2009	7	2	4	4
	ψ_{min} 2008-2009	4			5
	humidité du sol 2008-2010	3 fosses			3 fosses
	T_s	2008-2009	2009	2009	2008-2009
	Période de mesure	2008-2010	2008-2010	2009-2010	2009-2010
Mesures météorologiques	Rg	✓			✓
	Ta	✓		✓	✓
	Rh	✓	✓	✓	✓
	u_s	✓	✓	✓	✓

2.4. La mesure de Ts à l'échelle du versant

Afin de caractériser la variation spatiale et temporelle du stress hydrique, la température de surface des arbres a également été mesurée sur une zone du versant nord couvrant le transect grâce à une caméra infrarouge thermique (FLIR Therma CAM[®] SC 2000, voir Tableau 2.5). La résolution de la camera permet d'identifier différentes parties de la couronne des arbres. La visée a été réalisée depuis un versant opposé, à l'ouest du transect, avec un angle de visée de 70° par rapport au zénith permettant de limiter la contribution du sol dans la mesure (Figure 2.8). Elle a été effectuée à différentes périodes de l'année pour couvrir différents états hydriques de la végétation, mais toujours au moment du midi solaire pour limiter les effets d'ombrage sur le couvert et obtenir des images comparables entre elles.

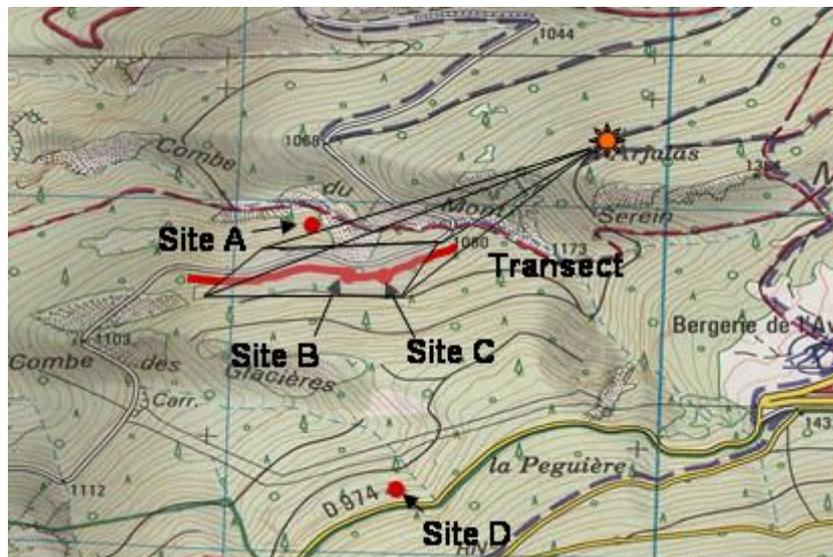


Figure 2.8 : Emplacement de la caméra (en orange) sur la carte IGN et situation approximative de la zone couverte par la visée, comprenant le transect.

Tableau 2.5 : Spécifications techniques de la caméra utilisée.

Image thermique	
Champ d'observation (HxV)	24°x18°
Résolution thermique	0.07°C à 30°C
Réponse spectrale	7.5 - 73 μm
Résolution	320x240 pixels
Mesure	
Précision de la mesure (sur corps noir)	± 2°C
Gamme de mesure	"-40°C à 1500 °C

2.5. Caractérisation de l'ajustement au milieu et du développement des arbres

*** La vulnérabilité à l'embolie**

La vulnérabilité à l'embolie du xylème des branches de Sapin a été comparée pour des arbres se situant à différentes altitudes (sites A et D – 46 échantillons) et présentant différents états sanitaires (46 échantillons) : sains ou dépérissants. En effet, une meilleure résistance à l'embolie due à une modification de l'anatomie du xylème (Sperry et al., 2008) est un ajustement possible à des conditions hydriques restreintes et peut induire des différences de vitalité du houppier (cf. § 1.4). La technique utilisée pour établir les courbes de vulnérabilité en fonction de la pression appliquée est celle de l'injection d'air (Cochard et al., 1992).

La vulnérabilité à l'embolie des racines a été caractérisée dans le cadre de cette étude sur huit échantillons de racines prélevés sur quatre arbres différents, au printemps lorsque le sol est humide et donc l'embolie native limitée. L'analyse de la vulnérabilité des branches, en fonction de l'altitude et de l'état sanitaires des arbres, a également été réalisée par Guillaume Carton dans le cadre d'un stage de Master 1 encadré par Roland Huc de l'unité Écologie des Forêts Méditerranéennes (INRA).

*** La croissance des arbres**

Dans le cadre de la thèse de Maxime Cailleret, des carottes ont été réalisées dans le tronc des arbres afin d'effectuer une étude dendrochronologique (Cailleret, 2011). Ces carottes ont été recueillies sur les placettes étudiées et le transect, et ont permis de connaître la variation interannuelle de la croissance radiale des arbres et les taux de croissance moyens selon les types de sol qui sont utilisées dans cette étude. La croissance des arbres est représentative de la quantité de carbone disponible (donc de la photosynthèse, de la respiration et des réserves carbonées) et des stratégies d'allocation du carbone vers les différentes parties de l'arbre : feuilles, racines, réserves, organes reproducteurs, tronc. La variabilité de l'accroissement radial du tronc est un indicateur fiable de la vitalité d'un arbre et peut être utilisée pour prédire sa mortalité (Dobbertin, 2005; Cailleret, 2011). La croissance juvénile est notamment un facteur important dans la vulnérabilité des arbres à la sécheresse et sa prise en compte améliore la performance des modèles de prédiction de la mortalité (Cailleret and Davi, submitted).

Les arbres morts situés au niveau du transect ont également été carottés permettant de connaître, entre autres, leur année de mort.

*** La surface d'aubier**

Sur ces mêmes carottes la surface d'aubier a été mesurée grâce à la méthode de coloration à l'acide perchlorique (Kutscha and Sachs, 1962). Cette méthode permet de révéler le bois de cœur par coloration et ainsi de le séparer du bois d'aubier. Elle a été utilisée avec succès (Becker, 1987). Cependant, lorsque la surface d'aubier, en tant que surface conductrice diminue rapidement, la fabrication du bois de cœur n'est pas assez importante pour permettre au bois d'aubier de se transformer, la surface d'aubier est ainsi surestimée (Cailleret, 2011).

*** La projetée de la couronne**

La surface projetée de la couronne des arbres des placettes et du transect a été également estimée. La forme de la couronne en projection est assimilée à un cercle. La longueur des branches basses les plus longues a été mesurée à l'aide d'une perche et d'un vertex (permettant de mesurer la distance entre l'appareil et la cible grâce à des ondes ultrason) dans les quatre azimuts nord, est, sud, ouest. La moyenne de ces longueurs est utilisée pour calculer le rayon de la couronne puis la surface du cercle représentant la couronne projetée au sol.

Chapitre 3

*La régulation de la transpiration
et l'ajustement aux conditions hydriques :
mesures et résultats d'expérimentation*

3.1. Introduction

L'objectif de ce chapitre est d'expliquer la variabilité de la vulnérabilité au stress hydrique et des taux de mortalité observés. Pour cela, on étudiera l'impact du stress hydrique sur le fonctionnement hydrique de l'arbre en considérant la régulation de la transpiration, les ajustements au niveau de l'architecture hydraulique et l'état sanitaire de l'arbre. Pour chacun de ces niveaux d'analyse, on cherchera à établir la relation avec les conditions pédo-climatiques. Par l'étude de la vulnérabilité à l'embolie et de la régulation de la transpiration du sapin pectiné, on évaluera si la cause de leur mortalité peut être liée au dysfonctionnement hydraulique ou à l'épuisement en carbone (cf. § 1.3).

Cette partie est basée sur les mesures réalisées sur les placettes couvrant différentes conditions pédo-climatiques pour caractériser le fonctionnement hydrique du sapin pectiné et sur les mesures plus extensives au niveau du transect et des placettes pour caractériser l'état sanitaire, la croissance et l'ajustement des arbres. Ces mesures sont mises en évidence dans la figure ci-dessous présentant l'ensemble des processus et paramètres étudiés (Figure 3.1).

Tout d'abord, la vulnérabilité à l'embolie des branches et des racines, et sa variabilité selon les conditions climatiques et l'état sanitaire des arbres sont présentées. La régulation de la transpiration du sapin pectiné, l'impact de la sécheresse sur sa transpiration et sa vulnérabilité à cet aléa en fonction des propriétés du sol sont ensuite exposés dans l'article "Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics". Finalement, les ajustements des surfaces foliaires et d'aubier en fonction des conditions pédo-climatiques sont évalués, ainsi que l'impact de la compétition sur l'état sanitaire des arbres.

3.2. La vulnérabilité à l'embolie des branches et des racines

La vulnérabilité à l'embolie des branches de Sapin a été étudiée sur des arbres sains et dépérissants, et à deux altitudes (sites A et D) afin d'évaluer si un ajustement de l'anatomie du xylème existe chez les arbres sains (Carton, 2008 ; cf. § 2.5) En effet, une diminution du diamètre des trachéides des tissus conducteurs peut être observée sur des arbres plus fréquemment soumis à la sécheresse (Whitehead, 1998) et pourrait alors entraîner une baisse de la vulnérabilité à l'embolie (Sperry et al., 2008).

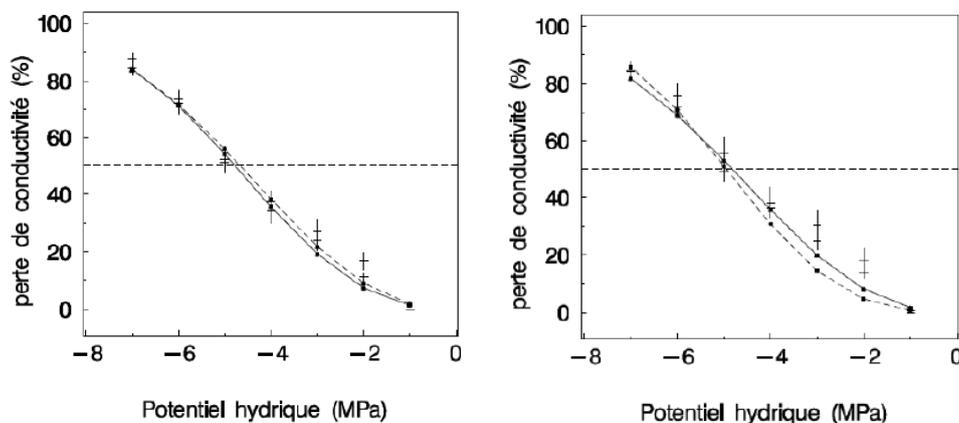


Figure 3.2 : A gauche, courbes de vulnérabilité à l'embolie des branches pour les arbres échantillonnés sur le site A (1020 m ; en pointillé) et sur le site D (1360 m ; en trait plein). A droite, courbes de vulnérabilité à l'embolie des branches pour les arbres sains (en trait plein) et dépérissants (en pointillé). D'après Carton (2008).

Aucune différence significative de vulnérabilité à l'embolie n'a été observée au niveau des branches pour les arbres étudiés. Ainsi, les arbres dépérissants ne présenteraient pas de diminution de la conductivité plus importante pour un stress hydrique de même intensité (potentiel hydrique du sol identique) (Figure 3.2). En revanche, pour les différents types de sol ou altitudes, une perte de conductivité plus importante peut être occasionnée si la réserve hydrique du sol disponible pour l'arbre diminue plus rapidement.

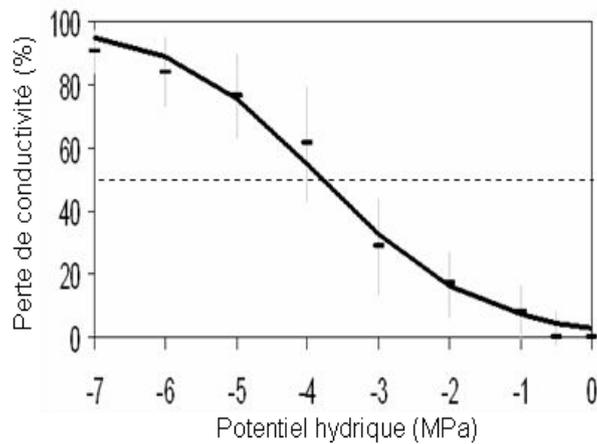


Figure 3.3 : Courbe de vulnérabilité à l'embolie établie sur les racines ($n = 8$) des arbres du site D au printemps pour éviter l'embolie native.

La vulnérabilité à l'embolie des racines est plus élevée que celle des branches : $\psi_{50} = -3.78$ MPa pour les racines (Figure 3.3) et $\psi_{50} = -4.85$ MPa pour les branches (Figure 3.2). La perte de conductivité maximale encourue par le Sapin pectiné après une sécheresse intense correspond alors à celle estimée sur les racines, comme cela est présenté dans l'article suivant. Le même type d'analyse sur les racines pourrait être réalisé, l'anatomie de leur xylème différant de celle des branches, une variabilité de leur vulnérabilité à l'embolie pourrait être observée. De même, il serait intéressant d'évaluer la vulnérabilité à l'embolie des racines en profondeur dans le sol qui sont généralement plus sensibles que celles en surface (McElrone et al., 2004).

3.3. La régulation de la transpiration et le stress hydrique selon les types de sol

3.3.1. Introduction

Les différentes mesures réalisées et analysées afin d'étudier la variabilité spatiales de la vulnérabilité à la sécheresse du sapin pectiné en fonction des propriétés hydriques du sol, sont :

- la caractérisation du sol par résistivité en tant que proxy de la réserve hydrique, basée sur les différentes classes définies précédemment (cf. § 2.3.1) ;
- l'état sanitaire des arbres et les taux de mortalité ;
- la transpiration en tant que mesure intégrative du fonctionnement hydrique des arbres et d'autres mesures écophysiologicals (potentiels minimum et de base), pour appréhender la stratégie de contrôle stomatique du sapin pectiné et estimer la variabilité d'intensité des stress hydriques ressentis par les arbres ;
- la croissance juvénile, facteur important dans la caractérisation de la vulnérabilité des arbres à la sécheresse (cf. § 2.3.2), pour essayer de révéler des ajustements particuliers des arbres dans leurs premières années de croissance ainsi que les chronologies de largeur de cernes pour évaluer les effets des sécheresses passées.

Ainsi, le fonctionnement hydrique et la croissance des arbres, représentative de la quantité de carbone disponible, ont été mis en lien avec les propriétés du sol.

3.3.2. Article

Cet article intitulé "Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics" a été soumis à la revue *Annals of Forest Science* pour être intégré dans le numéro spécial consacré aux résultats du projet DRYADE.

Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during and after drought in relation to soil characteristics.

Marie NOURTIER^{1,2}, André CHANZY^{1,2*}, Maxime CAILLERET³, Xie YINGGE^{1,2,4}, Roland HUC³, Hendrik DAVI³

(1) INRA, UMR1114, Environnement Méditerranéen et Modélisation des AgroHydrosystèmes, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France

(2) Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, UMR1114, EMMAH, F84000, Avignon, France

(3) INRA, UR629, Écologie des Forêts Méditerranéennes, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France

(4) Northwest A&F University, College of science, Yangling, Shaanxi, China, 712100

* Corresponding author: achanzy@avignon.inra.fr,

Tel: 33 4 32 72 22 11, Fax: 33 4 32 72 23 62

Water relation of silver fir depending on soil properties

Abstract

- **Context:** Silver fir is declining and dying at its southern margin on the Mediterranean area, where climate is expected to be warmer and drier. At the regional scale, silver fir seems to be vulnerable to drought, and at the forest stand scale, tree death seems to be distributed according to soil water availability.
- **Aim:** To understand the vulnerability of silver fir to drought, factors involved in their transpiration regulation were studied according to soil properties, in order to explain the spatial distribution of death rates.
- **Methods:** Soil properties were characterized by electric resistivity measurements. Transpiration and predawn water potential dynamics were measured on trees for several years. In addition, curves of vulnerability of coarse roots and branches to cavitation were established.
- **Results and conclusion:** Trees located on soil having the larger water storage capacity were found to be the most vulnerable to drought. Transpiration was quickly regulated as predawn water potential decreased. The P_{50} was low preserving silver fir from large xylem embolism. Severe drought led to a rapid decrease in transpiration level, which was maintained the following year. The drop-off in transpiration is mainly due to the inner sap flow that almost ceased after the drought on all monitored trees. Our results suggest that the roots dynamic and their capacity to take water from the soils were modified by the drought over several years. Such regulation scheme needs to be better documented and includes in models to address silver fir forest behavior under water stress.

Keywords: Transpiration, drought, soil properties, silver fir, post-effects

Introduction

Drought is a main factor driving the functioning of trees. A decrease in water availability induces a highly negative water potential, which may lead to hydraulic failure. To avoid xylem embolism, transpiration can be reduced by stomatal closure, at the expense of photosynthesis, while metabolism must be maintained through carbon-consuming respiratory processes. Consequently, drought induces a reduction in carbon availability for tree respiration, growth, reproduction and defenses against pathogens (McDowell and Sevanto 2010). Furthermore, tree weakening favors insect attacks (McDowell et al. 2008). Generally, drought-induced tree mortality is thought to be caused by carbon starvation and/or hydraulic failure (McDowell et al. 2008), but no experimental data have verified either of these hypotheses (McDowell and Sevanto 2010; Sala et al. 2010).

In Mediterranean areas, water constraint is the main limiting factor for vegetative growth (Zweifel et al. 2006). During the last decades, the frequency, duration and intensity of summer drought have increased, and according to climatic models, these trends are predicted to continue into the future (Somot et al. 2008). Even if some studies have suggested an increase in forest productivity due to an increase in CO₂ concentration and temperatures (Davi et al. 2006; Delpierre et al. 2009; Loustau et al. 2005) in Mediterranean areas, the observed trend has been a decrease in tree growth (Cailleret and Davi 2010; Sarris et al. 2007; Adams and Kolb 2005). Moreover, a die-off or decline of forests has often been observed after severe droughts (Bréda et al. 2006; Peñuelas et al. 2001; Lebourgeois et al. 2010). Thus, we can expect that massive diebacks will occur more frequently and will affect larger forest areas since this trend is already being observed on a worldwide scale (Allen et al. 2009; van-Mantgem et al. 2009). A decline in tree vitality is usually expressed by a reduction in total leaf area (defoliation), radial growth (BAI), sapwood area and quantity of non-structural carbon compounds; all of these processes being normally reversible. However, in the worst cases, such as when the drought is too long, intense, or occurs too frequently, the process is irreversible, and the tree dies.

The way (hydraulic failure and/or carbon starvation) that drought induces tree decline, resides in the stomatal regulation of the tree and in its capacity to exploit water resources. Root distribution is therefore an essential factor for understanding tree vulnerability to drought (Martinez-Vilalta et al. 2002; Sperry et al. 1998; Bréda et al. 2006; Certini et al. 2000), but this distribution is difficult to access. Succession of water stress leads to physiological and morphological adjustments of trees to their local environmental conditions such as, changes in

xylem conductivity, changes in the ratios between sapwood area, leaf area and, root system area and changes in leaf area index (Bréda et al. 2006; Limousin et al. 2009). Indeed, trees growing in a dry environment seem to adjust their structures to increase the availability of water (uptake and storage) and to reduce their demand for water (Mencuccini and Grace 1995; Bréda et al. 2006; Sperry et al. 1998; Jackson et al. 2000; Becker 1977). Hence, stronger root system development, lower vulnerability to embolism and lower minimum canopy conductance were found to limit tree vulnerability to drought using a modeling approach, as was proposed by Martinez-Vilalta et al. (2002).

Silver fir (*Abies alba* Mill.), studied here, is highly sensitive to drought and is a species typically affected by drought-induced decline at its southern and lower altitude margins (Aussenac 2002; Battipaglia et al. 2009; Lebourgeois et al. 2010; Peguero-Pina et al. 2007; Oliva and Colinas 2007). At Mont Ventoux, a mountain in the Mediterranean area of southern France, strong heterogeneities were observed in silver fir mortality, which reached very high rates on particular plots (Cailleret et al. 2011). In the same way, a high variability in soil water storage capacity typical of karstic areas was observed at this site (Xie et al. 2012). The interaction between the vulnerability to drought and soil water capacity is not clear at a fine scale (intra-plot). Therefore, we took advantage of the water storage capacity variability found at Mont Ventoux to better understand the importance of soil properties on the sensitivity of trees to drought.

The goals of this study were to (1) study the link between soil properties and mortality occurrence; (2) assess the main factors involved in the transpiration regulation of silver fir and the post effects of drought; (3) study the link between the variability of water stress intensities and soil properties. The hypothesis is that the spatial distribution of soil properties should lead to different degrees of tree water stress and thus could explain the spatial distribution of dead silver firs by different degrees of vulnerability to drought. A study dealing with the water relations of silver fir to soil properties was thus designed to answer these questions.

Materials and methods

Sites of the study

This study was conducted on the north-facing slope of Mont Ventoux (South of France, 44°10'28"N, 5°16'44"E), a calcareous, Mediterranean mountain. On the mountain vegetation belt (between 1000 and 1600 m of altitude), silver fir (*Abies alba* Mill.) have colonized pioneer pines that had been planted during the nineteenth century. However, during the last decade, silver fir growth had declined (Cailleret and Davi 2011), and dead trees or some showing high crown damages have been reported. The mortality rates of these trees averaged 21%, with high variability between plots (400m²) and within plots (0 to 54%). Mont Ventoux is characterized by a karstic geological formation, and the soil thickness above the bedrock is highly variable. The soil water storage capacity is low due to the high proportion of coarse material (between 50 and 80%). The climate is characteristic of a Mediterranean area with dry summers with an average summer precipitation over the last 50 years that ranged from 100 to 200 mm (at the foot of the mountain), and a mean summer temperature varying between 20 and 25 °C. With this latter, an increasing trend was observed during the considered period (Cailleret and Davi 2011).

Four sites (from A to D) were intensively instrumented at three different altitudes (1020 m, 1100 m and 1360 m) to sample different climatic demands. Soil depths were also different, leading to different water availabilities, and were characterized by 3D electric resistivity tomography. Measurements of sap flux density on some trees (hereafter referred to as X_i , where X corresponds to the site and i corresponds to the tree order number at a given site, e.g., A1), soil water content and micrometeorological conditions were performed during three years (2008-2010) at sites A and D and two years (2009-2010) at sites B and C. In 2008 and 2009, predawn and minimum leaf water potentials (ψ_{pd} and ψ_{min} , respectively) of some trees at the different sites were measured using a Scholander pressure chamber (Scholander et al. 1965). Measurements were done on shoot samples collected from 17 trees that were located at the different sites, including the nine trees selected for the measurements of sap flux. Characteristics of each site and the description of the measurements are presented in Table **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**

At altitude 1100 m, a line of 800 m that transected the contour line (hereafter referred to as the Transect) was also studied to analyze the effects of soil on tree health. Soil properties

(characterized with 2D electric resistivity measurements) and the characteristics of the 95 trees (age, height, diameter at breast height, sapwood area and tree health status) located along the Transect were characterized.

Table 1: Characterizations of soil, trees and the location of each intensive site (plots of 20x20 m) and descriptions of the experimental design.

Site	Altitude (m)	Number of trees with DBH > 20 cm	Slope	Number of trees with measurement of			Soil humidity measurement	Mean of trees'		
				sap flux	ψ_{pd}	ψ_{min}		age (y)	height (m)	DBH (cm)
A	1020	21	36°	3	7	4	Yes	63	16	28
B	1100	16	47°	1	2		No	81	12	25
C	1100	20	44°	1	4		No	105	15	31
D	1360	16	27°	4	4	5	Yes	156	15	36

Sapwood and projected crown area measurements

All of the trees in the study were cored at breast height (130 cm) and perpendicularly to the slope to avoid compression wood. Cores were extracted during the autumns of 2006 and 2007, before the experimental period, and sapwood was separated from heartwood by color testing with perchloric acid (Kutscha and Sachs 1962). Sapwood length and total length of the core were measured to determine the sapwood area and its proportion as regards to the trunk diameter.

The projected crown area was measured as an estimate of the leaf area developed by each tree. The length of the lowest branches of the crown at 4 azimuths (south, east, west and north, with the slope oriented toward north) was measured for all sample trees to calculate a mean radius of the circle formed. Variables that were calculated using the projected crown area (such as transpiration) were expressed by m² of soil.

Transpiration measurements and calculation

Sap flux density was measured for several trees at each site (Tab. **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) using a thermal dissipation method (Granier 1985) that was adapted to cyclic heating in order to reduce energy consumption (Nourtier et al. 2011). Heating cycles used in this study were 0.5 h-heating/0.5 h-cooling during night and daylight in 2008. These cycles were modified in 2009 and 2010 to 1 h-heating/1 h-cooling during daylight and 3 h-heating/4

h-cooling during the night. Then, we applied the approach to correct transient warming effects proposed in Nourtier et al. (2011).

Because the active length of the probes was 2 cm, only a part of the sap flow was measured when sapwood thickness was greater than 2 cm. Thus, a scaling-up procedure was applied to estimate the whole-tree transpiration with an approach similar to that of Delzon et al. (2004). At each site, sap flux density was measured with four sensors on one highly instrumented tree (HT). For this tree, three sensors were inserted at the western, eastern and northern sides of the tree between 0 and 2 cm after below the cambium ($J_{0,2}$ corresponds to the mean of these three sap flux densities in $L.m^2.h^{-1}$); and another sensor was inserted at the northern side between 2 and 4 cm ($J_{2,4}$ in $L.m^2.h^{-1}$) to measure the radial pattern of sap flow. From the sap flux densities that were calculated at the two depths, a correction factor, C, was calculated at each measurement time:

$$C = \frac{J_{2,4}}{J_{0,2}} \quad \text{Equation 1}$$

Because the sap flux density was lower in the sapwood between 2 and 4 cm than between 0 and 2 cm, we assumed that a linear decrease in the sap flux density with depth occurred within the sapwood (Delzon et al. 2004; Fiora and Cescatti 2006; Ford et al. 2004; Lu et al. 2000). The slope of the relationship was determined by C and the sap flux density (in $L.dm^{-2}.h^{-1}$) was computed at each depth (with a step of 2 cm) over the sapwood thickness. For the majority of the HT, the assumption made for the extrapolation had little impact since it was mostly done over 1 cm only or even less (see sapwood width on Tab. 2). Some authors suggest a bell shaped curve (Lu et al., 2004) with a maximal sap flux density often occurring before the two first centimeters. As the spatial resolution of our measurements was not fine enough, we had no element to favor this shape. Moreover, a linear decrease seemed appropriate for silver fir of this size (Fiora and Cescatti, 2006).

$$J_{i-(i+2)} = C \cdot J_{(i-2)i} \quad \text{Equation 2}$$

At sites A and D, the sap flux density was measured for other trees, but only one sensor was inserted between 0 and 2 cm at the northern azimuth. In these cases, the C value, calculated for the HT at the same site, was applied to retrieve the deeper sap flux density beyond 2 cm. The use of the C factor determined on the HT to other trees was supported by Delzon et al. (2004) and Fiora and Cescatti (2006) who have found a relationship between C and the diameters of trunks leading us to expect a similar behavior between trees having comparable

diameters. This was the case at site A (mean: 41 cm; standard deviation (sd): 0.29 cm) but the heterogeneity in trunk diameter at site D (mean: 37 cm; sd: 9.5 cm) may impact the sap flux calculation.

Total sap flux, J in $L \cdot h^{-1}$, was then calculated by adding the sap flow of each annuli of 2 cm-wide sapwood (between i and $i+2$):

$$J = \sum_{i=0.2}^A J_{i(i+2)} \cdot A_{i(i+2)} \quad \text{Equation 3}$$

Finally, the transpiration of each tree, T , in $mm \cdot h^{-1}$, was obtained by dividing J by the projected crown area of the tree (S , m^2).

Soil water content

Soil water content was assessed using direct and indirect measurements. Soil water content profiles were measured at sites A and D. At each site, tree pits were dug, and in each of them five capacitance probes (DECAGON EC-10) were installed at 10, 30, 50, 70 and 90 cm. The high stone content prevented making a site calibration; a proxy W (%) of the soil water content was therefore defined as:

$$W = \frac{S - S_{\min}}{S_{\max} - S_{\min}} \cdot 100 \quad \text{Equation 4}$$

S , S_{\min} and S_{\max} were the current, minimum and maximum voltages, respectively, that were delivered by the probes and averaged for each pit. S_{\min} and S_{\max} were established for every sensor over the whole measurement period of three years, and because we covered wet and very dry conditions, W represents the fraction of the soil water storage that was available for the plant.

Predawn leaf water potential (ψ_{pd} , MPa) was measured at different dates. This measurement is representative of the soil water potential really available for the tree (“seen by the tree”), i.e. the soil water near the roots, because the plant should be in equilibrium with the soil at the end of the night. It was recorded before sunrise between 4:00 a.m. and 5:00 a.m (local time).

Characterization of soil properties using electrical resistivity

As access to the sites and sampling of the soil were difficult, we used a non-destructive geophysical method to characterize soils by measuring their electric resistivity (ER). In this method, vertical 2D and 3D ER maps were reconstructed by tomography. The ER was measured by injecting a current between two electrodes and measuring the electric potential difference between two additional electrodes. The prospected volume depended on the position of the electrodes and grew larger when the distance between the electrodes increased. A set of measurements was combined, and a 2D or 3D model was inverted to retrieve an ER map that minimized the difference between simulations and measurements. For the 2D measurements, we used a set of 64 electrodes, which were aligned along a 126-m profile with a regular spacing of 2 m between electrodes, and a gradient protocol. Several profiles were combined to cover longer distances for the Transect. They were inverted using the RES2DINV software (Loke and Barker 1996), and this analysis led to a 1 m resolution and an investigation depth of approximately 20 m. The 3D characterizations were performed by installing the 64 electrodes onto a square grid, with a 1 m space between the adjacent electrodes. A pole-dipole protocol was used, and measurements were inverted using the RES3DINV software. This inversion led to maps that spanned down to 5 m and a resolution of approximately 1 m.

ER can be related to the proportion of coarse material in the soil and can locate the bedrock (Xie et al. 2012). Hence, soil can be characterized by its ER, assuming that the bedrock depth and the fraction of coarse material are the main factors of soil water capacity. Therefore, a higher-measured ER indicates a lower water storage capacity (Xie et al. 2012). From the tomography profiles, several classes of resistivity were defined to be representative of the capacity of soil water storage. To be consistent with the possible vertical distribution of roots in our study area, resistivity profiles were analyzed over a depth of 5 m (Rambal 1984; Nijland et al. 2010; Canadell et al. 1996).

In 2010, 2D ER measurements were done at the same places from July to October. Measurements were centered on tree A1 and D1, perpendicularly to the slope. This monitoring allowed the following of the variation in soil water content, as a dry soil is less conductive to electricity than a humid one. Relative differences (dimensionless) between two profiles of two different months were calculated. They corresponded to differences in resistivity between these two profiles divided by the initial value of resistivity. Hence, an

increase in the relative difference indicated a soil moistening, whereas a decrease indicated soil drying.

Micrometeorological measurements

At each site, a pole was installed at the top of the HT tree to measure micrometeorological variables approximately 1 m above the canopy. Sensors were set up at each extremity of a cross that was fixed at the top of the pole. Wind speed (u_s), air temperature (T_a), air relative humidity (Rh) and global radiation (R_g - only at sites A and D) were measured every 30 min. Rainfall was also recorded at sites A and D in an open area during the years 2009 and 2010 and under the canopy at site A during the year 2008.

From these data, a referenced transpiration, T_0 , was calculated using the same time resolution as that of the measured values to represent a potential transpiration of trees that depended on meteorological conditions and not on soil drought. The calculation of T_0 is derived from Penman-Monteith (Monteith 1973) equation where the soil heat flux was neglected. Value of the stomatal resistance, r_s , was obtained thanks to the model CASTANEA (Davi et al. 2005; Dufrêne et al. 2005) parameterized for silver fir with no water stress (from the soil or the atmosphere i.e. with soil water content and VPD fixed at their maximum) under the same meteorological conditions. R_n was obtained thanks to the model ISBA (Noihlan and Mahfouf 1996) calculated with the atmospheric radiation (R_a in $W.m^{-2}$) measured at Avignon (a city at approximately 60 km of the study site) and the surface temperature with no water stress. ISBA was not used to calculate the potential transpiration because we wanted to take into account the ecophysiological control of the transpiration via r_s .

Vulnerability to xylem embolism

Vulnerability to xylem cavitation was assessed on both branches and roots. The sampled roots were limited to the shallow ones. The vulnerability was evaluated using the air injection method (Cochard et al. 1992) on eight samples taken from four healthy trees during a wet period to avoid previous cavitation. Branches were taken from the top of the crown on 46 trees at sites A and D. Samples were subjected to pressures from 0 to 7 MPa, including a step of 1 MPa. The percent loss of hydraulic conductivity (PLC) was calculated from the maximum conductivity at 0 MPa. The vulnerability curve was then fitted to the exponential sigmoid equation from Pammenter and Willigen (1997).

$$PLC = 100 / (1 + e^{a \cdot (\psi - P_{50})})$$

Equation 5

where ψ is the water potential corresponding to the applied pressure, and a and P_{50} are the fitted parameters, P_{50} being the water potential leading to a 50% loss in hydraulic conductivity.

Results

Impacts of soil characteristics on tree health

On the Transect, we found that the rate of tree mortality depended on soil properties. Unexpectedly, there were more dead trees on deep soils (with low resistivity on the five first meters of depth) than on other types of soil having a higher resistivity (Fig. 1). When examining this pattern, 3 classes of resistivity were defined by considering the mean resistivity over the first 5 m: class 1 corresponded to the interval of resistivity [0, 500], class 2 to [500, 1000] and class 3 to a resistivity > 1000 Ohm.m. For each tree, the soil was characterized by its electric resistivity using either a 2D electric resistivity profile for the Transect or 3D electric resistivity maps for the monitored trees at sites A to D. Class 1, which corresponded to soils with potentially more available water capacity, was the class with the highest rate of dead trees (Fig. 2; significant difference between class 1 and the two others: χ^2 test, p-value < 0.05). For classes 2 and 3, which had potentially lower available water capacities, the number of healthy trees was slightly higher, but the number of dead trees was much lower than that within class 1 (Fig. 2).

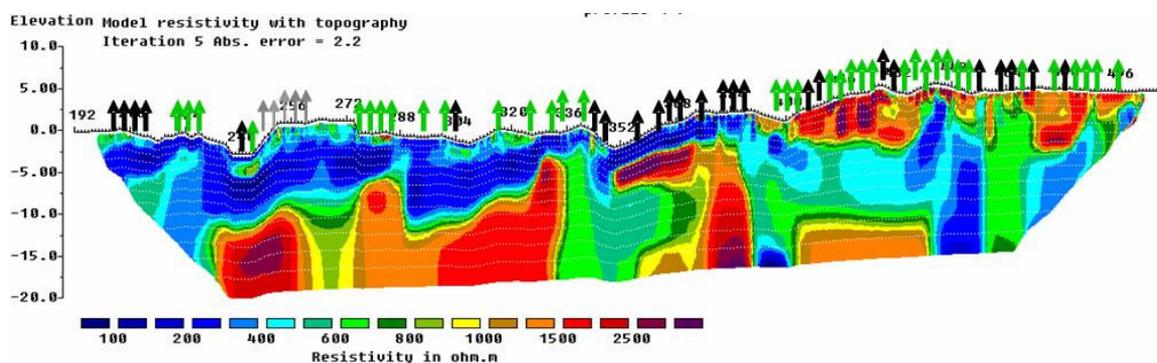


Figure 1: Extract of 300 m of the profile of 2D electrical resistivity (in Ohm.m) over a depth of 20 m. Health status of trees located nearby the transect are displayed: black, gray and green arrows correspond to dead, declining and healthy trees respectively.

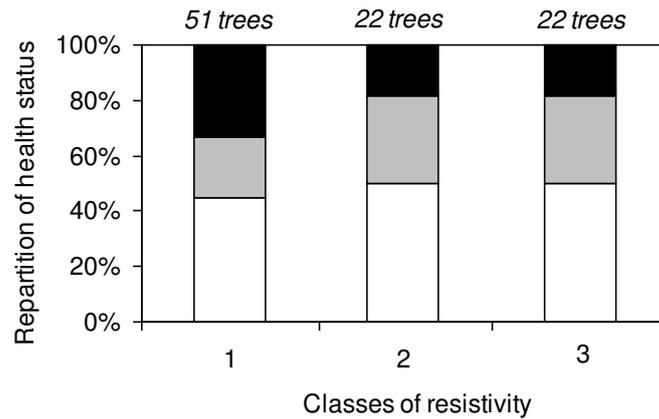


Figure 2: Health status distribution in each class of soil resistivity (total number of trees: 95). Black areas correspond to dead trees, gray areas to declining trees and white areas to healthy trees.

Regulation of transpiration by meteorological conditions and soil water content

T_0 was found to only slightly decrease with the altitude: maximum values were 0.65 mm.h^{-1} for site A, 0.61 mm.h^{-1} for sites B and C and 0.58 mm.h^{-1} for site D (Fig. 3). Cumulative rainfalls (from May to September) were 623 mm in 2008, 382 mm in 2009 and 329 mm in 2010. The strong contrast between 2008 and the other years was clearly expressed by the transpiration records. In 2009 and 2010, there was an important decrease in transpiration during the summer for all monitored trees (Fig. 3), revealing that trees were suffering of drought. This was not the case in 2008, when the transpiration moderately decreased during summer (Fig. 3).

The transpiration of the studied trees was low, being most of the time smaller than 0.25 mm.h^{-1} with a T/T_0 ratio that never exceeded 0.4. This finding indicates that the transpiration rate was strongly regulated by stomatal conductance.

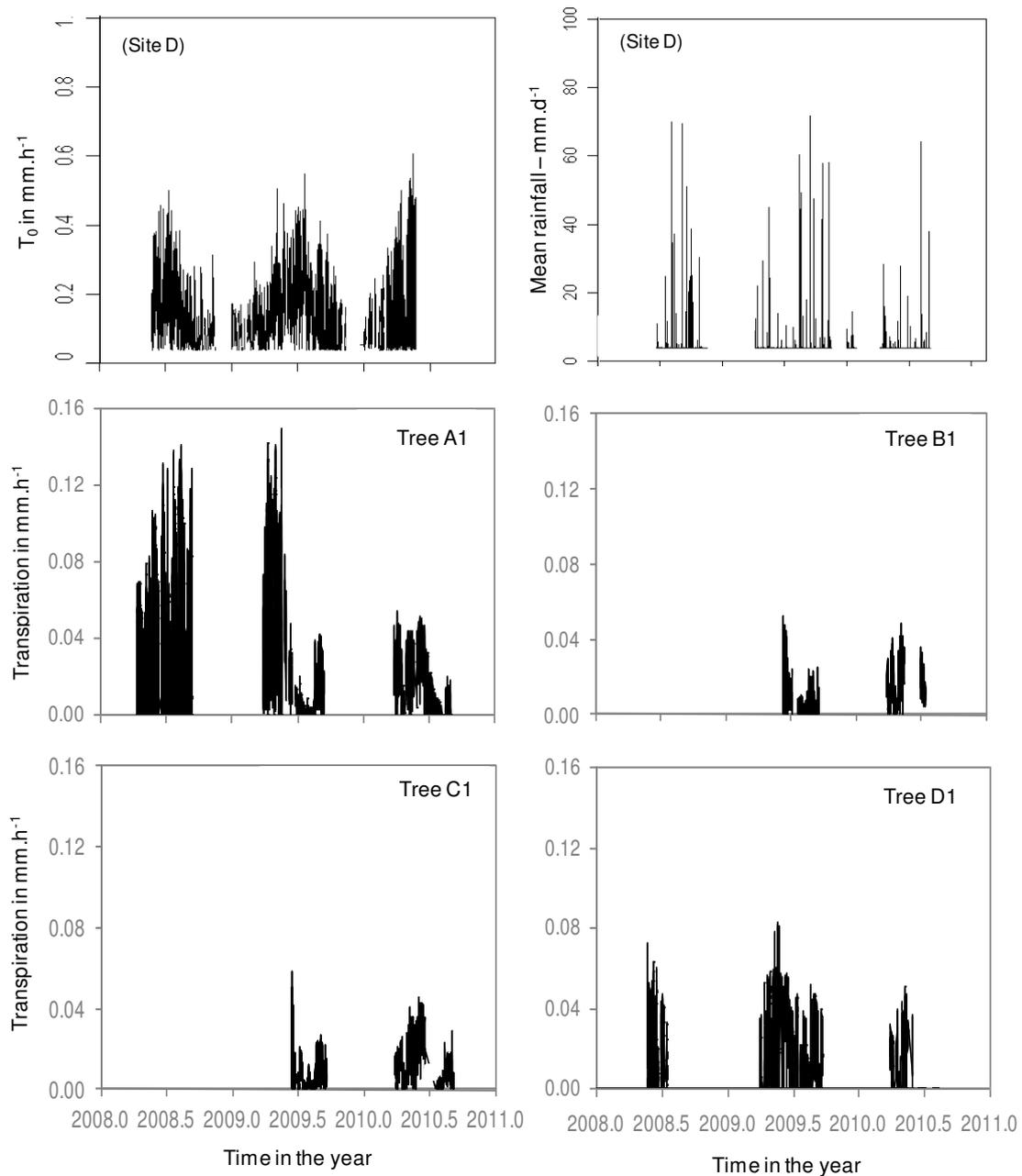


Figure 3: Evolution in time, over 3 years, of T_0 and rainfall at site D and transpiration for the highly instrumented trees of each site.

For most of the trees, transpiration decrease was important during 2009 summer and it was nearly equal to zero by the end of the summer (Fig. 4). Transpiration was well correlated with soil water content (R^2 values of the linear regressions were 0.59 for site A and 0.19 for site D for a soil humidity < 20%), especially when it was below 15 % for site A (Fig. 5). In other words, there was an important control of transpiration that depended on soil water content. When the soil was wetter ($W > 15\%$), the VPD was the main factor of regulation.

Indeed, correlation coefficients of the linear relations between the VPD and T/T_0 when $W > 15\%$, were 0.59 and 0.57 for sites A and D, respectively.. Furthermore, the transpiration rate became very low when the VPD exceeded 2 kPa (Fig. 5). Nevertheless, one can notice that, in spite of the small number of points, transpiration seemed to increase until a VPD of 1 kPa, and, as expected, to decrease above this threshold (for site D on Fig. 5).

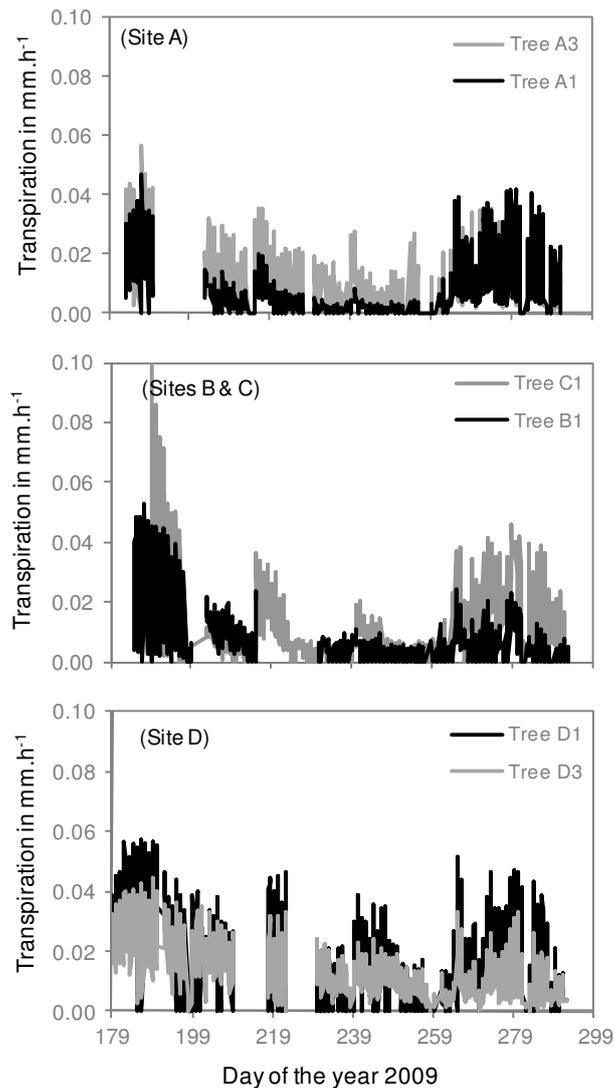


Figure 4: Measured transpiration of some selected trees during the summer of 2009.

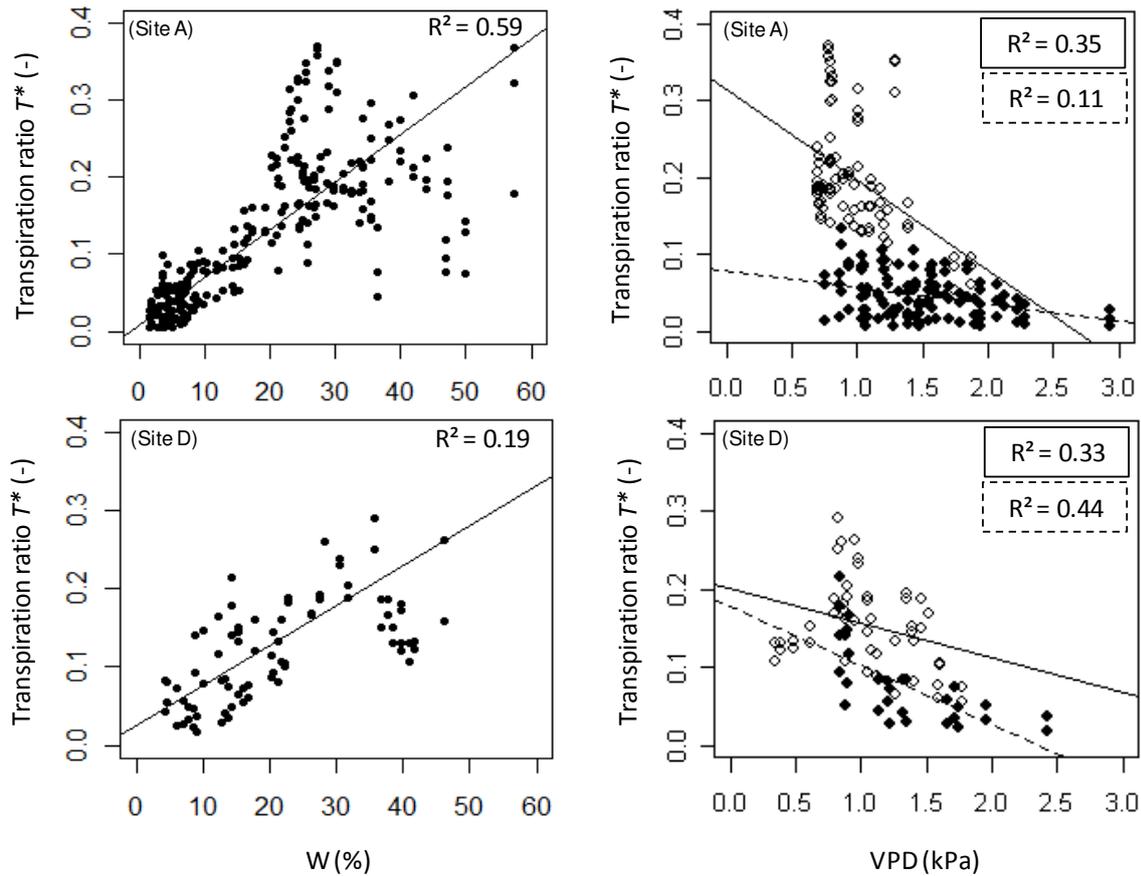


Figure 5: Impact of soil water content and VPD on the transpiration ratio ($T^*=T/T_0$) at noon observed on site A and D. R^2 was computed for dry conditions (i.e. $W < 20\%$) for the T^* vs. W relationships (graphs on the left). For the T^* vs. VPD relationships, unfilled points and the solid line correspond to wet soil ($W > 15\%$) while filled points and the dashed line to dry soil $W < 15\%$. Only data corresponding to high climatic demand ($T_0 > 0.15 \text{ mm.h}^{-1}$ and $R_n > 400 \text{ W.m}^{-2}$) are represented.

The minimum water potential was relatively stable (between -1.3 and -2 MPa) and never decreased under -2 MPa (Tab. 2). At this water potential, the estimated loss in root conductivity was higher than for shoots but remained at a moderate level (16 %). Hence, high embolism rate was avoided during droughts thanks to the high stomatal regulation of transpiration, but some conductivity loss could occur.

Table 2: Parameters for the vulnerability of trees to embolism that are estimated for roots and shoots from the established vulnerability curves and minimum value of ψ_{\min} , which was measured on shoots during the years 2008 and 2009.

	P_{50} in MPa	Minimum ψ_{\min} in MPa	PLC at ψ_{\min} in %
Shoot	-4.85	-2.03	14
Root	-3.78		16*

*Estimated from the minimum ψ_{\min} measured on branches

Impacts of soil characteristics on tree water functioning

Concerning water fluxes, the influence of soil properties was studied by monitoring the transpiration and ψ_{pd} dynamics at the tree level. Trees A2 and A3 had higher rates of transpiration because they had larger sapwood length (Tab. 3). Moreover, the C factor was determined from the radial distribution of the sap flux density of tree A1 (shown in Fig. 7) and applied to trees A2 and A3. Hence, there might be an overestimation of the factor for these trees. Therefore, the comparison of transpiration rates between these trees was questionable, and we focused on the comparison of the transpiration dynamics. Trees in class 2 of site D showed a more gradual decrease in transpiration during the drought (Tab. 3 and Fig. 4). Several reasons may explain such a behavior: a lower climatic demand at higher altitude, a larger soil water resource and/or a lower stomatal conductance leading to a low transpiration and allowing saving water. This could also have been attributed to the higher age of these trees but they have similar height (Tab. 1). Numbers of authors (Delzon and Loustau 2005; Mencuccini et al. 2005; Ryan et al. 2000) studied the effects of height and age on transpiration but, as these two variables were directly correlated, it is impossible to know whether the decline of transpiration was more attributable to one or to the other. On a study aiming at separating these two effects on assimilation of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, Niinemets (2002) showed that the effect of height was predominant. We can expect the same for transpiration as the decline of assimilation was attributed to greater water stress of needles of larger trees.

Table 3: Comparison of the maximum and minimum transpiration levels of trees, predawn water potential and development of sapwood and leaf areas according to the soil classes of resistivity.

Class of resistivity	Tree n°	Max T (mm.h-1) during spring of		Min ψ_{pd} in 2009 (MPa)	Sapwood width (cm)	Crown pojected area (m ²)	Age (y)	DBH (cm)
		2009	2010					
1	B1	-	0.049	-1.99	5.1	18.3	80	31
	A3	0.23	0.054	-0.93	10.5	24.4	76	40.9
	D1	0.081	-	-1.14	4.4	16	157	48.2
3	D2	0.089	0.06	-1.02	2.7	17.2	159	42.5
	D3	0.059	0.06	-1.17	3.6	9.9	146	28.9
	D4	0.06	0.056	-0.99	3.5	15.9	161	29.1
4	A1	0.14	0.047	-1.37	6.5	27.6	83	41.1
	A2	0.11	0.062	-1.27	4.7	14.6	72	40.6
	C1	-	0.081	-1.62	4.4	11	82	25

The influences of soil classes on the minimal ψ_{pd} were statistically significant (p-value < 0.01 derived from an ANOVA with two factors: altitude and ER classes) whereas the influence of altitude was not significant (p-value > 0.5). Among all the classes, ψ_{pd} during the drought of 2009 was the lowest for class 1 (Tab. 3 and Figs. 4 and 6), reaching the minimum of ψ_{min} (Tab. 2). Trees in class 3 showed a ψ_{pd} significantly higher than the one of the trees in class 1 and ψ_{pd} of the trees of class 2 remained the highest for the entire drought period (Fig. 6).

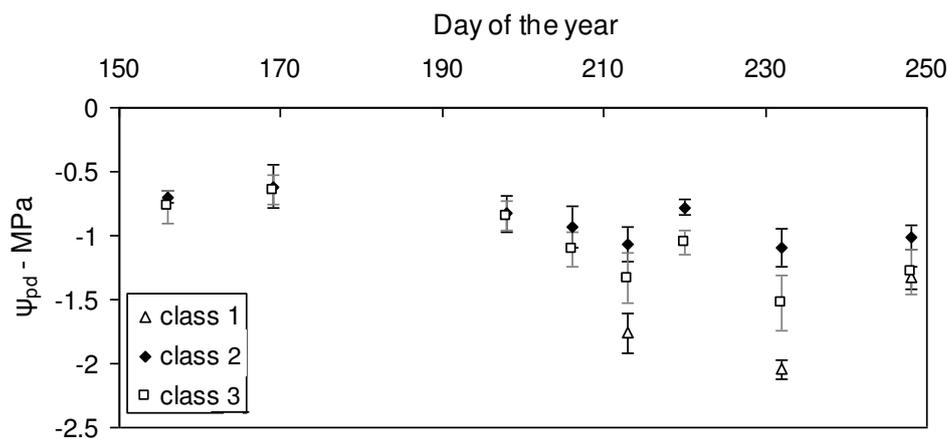


Figure 6: Evolution during the year 2009 of the mean and standard deviation of predawn water potentials according to the soil properties characterized by the classes of resistivity.

Lack of transpiration recovery after water stress

During the winters and springs of 2008-2010, heavy rainfall and snowfall allow a complete water recharge of the soil. Hence, at the beginning of 2010, the soil water content was important, and the levels of T_0 were similar to those of 2008 and 2009 (Fig. 3). However, transpiration rates were clearly lower than those measured during the springs of 2008 and 2009 (see sites A and D in Fig. 3 and Tab. 3). This decrease was mainly due to the loss of sap flux density in the inner sapwood (Fig. 7). The sap flux density that was recorded by the sensor between 2 and 4 cm in the sapwood fell to below $0.05 \text{ L.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ during the drought of 2009 summer and stayed at a low level (under $0.1 \text{ L.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ at all four sites; Fig. 7) during 2009 fall, while soil water content increased. Therefore, the sap was conducted on only a 2 cm wide area of the sapwood after the drought. This phenomenon was observed on all the trees that were monitored for the sap flux radial distribution (Fig. 7). During the spring of the year 2010, an increase in the sap flux density of the inner sapwood was however observed for tree C1, showing that the loss in inner sap flow could be reversible. This tree corresponds to the tree with the highest ER value, i.e. a rocky soil, on the intensively monitored sites. Moreover, there was also a slight decrease in sap flux density between 0 and 2 cm after 2009 drought that was accentuated after 2010 drought on trees A1 and C1 (Fig. 7).

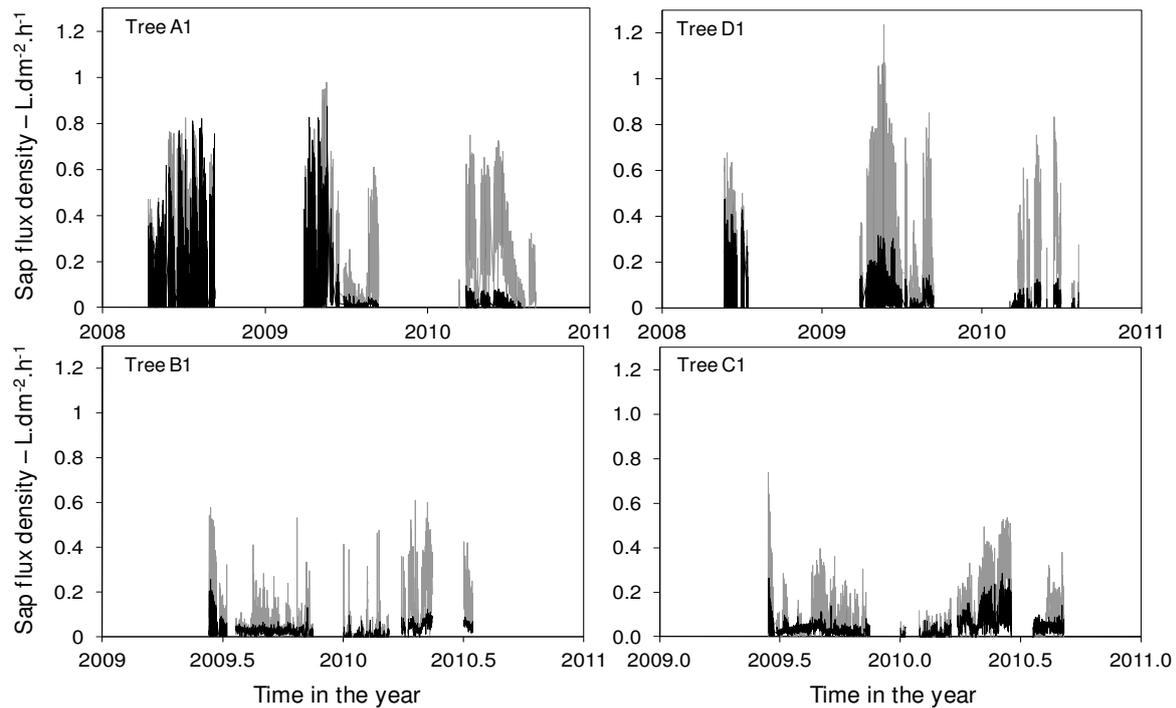


Figure 7: Radial distribution of the sap flux density. Gray and black lines correspond to the sensors between 0-2 cm and 2-4 cm into the trunk, respectively.

Evolution of soil water content on vertical profiles

At site A, between 1 and 3.5 m of depth in the soil, there was a pocket with low resistivity and therefore higher potential water content (Fig. 8). The relative difference of resistivity between July and August indicated that this area of the soil was drying faster; therefore, trees above this pocket would preferentially uptake water into it. At site D, the drying of the soil between July and August was more homogeneous, as was the structure of the soil, and therefore, tree water uptake between these two months seemed to be distributed homogeneously over the four meters of soil.

After the rains at the end of the summer, moistening of the soil was principally localized within the first meter at site D, while it seemed to penetrate deeper at site A, probably by following cracks in the soil. Nevertheless, the main moistening at site A was localized within the first 50 cm. Between September and October, the humidity of the soil stayed relatively constant. Indeed, the transpiration of the trees was reduced, and rainfalls were more frequent than during the summer, which kept the soil wet.

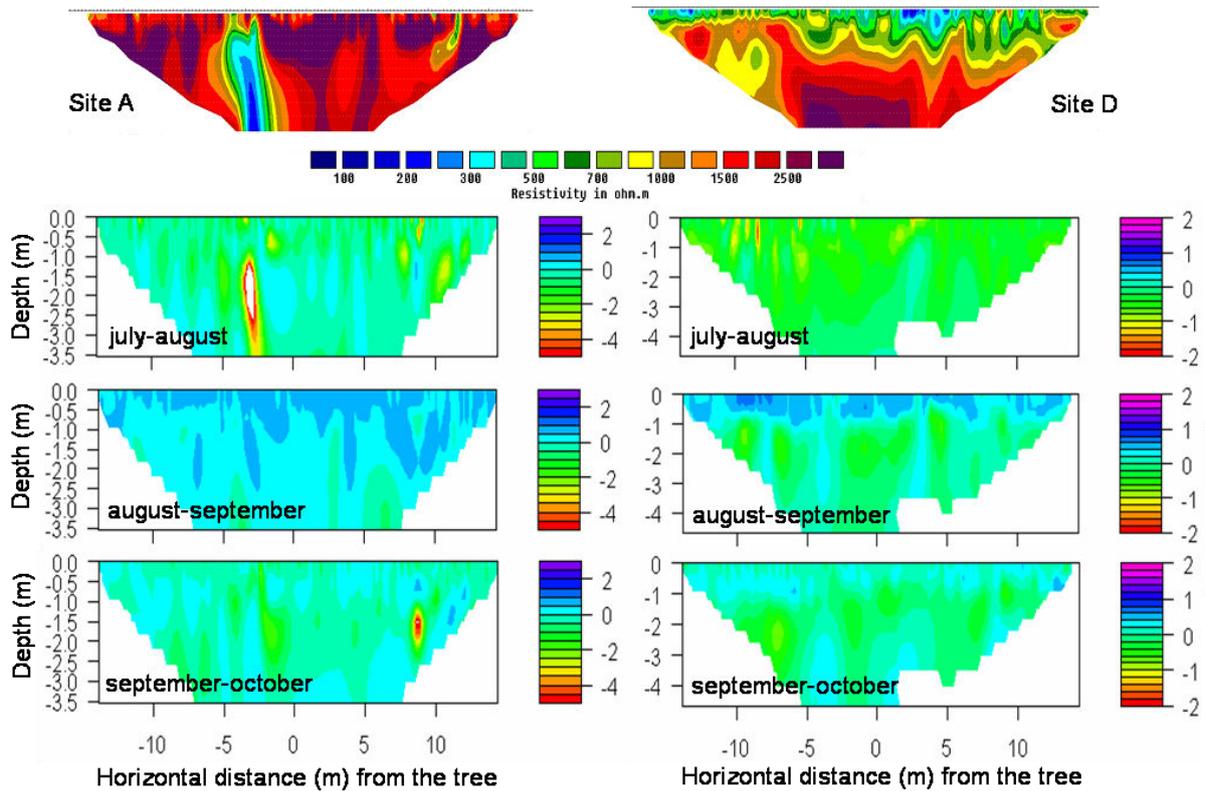


Figure 8: Relative differences in electric resistivity at sites A (on the left) and D (on the right) between dates (15th of July, 12th of August, 13th of September and 8th of October). The color scale represents the relative difference (dimensionless), and the two profiles on the top of the figure correspond to the initial measurements of resistivity (in Ohm.m) in July.

Discussion

Transpiration regulation of silver fir and vulnerability to drought

Our results show that silver fir is sensitive to both atmospheric and soil drought, and that it quickly regulates its transpiration as already mentioned by previous studies (Aussenac 2002; Peguero-Pina et al. 2007; Guicherd 1994). The minimum water potential that we found was similar to the one found by Guicherd (1994), -1.8 MPa, but transpiration was far lower than the one previously measured on silver fir in the Alps and the Apennines (Guicherd 1994; Piovani et al. 2011). This could be either due to a problem of scaling up of the sap flux density or to more constraining environmental conditions with successive droughts that could weaken the trees.

Thanks to a strong stomatal control, embolism was limited. Indeed, at the minimum water potential, a small loss of conductivity was expected, the P_{50} being low compared to other Mediterranean species (Bréda et al. 2006). As a consequence of the high stomatal control,

transpiration was maintained low ($< 0.02 \text{ mm.h}^{-1}$) for more than 1.5 months in 2009. The photosynthesis was then reduced leading to a decrease in carbon availability. Trees became more dependent on non-structural carbohydrate reserve that would limit the renewal of needles and roots. Moreover, the carbon loss would lead to a decrease of tree defense against pathogens that might increase their susceptibility to death during the following years (Bréda et al. 2006; Mattson and Haack 1987). Indeed, bark beetles were present at Mont Ventoux and significantly speeded up the decline in vitality for previously weakened trees, leading to quick death (Gillman et al. 2012).

Post effects of drought on water uptake

Our results suggested some processes that might govern the long-term effects of drought on the transpiration.

The strong sap flow reduction within the inner sap was the main contribution of the transpiration decrease. As sap flow recovery was observed on tree C1 and because of the low vulnerability of silver fir to cavitation, large sapwood embolism (which is not reversible with conifers) was then not the cause of the inner sap flow drop-off.

Total leaf area directly influences transpiration. Hence, transpiration reduction could be due to a significant loss of needles that usually occurred during drought (Bréda et al. 2006; Limousin et al. 2009). However, this was not observed at our sites. Another hypothesis would be a decrease of the photosynthetic capacities of needles during drought, with an uncompleted recovery due to limitation by the nitrogen concentration and/or by a lack of restoration of chlorophyll (Heckathorn et al. 1997; Montagu and Woo 1999). This would lead to a decrease of transpiration without immediate loss of needles. This loss of photosynthetic capacity would mainly occur on the lower branches that can be related to the inner sapwood (Fiora and Cescatti, 2006; Nadezhdina et al., 2010).

The loss of sap flux density in the inner xylem could also be caused by a decrease in water uptake by the roots. Water transported into the inner sapwood was found to be related to the water absorbed by deep roots (Nadezhdina et al. 2007; Nadezhdina et al. 2008; Nadezhdina 2010; Cermak et al. 2008). If we integrate such a result in our analysis, the results can be interpreted as follows. After the first fall rain events, water uptake mainly occurred in surface layers because the surface only was watered as shown in Fig. 8. This explained the lack of inner sap flow recovery at the end of 2009. However, this could not explain the lack of recovery in 2010, since the soil was well watered during the winter. During the drought the

root system might be altered by slight root embolism, an increase in fine root mortality (Mainiero and Kazda 2006; Olesinki et al. 2011) and/or a lack of root regeneration during and after the drought (Lebourgeois et al. 1998; Becker 1977). In the deeper layer this was accentuated. Indeed, loss of conductivity would be the strongest in deep soil layers because deep roots were found to be more vulnerable to embolism (Jackson et al. 2000; McElrone et al. 2004). Moreover, Mainiero and Kazda (2006) have shown that carbon allocation could preferentially affect the shallow roots. Such a property might be explained by the exploitation of hydromineral resources that are more available near the surface (Doussan et al. 2003). Hence, the water uptake by the deep root system would be reduced. The inner sap flow recovery observed on tree C1 is then explained by the soil properties. As it was on a rocky soil, it quickly encountered a lack of water and therefore, would allocate more carbon to the deep roots as an adjustment to the local soil properties.

The loss of photosynthetic capacity and the alterations of the soil root system may occur together. However, the recovery of the inner sap flow of the C1 tree, which can be explained by a lack of water near the surface, lets us think that the last hypothesis about roots dynamic is the more plausible.

Effect of soil properties on tree sensitivity to drought

As suggested by the lower values of Ψ_{pd} , trees in soils with higher water storage capacities (ER class 1) would be subjected to higher and sooner water stress during drought. This is consistent with the higher mortality rates during the last decade arguing for a higher level of vulnerability to drought of trees located in this type of soil. The vulnerability to drought could be explained by a development of a shallower root system and/or a higher aboveground/belowground area ratio. On these soils, this root system development would have been sufficient to fulfill the water needs in normal climatic conditions, i.e., those met during the juvenile period, but would not be adapted for drought conditions. In contrast, trees in classes 2 and 3 would have a more developed and deeper root system that mitigated the lack of water in the soil by increasing water uptake capacity. This hypothesis about soil influence is supported by studies showing that the tree root system development in depth and in area compared to the total leaf area, depends on the properties of soils (Otieno et al. 2006; Jackson et al. 2000; Sperry et al. 1998). Moreover, a decrease in the aboveground/belowground area ratio was observed in young silver firs growing on dry soils in a controlled environment (Becker 1977). In addition, one can notice that in spite of the high

development of the root system, Ψ_{pd} values were lower in class 3 than in class 2 because soil water availability was more limiting in class 3 soils (Xie et al. 2012). Therefore, the soils in class 2 offered the best compromise for tree development and water availability, allowing trees on these soils to sustain a higher transpiration rate during drought.

Repeated droughts could induce damages to the root system, each time they occurred, resulting in a decrease in the transpiration levels and then, in a reduction of the carbon quantity required to restore the root system. Therefore, an adjustment of the root system to drought conditions, with a deeper root exploration, would not be possible after a severe water stress event, since the resources would be mobilized to recover the existing root system. Adaptation of the root systems may then be only possible when the drought severity increased gradually.

Conclusions

This study showed some physiological responses to drought of silver fir trees at Mont Ventoux. The "patchy" distribution of dead trees at the study site was correlated to the heterogeneity of the soil properties. Unexpectedly, trees were the most vulnerable on soil with higher water storage capacity, showing that soils need to be considered differently to assess tree vulnerability and tree growth potentialities.

Direct and post effects of water stress were monitored during 2009 drought and the following year. The transpiration drop-off that occurred during drought was partly maintained during the following year (and maybe over a longer time), making the tree recovery difficult and dependent on the availability of carbon. Such a post drought effect on water fluxes cannot be represented by a stomatal conductance driven by the soil water content that is, in general, the main regulation process in soil vegetation atmosphere transfer (SVAT) models. Our results suggest that the roots dynamic and their capacity to take water from the soil were modified by the drought over at least two years. When trees suffered severe droughts, this property was then a key factor to understand the transpiration rate and the vulnerability of the trees. Such a regulation process must be confirmed and better documented before being implemented within models.

Transpiration and predawn water potential measurements have shown that the water stress occurred earlier with a stronger intensity on trees located on soil having the best water storage capacity. This confirms that water stress is a key factor in the silver fir declining process. Moreover, it indicates that the root systems of trees growing on the best soil were not able to

take benefit from the total water resources. Tree adjustments to their local environment, particularly concerning the root vertical distribution and the ratio between the root and aboveground systems might be an important factor to explain the tree vulnerability to drought.

Acknowledgements

This research was funded by the project ANR-06-VULN-004 (Agence Nationale de Recherche) and by the ONF (Office National des Forêts). We thank B. Bes, A. Chapelet, N. Mariotte, F. Courdier, W. Brunetto, D. Gounelle, A. Jouineau for their important help in taking all of the measurements in the field as well as G. Sappe, O. Marloie, J.F. Hanocq and F. Tison for their technical support on the building of sensors and wiring. We also thank A. Granier, S. Rambal, C. Doussan and L. Pages. for several discussions that helped to understand the results.

References

- Adams HD, Kolb TE (2005) Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. *J Biogeog* 32:1629-1640
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manag* 259 (4):660-684
- Aussenac G (2002) Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann For Sci* 59:823-832
- Battipaglia G, Saurer M, Cherubini P, Siegwolf RTW, Cotrufo MF (2009) Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For Ecol Manag* 257:820-828
- Becker M (1977) Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse des jeunes plants résineux. exemple de 3 sapins du pourtour méditerranéen (*Abies alba*, *A. Nordmanniana*, *A. numidica*). *Ann For Sci* 34 (2):137-158
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63:625-644
- Cailleret M, Davi H (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25 (2):265-276. doi:10.1007/s00468-010-0503-0
- Cailleret M, Nourtier M, Amm A, Gillmann M, Davi H (2012) Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France. submitted to *Ann For Sci*

- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108:583-595
- Cermak J, Nadezhina N, Meiresonne L, Ceulemans R (2008) Scots pine root distribution derived from radial sap flow patterns in stems of large leaning trees. *Plant Soil* 305:61-75
- Certini VG, Corti G, Ugolini FC (2000) Influence of soil properties on the mortality of silver fir in Tuscany, Italy. *Forstwiss Cetrabl* 119:323-331
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992) Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiol* 100:205-209
- Davi H, Dufrêne E, Francois C, Maire GL, Loustau D, Bosc A, Rambal S, Granier A, Moors E (2006) Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric For Meteorol* 141:35-56
- Davi H, Dufrêne E, Granier A, Dantec VL, Barbaroux C, François C, Bréda N (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecol Model* 185:387-405
- Delpierre N, Soudani K, François C, Köstner B, Pontallier JY, Nikinmaa E, Misson L, Aubinet M, Bernhofer C, Granier A, Grünwalds T, Heinesch B, Longdoz B, Ourcival JM, Rambal S, Vesala T, Dufrêne E (2009) Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis. *Global Change Biol* 15:1455-1474
- Delzon S, Loustau D (2005) Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agric For Meteorol* 129 (3-4):105-119
- Delzon S, Sartore M, Granier A, Loustau D (2004) Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiol* 24:1285-1293
- Doussan C, Pagès L, Pierret A (2003) Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modelling point of view. *Agronomie* 23:419-431
- Dufrêne E, Davi H, François C, Maire GL, Dantec VL, Granier A (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol Model* 185:407-436
- Fiora A, Cescatti A (2006) Diurnal and seasonal variability in radial distribution of sap flux density: implications for estimating stand transpiration. *Tree Physiol* 26:1217-1225
- Ford CR, Goranson CE, Mitchell RJ, Will RE, Teskey RO (2004) Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow: predicting total stem flow on *Pinus taeda* trees. *Tree Physiol* 24:951-960
- Gillmann M, Cailleret M, Boivin T, Nageleisen L-M, Davi H (2012) Contrasting effects of mistletoe and bark beetles on silver fir growth during decline process. submitted to *Ann For Sci*
- Granier A (1985) A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann For Sci* 42:193-200
- Guicherd P (1994) Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann For Sci* 51:599-611
- Heckathorn SA, DeLucia EH, Zielinski RE (1997) The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decrease in photosynthesis capacity during and after drought in prairie grasses. *Physiol Plantarum* 101:173-182
- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE (2000) Root water uptake and transport: using physiological processes in global prediction. *Trends in plant science* 5 (11):482-488
- Kutscha NP, Sachs IB (1962) Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. Report 2246. Forest Products Laboratory, Madison, WI

- Lebourgeois F, Lévy G, Aussenac G, Clerc B, Willm F (1998) Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Ann For Sci* 55:287-299
- Lebourgeois F, Rathgeber CBK, Ulrich E (2010) Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J Veg Sci* 21:364-376
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, Joffre R, Rodriguez-Cortina R (2009) Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Glob Change Biol* 15 (9)
- Loke MH, Barker RD (1996) Rapid least-squares inversion of apparent resistivity pseudosections by a quasi-Newton method. *Geophys Prospect* 44:131-152
- Loustau D, Bosc A, Colin A, Ogée J, Davi H, François C, Dufrêne E, Déqué M, Cloppet E, Arrouays D, Bas CL, Saby N, Pignard G, Hamza N, Granier A, Bréda 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 Physiol* 25:813-823
- Lu P, Müller WJ, Chacko EK (2000) Spatial variations in xylem sap flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiol* 20:683-692
- Mainiero R, Kazda M (2006) Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *For Ecol and Manag* 237:135-142
- Martinez-Vilalta J, Piñol J, Beven K (2002) A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecol Model* 155:127-147
- Mattson W, Haack R (1987) Role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Biosci* 37 (2):110-118
- McDowell N, Pockman WP, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yepez EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178:719-739
- McDowell N, Sevanto S (2010) The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytol* 186:264-266
- McElrone AJ, Pockman WT, Martinez-Vilalta J, Jackson RB (2004) Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytol* 163:507-517
- Mencuccini M, Grace J (1995) Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol* 15:1-10
- Mencuccini M, Martínez-Vilalta J, Vanderklein D, Hamid HA, Korakaki E, Lee S, Michiels B (2005) Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecol Letters* 8 (11):1183-1190
- Montagu KD, Woo KC (1999) Recovery of tree photosynthetic capacity from seasonal drought in the wet-dry tropics: the role of phyllode and canopy processes in *Acacia auriculiformis*. *Aust J Plant Physiol* 26 (2):135 - 145
- Monteith JL (1973) *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London
- Nadezhdina N (2010) Integration of water transport pathways in a maple tree: responses of sap flow to branch severing. *Ann For Sci* 67 (107)
- Nadezhdina N, Cermak J, Meiresonne L, Ceulemans R (2007) Transpiration of Scots pine in Flanders growing on soil with irregular substratum. *For Ecol Manage* 243:1-9
- Nadezhdina N, Ferreira MI, Silva R, Pacheco CA (2008) Seasonal variation of water uptake of a *Quercus suber* tree in Central Portugal. *Plant Soil* 305:105-119

- Niinemets U (2002) Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree physiol* 22:515-535
- Nijland W, Meijde Mvd, Addink EA, Jong SMD (2010) Detection of soil and vegetation water abstraction in a Mediterranean natural area using electrical resistivity tomography. *Catena* 81:209-216
- Noilhan J, Mahfouf J-F (1996) The ISBA land surface parameterisation scheme. *Global Planet Change* 13 (1-4):145-159
- Nourtier M, Chanzy A, Granier A, Huc R (2011) Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime. *Ann For Sci* 68 (7):1255-1264, DOI: 1210.1007/s13595-13011-10065-13593
- Olesinki J, Lavigne MB, Krasowski MJ (2011) Effects of soil moisture manipulations on fine root dynamics in a mature balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) forest. *Tree Physiol* 31:339-348
- Oliva J, Colinas C (2007) Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For Ecol Manage* 252:84-97
- Otieno DO, Kurz-Besson C, Liu J, Schmidt MWT, Vale-Lobo R, David TS, Siegwolf R, Pereira JS, Tenhunen JD (2006) Seasonal variations in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: roots as determinants of tree productivity and survival in the Mediterranean-type ecosystem. *Plant Soil* 283:119-135
- Pammenter NW, Willigen CV (1997) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiol* 18:589-593
- Peguero-Pina JJ, Camarero JJ, Abadia A, Martin E, Gonzalez-Cascon R, Morales F, Gil-Pelegrin E (2007) Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202:226-236
- Peñuelas J, Lloret F, Montana R (2001) Severe droughts effects on mediterranean woody flora in Spain. *For Sci* 47:214-218
- Piovani P, Leonardi S, Magnani F, Menozzi P (2011) Variability of stomatal conductance in a small and isolated population of silver fir (*Abies alba* Mill.) *Tree Physiol* 31:500-507
- Rambal S (1984) Water balance and pattern of root water uptake by *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62:18-25
- Ryan MG, Bond BJ, Law BE, Hubbard RM, Woodruff D, Cienciala E, Kucera J (2000) Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124 (4):553-560
- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol* 186:274-281
- Sarris D, Christodoulakis D, Körner C (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biol* 13:1187-1200
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148:339-346
- Somot S, Sevault F, Déqué M, Crépon M (2008) 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model. *Global Planet Change* 63:112-126
- Sperry JS, Adler FR, Campbell GS, Comstock JP (1998) Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell Envir* 21:347-359

- Van-Mantgem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fulé PZ, Harmon ME, Larson AJ, Smith JM, Taylor AH, Veblen TT (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323 (5913):521-524
- Xie Y, Chanzy A, Nourtier M (2012) Evaluation of electrical tomography to estimate soil water storage capacity of rocky soils. *Catena*, submitted
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot* 57 (6):1445-1459

3.3.3. Conclusions de l'article

Cette étude a montré que la régulation stomatique du sapin pectiné lui permet d'éviter des taux d'embolie élevés. Il peut être considéré comme une espèce isohydrique, son potentiel foliaire minimum restant relativement stable au dessus d'un seuil de - 2 MPa. Sa vulnérabilité à la sécheresse résiderait alors dans le manque de disponibilité du carbone suite à un stress hydrique. Les effets directs de la sécheresse sur la transpiration ont pu être observés, et grâce à la mesure de la densité de flux de sève dans l'aubier en profondeur, des arrières effets du stress hydrique ont également pu être révélés. Ceci souligne l'intérêt de la mesurer durant plusieurs années. L'hypothèse développée pour expliquer ces arrières effets est une désactivation du prélèvement racinaire en profondeur due à une surmortalité racinaire et une moindre disponibilité du carbone pour le renouvellement des racines fines. Des arrières effets de cette ampleur n'avaient jamais été établis et ont peut être été observés parce que les arbres étudiés ont été précédemment affaiblis par les sécheresses de ces dernières années (2003-2006).

Les différents taux de mortalité observés en fonction des classes de sol révèlent une vulnérabilité à la sécheresse variable, et notamment des stress hydrique intenses sur les sols présentant une plus faible teneur en cailloux. Au cours de l'intense sécheresse de 2009, le potentiel de base a diminué rapidement jusqu'à atteindre la valeur du potentiel de base pour les arbres situés sur ce type de sols. Ceci peut être dû à un ajustement de surface racinaire aux conditions pédologiques sachant qu'une différence au niveau de la surface d'aubier n'a pu être identifiée. Même si la proportion de cailloux dans ces sols peut être sous-estimée, les sécheresses passées ont eu un impact plus fort et à plus long terme sur la croissance de ces arbres, illustrant leur plus forte sensibilité à la sécheresse. Un ajustement à de faibles disponibilités en eau par la diminution de leur surface foliaire suite à de tels aléas climatiques serait alors possible en fonction de la fréquence des sécheresses intenses.

Afin de valider ou non les hypothèses émises, des mesures du développement racinaire et de sa dynamique temporelle s'avèrent nécessaire bien que difficiles dans ce type de milieu à forte teneur en cailloux.

3.4. Les surfaces d'aubier et foliaire

Les surfaces d'aubier et surface foliaire (approchée par la mesure de surface projetée de la couronne) ont été mesurées afin d'évaluer si un ajustement par augmentation du rapport entre ces surfaces avait lieu dans les zones les plus sèches (cf. § 1.4), c'est-à-dire sur les sols à forte teneur en cailloux et à basse altitude. De plus, l'évolution du déficit foliaire, entre les années 2007 suite à une série de sécheresses (2003-2006) et 2011 après les sécheresses de 2009 et 2010, a été étudié pour évaluer l'impact des dernières sécheresses sur la surface foliaire et si les arrières effets observés ne pouvaient effectivement pas être attribués à une chute massive de feuilles.

3.4.1. Un ajustement de ces surfaces ?

Les surfaces d'aubier mesurées dans le tronc et les surfaces projetées de la couronne ont aussi été étudiées en fonction des différentes classes de sol, et de l'altitude. Ces deux surfaces dépendent de l'âge de l'arbre (Simonin et al., 2006). Des relations linéaires entre l'âge et chaque surface mesurée ont donc été établies (Tableau 3.1) et ce sont les variations des résidus de ces relations qui sont mis en regard des classes de sol définies (cf. § 2.3.1).

Tableau 3.1 : Détails des relations linéaires entre les surfaces d'aubier, les surfaces projetées de la couronne et l'âge des arbres.

Relation avec l'âge	Pente	Ordonnée à l'origine	R ²	p-value
Surface d'aubier	0.05	-0.07	0.33	< 0.01***
Surface projetée	0.04	6.81	0.46	< 0.01***

Les résidus à ces relations ont été calculés et nous montrons que les différences entre les classes de sol ne sont pas significatives (Figure 3.4). Il n'y a donc, a priori, pas d'ajustement à long terme de ces surfaces aux propriétés pédologiques. Seuls les arbres de la classe 3 semblent présenter une plus grande surface d'aubier par rapport à la surface projetée. En revanche, l'effet de l'altitude sur le rapport entre surface d'aubier et surface projetée de la couronne est significatif (p-value < 0.01), ce ratio étant plus élevé pour les arbres situés à basse altitude (Figure 3.5). Ainsi, ce résultat suggère qu'à plus faible altitude sous climat plus sec et plus chaud, les arbres auraient développé une meilleure capacité de transport et de stockage de l'eau dans le tronc par rapport à la demande en transpiration du feuillage

(Mencuccini and Grace, 1995). Cet ajustement de la surface d'aubier a également été identifié comme le principal ajustement hydraulique des pins sylvestres à travers l'Europe aux climats secs alors que la variabilité intra spécifique de la vulnérabilité à l'embolie est limitée (Martinez-Vilalta et al., 2009) alors qu'il avait été évalué comme non significatif sur des populations de sapins (DeLucia et al., 2000).

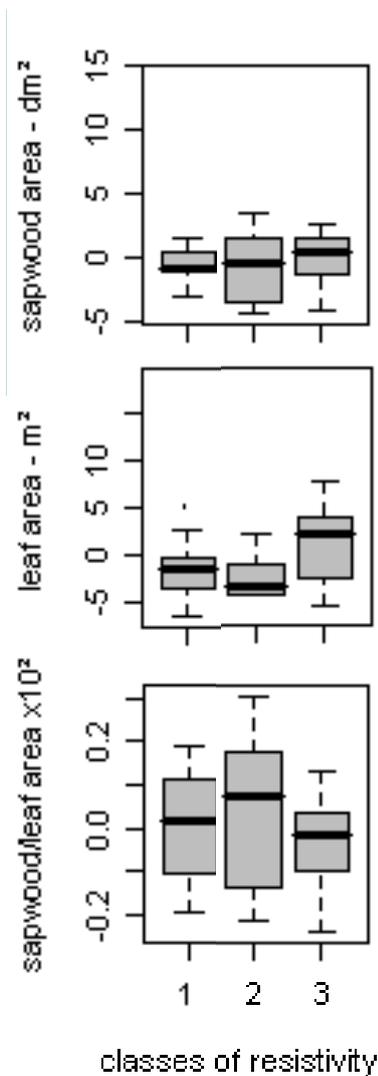


Figure 3.4 : Effet du type de sol (cf. Tableau 2.1) sur les résidus de la relation entre l'âge et la surface d'aubier (en haut), la surface projetée du houppier (au milieu) et le rapport entre surface d'aubier et surface projetée (en bas) pour tous les arbres étudiés (transect + placette, n = 101).

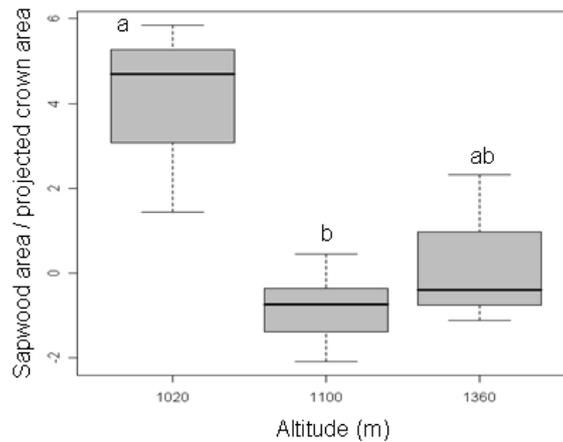


Figure 3.5 : Effet de l'altitude sur les résidus de la relation entre l'âge et le rapport surface d'aubier et surface projetée de la couronne (10^{-1}cm^2) à partir des arbres situés sur les placettes ($n = 24$). Les différences entre les effets aux altitudes pour lesquelles la lettre « a » est inscrite et aux altitudes pour lesquelles la lettre « b » est inscrite sont significatives ($p < 0.01$).

3.4.2. Évolution temporelle du déficit foliaire

Les déficits foliaires mesurés sur les arbres des sites A et D n'ont pas augmenté entre 2007 et 2011 (Figure 3.6). Ainsi, la diminution importante de transpiration observée en 2010 (cf. 3.3.2) ne peut être attribuée à une forte chute foliaire.

Certains pourcentages de déficits foliaires auraient même diminué (Figure 3.6). En effet, la défoliation élevée en 2007 est peut être due aux sécheresses successives pendant les années 2003-2006 et le feuillage a pu se développer à nouveau pendant les années plus favorables de 2007 et 2008.

Le déficit foliaire est plus important sur le site D situé plus en altitude. Ceci pourrait être dû à un effet de l'âge plus important sur le site D.

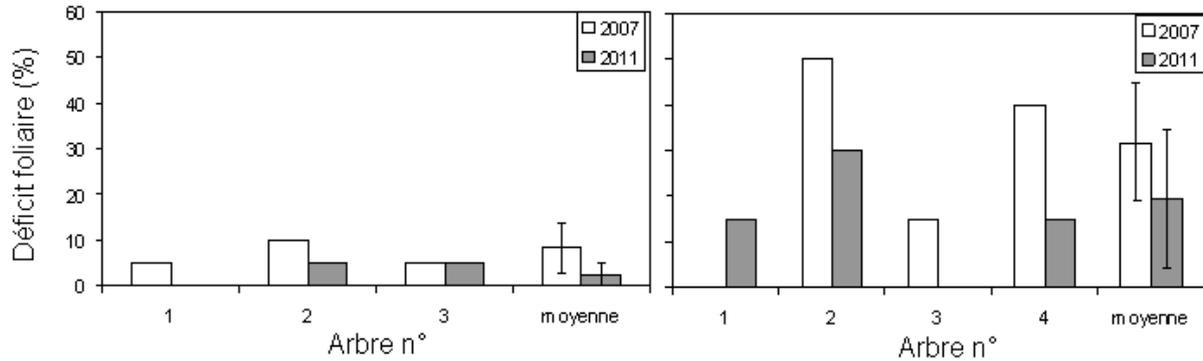


Figure 3.6 : Évolution du déficit foliaire (correspondant au pourcentage de déficit foliaire par rapport à un arbre de référence considéré comme sain) entre 2007 (en blanc) et 2011 (en gris) pour les arbres des placettes A (à gauche) et D (à droite). La moyenne de tous les arbres de la placette est également indiquée.

3.5. Les taux de croissance selon les types de sol

Un indice de croissance juvénile a été calculé pour les arbres localisés sur le transect à partir des taux de croissance des 35 premières années (Cailleret, 2011). En effet, il a été montré que ce taux de croissance était discriminant pour la vulnérabilité à la sécheresse des populations de sapins du Mont Ventoux, les arbres présentant une croissance plus importante que la moyenne (ou très en-dessous) étant les plus vulnérables (Cailleret, 2011). Cette forte croissance juvénile pourrait être liée à un développement foliaire important au détriment du développement racinaire expliquant la plus forte vulnérabilité. Nous avons alors étudié la répartition de cette croissance juvénile en fonction des propriétés hydriques du sol (classes de résistivité) et de l'état sanitaire des arbres (Figure 3.7). Les différences obtenues ne sont pas significatives (hormis entre les arbres morts de la classe 3 et toutes les autres catégories) mais nous réalisons ici une analyse des tendances.

Pour les classes de résistivités 2 et 3, les arbres morts avaient effectivement eu une croissance juvénile plus forte et les arbres actuellement sains sont ceux ayant eu une croissance plus faible (Figure 3.7). Pour la classe 1, les taux de croissance juvénile étaient similaires pour tous les états sanitaires (Figure 3.7). L'hypothèse pour expliquer ces indices homogènes serait que ces arbres ont subi des taux de compétition plus importants pendant leur phase juvénile, s'étant développé sur des sols favorables. Cependant, si nous considérons uniquement les indices de croissance juvénile des arbres sains, ils sont supérieurs pour les arbres de la classe 1 (Figure 3.7). Ces arbres seraient donc actuellement plus vulnérables, ce qui se confirme par les nouveaux cas de mortalité reportés : pour 12 cas entre 2008 et 2011 sur le transect, 9 se situaient sur la classe 1. Par ailleurs, notons que les arbres de la classe 3 ayant eu

une croissance juvénile très importante (arbres morts ; Figure 3.7) avaient peut être accès à une poche de sol à faible teneur en cailloux qui n'a pas été détectée par le profil de résistivité en 2D. Ces arbres auraient alors eu un développement important se situant sur un sol favorable, proche des conditions de la classe 1.

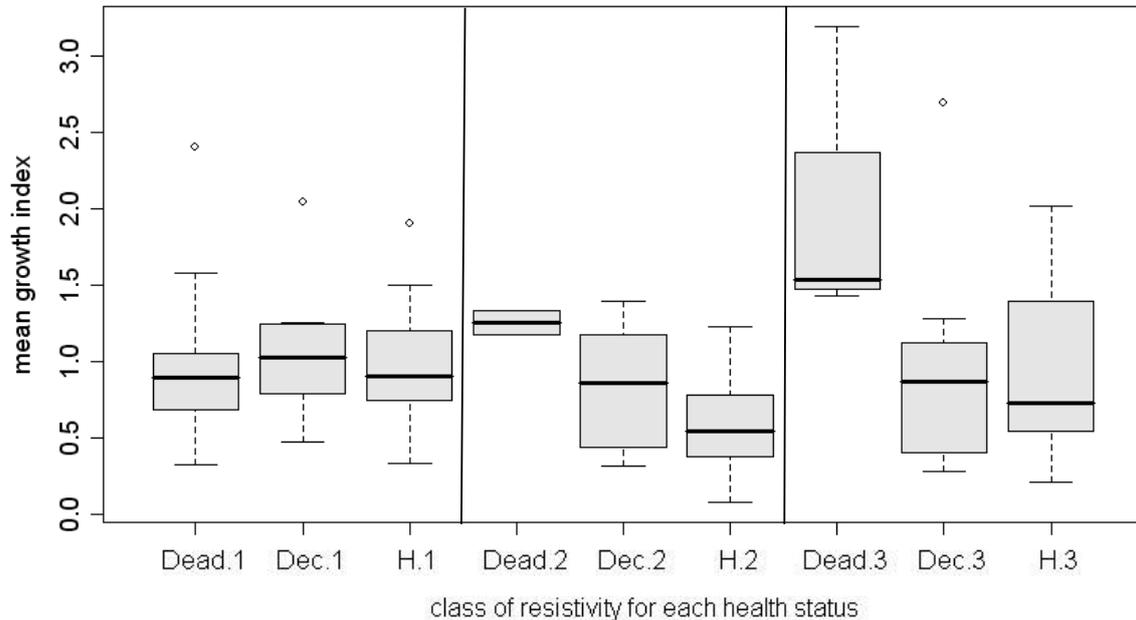


Figure 3.7 : Relations entre l'indice de croissance des arbres pendant leur phase juvénile (35 premières années), les propriétés du sol (représentées par leurs classes de résistivités numérotées de 1 à 3, cf. Tableau 2.1) et leur état sanitaire (Dead : mort, Dec : dépérissant, H : sain) pour les arbres du transect. Par exemple, la légende H.1 correspond aux arbres sains de la classe de résistivité 1.

Lorsque les indices de croissance sont étudiés indépendamment des états sanitaires mais uniquement en fonction des classes de résistivité, la croissance des arbres de la classe 2 au début du 20^{ème} siècle était supérieure à celle des arbres des autres classes (Figure 3.8). A partir de l'année 1976, correspondant à une sécheresse très intense, et jusqu'à maintenant, les indices de croissance de la classe 1 sont, au contraire, plus faibles (Figure 3.8). Ceci révèle un impact de la sécheresse à long terme qui a été maintenu par les sécheresses suivantes et indique qu'un ajustement des arbres à leurs conditions pédologiques ne semble pas possible suite à de tels événements climatiques.

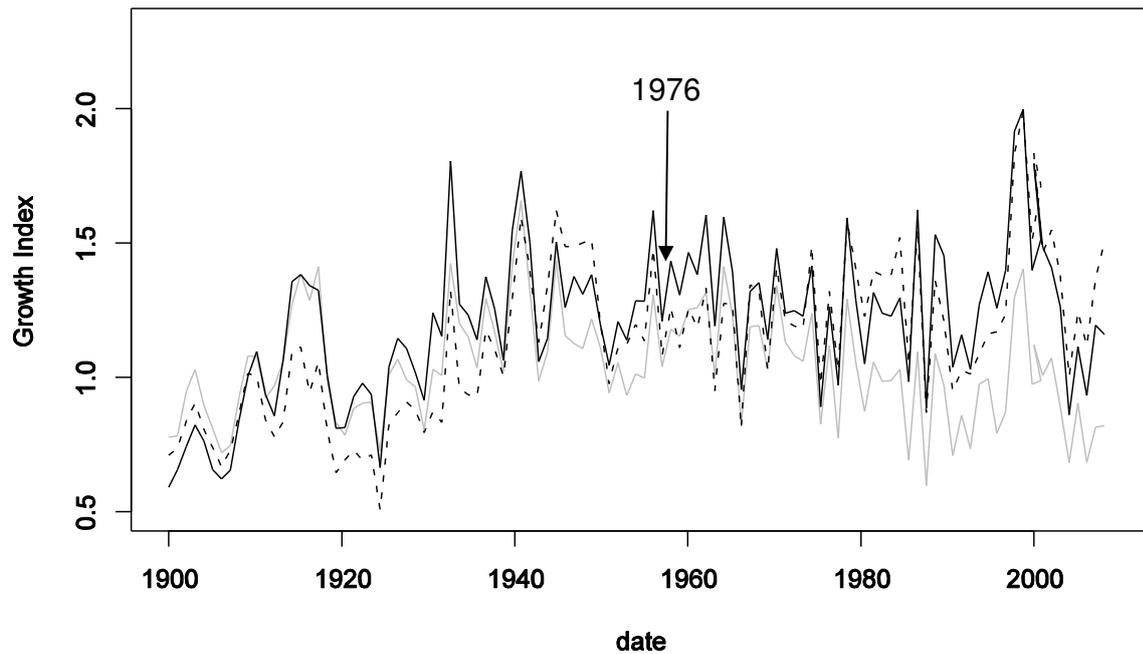


Figure 3.8 : Courbes de croissance radiale pendant le 20^{ème} et 21^{ème} siècles selon les classes de résistivités, la ligne grise correspondant à la classe 1, la ligne noire poitillée à la classe 2 et la ligne noire continue à la classe 3.

3.6. Un effet de la compétition ?

Un indice de compétition a été calculé pour les arbres localisés sur le transect. Il dépend du diamètre des arbres situés dans un rayon de 14 m autour de l'arbre étudié et de la distance les séparant (Cailleret, 2011).

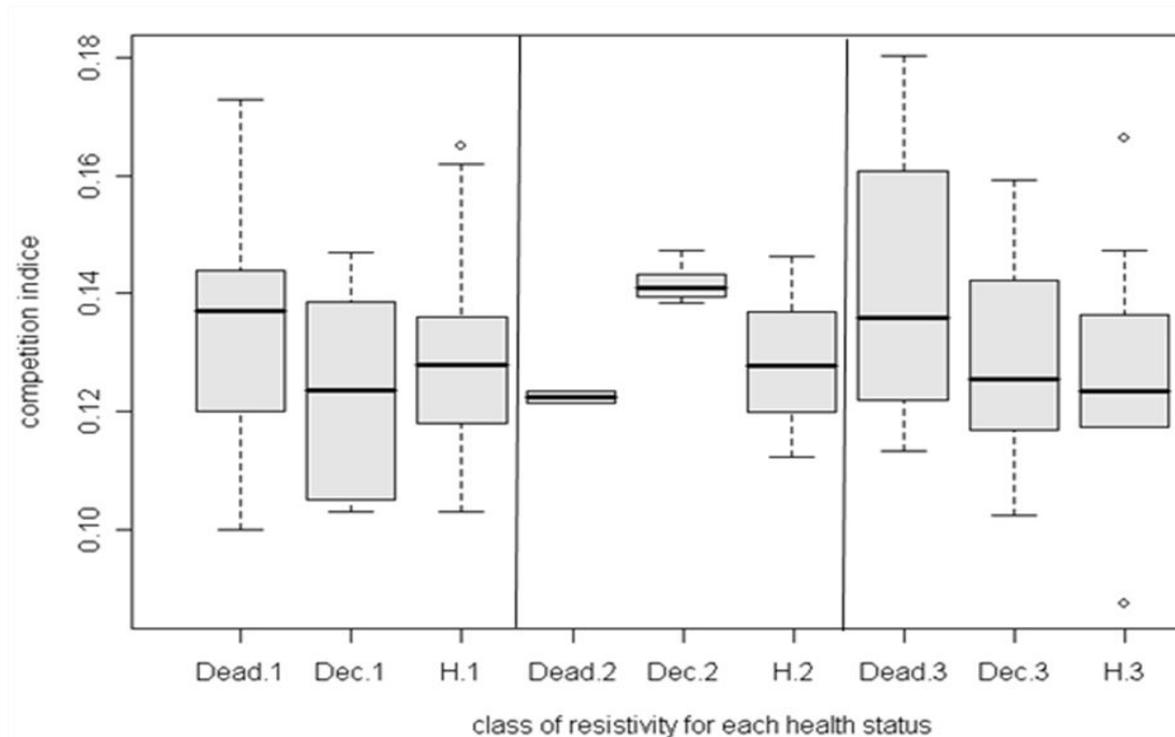


Figure 3.9 : Relations entre l'indice de compétition subis par les arbres, les propriétés du sol (représentées par leurs classes de résistivités numérotées de 1 à 3, cf. Tableau 2.1) et leur état sanitaire (Dead : mort, Dec : dépérissant, H : sain) pour les arbres du transect. Par exemple, la légende H.1 correspond aux arbres sains de la classe de résistivité 1.

Les arbres d'états sanitaires différents et situés sur des sols aux propriétés contrastées ont un indice de compétition significativement équivalent (Figure 3.9). Seule la différence entre les arbres morts et dépérissants dans la classe de résistivité 2 montre un écart significatif mais, étant donné le nombre d'arbres concernés ($n = 8$), cette différence ne nous a pas paru représentative. La mortalité et le dépérissement ne semblent alors pas liés à une compétition plus importante même si une légère tendance montrant une augmentation de la compétition apparaît pour les arbres morts des classes 1 et 3. Entre les classes de sol, il semble n'y avoir aucune différence d'indice de compétition.

3.7. Synthèse

Les propriétés du sol et l'altitude, par leur influence sur les contraintes hydriques, ont des conséquences sur l'intensité du stress hydrique subi par les arbres et leurs différents ajustements au milieu. Ces effets ont été caractérisés et sont résumés dans le schéma ci-dessous (Figure 3.10). Afin d'expliquer les arrières effets de la sécheresse observés et les différents taux de mortalité observés selon les propriétés du sol, des hypothèses ont été

formulées concernant l'ajustement et la dynamique du développement racinaire inaccessible à la mesure.

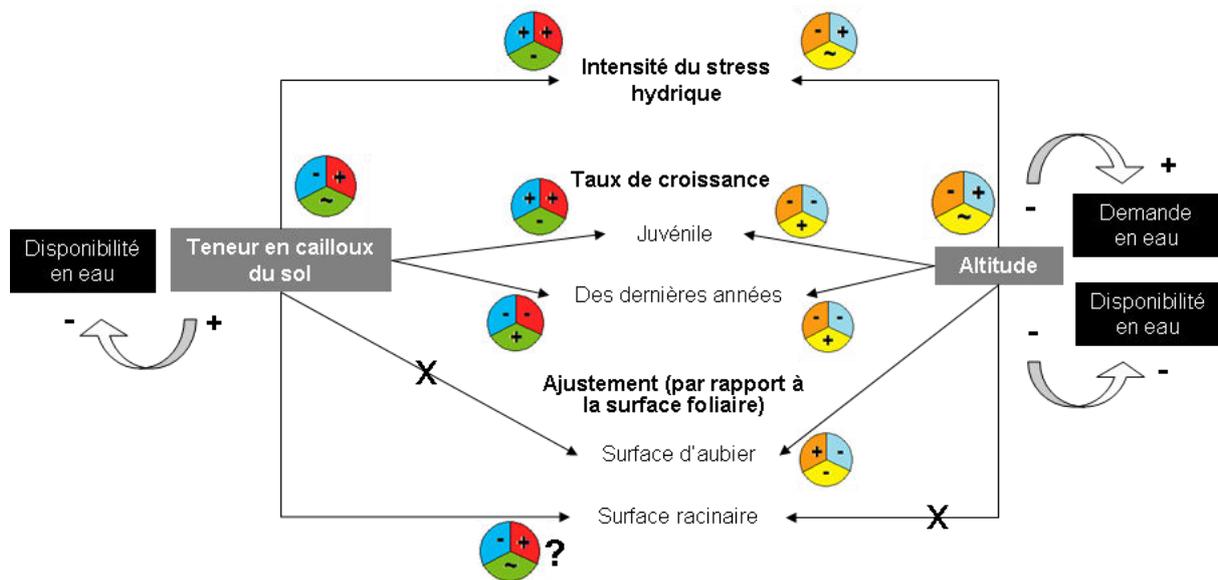


Figure 3.10 : Schéma synthétisant les différents effets observés des propriétés du sol et de l'altitude sur l'intensité du stress hydrique subis par les arbres et leur développement. A l'origine des flèches les signes « + », « ~ » et « - » signifient une teneur en cailloux ou altitude respectivement forte, intermédiaire ou faible. Ces mêmes signes au bout des flèches signifient un effet positif, intermédiaire ou négatif respectivement. Un « ? » signifie que cet effet est une hypothèse et une « X » signifie que nous n'avons pas observé d'effet. L'effet de l'altitude sur les taux de croissance a été observé par Cailleret (2011).

Le type de régulation de la transpiration développé par le sapin pectiné suggère qu'il serait plus sujet à un manque de disponibilité du carbone suite à de longues sécheresses qu'à un dysfonctionnement hydraulique. Une hypothèse développée est que cette disponibilité pourrait devenir limitante pour maintenir et renouveler la quantité de racines fines suite à une sécheresse, compromettant le prélèvement de l'eau à long terme et expliquant alors les arrières effets de la sécheresse. Ces effets peuvent entraîner une diminution à long terme de la transpiration mais également de la photosynthèse, limitant la quantité des réserves de carbone et la capacité de défense contre les insectes. Ni le développement racinaire ni la quantité de réserves n'ont été mesurés sur les arbres étudiés. Ainsi, une approche par modélisation mécaniste, couplant les cycles de l'eau et du carbone, peut permettre de confirmer cette hypothèse en évaluant si les effets du stress hydrique sur le bilan de carbone et la mobilisation des réserves carbonées limitent le développement racinaire. Une telle approche nécessite alors de prendre en compte une mortalité racinaire accrue pendant la sécheresse. De plus, une seconde hypothèse développée d'après les résultats obtenus, est que la vulnérabilité à la

sécheresse dépend probablement des propriétés du sol à cause d'un développement racinaire dans la phase juvénile plus important et plus en profondeur sur les sols présentant une plus forte teneur en cailloux (Figure 3.1). L'exploration racinaire dans différentes couches de sol est alors prise en compte dans le modèle pour évaluer son influence sur l'intensité du stress hydrique et les arrières effets des sécheresses.

Le bilan hydrique est alors approché grâce aux mesures réalisées lors de l'expérimentation. L'approche par modélisation permet de le coupler avec le bilan carbone afin d'étudier les effets directs et retardés du stress hydrique sur ce dernier. Ainsi, il est possible d'évaluer l'effet de la sécheresse sur le développement des différentes parties des arbres et si une limitation en carbone peut être à l'origine de leur vulnérabilité. De plus, les effets observés étant complexes (cf. Figure 3.6) et pouvant montrer une variabilité inter-sites (Cailleret, 2011; Cailleret et al., submitted), une approche par modélisation mécaniste peut permettre de généraliser la compréhension des processus impliqués. Cette approche sera développée dans le chapitre suivant.

Chapitre 4

*Approche par modélisation :
influence du développement des arbres
soumis à la sécheresse sur
leurs bilans hydrique et carboné*

4.1. Introduction

La partie précédente de notre travail qui concernait les mesures du fonctionnement hydrique des arbres et de leurs ajustements aux contraintes hydriques du milieu, suggère que la variabilité de leur vulnérabilité à la sécheresse réside probablement dans le développement de leur système racinaire. Le bilan de carbone pendant la sécheresse semble être un élément déterminant dans le maintien de ce système racinaire et dans la résilience des arbres suite à un stress hydrique intense. Pour combler le manque d'informations sur ces éléments, une solution est d'utiliser une modélisation mécaniste des bilans hydrique et carboné. Nous avons donc utilisé le modèle CASTANEA (Davi et al., 2005; Dufrêne et al., 2005) qui a été validé avec succès sur plusieurs peuplements forestiers (Davi et al., 2005; Dufrêne et al., 2005). La simulation de la dynamique racinaire a été améliorée par rapport à la version initiale du modèle. Tout d'abord, nous avons modélisé l'effet de l'embolie sur les capacités de prélèvement racinaire. De plus, nous avons ajouté un effet de l'évolution de la biomasse racinaire sur la transpiration et la photosynthèse. En effet, quand la quantité de racines fines diminue, les capacités de prélèvement de l'eau, la transpiration et la photosynthèse sont probablement diminuées. Ainsi, cette rétroaction de cette biomasse sur les maxima de ces deux variables a été ajoutée pour évaluer si cela pouvait expliquer les arrières effets de la sécheresse sur la transpiration. De même, un effet des stress hydriques chroniques sur le LAI a été pris en compte en utilisant la quantité de réserves disponibles comme variable d'ajustement. En effet, si l'influence du LAI n'est pas discernable sur trois années de mesures, il peut influencer sur les bilans hydrique et carboné et le développement de l'arbre à long terme (Davi et al., 2009).

Cette nouvelle version a été évaluée sur les dynamiques de transpiration à court terme (données horaires pendant trois ans) et a été comparée à la version initiale de CASTANEA sur des simulations à long terme (multi-annuel) afin d'étudier l'influence de la prise en compte des arrières effets de la sécheresse sur le bilan de carbone. Puisque la profondeur d'enracinement et le diamètre des arbres développé durant leur phase juvénile semblent impacter leur vulnérabilité à la sécheresse (cf. § 3.3), une analyse à long terme de leurs effets sur le bilan carboné a également été effectuée. Cette analyse a été réalisée pour différents types de sol afin d'évaluer comment ces effets évoluent en fonction des contraintes hydriques. Les variables et processus pris en compte dans cette partie de l'étude sont indiqués sur la Figure 4.1.

Dans un premier temps, les caractéristiques générales du modèle initial sont exposées. Les modifications apportées au modèle et les résultats obtenus font l'objet de l'article « Modelling short and long term effects of droughts on carbon and water cycles of silver fir (*Abies alba* Mill.). » présenté par la suite.

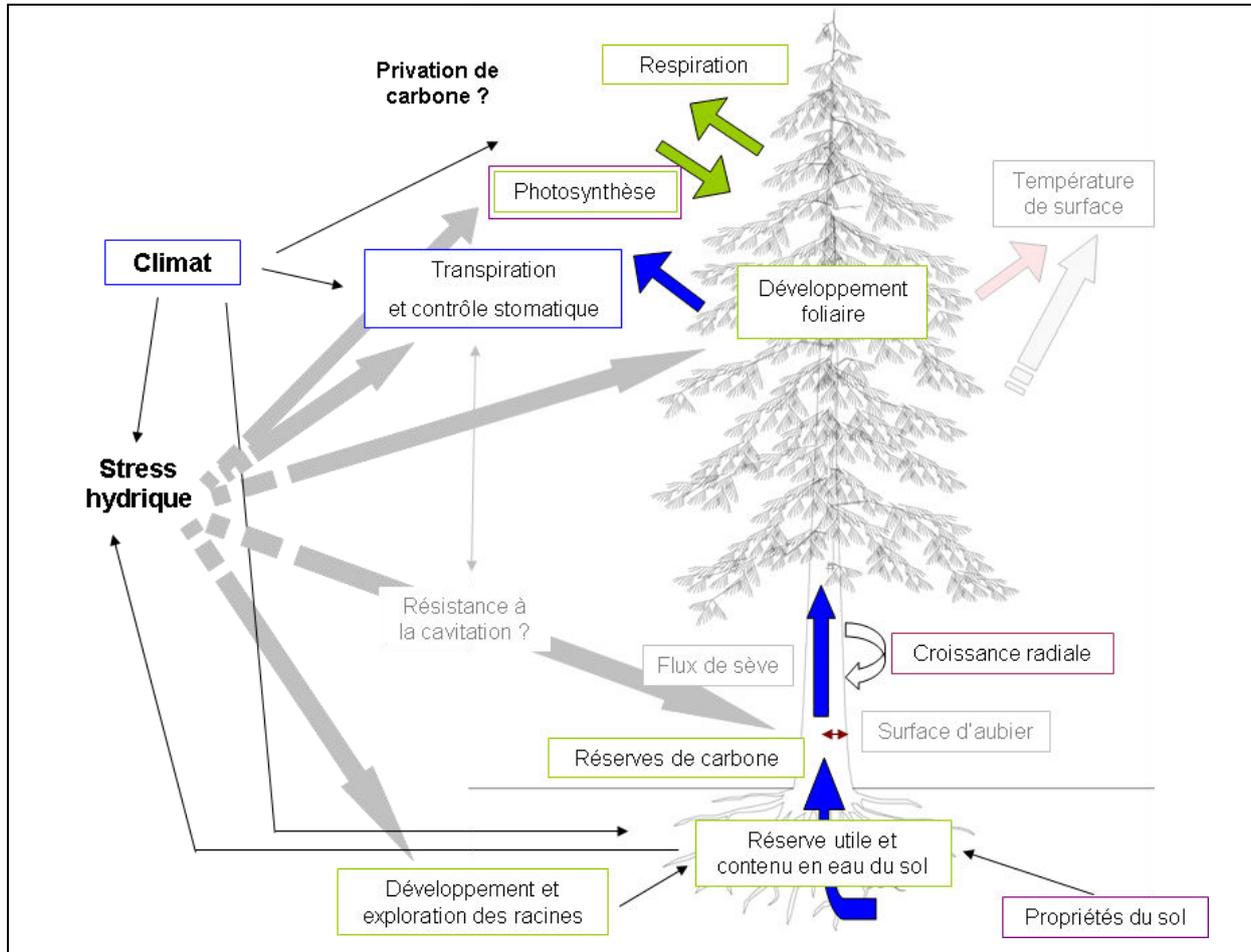


Figure 4.1 : Schéma représentant les principaux aspects du développement des arbres et les flux étudiés dans cette partie de l'étude. Les parties grisées correspondent à celles étudiées par d'autres approches. L'étude de l'influence du stress hydrique sur ces paramètres est indiquée par les flèches grises. Les termes encadrés en vert sont étudiés grâce aux simulations du modèle. Les termes encadrés en bleu sont ceux appréhendés grâce à des mesures et ceux en violets sont ceux dont les mesures et analyses ont été réalisés dans d'autres études mais dont les résultats sont utilisés ici. Ces termes ont été utilisés pour la paramétrisation et la validation du modèle.

4.2. Caractéristiques de CASTANEA

Une description détaillée du modèle est disponible dans l'article de Dufrêne et al. (2005). Seuls les processus les plus importants pour notre étude, qui concernent les cycles de l'eau et du carbone, sont décrits ici. CASTANEA est un modèle simulant les flux et les stocks d'eau et de carbone d'un peuplement forestier. Les processus physiologiques représentés sont la transpiration, l'assimilation, la respiration et l'allocation du carbone vers les différentes parties des arbres et vers les réserves (Figure 4.2). Les valeurs utilisées pour chaque paramètre seront présentées dans l'article.

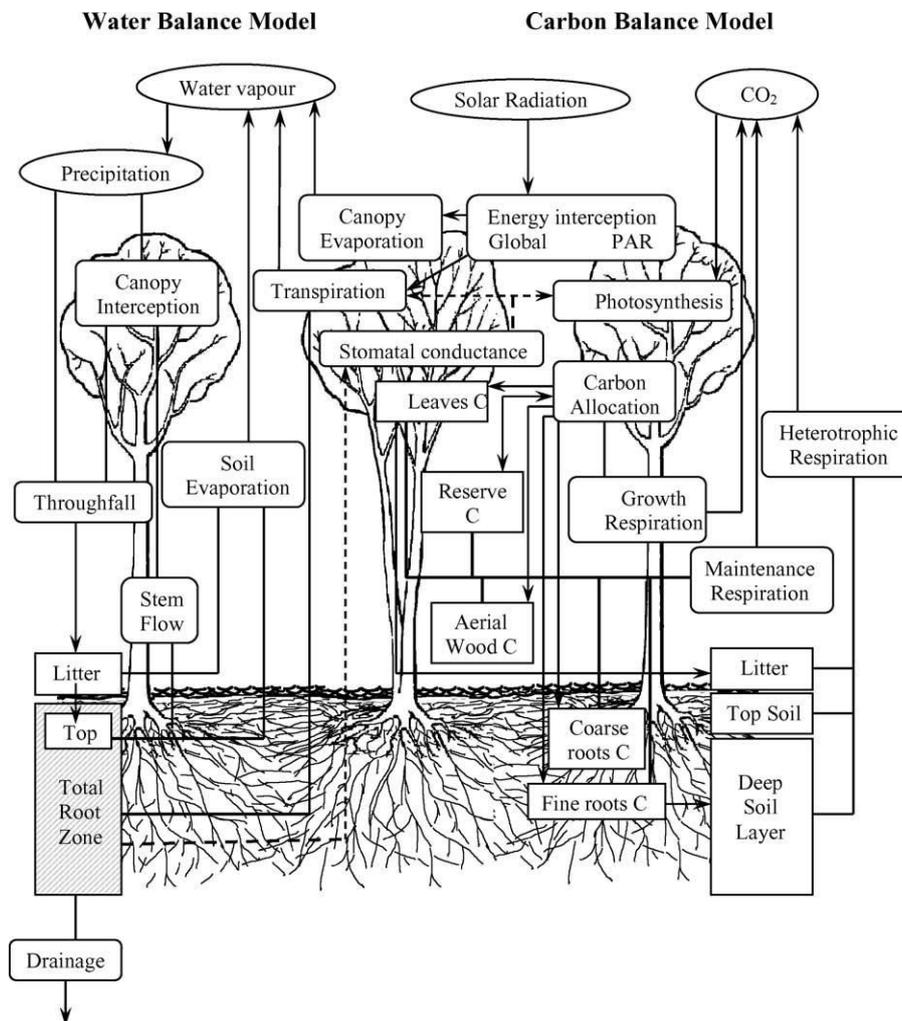


Figure 4.2 : Schéma des flux d'eau (gauche) et de carbone (droite) des sous modèles. Les rectangles à angles droits sont les variables d'état (C et H₂O), ceux à angles arrondis sont les variables de flux (C et H₂O) et les ellipses sont les variables du forçage météorologique. Chaque flèche correspond à un flux d'eau ou de carbone depuis ou vers un des compartiments. Les flèches en pointillés correspondent à (i) l'influence du contenu en eau du sol sur l'ouverture des stomates et (ii) le contrôle stomatique de la transpiration et de la photosynthèse. D'après Dufrêne et al. (2005).

4.2.1. Les échanges d'eau et de carbone avec l'atmosphère

✕ L'assimilation du carbone

La photosynthèse est calculée à partir du modèle de Farquhar et al. (1980). La demande en CO₂ de l'arbre dépend de la vitesse de carboxylation de la Rubisco et de la régénération de la RuBP (protéines impliquée dans le processus de photosynthèse). L'apport de carbone (A en g_C.m⁻².h⁻¹), lui, dépend de la différence entre la concentration en CO₂ dans l'atmosphère et au niveau des sites de carboxylation au sein de la feuille, mais également de la conductance stomatique pour le CO₂ (g_{sco₂} en mol_{H₂O}.m⁻².s⁻¹).

$$A = g_{sco_2} \cdot (C_s - C_i) \quad \text{Équation 4.1}$$

où C_i (en μmol_{CO₂}.mol_{air}⁻¹) est la concentration en CO₂ au niveau du site d'évaporation de l'eau et C_s (en μmol_{CO₂}.mol_{air}⁻¹) est la concentration en CO₂ au niveau de la surface de la feuille. Cette dernière dépend de la concentration atmosphérique en CO₂ (C_a en μmol_{CO₂}.mol_{air}⁻¹) et de la conductance de la couche limite de la feuille (g_{bco₂} en mol_{H₂O}.m⁻².s⁻¹).

$$C_s = (C_a - A) / g_{bco_2} \quad \text{Équation 4.2}$$

La conductance stomatique pour l'absorption du CO₂ est calculée à partir du modèle de Ball et al. (1987) et dépend du stress hydrique par l'intermédiaire du paramètre g₁ (sans dimension).

$$g_{sco_2} = (g_0 + g_1 \cdot A \cdot RH) / C_s \quad \text{Équation 4.3}$$

où g₀ (en mol_{H₂O}.m⁻².s⁻¹) est la conductance au niveau de la cuticule de la feuille et RH (%) est l'humidité relative de l'air.

La résolution analytique de ces équations permettant de déterminer A, g_{sco₂} et C_s a été proposée par Baldocchi (1994).

La photosynthèse est calculée pour différentes strates du couvert puis les différentes valeurs sont additionnées. Elle dépend également de la surface foliaire (LAI), de la masse surfacique des feuilles (LMA) et de leur concentration en azote dans chacune des strates.

✖ La respiration

La respiration est divisée en deux composantes : la respiration de maintenance et la respiration de croissance.

La respiration de croissance est simulée selon l'approche développée par Penning de Vries (1975) en fonction du taux de croissance de l'organe considéré et de sa composition biochimique.

Une valeur de respiration de maintenance est calculée pour chacun des compartiments formant l'arbre : les branches, les feuilles, le tronc, les grosses racines et les racines fines. Elle rend compte de la dépendance des réactions biochimiques d'entretien des organes (turnover protéique, équilibre des potentiels membranaires, ...) à la température par une relation dite de type Q_{10} qui prend en compte l'accroissement du flux respiratoire avec une élévation thermique de 10 °C. La respiration de maintenance foliaire (R_f en $g_C \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) est donnée en exemple :

$$R_f = N_f \cdot MRN \cdot Q_{10}^{\frac{T_a - 15}{10}} \quad \text{Équation 4.4}$$

où N_f (en $g_N \cdot g_{dm}^{-1}$) est la teneur en azote foliaire, MRN (en $mol_{CO_2} \cdot g_N^{-1} \cdot h^{-1}$) est un facteur reflétant la dépendance du flux respiratoire à la teneur en azote et Q_{10} (sans dimension) est le facteur reliant le flux respiratoire à un accroissement de 10 °C de la température.

✖ La transpiration

La transpiration (T) est calculée selon l'équation de Penman-Monteith (1973).

$$T = \frac{\Delta \cdot h \cdot Rn_{veg} + \rho \cdot c_p \cdot VPD / r_a}{\lambda \cdot h \cdot (\Delta \cdot h + \gamma \cdot (1 + 1 / g_c \cdot r_a))} \quad \text{Équation 4.5}$$

Le rayonnement net au niveau de la couronne (Rn_{veg} en $W \cdot m^{-2}$) est dérivé du bilan d'énergie. VPD est le déficit en vapeur d'eau de l'air, r_a est la résistance aérodynamique, γ est la constante psychrométrique, $\lambda \cdot h$ est le flux de chaleur latente, $\Delta \cdot h$ est la pente de la relation entre la pression de vapeur saturante et la température de surface et ρ la densité de l'air et c_p la chaleur spécifique de l'air. Nous intéressent à la transpiration de la végétation, le stockage de chaleur et le flux de chaleur du sol sont ici considérés comme négligeables.

La conductance stomatique de la canopée (g_c en $m.s^{-1}$) est la moyenne des conductances foliaires (g_s en $m.s^{-1}$) calculées pour les différentes strates du couvert selon la solution analytique des équations précédentes (Eqs. 4.1. ; 4.2. ; 4.3).

4.2.2. L'allocation du carbone

Dans un premier temps, le carbone est alloué à la respiration de maintenance puis à la biomasse foliaire selon le LAI de l'année en cours. L'allocation du carbone aux différents compartiments de l'arbre est une proportion du carbone disponible définie par des coefficients soit constants (version Dufrêne et al., 2005), soit dynamique entre années et entre saisons (Davi et al., 2009). Après avoir pris en compte l'allocation du carbone à la croissance (G en $g_C.m^{-2}.jour^{-1}$) de la biomasse racinaire (B_{fr} en $g_C.m^{-2}$), une partie de cette biomasse étant retranchée à cause du turnover (TO_{fr} en $jour^{-1}$), le carbone est alloué, avec une proportion fixe de la quantité de carbone disponible, aux grosses racines, aux réserves et finalement à la croissance radiale du tronc qui peut être considérée comme une résultante du carbone disponible.

$$\frac{dB_{fr}}{dt} = G_{fr} - TO_{fr} \cdot B_{fr} \quad \text{Équation 4.6}$$

4.2.3. Le bilan hydrique du sol

Dans la version initiale, le sol est divisé en trois compartiments pour le calcul du bilan hydrique : la litière, une couche superficielle utilisée pour calculer l'évaporation de l'eau, et la couche totale de sol incluant la précédente. Le contenu en eau de chaque couche est calculé comme la différence entre le flux entrant (flux d'eau le long du tronc et précipitations pour la première couche ; drainage provenant de la couche supérieure pour les suivantes) et le flux sortant (évaporation pour la couche superficielle ; transpiration et drainage pour les autres couches). La réserve utile est une donnée d'entrée du modèle. Une diminution du contenu en eau en-dessous de 40 % de la réserve utile entraîne un stress hydrique simulé par une diminution du paramètre g_1 proportionnelle à la décroissance du contenu en eau.

Cette partie du modèle a été modifiée dans le cadre de notre étude. La nouvelle version est présentée par la suite.

4.2.4. Initialisation de la biomasse racinaire

Selon l'hypothèse qu'il existe une relation entre les surfaces foliaire et racinaire (Magnani et al., 2000), provenant de l'architecture hydraulique des arbres, une biomasse racinaire théorique ($B_{fr\ th}$ en $g_C.m^{-2}$) est calculée à partir du LAI fourni en entrée du modèle et converti en biomasse foliaire (B_f en $g_C.m^{-2}$). Ce développement du modèle est présenté dans l'article de Davi et al. (2009) et a été effectué à partir des équations développées par Magnani et al. (2000). Il permet le calcul d'un coefficient (coefrac) qui est appliqué à la biomasse foliaire pour le calcul de la biomasse racinaire. Ce coefficient dépend du turnover des racines fines (TO_{fr} en an^{-1}) et de la surface d'aubier (TO_{aubier} en an^{-1}), du LMA (Leaf mass per area – masse surfacique des feuille en $g_{dm}.m^{-2}$), de la hauteur de l'arbre (H en m), de la densité du bois (ρ_s en $kg.m^{-3}$) et de la conductivité hydraulique total (K_{hyd} , dépendant des potentiels hydrique du sol et des feuilles et de la conductivité hydraulique au sein de l'arbre), de celle du tronc (Ks en $g_{H2O}.MPa^{-1}.m^{-2}.s^{-1}.g_C^{-1}$) et des racines (Kr en $g_{H2O}.MPa^{-1}.m^{-2}.s^{-1}.m^{-1}$).

$$coefrac = \frac{1 + H.c.TO_{aubier} / TO_{fr}}{LMAKr.R_{hyd}} \quad \text{Équation 4.7}$$

$$\text{avec } c = \sqrt{\frac{\rho_s.Kr.TO_{fr}}{Ks.TO_{aubier}}} \quad \text{Équation 4.8}$$

La biomasse de racines fines est alors initialisée à cette valeur : $B_{fr\ th}$.

$$B_{fr\ th} = B_f .coefrac \quad \text{Équation 4.9}$$

4.3. Modification de la simulation du bilan hydrique

4.3.1. Introduction

Dans cette partie, sont présentés les nouveaux développements du modèle concernant le bilan hydrique et la rétroaction de la biomasse racinaire sur les niveaux de transpiration et de photosynthèse. Le sol a été divisé en deux couches distinctes et la densité racinaire dans chaque couche détermine la dynamique de la réserve utile. La conductance stomatique maximale et la réserve utile de chaque arbre ont été estimées pour obtenir des valeurs de transpiration simulées similaires aux transpirations maximales mesurées lors des premières années (2008-2009). L'effet de la rétroaction de la biomasse racinaire sur la transpiration a été évalué sur la dernière année de mesures de transpiration (2010).

La version initiale de CASTANEA et cette nouvelle version ont été comparées sur des simulations à court (3 ans) et long (40 ans) termes afin d'évaluer l'effet de la prise en compte des arrières effets de la sécheresse sur le bilan de carbone des arbres. De plus, nous avons testé la sensibilité des bilans hydrique et carboné et la vulnérabilité des arbres à la sécheresse à différents facteurs :

- le type de sol déterminé par la teneur en cailloux estimée d'après les mesures de résistivité électrique pour représenter les classes 1, 3 et 4 (cf. § 2.3.1),
- la profondeur d'enracinement,
- la répartition initiale des racines dans les deux couches de sol,
- le diamètre initial au début de la période de simulation.

4.3.2. Effet de la dynamique des racines fines sur la modélisation des bilans hydrique et carboné

Cet article intitulé « Modelling the effect of drought on fine root dynamic and impact on water and carbon budgets of silver fir (*Abies alba* Mill.). » sera soumis à Ecological Modelling.

Modelling the effect of drought on fine root dynamic and impact on water and carbon budgets of silver fir (*Abies alba* Mill.).

Marie NOURTIER^{1,2}, Hendrik DAVI³, Maxime CAILLERET³, André CHANZY^{1,2}

- (1) INRA, UMR1114, Environnement Méditerranéen et Modélisation des AgroHydrosystèmes, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France
- (2) Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, UMR1114, EMMAH, F84000, Avignon, France
- (3) INRA – UR629, Écologie des Forêts Méditerranéennes, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France

Abstract

- Trees can be weakened by effects of drought on their carbon and water budgets and this can induced diebacks in critical cases. It has been observed that after a long and intense drought, post-effects can lead to a decrease of maximum rates of transpiration in the following year. If large embolism is not the main cause, it would be due to a failure in carbon availability.
- A process-based model (CASTANEA), simulating carbon and water cycles of trees, was used to assess effects of drought on these cycles and on growth of the different organs of trees. As fine root biomass determines water uptake capacities, a feedback of this biomass on mechanisms simulating water stress was added to take into account the post-effects of droughts. Moreover, water balance of the model was modified in order to calculate water availability for trees in function of fine root biomass, this last being variable in time. The soil was divided in two layers to take into account different dynamics of fine root depending on soil water content at various depths.
- Post-effects of drought on transpiration were validated on transpiration measurements and were better simulated with the adding of these new mechanisms. These post-effects could then be attributed to the decrease of fine root biomass and carbon reserves after drought.
- Simulations at long term were validated on ring width measurements on the trunk. There were high discrepancies between simulated and measured ring width, revealing that all processes implied in radial growth of the trunk and on carbon allocation are not well represented.
- With the new version of the model, an analysis was done to assess the influence of tree juvenile development (diameter and LAI), root distribution in soil layers and water properties of soil on tree water and carbon budgets. This reveals that a high initial tree diameter and LAI increase the negative effects of drought on tree vitality as it was observed by dendrochronological measurements. Moreover, a higher density of fine root in deep soil layer is favourable for water and carbon budgets of trees during drought. Finally, variation of fine root distribution in time depends on the soil stone content but this last consideration need validation measurements to better represent the mechanisms influencing fine root growth.

Key words: mechanistic modelling, drought, carbon and water budgets, fine root biomass

1. Introduction

Drought influence water and carbon balance of trees leading to their weakening (decrease of growth rate, needles losses, decrease of defences against pathogens, etc) or to their death in critical cases (Niinemets, 2010). Hence, drought effects on tree physiology have to be taken into consideration in models if the aim is to evaluate tree mortality risks and changes in water and carbon balances of forest ecosystems. Some important facts implied in tree mortality caused by drought were observed on a silver fir population at its south edge of distribution area in South of France (Nourtier et al., 2012), limit of distribution where this species is suffering of important diebacks (Aussenac, 2002; Oliva and Colinas, 2007; Peguero-Pina et al., 2007; Battipaglia et al., 2009; Lebourgeois et al., 2010; Cailleret et al., 2012). (1) Post-effects were observed the year following the drought and were expressed by a decrease of the maximal transpiration rate during spring and so, lead to limited photosynthesis rates. (2) Trees situated on soils with a high water storage capacity were the most vulnerable to drought. In addition, it was shown by dendrochronological measurements that silver firs having a higher juvenile growth rate were more vulnerable to drought (Cailleret and Davi, 2012). These trees may correspond to those that grew up on a more favourable soil in term of water storage. A functional approach is thus needed to elucidate this paradox result and to highlight mechanisms leading to drought vulnerability. Hypotheses concerning tree development and water and carbon limitations were developed to explain these facts (Nourtier et al., 2012) and the objective here is to evaluate some of these suppositions with a modelling approach. The model used was CASTANEA (Davi et al., 2005; Dufrêne et al., 2005) as it is a processed based model, coupling water and carbon budgets of trees and it was validated on numerous measurements made on French forests. Some modifications of the model were necessary for this study.

The observation (1) related to post-effects of drought was probably due to a problem of needles and fine roots restoration after the water stress period. Indeed, during drought there is an increased mortality of these organs (Bréda et al., 2006) and if the carbon allocation is not sufficient, their initial quantity may not be restored. The consequence is then a decrease in transpiration (decrease of water uptake and transpiring surface) and photosynthesis rates and the tree enter in a “vicious circle” if repeated drought occurs. Moreover, branches and roots suffer of embolism during water stress, in a more pronounced way for roots in the case of silver fir (Nourtier et al., 2012). Curves of vulnerability to cavitation showed that rates of embolism were low for silver fir (Nourtier et al., 2012) as this species highly controls its

transpiration by stomata closure (Guicherd, 1994; Aussenac, 2002; Peguero-Pina et al., 2007; Nourtier et al., 2012). However, cavitation yet contributes to reduce the water and carbon uptake capacities of trees and increases the carbon needs after drought. Hence, according to the hypotheses expressed concerning tree mortality induced by drought (McDowell et al., 2008), silver firs would be weakened by a combination of two processes: the occurrence of embolism and a limiting carbon availability after drought. It was hypothesised that the main issue is coming from the root system and particularly from the deep roots which were probably more suffering of drought according to the sap flow measurements made in the deep sapwood (for detailed explanations, see Nourtier et al., 2012).

Dynamics of fine roots and needles biomasses were already simulated in CASTANEA with a rate of mortality respectively constant or depending on the carbon reserves. However, we added a mortality rate of fine roots according to soil water potential to represent the process of embolism. Moreover, a feedback of the quantity of fine roots on transpiration was introduced in the model to represent the decrease of water uptake capacity and evaluate its impact on post-effects. It was then necessary to add new parameters in the model representative of root exploration into the soil. Concerning the carbon allocation to the root system, it is generally considered to be dependent on soil humidity (Joslin et al., 2000) but there can be a preference for allocation to the top soil in spite of a more important moistening in deep soil layers (Mainiero and Kazda, 2006). As we had no observations to favour such a schema of allocation and no observations of silver firs' root architecture, we chose to describe carbon allocation to fine root only according to soil layer water content. The soil was divided in two layers in the modified model in order to take into consideration hydric gradients.

This discrimination of soil in several layers allowed also evaluating the impact of soil properties (mainly the percentage of stone content) and of the vertical distribution of roots. Indeed, the hypothesis to explain the statement (2) is that the root system of trees that grew up on soil with a high water storage capacity was mainly concentrated on the top layer resulting to a low exploitation of soil water and so, to a high vulnerability to drought. Indeed, tree adjustment to a constraining environment can influence their level of vulnerability to drought. Several structural variables such as the soil volume explored by the roots or the leaf area index should thus be taken into account and interact with transpiration and photosynthesis rates in models (Sperry et al., 1998; Martinez-Vilalta et al., 2002a).

The new version of the model that accounts for drought post-effects was evaluated against measured transpiration dynamics and tree rings increments, and was compared to the original

version of the model. Hence, we assessed the possibility to reproduce post-effects with a feedback of root biomass on tree transpiration. This was done with short term simulations having a fine time scale of half an hour. Measurements used to parameter the model were done on the Mont Ventoux, a mountain under Mediterranean climate with frequent and intense droughts during summer. Then, using the new version a sensitivity analysis of carbon and water budgets to (i) soil properties, (ii) initial root distribution and (iii) initial tree diameter to represent juvenile growth rate was performed with long term simulations (40 years with a daily time step). The objective of this modelling approach is to better assess the influences of these parameters on tree vulnerability to drought at long term.

2. Model description

2.1. Main characteristics of CASTANEA

CASTANEA is a model based on physiological and physical processes simulating water, carbon and energy balance of forest stands (Dufrêne et al., 2005). Trees are separated on different functional compartments all characterised by their biomass (in $g_C.m^{-2}$): leaves (B_f), wood, coarse roots, fine roots (B_{fr}) and reserves ($B_{storage}$). Canopy is divided in several layers, each layer containing the same amount of leaves. Three different radiative balances are done in the photosynthetically active radiation (PAR: 400-700 nm), the near infrared (NIR: 700-2500 nm) and the thermal infrared (TIR: 8-14 μm). Radiatives balance in the PAR and the NIR are combined to calculate net radiation for the vegetation (Rn_{veg} in $W.m^{-2}$).

Photosynthesis is computed according to the Farquhar et al. (1980) process-based model. The CO_2 demand depends on the Rubisco carboxylation. The supply of CO_2 is controlled by the stomatal conductance for CO_2 , which is calculated according to Ball et al. (1987). The impact of soil water stress is assessed through a relationship between the parameter g_1 (from Ball's model - dimensionless) controlling the stomatal conductance (g_s) to H_2O and CO_2 vapor pressure. Photosynthesis also depends on the leaf area index (LAI in $m^2.m^{-2}$), the leaf mass area (LMA in $g.m^{-2}$) and on the leaf nitrogen concentration. Transpiration (T in $mm.h^{-1}$) is then given by the Penman-Monteith (1973) equation. The canopy conductance is the sum over the canopy of leaf stomatal conductance (g_s) which is calculated layer by layer as explained above.

In the original CASTANEA version, water balance of the soil is simulated using a bucket model including three layers: litter, top (for soil evaporation calculation) and total soil layer including top and deep soil. Water content of each layer is calculated as the difference

between inputs (stemflow, throughfall and drainage from the above layer) and outputs (evaporation, transpiration and drainage). The soil water storage capacity is a parameter of the model. Water stress occurs when soil water content fall below the threshold (S_{stress}) of 40 % of the soil available water which was found to be generic for tree species (Granier et al., 1999). During water stress, g_1 is decreased with the reduction of soil water content by the intermediary of the factor reduc which falls below 1. Equations driving this water stress are given in the following parts.

The set of parameters used is given in Tab. 1 according to the symbols of Dufrêne et al. (2005). Since this article, some mechanisms were added and are presented on the following parts.

2.2. LAI dynamic

Gross photosynthesis is firstly used to maintenance respiration (MR in $\text{g}_C.\text{m}^{-2}$), which depends on temperature and nitrogen content. Then carbon is allocated with a priority to foliar biomass calculated according the value of leaf area built the current year. Budburst is determined by a simple phenology model depending of a forcing rate above a threshold temperature (Dufrêne et al., 2005). Growth of new needles noted lyp ($\text{m}^2.\text{m}^{-2}$) depends on the concentration of reserves and two parameters (a and b) describing the response function of leaf growth to reserves.

$$\text{lyp} = \frac{1}{10} \cdot \text{LAI}_{\text{max init}} \cdot \left(\frac{[\text{B}_{\text{storage}}]}{a} \right)^b \quad \text{Equation 1}$$

Carbon balance also influences leaf mortality. Since the original version, a decrease of LAI with stress defined as a low quantity of reserve was added. If the quantity of reserve biomass is lower than the amount of carbon necessary for the maintenance respiration, an additional leaf mortality rate is added to the normal mortality rate (function of phenology). This extra leaf area decrease (lstress), is first applied on oldest needles (10 years of needles are taking into account).

$$\text{lstress} = \frac{1}{365} \cdot \frac{(\text{MR} - \text{B}_{\text{storage}}) \cdot \text{LAI}}{\text{MR}} \quad \text{Equation 2}$$

Next, according to allocation coefficients, remaining carbon is next shared-out to fine roots (G_{fr} in $\text{g}_C.\text{m}^{-2}$), coarse roots, reserve and finally to radial growth of the trunk. A corresponding growth respiration is calculated for each compartment using construction costs. Daily

turnover of each organ is also taking into account, especially for fine roots (TO_{fr} in day^{-1}) and leaf.

Table 1: List of parameter of the model. Ventoux is mentioned in references for measurements done on the study site.

Symbol	Description	Units	Value	Reference
<i>Photosynthesis</i>				
α_{Na}	Dependency between V_{Cmax} and leaf nitrogen density	$\mu\text{mol}_{CO_2}\text{g}_N^{-1}\text{s}^{-1}$	20	Ventoux 2007
β	Ratio between V_{Cmax} and V_{Jmax}	-	3.2	Ventoux 2008
α	Quantum yield	mol electrons	0.3	(Ehleringer and Björkman, 1977)
g_0	Leaf cuticular conductance - intercept of the Ball et al. (1987) relation	$\text{mol}_{H_2O}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	0.001	Ball et al. (1987)
g_{1max}	Slope of the Ball et al. (1987)	-	variable	
<i>Maintenance respiration</i>				
$Q_{10\text{ stem}}$	Temperature effect for stem wood	-	2.13	(Ceschia et al., 2002)
$Q_{10\text{ branches}}$	Temperature effect for branches	-	2.25	(Ceschia et al., 2002)
$Q_{10\text{ coarse roots}}$	Temperature effect for coarse roots	-	2.9	(Burton et al., 2002)
$Q_{10\text{ fine roots}}$	Temperature effect for fine roots	-	2.44	(Stockfors, 1997)
$Q_{10\text{ leaves}}$	Temperature effect for leaves	-	2.44	(Stockfors and Linder, 1998b)
TMR	Base temperature for maintenance respiration	$^{\circ}\text{C}$	5	(Damesin et al., 2002)
$N_{m\text{leaves}}$	Leaves nitrogen conteny	$\text{mg}_N\text{ g}_{dm}$	variable	Ventoux 2007
$N_{m\text{branches}}$	Branches nitrogen content	$\text{mg}_N\text{ g}_{dm}$	1.38	Tharandt Epicéa
$N_{m\text{trunks}}$	Trunk nitrogen content	$\text{mg}_N\text{ g}_{dm}$	0.94	Tharandt Epicéa
$N_{m\text{coarseroots}}$	Coarse root nitrogen content	$\text{mg}_N\text{ g}_{dm}$	0.94	fixed
$N_{m\text{fineroots}}$	Fine roots nitrogen content	$\text{mg}_N\text{ g}_{dm}$	7	(Mund, 1996)
ros	Wood density	$\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$	0.3	(Decoux et al., 2004)
<i>Growth respiration</i>				
CR_{leaves}	Leaf construction cost	$\text{g}_c\text{ g}_c^{-1}$	1.21	(Niinemets, 1997)
CR_{wood}	Wood construction cost	$\text{g}_c\text{ g}_c^{-1}$	1.18	(Stockfors and Linder, 1998a)
CR_{fr}	Fine root construction cost	$\text{g}_c\text{ g}_c^{-1}$	1.28	(Agren and Axelsson, 1980)
<i>Phenology</i>				
N_{start}	Date of onset of temperature sum	DOY	40	Ventoux
T_2	Base temperature for budburst	$^{\circ}\text{C}$	1	Ventoux
T_3	Base temperature for leaf growth	$^{\circ}\text{C}$	0	fixed
F_{critBB}	Critical value forcing budburst	$^{\circ}\text{C}$	500	Ventoux
LA_{max}	Maximal leaf area	m^2	$2.1 \cdot 10^{-4}$	Ventoux
<i>Allocation</i>				
$AG_{\text{coarse root}}$	Coarse root allocation coefficient	-	0.102	estimated
AG_{wood}	Wood allocation coefficient	-	0.62	estimated
AG_{reserve}	Reserve allocation coefficient	-	0.14	estimated
TOfr	Fine root turnover	jour^{-1}	1/730	Estimated

Symbol	Description	Units	Value	Reference
P_{branch}	Proportion of branches	-	0.15	Tharandt Epicéa
$P_{\text{alive branch}}$	Proportion of alive cells in the branches	-	0.7	Ventoux
$P_{\text{alive trunk}}$	Proportion of sapwood in trunk	-	0.47	Ventoux 2007
<i>Soil properties</i>				
$\text{propmacro}_{\text{top}}$	Proportion of macroporosity on the top soil layer	-	0.2	estimated
$\text{propmacro}_{\text{depth}}$	Proportion of macroporosity on the deep soil layer	-	0	estimated
Clat	Delay for soil water content lateral homogenization		0.2	estimated
Ψ_{crit}	Minimal soil water potential	MPa	-2	Ventoux
Ψ_{max}	Maximal soil water potential	MPa	-0.6	Ventoux
$\theta_{\text{fc top}}$	Top soil layer water content at field capacity	$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$	0.29	
$\theta_{\text{wilt top}}$	Top soil layer water content at wilting point	$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$	0.15	Ventoux (Yingge et al., 2011)
$\theta_{\text{fc deep}}$	Deep soil layer water content at field capacity	$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$	0.32	
$\theta_{\text{wilt deep}}$	Deep soil layer water content at wilting point	$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$	0.17	
<i>Precipitation and interception</i>				
RA_{bark}	Water storage capacity per unit of bark area	$\text{mm}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}^{-2}$	0.37	estimated
RA_{leaf}	Water storage capacity per unit of leaf area	$\text{mm}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}^{-2}$	0.13	estimated

2.3. Fine roots dynamic

As water uptake of trees is carried out by fine roots, we focused here on this compartment. For the new version of the model, the dynamic of fine root biomass was modified to take into account the root mortality. The proportion of root mortality was determined according to vulnerability to embolism with the decreasing of soil water content. Thus, the percentage of embolism is considered as a percentage of fine root mortality, decreasing water uptake capacities. Fine root biomass was distributed in two soil layers to take into account the different dynamics of this biomass and carbon allocation was done according to the soil layer water content.

2.3.1. Initialisation of fine root biomass

From the assumption that there is a relationship between surface areas of fine roots and leaves due to hydraulic architecture, a theoretical fine root biomass ($B_{fr\ th}$ in $g_C.m^{-2}$) is calculated as presented in Davi et al. (2009) from equations given by Magnani et al. (2000). $B_{fr\ th}$ is function of foliar biomass, sapwood area, fine root turnover rates, leaf mass per area and hydraulic conductivity of sapwood and fine roots. Fine root biomass is initialised at this value $B_{fr\ th}$ determined from the input LAI and allocation coefficient to fine roots is constant.

2.3.2. Mortality of fine roots

B_{fr} is calculated at each time step by being reduced from fine root mortality due to embolism and by fine root turnover (TO_{fr} ; see Eq. 11). Recent studies show that the fine root turnover of trees would rather be of several years (Matamala et al., 2003; Luo, 2004; Joslin et al., 2006) so, it was here set to 2 years.

Vulnerability curves were established for silver fir roots (Nourtier et al., 2012) and are used here to determine the proportion of conduction loss according to water potential of the soil. As embolism is not reversible in conifers, a loss of conduction is considered here as a rate of fine root death. Hence, a decreasing soil water potential influences root mortality until a critical threshold (ψ_{crit}) of -2 MPa below which stomata are considered being all closed according to silver fir transpiration regulation (Nourtier et al., submitted) and so, does not have anymore effect on embolism. During a drought event (when $reduc$ is falling below 1), the loss of roots by this mechanism is not cumulative. The proportion of root death stops to increase above the maximum rate (16 % at -2 MPa) and starts again only if $reduc$ retrieved its value of 1 before falling again below this threshold.

The loss of root is calculated for each layer ($M_{fr}(l)$) according to its soil water potential ($\psi(l)$ in MPa). The same vulnerability curves were considered for roots in the two soil layers while deep roots are likely more vulnerable to embolism (Jackson et al., 2000b).

$$M_{fr}(l) = \max(1/e^{0.93 \cdot (\psi(l) - \psi_{50})}; 0.16) \quad \text{Equation 3}$$

where ψ_{50} corresponds to the soil water potential for which 50 % of the silver fir roots are embolised according to the established vulnerability curves.

and,

$$\psi(l) = \psi_m \cdot (R_R(l) / R_{R_{fc}}(l))^c \quad \text{Equation 4}$$

where R_R and $R_{R_{fc}}$ are respectively the current water content and the water content at field capacity for each layer (calculation is described below), ψ_m corresponds to the maximum predawn water potential measured on our study site and the coefficient c (-3.5 MPa) was estimated to obtain a water potential corresponded to the ψ_{crit} measured when water content is at the wilting point.

2.3.3. Carbon allocation to fine roots

Carbon was allocated to fine root formation ($GB_{fr}(l)$) with a direct relationship to the proportion of soil water content in each layer, the one with the highest water content being thus promoted. If both soil layers have attained wilting point, carbon allocation to fine root was done in proportion of fine root biomass already present in each layer.

Finally, fine root biomass is calculated as:

$$B_{fr(t)}(l) = B_{fr(t-1)}(l) \cdot (1 - M_{fr}(l) - TO_{fr}) + G_{fr}(l) \quad \text{Equation 5}$$

If the fine root biomass is lower than its theoretical value, a part of the carbon available in the reserve compartment is allocated to balance this difference.

2.4. Modification of soil water balance model

In the proposed version, the soil was divided into a top and a deep layer whereas a single layer is considered in the original version. The top layer thickness was fixed at 50 cm, while the one of the deep layer was variable according to tree root exploration. The calculation of the water available for the tree was modified: it is not only a function of the soil water balance, but also

of the quantity of roots in each layer. Hence, it varies in time with root biomass. Each soil layer (l), top and depth, is divided in two compartments: a soil compartment with roots ($R_R(l)$ in mm) and a one without roots ($R_{NR}(l)$) in order to take into consideration that not all the soil is explored by roots.

Finally, transpiration and photosynthesis are controlled by the water content in the soil as in the original version but also by the water uptake capacities described by the fine root biomass.

2.4.1. Root exploration in the soil layers and initialisation of the system

The proportion of soil explored by roots is calculated from the fine root biomass which is split between the two soil layers. It is then necessary to give information about the proportion of root biomass in each layer and to which surface of soil it corresponds. This part of soil explored (expressed as a proportion between 0 and 1) will then be used to calculate water content available for trees.

An input parameter, $P_{fr\ top}$, determines the proportion of total fine root biomass locating in the top soil layer. Then, during the simulation $P_{fr\ top}$ is varying according to the dynamic of fine root biomass in each layer. A minimum value was fixed at 0.5, because we considered that there is always a presence of half of roots in the first 50 cm of soil where the nutrients are more concentrated (Jackson et al., 2000a).

Initial quantity of fine root present on the top layer ($B_{fr\ top\ init}$) is calculated as follow, the initial total fine root biomass ($B_{fr\ tot\ init}$), being initialised at the value $B_{fr\ th}$.

$$B_{fr\ top\ init} = P_{fr\ top} \cdot B_{fr\ tot\ init} \quad \text{Equation 6}$$

and,

$$B_{fr\ deep\ init} = B_{fr\ tot\ init} - B_{fr\ top\ init} \quad \text{Equation 7}$$

A coefficient, $\alpha(l)$, is defined to represent the exploration of roots in each soil layer. It depends on the ratio between fine root biomass and soil layer width ($h(l)$). On the top soil layer, it is set to an initial value of 1 (maximal exploration of the top soil layer, i.e., all the soil layer contributes to the calculation of water content available for transpiration). Knowing the exploration of the top soil layer, the fine root biomass in each layer and the width of the layers, the root exploration of the deep layer is retrieved with the following equations:

$$\frac{\alpha_{\text{top init}}}{\alpha_{\text{deep init}}} = \frac{B_{\text{fr top init}}/h_{\text{top}}}{B_{\text{fr deep init}}/h_{\text{deep}}} \quad \text{Equation 8}$$

giving,

$$\alpha_{\text{deep init}} = B_{\text{fr deep init}} \cdot \alpha_{\text{top init}} \cdot h_{\text{top}} / B_{\text{fr top init}} \cdot h_{\text{deep}} \quad \text{Equation 9}$$

These coefficients vary with the dynamic of fine root biomass in each layer. Thus, from these coefficients, a maximal fine root biomass is determined for each layer. It is initiated as follow:

$$B_{\text{fr max}}(l) = B_{\text{fr init}}(l) / \alpha_{\text{init}}(l) \quad \text{Equation 10}$$

At each time step, the coefficients are recalculated as the ratio between the current fine root biomass and this maximal fine root biomass. The maximum value of the coefficients is 1.

2.4.2. Soil available water content

Soil water storage capacity is calculated for each layer ($R_{AW}(l)$ in mm) and each compartment ($R_{R\ AW}$ and $R_{NR\ AW}$) as the difference between water content at the field capacity (R_{fc} in mm) and at the wilting point (R_{wp} in mm) which both depending on the root exploration (α) and the soil stone content (SC in $m^3 \cdot m^{-3}$). Total available water is the sum of available water of the two layers. For the following part of the paper, only equations concerning the compartments with roots are here presented.

$$R_{R\ fc}(l) = h(l) \cdot \alpha(l) \cdot \theta_{fc}(l) \cdot (1 - SC(l)) \quad \text{Equation 11}$$

$$R_{R\ wp}(l) = h(l) \cdot \alpha(l) \cdot \theta_{wp}(l) \cdot (1 - SC) \quad \text{Equation 12}$$

θ_{fc} and θ_{wp} are respectively the volumetric humidity ($cm^3 \cdot cm^{-3}$) at field capacity and wilting point for the considered soil layer, which were measured on the soils of the study site.

2.4.3. Soil water content

For water transfer between soil layers, we used the formalisms of the original version of the model that we adapted for a soil with two layers and to consider the root exploration on each layer.

Water recharge of the compartment with root comes from a proportion (represented by the root exploration coefficient $\alpha(l)$) of the drainage of the layer above (from litter: D_{lit} in mm; fom top layer: D_{top} in mm) and from the compartment without root (D_{lat} in mm). Evaporation

(E_{top} in mm) of water occurs only on the top layer. In the same way, water flowing along the bark (Ec in mm) only refills top soil layer. Water content is initialised at field capacity (R_{fc}).

Water content of the compartment with roots ($R_R(l)$ in mm) is then calculated as:

$$R_{R\ top(t)} = R_{R\ top(t-1)} + \alpha_{top} \cdot (D_{lit} + Ec - E_{top}) - T_{top} + D_{lat\ top} - D_{R\ top} \quad \text{Equation 13}$$

$$R_{R\ deep(t)} = R_{R\ deep(t-1)} + \alpha_{deep} \cdot D_{top} - T_{deep} + D_{lat\ deep} - D_{R\ deep} \quad \text{Equation 14}$$

Drainages are calculated as follow:

$$D_R(l) = C \cdot \max(R_R(l) - R_{R\ fc}(l); 0) + p_{macro}(l) \cdot \alpha(l) \cdot D(l-1) \quad \text{Equation 15}$$

where p_{macro} is the proportion of macroporosity in the soil layer and C , the delay for drainage.

$$D_{lat}(l) = C_{lat} \cdot (R_R(l) - R_{NR}(l)) / 2 \quad \text{Equation 16}$$

where C_{lat} represents the delay for soil water content lateral homogenization.

Proportion of the transpiration uptake in each layer ($T(l)$) is calculated from the proportion of water content in root compartment ($R_R(l)$).

$$T(l) = T \cdot \frac{R_R(l) - R_{R\ wp}}{R_{R\ top} + R_{R\ deep} - R_{R\ wp}} \quad \text{Equation 17}$$

2.4.5. Effect of soil water content on canopy gas exchange

Water stress occurs when soil water content fall below the threshold (S_{stress}) of 40 % of the soil available water (Granier et al., 1999). The soil water content considered here is the sum of the water content of the two compartments with roots. During water stress, g_l is decreased with the reduction of soil water content by the intermediary of the factor $reduc$ (between 0 and 1).

$$g_{l\ stress} = (g_{l\ max} - g_{l\ min}) \cdot reduc + g_{l\ min} \quad \text{Equation 18}$$

According to the following equation, when soil water content is above the threshold S_{stress} , $reduc$ is equal to 1.

$$reduc = \min \left(1; \frac{R_R - R_{R\ wp}}{S_{stress} \cdot (R_{R\ fc} - R_{R\ wp})} \right) \quad \text{Equation 19}$$

In the new version developed, water uptake and transpiration are reduced when the quantity of active root is not sufficient to supply water demanded by the crown. Indeed, water content can be above 40 % of the available water calculated but this last may be too low to assure maximal transpiration. Hence, g_l is also reduced when the actual fine root biomass is inferior to the theoretical one, calculated from LAI.

$$g_l = \max(g_{l_{stress}} \cdot B_{fr} / B_{fr_{th}} ; g_{l_{min}}) \quad \text{Equation 20}$$

The set of parameters defined here is presented in Tab. 1.

2. Methods

Some of the parameters required for the water and carbon balance were available to measurement on the study site. Methods used to estimate these parameters and the data acquired with field measurements for the validation are presented here.

2.1. Trees and sites characteristics

Four sites (plots of 20 x 20 m) were used in the Mont Ventoux locating at three different altitudes: 1020 m for site A (30 silver firs), 1100 m for sites B (15 silver firs) and C (16 silver firs), and 1360 m for site D (25 silver firs).

They present different soil stone contents, which were estimated with electric resistivity (ER) measurements (Yingge et al., 2012). Volumetric water content of the soil at wilting point and field capacity was also characterized on the sites (Yingge et al., 2012). These parameters were used to calculate the water availability. Leaf water potentials were also measured on the trees (Nourtier et al., 2012) and this allowed establishing the relation between soil water content parameters and soil water potential “seen” by trees.

Meteorological records with a half hourly time step were done during three years (2008-2010) on sites A and D and two years (2009-2010) for sites B and C. The studied period were characterised by two intense droughts in 2009 and 2010 while water deficit during the summer of 2008 was limited. For long-term simulations on forty years (1968-2007), meteorological data were estimated at the three altitudes from daily time step records of Meteo-France at Carpentras (900 m of altitude). A relationship was established between these records and daily measurements done on the sites at the three altitudes from 2007 to 2010 (Cailleret & Davi 2011).

Main tree characteristics as diameter, height, needle leaf mass per area (LMA) were also recorded between 2007 and 2010 (Tab. 2). Dendrochronological measurements were performed on cores sampled from every tree of the four sites (Cailleret & Davi 2011). The LAI per tree (LAI_e) was estimated from site's LAI calculated with hemispheric pictures (LAI_m), measured crown projected areas (CA_{tree}) of individual trees (mean of basal branches lengths) and percentages of tree defoliation (d_{tree}).

$$LAI_e = LAI_m \cdot \frac{CA_{tree}}{CA_{plot}} \cdot \frac{d_{tree}}{d_{plot}} \quad \text{Equation 21}$$

where CA_{plot} and d_{plot} represent respectively the mean CA and d of all the trees of the plot.

2.2. Model calibration

For the base version, parameters $g_{1 \max}$ and R_{AW} need to be estimated for the simulation of transpiration and photosynthesis. It was done by comparison to measured transpiration for each tree studied of sites A and D. Indeed, even if soil parameters were characterized, we could not calculate R_{AW} for trees as rooting depth was not known. In the same way, for the new version, it was necessary to estimate the water content of the two roots compartments. These estimations were also done by comparison of the transpiration simulated to measured transpiration dynamics.

Transpiration was calculated from sap flux density measurements that were performed during three years (2008-2010) on several trees of sites A (3 trees) and D (4 trees). We used the Granier's heat dissipation method (Granier, 1985, 1987), which is based on the heating of probes in the trunk, with a cycling heating for which a data calibration is required and was done following the method presented in Nourtier et al. (2011b). A scaling up procedure was used to obtain transpiration data from sapwood area, radial distribution of the sap flow into the stem and projected crown area (Nourtier et al., submitted).

Parameterization of the maximal stomatal conductance on sites A and D was done on these transpiration data by inverting the base version of the model. The maximum value of the parameter g_1 ($g_{1 \max}$) was determined for each studied tree in order to minimize the root mean square error (RMSE) between simulated and measured daily maximum transpiration of the 2009 spring when soil water content was not limiting, and when no post-effects of drought were expected.

Soil water availability (R_{AW}) of the original version of CASTANEA was determined during the period of decrease of transpiration during the 2009 drought. In the same way, it was determined for each tree to maximize the R^2 of the relationship between simulated and measured daily maximum transpiration during the drought of 2009 summer (July – August). In the new version of soil water balance model, stone content of the soil compartments of each site was derived from ER measurements. In this case, different steps were necessary to estimate parameters implied in the water availability for trees:

- For a $\alpha_{top\ init}$ of 1 and a h_{depth} of 3 m, $P_{fr\ top\ init}$ was estimated to minimize the RMSE between simulated and measured transpiration during the decrease of transpiration in 2009. As described before, the distribution of root in the two compartments influences directly the R_{AW} and so, the decrease of the transpiration during water stress.
- Once the $P_{fr\ top\ init}$ fixed, $\alpha_{top\ init}$ was evaluated on the rainfall events during the drought of 2009. Indeed, during these events, only top soil layer was refilled and so, the range of the transpiration recover is directly influence by the proportion of soil exploration in the top soil layer.
- Finally, h_{depth} was adjusted at the end of the drought period of 2009, this parameter affecting the length of the drought.

All these parameters are related to each other but it was the two first ones (α_{top} and $P_{fr\ top}$) that highly influenced transpiration calculation by the model.

Simulated and measured transpiration dynamics were compared over the three years of sap flow measurements and simulations of the post-effects of the drought were evaluated on the 2010 transpiration dynamic. A comparison between new and original versions was done to evaluate the effect of the consideration of water stress post-effects on the root dynamic and carbon balance.

2.3. Long term simulations

2.3.1. Comparison of different versions of the model

Both versions of the model were also compared at longer term. For each version, two different simulations were done with a fixed LAI and with a variable LAI (growth with carbon allocation and decrease according to the carbon reserve level as described in 2.1.) to estimate the influence of this parameter on carbon and water balance simulations.

Simulations were realised with the forty years of past meteorological data for an average tree defined on each plots with parameters resulting from the short term study. We considered that the recent droughts (2003-2006) experienced by trees during the years before 2008 had affected the transpiration rate measured. Hence, and because trees were smaller, the initial input parameter $g_{1 \max}$ was set to a higher value than the one found after the calibration at short term. It was set superior to a value than the highest $g_{1 \max}$ estimated on each site i.e. 16 for site A and to 12 for site D. LAI was also set to a lower value (Tab. 3).

Validation of these simulations was done with the mean of ring width measurements (G_{RW}) that was performed for each tree of the sites of concern (Cailleret and Davi, 2011; Cailleret et al., submitted). Growth index (GI - dimensionless) was computed from these measurements as the difference between ring width increments of successive years (n). The same index was calculated for the ring width simulated by the model.

$$GI(n) = (G_{RW}(n) - G_{RW}(n-1)) / G_{RW}(n-1) \quad \text{Equation 22}$$

2.3.2. Analysis of initial tree structure and soil characteristics on water and carbon cycles

With the new version of the model, a sensitivity analysis was done to evaluate the influence, on carbon and water balance and on roots and leave biomasses development, of (i) soil stone content (three different values), (ii) initial root distribution (three different values of $P_{fr \text{ top init}}$) between the two soil layer, (iii) the maximum rooting depth (three different values of h_{depth}) and, (iv) the initial tree diameter (two values corresponding to two tree).

Two trees from sites B and C that have a similar age but have grown on contrasted condition in term of soil properties were chosen to use their characteristics in the study (Tab. 3). For each site, the same combination of soil and root distributions parameters was used. In this part, stone contents were fixed at 3 values (0.8 ; 0.6 ; 0.2) representative of those estimated on the Mont Ventoux with ER and was set homogeneous for both soil layers. The parameter g_1 was set to an initial value of 12.

Table 2: Characteristics of trees and sites measured or estimated from model inversion for the short term study.

Site	Altitude (m)	Tree n°	Measured characteristics of trees and sites							Estimated tree characteristic from model inversion					
			Tree diameter (cm)	LAI (m ² .m ⁻²)	Leaf nitrogen content (mg _N .g _{dm})	LMA (g _{dm} .m ⁻²)	Tree age (y)	Proportion of stone content top layer deep layer		g _{l max}	g _{s max} (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	R _{AW} (mm)	α _{top init}	P _{fr top init}	h _{depth} (mm)
A	1020	1	41.1	7.7	0.95	296.6	72	0.8	0.9	6	47	39	0.9	0.5	4000
		2	40.6	7.2	0.9	270	83	0.8	0.8	9	36	39	0.9	0.5	3500
		3	40.9	7.6	0.86	267.2	76	0.6	0.6	11.5	62	60	0.8	0.5	1900
D	1360	1	48.2	7.6	1.05	400	157	0.6	0.8	4.5	33	35	0.7	0.7	1000
		2	42.5	4.6	1.22	418	159	0.6	0.8	5	30	35	0.7	0.7	1000
		3	28.9	5.2	1.23	296.7	146	0.6	0.8	6.2	32	35	0.7	0.7	1300
		4	29.1	3.7	1.02	263.7	161	0.6	0.8	10	29	45	0.7	0.7	3200

Table 3: Characteristics of trees (at the beginning of the simulation) and sites for the long term study.

Site	Diameter (cm)	LAI (m ² .m ⁻²)	Leaf nitrogen content (mg _N .g _{dm})	LMA (g _{dm} .m ⁻²)	R _{AW} (mm)	Tree age (y)	g _{l max}	Stone content top layer deep layer		h _{depth} (mm)
Long term evaluation of the model										
A	23	5	0.864	267	60	36	16	0.6	0.6	2000
D	36	4	1.05	400	35	117	10	0.6	0.8	1000
Sensitivity analysis to soil and tree parameter										
B	18	3.5	1	256	35	40	12	variable	variable	variable
C	13	3	1	280	35	42	12	variable	variable	variable

3. Results

3.1. Evaluation and comparison of versions on short term study of transpiration dynamic

The retrieved values of g_{1max} and of R_{AW} depended on the considered trees and were low (Tab. 2) as expected from the low level of measured transpiration. Globally, there is an improvement of the simulation of the transpiration dynamic when the new version of the water balance model is used (Fig. 1 and Tab. 4). Indeed, there was a faster decrease of the transpiration during drought and the recovery of the simulated transpiration was more limited when small rainfall occurred during the water stress period, being then closer to the measurements (Fig. 1). Moreover, the post effects of the drought, i.e. the lower levels of measured transpiration in 2010 (after the drought of 2009), were better taking into account thanks to the feedback of the fine roots biomass on g_1 (Fig. 1 and Tab. 4). However, there was still an overestimation of the transpiration after the drought for the both versions of the model (Tab. 4).

With the new version, simulated roots distribution differed between the sites (Tab. 2). There was a higher proportion of the root biomass in the deep layer of site A where the stone content was higher and the climate was dryer because of the low altitude (Tab. 2). Moreover, on this site, retrieved height of the deep soil layer was higher than for site D (Tab. 2). Such a set of parameters was necessary to balance the low water storage capacity on this site and the decrease of R_{AW} simulated for all trees due to the decrease of the total fine root biomass (Fig. 2).

Fine root biomass dynamics simulated with the new version was different between trees and soil layers considered. (i) When stone content of the deep soil layer was higher than the one of the top layer (case of the tree A1, see Tab. 2), deep fine root biomass decreased faster than top one (Fig. 2). It was due to higher mortality rates and lower carbon allocation in the deep layer where water content was low for a longer period during drought. Low carbon assimilation rate during 2009 drought (minimum at $2 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ while the maximum of the three years was $7.1 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$) led to low levels of reserve ($392 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ at the beginning of 2009, $185 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ after the drought). Hence, these levels were not sufficient to compensate the loss of fine root, leaving the tree with a lower R_{AW} than before 2009. (ii) When stone content of both soil layers was equal but high (case of the tree A2, see Tab. 2), the contrary occurred, fine root biomass decreased faster on the top soil layer (Fig. 2) because of a higher water content in deep soil

and so, a lower root mortality in this layer during drought. (iii) When stone content was lower (case of the tree A3, see Tab. 2), because of a lower water stress period, fine root biomass decreased in a smaller amount and in a similar way for both layers (slightly faster on the deep layer, see Fig. 2) and so, R_{AW} was less reduced (-31 % compared to -51 % for tree 1 and -45 % for tree 2).

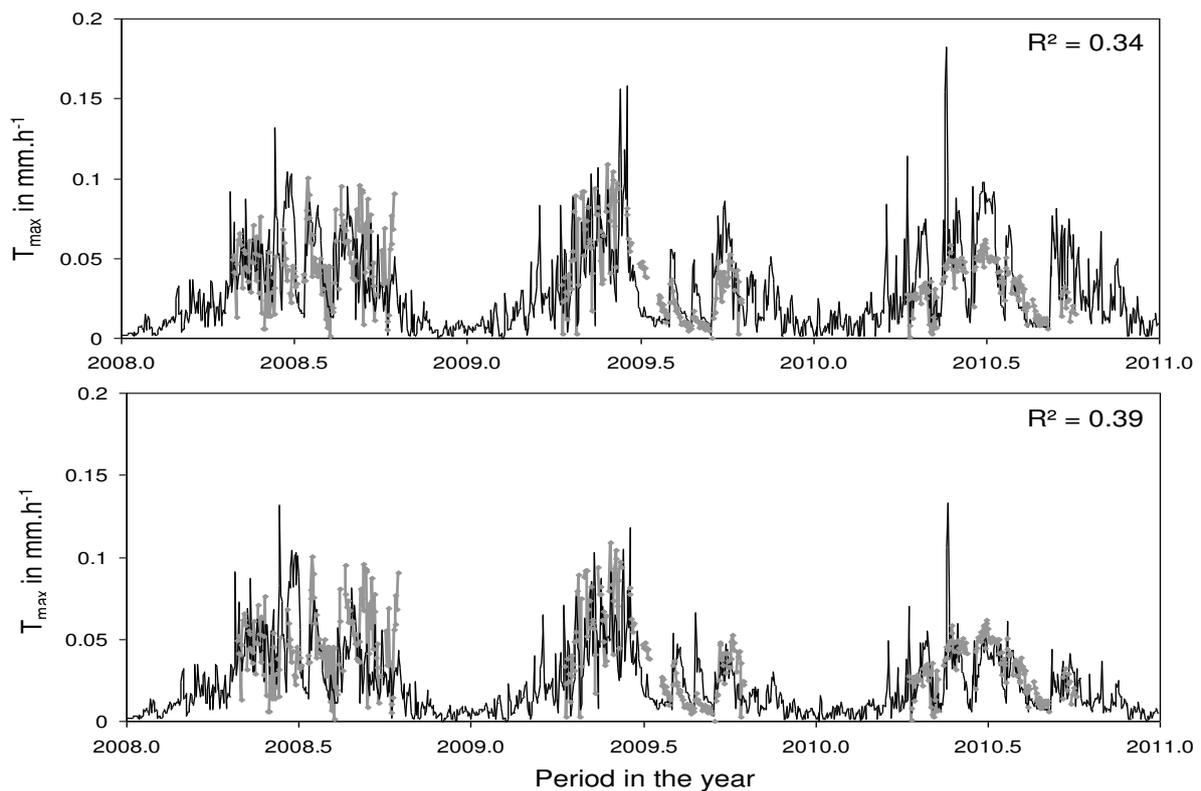


Figure 1: Evaluation of the hourly transpiration dynamics simulated by the two versions on tree A1. Gray line is the measured daily maximal transpiration. Black lines are the simulated daily maximal transpiration for the base version (top) and the new version (bottom) for the water balance model. R^2 was computed from measured and simulated transpiration during the year 2009.

Table 4: R^2 of the relations and mean bias ($T_{sim}-T_{mes}$) between simulated and measured maximal transpiration of each day of the years 2008 and 2010, and mean bias for the year 2010.

Tree n°		R^2 of the relations		Mean bias (mm.h^{-1}) 2008-2010		Mean bias (mm.h^{-1}) 2010	
		Base version	New version	Base version	New version	Base version	New version
Site A	1	0.34	0.39	0.011	0.003	0.028	0.013
	2	0.18	0.43	0.006	-0.004	0.014	-0.003
	3	0.18	0.22	0.026	0.020	0.057	0.045
Site D	1	0.43	0.47	-0.009	-0.006	0.010	0.010
	2	0.38	0.41	-0.009	-0.005	-0.007	-0.005
	3	0.54	0.50	0.012	0.013	0.012	0.011
	4	0.50	0.53	-0.007	-0.006	-0.003	-0.004

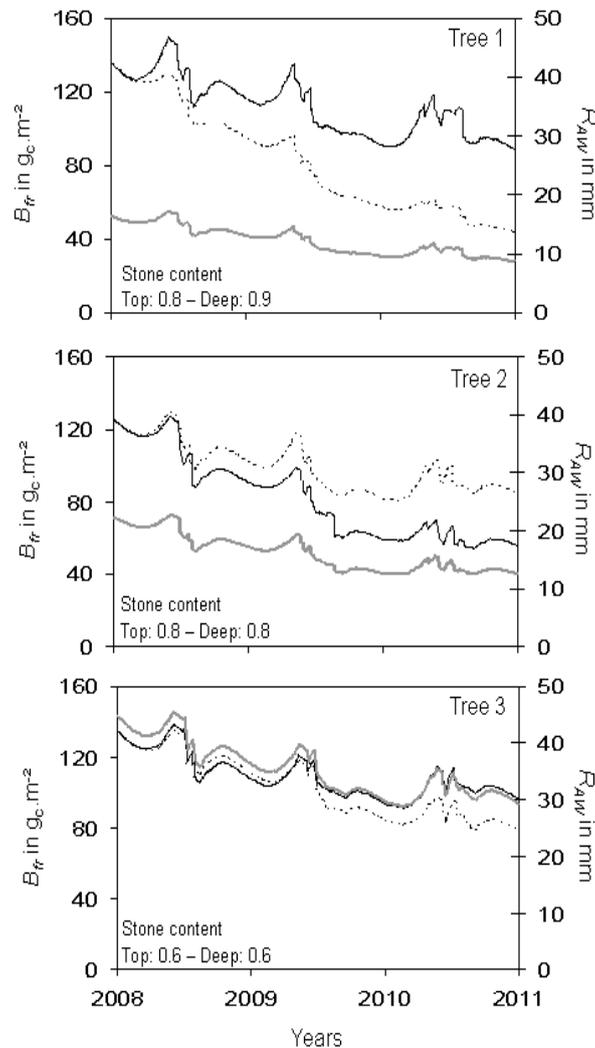


Figure 2: Daily dynamics of R_{AW} (gray line) and fine root biomass in the top (continuous black line) and depth (dashed black line) soil layers simulated with the new version of the model for two trees of the site A.

3.2. Evaluation and comparison of versions of the model on long term simulations

Mean simulated ring widths were close to the mean measured ones for the version of the model with LAI variable for site A but were widely overestimated on site D for all versions (Tab. 5). Variations between years of GI calculated from simulations were relatively correlated to the measured ones. However, none of the versions of the model showed a high correlation coefficient (see Fig. 3 for versions with variable LAI). If the directions of variations were similar, the amplitudes of variation were not well respected (Fig. 3). By comparison with the GI calculated from tree ring measurements, the simulated amplitudes were higher at the beginning of the period of simulation and lower at the end of the period for the site A and were always lower for site D. If we compare the versions of the model with a variable LAI, ranges of variations on GI were better respected with the new version of the model (see RMSE on Fig. 3), but directions of variations were better simulated with the base version (see R^2 on Fig. 3).

Table 5: Mean of measured and modelled ring widths and R^2 of the relationship between GI calculated from simulated and measured ring widths for the forty years of simulations and all the model versions.

		Mean of ring width (mm) on		R^2 of the relationship with GI from measurements	
		Site A	Site D	Site A	Site D
Measurements		1.54	0.84		
Model version	Base	1.24	1.59	0.16	0.23
	Base with LAI variable	1.79	1.68	0.42	0.32
	New version	0.99	1.38	0.03	0.17
	New version with LAI variable	1.68	1.84	0.36	0.17

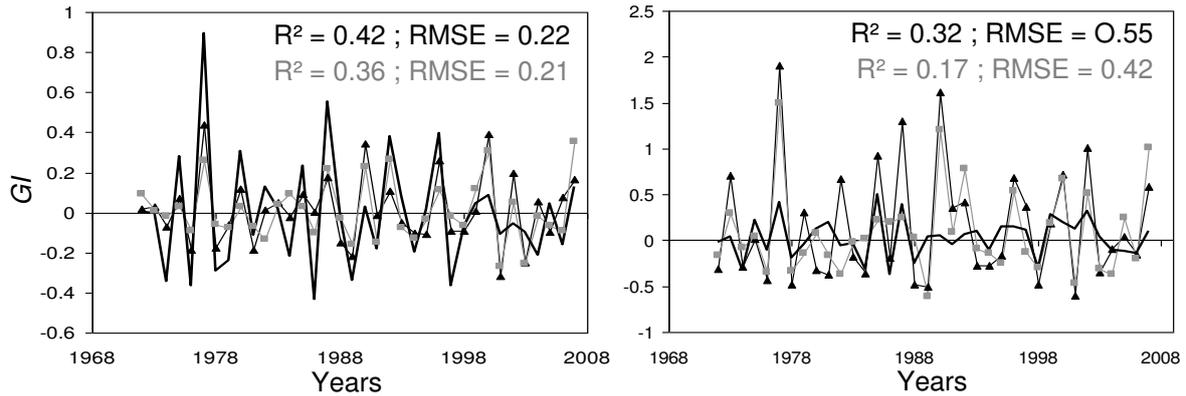


Figure 3: Evaluation of the base and new versions of the model with variable LAI on the GI on sites A and D calculated per year. Black line corresponds GI calculated with the measured ring width. Black line with black points corresponds to the GI of the base version of the model. Gray line with gray points corresponds to the GI of the new version of the model for water balance. R^2 of the relationship between GI calculated on measured and on modelled ring widths are noted in the same colours as the GI curves.

Simulations with a fixed LAI for both versions of the model led to the death of the trees on site A as the reserves of carbon stayed at $0 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ during several years (Fig. 4). Indeed, with a fixed LAI, photosynthesis stayed to a stable level (Fig. 4) and was not sufficient to support the carbon needs of trees. Moreover, carbon availability was not sufficient to maintain the level of fine root biomass which rapidly decreased (Fig. 4). Consequently, it led to a decrease of the available water and of photosynthesis rate and this process accelerated the decrease of the reserves biomass leading to a quick death in the new version of the model. On the contrary, the increase of LAI allowed maintaining sufficient NPP (Net Primary Production) rate and reserve biomass for tree lives (Fig. 4). On site D, reserve biomass stayed at a high level for all versions of the model (Fig. 4) because of the lower water constraint on this site with lower stone content and situated at a higher altitude giving lower atmospheric water demand (Tab. 2). In the same way, on this site, GPP (Gross Primary Production) and NPP were higher for the versions with a variable LAI. Values of all the variables were higher on this site.

With the new version of the soil model, with variable LAI, on site A, reserve was lower in spite of a higher NPP caused by lower respiration from roots (Fig. 4). This was due to higher fine root mortality induced by the drought and compensated by carbon coming from reserve. On site D, NPP as well as the carbon reserves were higher in the new version of soil model (Fig. 4). This was also due to a lower respiration from root but, also to a lower fine root mortality than for site A. We therefore simulated on site D an increase of R_{AW} over the 40 years of simulation: for a similar initial R_{AW} between version, R_{AW} averaged 35 mm for the base version (fixed R_{AW}) and 36 mm for the new version over all the simulation period

(38 mm for the period 1978-2007). On the contrary, on site A, R_{AW} averaged 40 mm for the base version and 29 mm for the new version.

Post-effects of drought were more pronounced on the NPP and the fine root biomass for the new version of the model (Fig. 3 and 4). Indeed, the increase of these parameters after a drought was more limited (compared to their value during the drought year) as the parameter g_1 (and so, gas exchanges by transpiration and photosynthesis) did not recover its maximal value after such a climatic event because of the retroactive effect of root biomass (Fig. 5). However, decrease of NPP during drought was more limited with the new version, because of lower respiration rates (Fig. 4) and a lower water stress due to a limited water uptake during spring. Indeed, the post-effects of drought on the parameter g_1 with the new version led to lower transpiration rate and so, a saving of soil water reserve (Fig. 5).

At the end of the period of simulation which corresponded to several years of drought (Fig. 6), reserves biomass and NPP decreased and led to a drop off of the LAI on both sites.

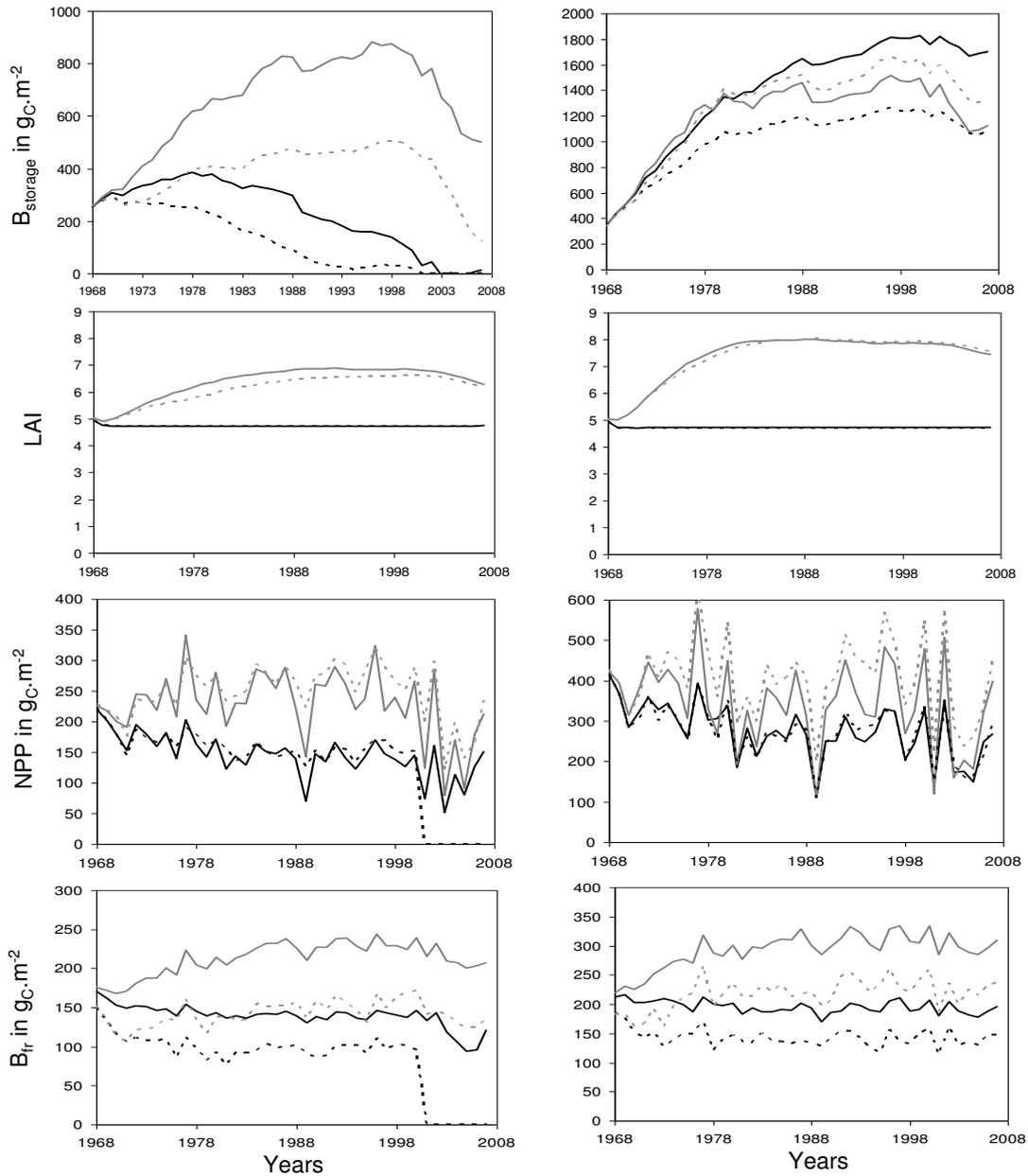


Figure 4: Comparison of the different versions for yearly values of several variables on the sites A (on the left) and D (on the right). Black continuous lines correspond to the base version and gray ones to the base version with a variable LAI. Black dashed lines correspond to the new version for water balance and gray ones to the new version with a variable LAI. On the first line of graphs black line with crosses corresponds to the evolution of LAI for the base version with variable LAI and gray line with crosses to the evolution of LAI for the new version with variable LAI.

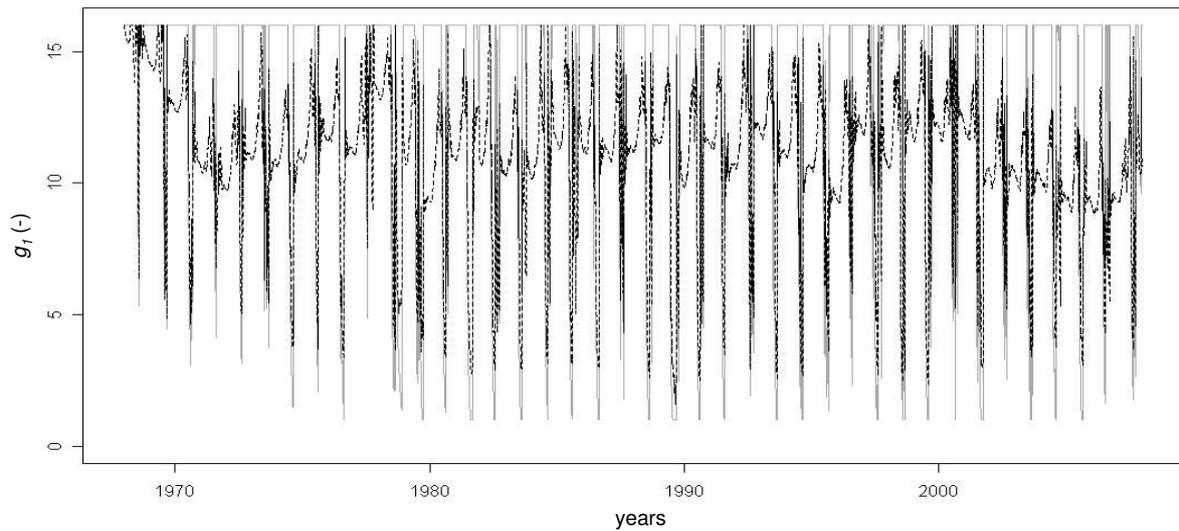


Figure 5: Daily dynamic of the parameter g_1 for the base version (gray continuous line) and the new version (black dashed line), both with a variable LAI.

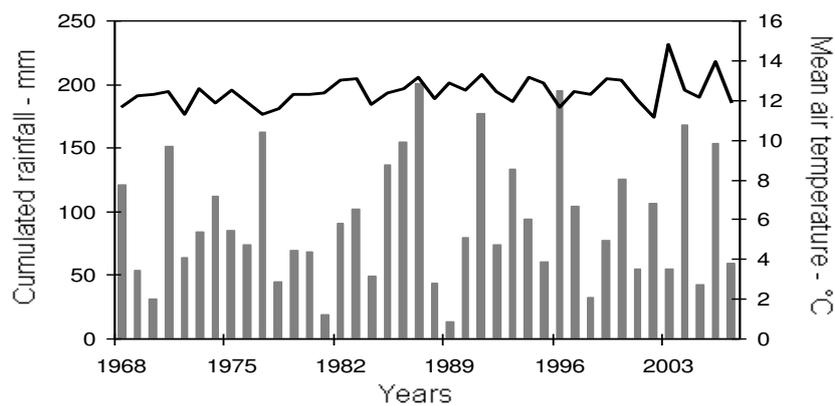


Figure 6: Temporal evolution of rainfalls (gray bars) and mean air temperature (black line) during July and August at an altitude of 1100 m.

3.3. Effect of initial tree structure and soil properties on the simulations

A sensitivity analysis was done to evaluate the influence of initial tree development (via initial tree diameter) on carbon and water balance and consequently on the development on each organ. Indeed, dendrochronological measurements showed that it is an important parameter in silver fir vulnerability to drought, the tree with a higher diameter being more vulnerable (Cailleret and Davi, 2012). Influence of initial root distribution and of soil parameter was also evaluated to assess their role of tree vulnerability to drought. This analysis was done by using the characteristics of two trees of sites B and C and a several combinations of soil stone content, initial $P_{fr\ top}$ and maximum rooting depth.

3.3.1. Effect of initial tree diameter

Identical soil properties being used, NPP rates were similar between trees on both sites at the beginning of the simulation period (Fig. 7). NPP increased afterwards for the tree with the lower initial diameter (site C; see Tab. 3), while it stayed to a lower value for the tree with a higher initial diameter (site B; Fig. 7). On this last site, this led to death when initial $P_{fr\ top}$ was high (more fine roots on the top layer) and the soil depth was low (Fig. 7). Indeed, rates of NPP were not sufficient to allow similar increase of LAI and of B_{fr} as for site C (Tab. 6). As a consequence, R_{AW} was reduced and water stress was higher. Moreover, this water stress was increased by the post-effect of B_{fr} on the stomatal conductance (represented by g_l) (Tab. 6). This contributed to reduce NPP by decreasing photosynthesis even if respiration was also reduced, and the tree carbon reserve which was used to maintain B_{fr} to its theoretical level. Hence, a high initial diameter associated with a root distribution mainly in the top soil layer and a low root depth exploration led to tree death, as it was supposed from dendrochronological measurements (Cailleret and Davi, 2012). Note that, even when water was not restrictive for a stone content of 0.2 for example, NPP and B_{fr} were still lower for site B (Tab. 6 and Annexe A).

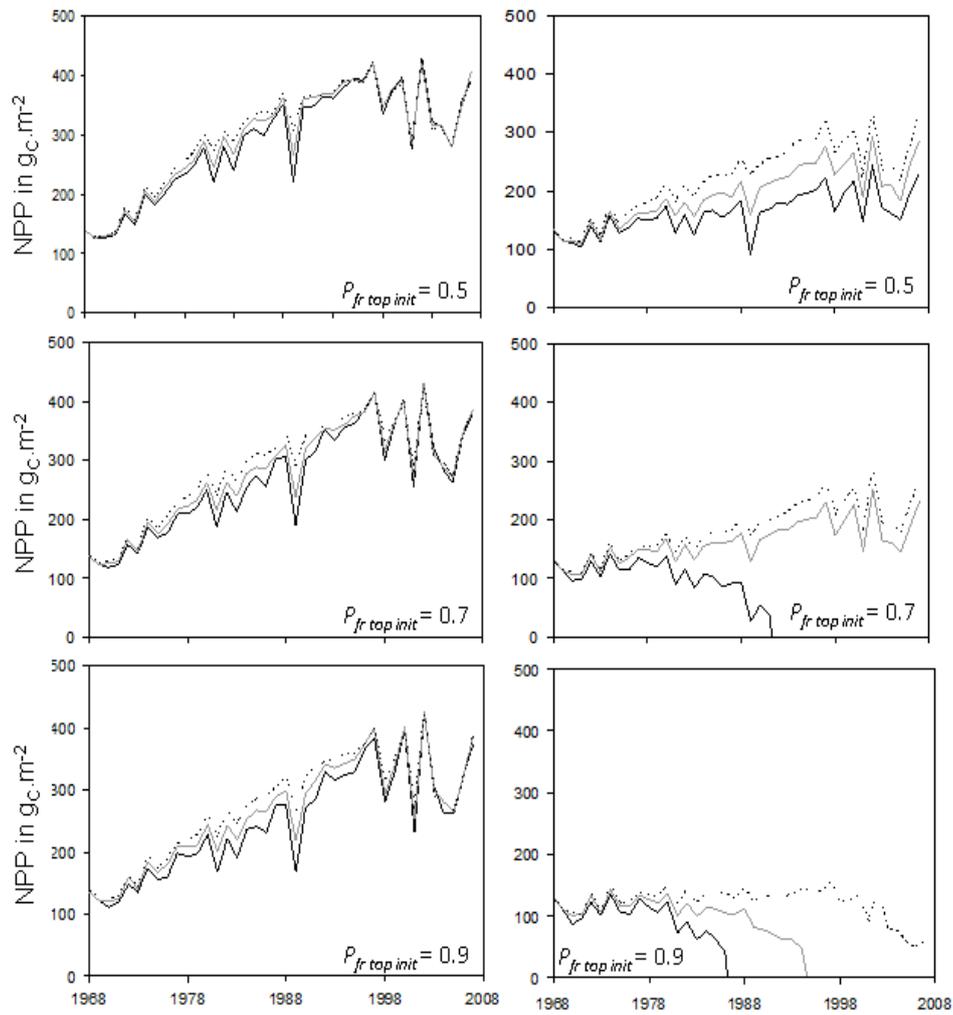


Figure 7: Evolution of yearly NPP for site B (left) and C (right) for a stone content of 0.8, with various initial value of $P_{fr\ top}$ and with different soil depths: black lines correspond to 1000 mm, grey lines to 3000 mm and back dashed lines to 5000 mm.

Table 6: Mean values at the end of each year over the period of simulation of the variables B_{fr} and g_1 for the set of simulations on the two sites B and C. When tree was dead, the mean was done from the living period.

stone content	initial $P_{fr\ top}$	h_{depth} (mm)	B_{fr} (g _c .m ⁻²)		g_1		T (mm)	
			Site B	Site C	Site B	Site C	Site B	Site C
0.8	0.5	1000	105.3	145.6	9.3	11.0	66.2	102.8
		3000	114.7	145.6	9.5	11.0	76.6	105.9
		5000	127.5	147.1	9.9	11.1	88.4	108.9
	0.7	1000	73.5	135.0	8.0	10.5	26.5	89.2
		3000	102.6	137.7	9.0	10.6	63.6	93.5
		5000	111.1	140.9	9.4	10.7	72.2	98.7
	0.9	1000	69.0	128.2	7.6	10.2	20.4	79.4
		3000	72.2	132.6	7.8	10.3	33.5	84.7
		5000	85.4	135.2	8.5	10.5	52.0	89.3
0.6	0.5	1000	146.4	166.7	10.8	11.8	107.0	123.8
		3000	165.5	180.1	11.6	11.9	118.6	128.7
		5000	181.8	194.7	11.9	12.0	123.3	130.7
	0.7	1000	132.8	156.3	10.2	11.4	95.9	117.5
		3000	156.2	170.3	11.2	11.8	113.7	126.1
		5000	175.0	188.9	11.8	12.0	121.6	130.0
	0.9	1000	124.5	146.2	9.9	11.0	86.0	108.6
		3000	144.8	158.9	10.7	11.4	105.8	120.6
		5000	165.3	180.7	11.5	11.9	116.7	127.7
0.2	0.5	1000	155.7	163.3	11.3	11.7	115.9	125.7
		3000	187.9	196.1	12.0	12.0	124.7	130.9
		5000	192.5	204.6	12.0	12.0	125.0	131.1
	0.7	1000	156.1	163.1	11.3	11.7	115.5	124.8
		3000	190.7	200.9	12.0	12.0	124.9	131.0
		5000	193.5	205.3	12.0	12.0	125.1	131.1
	0.9	1000	154.5	162.4	11.1	11.6	113.8	124.1
		3000	189.4	201.6	11.9	12.0	123.7	130.3
		5000	191.4	204.2	11.9	12.0	123.8	130.4

3.3.2. Effects of root distribution and soil depth

On long term simulations, when soil stone content was high i.e. equal to 0.8, whatever the initial value of $P_{fr\ top}$, this variable tended toward 0.8 (Fig. 8 for an example with an initial value of $P_{fr\ top} = 0.7$). The roots were then more concentrated in the top soil layer. On this type of soil with small water availability (see Annexe A), water content of both layers is almost null at the end of a drought and only top soil layer is refilled by the rainfalls in autumn. Thus, according to the carbon allocation schema adopted in this study (see part 2.3.3.), allocation to fine roots mainly occurs in this top layer.

On soils with higher water availability, $P_{fr\ top}$ mainly tended toward a value of 0.5 (Fig. 8) because there was more water in the deep soil layer even after drought. For the same reasons

as presented before, $P_{fr\ top}$ stayed higher than 0.5 only for a soil with a deep layer height set to 1000 mm, and this phenomenon was more pronounced when stone content equals 0.6 (Fig. 8).

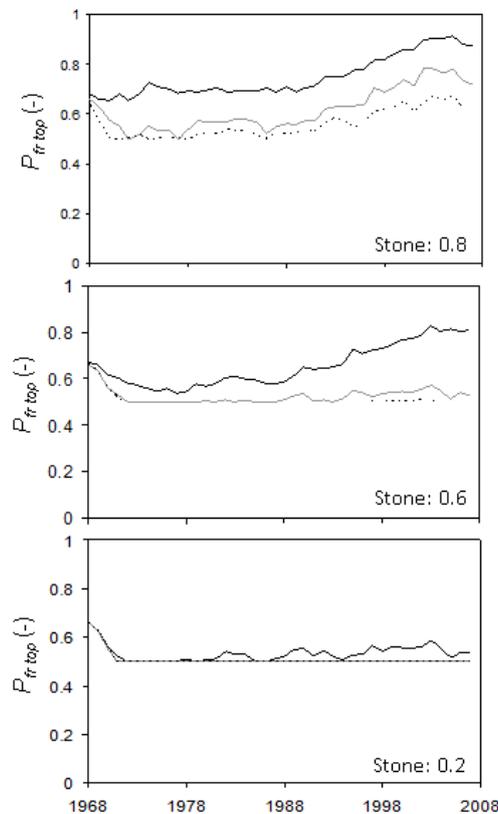


Figure 8: Example of the evolution, on site B, of the $P_{fr\ top}$ parameter for which initial value was set to 0.7. Simulations were done with different stone content: 0.8 (top) ; 0.6 (middle) ; 0.2 (bottom), and with various initial value of $P_{fr\ top}$ and with different soil depths: black lines correspond to 1000 mm, grey lines to 3000 mm and back dashed lines to 5000 mm.

On deep soil (> 3 m) and low stone content (< 0.6), water availability was no more limiting tree development: NPP was at its maximum values and did not increase with the water availability (see Annexe A). However, its value was still affected during drought years because of a stomatal conductance decrease. B_{fr} was also affected and decreased during the year of drought and so, carbon reserve as well. Once again, these phenomena were more pronounced on shallow soil type.

3.4. Observations on the effects of the last years

A particular focus was done on the last years of simulations (2003-2007) because they correspond to repeated drought years associated with an increase of silver fir mortality on the study site. On all long-term simulations a decrease of the NPP was observed after the year 2002 (Figs. 4 and 7 for example). The 2003 summer was characterized by a strong drought

which induced a decrease of the GPP, and warm temperatures which increased the respiration (Fig. 6). As a results, carbon reserves, LAI and fine root biomass were reduced during this year. Even if there were more rainfalls during the following summer (Fig. 6), spring was characterised by an intense drought. Hence, NPP did not recover its previous rate and the decrease of all organs biomass continued (Figs. 4 and 7). NPP was reduced once again during the drought year of 2005 and a slow increase started in 2006 (Figs. 4 and 7). The increase was more pronounced in 2007 because of the warm spring (Delpierre et al., 2009).

4. Discussion and conclusion

Short-term simulation of the transpiration was improved with the new version of the model by accounting for the post-effects of drought on the stomatal conductance. Increase of fine root mortality by embolism during drought and lack of recover due to the level of carbon reserve can explain the observation of drought post-effects. These effects were not perfectly estimated for all the studied trees. This could come from an underestimation of the measured transpiration after drought caused by the scaling procedure used (Nourtier et al., 2012). The parameter g_1 retrieved from inversion of the model were low for most of the trees but gave maximal stomatal conductance comprised between 25 and 60 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Tab. 1) which correspond to the lower values obtained from measurement of assimilation rate on silver fir (Guehl and Aussenac, 1987; Guehl et al., 1991). This can also come from a problem on transpiration calculation as mentioned before or can be a reality due to the more constraining conditions of the study site than on the studies of Guehl et al. Indeed, trees on which transpiration measurements were done could have been differently weakened by the post-effects of the repeated droughts before 2007 and may have had a lower remaining stomatal conductance at the measurement period (Fig. 5). Moreover, an inaccuracy on the estimation of the trees LAI could have brought error on the inversion.

Dynamic of carbon reserve and of variables implied in CO_2 and H_2O cycles were different between versions of the model because of the account for the post-effects of droughts on fine root biomass and stomatal conductance. On the site with constraining water availability and dry climate (site A), there was more consumption of carbon to maintain root biomass. On the contrary, on the site at high altitude (higher rainfall, lower VPD - site D), carbon assimilation increased and carbon consumption decrease because of the lower level of root biomass (compared to the base version).

Our simulations also showed that a high initial diameter and so, a higher initial LAI and fine root biomass, were not favourable for tree carbon balance under drought conditions. It explains why trees with high juvenile growth rate, can be more vulnerable to drought and to high temperatures (Cailleret and Davi, 2012). Moreover, a root distribution mainly on the top soil layer was not favourable while it was refilled by autumn rainfalls. Indeed, carbon allocation to roots depended on the water content of each soil layer. However, this unique criterion is not sufficient as it does not take into account the initial architecture of the root system. Measurements on the study site of this root architecture and distribution dynamic would be necessary to go further in this analysis. The model with two soil layers allowed separating fine root dynamic in the soil depth. The different dynamic in the soil layers can influence long term water and carbon cycles as water content in each layer do not vary similarly in time. Moreover, this would permit to take into account the initial architecture of the root system, and particularly the distribution in depth, depending of the juvenile adjustment of the tree to soil characteristics and assess the consequences on its later development.

On soil with high stone content, NPP and transpiration were limited and so, it was the same for tree ring increment, leaf and root biomasses. Such a softer tree development could be a favourable adjustment to repeated droughts because of the smaller demand in carbon. As expected, direct and post-effects of water stress were reduced on soils with high water availability, even with short root exploration depth. However it does not correspond to the measurements done on the Mont Ventoux (Nourtier et al., 2012) as transpiration dynamic of trees on this type of soil were comparable to the one of tree A1 showing important post-effects (see Fig. 1). Thus, the particular case of low proportion of stone content assessed by electric resistivity measurements would not be representative of soil properties of the study site (Xie et al., 2012). This underestimation of stone content could be due to a high number of stones of slow size.

All results based on the comparison between measured and simulated transpiration or ring width increment argue for small water availability on the study site (below 60 mm). Depth of root exploration seemed to be variable but this parameter should be analysed with caution. An optimisation method based on long and short term measurements could be used to retrieve the set of parameter influencing water balance. Dynamic of NPP and transpiration simulated on

last years (2003-2006), and the decrease of leaf and root biomass revealed that trees were weakened after the heat wave and drought of 2003 and argue for the fact that vulnerability to drought could be attributed to carbon reserve decrease and incapacity to maintain root biomass. These factors would not act alone but interact with insect attacks to lead to tree death (Gillmann et al., 2012). Hence, if some trees were in constraining conditions in term of water availability and exploitation capacity, this sequence of particular climatic years could have been lethal because of the low level of reserves and defences against insects. Indeed, there was a high rate of mortality in the study site during these last years.

This modelling approach allowed identifying potentially important processes implied in the vulnerability of tree to drought and was validated at short term. However, validation of long-term simulation on tree-ring increment did not provide high correlation coefficients (or low RMSE) whatever the version of the model used. Wood density should be taken into consideration into the model to improve the reliability of ring-width simulations. Moreover, a variable root turnover depending on the season (Lebourgeois et al., 1998), on the root depth in the soil (Joslin et al., 2006; Mainiero and Kazda, 2006), on the water availability of the soil (Joslin et al., 2000) and on particular strategy in term of fine root growth according to soil layer (Mainiero and Kazda, 2006) could also improve the simulation of tree ring increment variability but this turnover dynamic was not studied on the site. Once again, root architecture should also be taken into account. However, it can be noticed that accounting for LAI plasticity improve simulations representativeness and carbon balance of the trees. Biomass of fine root calculated with the relation with LAI was in accordance with the one measured on *Abies alba* by Brunner and Godbold (2007).

Finally, carbon allocation between different compartments of trees changes during and after droughts. This should be investigated and integrated in this type of model as it can strongly influence water and carbon cycles and resilience of tree regarding these climate events (Grote, 1998; Jackson et al., 2000b; Bréda et al., 2006). Moreover, no considerations on the nutrients uptake were done, but this can also be affected by root dynamics and if hydraulic lift occurs from deep to top roots, as it is possible on dry soils of the study site, it would be an interesting add in models for the study of tree vulnerability to drought (Jackson et al., 2000b; Nadezhdina et al., 2010).

Acknowledgements

The research was funded by the project ANR-06-VULN-004 (French National Research Agency) and by the ONF (French National Forest Office). We thank B. Bes, N. Mariotte, W. Brunetto and A. Chapelet for their important help for all the measurements in the field. Thanks to O. Marloie for the supply of calibrated meteorological sensors and to G. Sappe, J.F. Hanocq and F. Tison for their technical support on the building of sensors and wiring.

References

- Adams H.D. and Kolb T.E., 2005. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. *J. Biogeog.* 32: pp. 1629-1640.
- Agren G.I. and Axelsson B., 1980. Population respiration - a theoretical approach *Ecol. Model.* 11(1): pp. 39-54.
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59: pp. 823-832.
- Ball J.T., Woodrow I.E. and Berry J.A., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis research*, Biggins, J. (Ed.), pp. 221-224.
- Battipaglia G., Saurer M., Cherubini P., Siegwolf R.T.W. and Cotrufo M.F., 2009. Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For. Ecol. Manage.* 257: pp. 820-828.
- Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: pp. 625-644.
- Brunner I. and Godbold D.L., 2007. Tree roots in a changing world. *J. For. Res.* 12: pp. 78-82.
- Burton A.J., Pregitzer K.S. and Ruess R.W., 2002. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia* 131(4): pp. 559-568.
- Cailleret M. and Davi H., 2010. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* DOI:10.1007/s00468-010-0503-0: pp.
- Cailleret M. and Davi H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25(2): pp. 265-276.
- Cailleret M. and Davi H., submitted. How to predict drought-induced tree mortality from radial growth data ? *J. Ecol.*: pp.
- Cailleret M., Nourtier M., Amm A., Gillmann M. and Davi H., submitted. Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France. submitted to *Ann. For. Sci.*: pp.
- Ceschia E., Damesin C. and Lebaube S., 2002. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* 59(8): pp. 801-812.
- Chiesi M., Maselli F., Moriondo M., Fibbi L., Bindi M. and Running S.W., 2007. Application of BIOME-BGC to simulate Mediterranean forest processes. *Ecol. Model.* 206: pp. 179-190.

- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., Noblet N.D., 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. and Valentini R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437(7058): pp. 529-533.
- Damesin C., Ceschia E. and N N.L.G., 2002. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytol.* 153(1): pp. 159-172.
- Davi H., Barbaroux C., Francois C. and Dufrêne E., 2009. The fundamental role of reserves and hydraulic constraints in predicting LAI and carbon allocation in forests. *Agric. For. Meteorol.* 149: pp. 349-361.
- Davi H., Dufrêne E., Granier A., Dantec V.L., Barbaroux C., François C. and Bréda N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecol. Modell.* 185: pp. 387-405.
- Decoux V., Varcin E. and Leban J.M., 2004 Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. *Ann. For. Sci.* 61(3): pp. 251-262.
- Delpierre N., Soudani K., François C., Köstner B., Pontallier J.Y., Nikinmaa E., Misson L., Aubinet M., Bernhofer C., Granier A., Grünwalds T., Heinesch B., Longdoz B., Ourcival J.M., Rambal S., Vesala T. and Dufrêne E., 2009. Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis. *Global Change Biol.* 15: pp. 1455-1474.
- Dufrêne E., Davi H., François C., Maire G.L., Dantec V.L. and Granier A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol. Modell.* 185: pp. 407-436.
- Ehleringer J. and Björkman O., 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. *Plant Physiol.* 59: pp. 86-90.
- Farquhar G.D., vonCaemmerer S. and Berry J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: pp. 78-80.
- Gillmann M., Cailleret M., Boivin T., Nageleisen L.-M. and Davi H., submitted. Contrasting effects of mistletoe and bark beetles on silver fir growth during decline process. *Ann. For. Sci.*: pp.
- Granier A., 1985. A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann. For. Sci.* 42: pp. 193-200.
- Granier A., 1987. Sap flow measurements in Douglas fir tree trunks by means of a new thermal method. *Ann. For. Sci.* 44(1): pp. 1-14.
- Granier A., Bréda N., Biron P. and Villette S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.* 116: pp. 269-283.
- Granier A., Reichstein M., Bréda N., Janssens I.A., Falge E., Ciais P., Grünwald T., Aubinet M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Facini O., Grassi G., Heinesch B., Ilvesniemi H., Keronen P., Knohl A., Köstner B., Lagergren F., Lindroth A., Longdoz B., Loustau D., Mateus J., Montagnani L., Nys C., Moors E., Papale D., Peiffer M., Pilegaard K., Pita G., Pumpanen J., Rambal S., Rebmann C., Rodrigues A., Seufert G., Tenhunen J., Vesala T. and Wang Q., 2007. Evidence of soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.* 143: pp. 123-145.

- Grote R., 1998. Integrating dynamic morphological properties into forest growth modelling. II. Allocation and mortality. *For. Ecol. Manage.* 111: pp. 193-210.
- Grote R. and Suckow F., 1998. Integrating dynamic morphological properties into forest growth modelling. I. effects on water balance and gas exchange. *For. Ecol. Manage.* 112: pp. 101-119.
- Guehl J.M. and Aussenac G., 1987. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol.* 83: pp. 316-322.
- Guehl J.M., Aussenac G., Bouachrine J., Zimmermann R., Pennes J.M., Ferhi A. and Grieu P., 1991. Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can. J. For. Res.* 21: pp. 1507-1515.
- Guicherd P., 1994. Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann. For. Sci.* 51: pp. 599-611.
- Hacke U.G., Sperry J.S., Ewers B.E., Ellsworth D.S., Schäfer K.V.R. and Oren R., 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: pp. 495-505.
- Hoff C., Rambal S. and Joffre R., 2002. Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BCG model. *For. Ecol. Manage.* 164: pp. 121-136.
- Jackson R.B., Schenk H.J., Jobbagy E.G., Canadell J., Colello G.D., Dickinson R.E., Field C.B., Friedlingstein P., Heimann M., Hibbard K., Kicklighter D.W., Kleidon A., Neilson R.P., Parton W.J., Sala O.E. and Sykes M.T., 2000a. Belowground Consequences of Vegetation Change and Their Treatment in Models. *Ecol. Appl.* 10(2): pp. 470-483.
- Jackson R.B., Sperry J.S. and Dawson T.E., 2000b. Root water uptake and transport: using physiological processes in global prediction. *Trends in plant science* 5(11): pp. 482-488.
- Joslin J.D., Gaudinski J.B., Torn M.S., Riley W.J. and Hanson P.J., 2006. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. *New Phytol.* 172: pp. 523-535.
- Joslin J.D., Wolfe M.H. and Hanson P.J., 2000. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytol.* 147: pp. 117-129.
- Kowalik P.J., Borghetti M., Busoni E., Sanesi G. and Vendramin G.G., 1988. Measured and simulated water relations in a Douglas-fir forest during the development of drought in the Apennines, central Italy. *Forest Ecol. Manage.* 25: pp. 181-194.
- Lebourgeois F., Lévy G., Aussenac G., Clerc B. and Willm F., 1998. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Ann. For. Sci.* 55: pp. 287-299.
- Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K. and Ulrich E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J. Vegeta. Sci.* 21: pp. 364-376.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rocheteau A., Joffre R. and Rodriguez-Cortina R., 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biol.* DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01852.x: pp.
- Luo Y., 2004. Comment on "Impacts of Fine Root Turnover on Forest NPP and Soil C Sequestration Potential". *Science* 304(5678): pp. 1745.

- Magnani F., Mencuccini M. and Grace J., 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant Cell Environ.* 23: pp. 251-563.
- Mainiero R. and Kazda M., 2006. Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *For. Ecol. and Manag.* 237: pp. 135-142.
- Martinez-Vilalta J., Piñol J. and Beven K., 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecol. Model.* 155: pp. 127-147.
- Matamala R., Gonzalez-Meler M.A., Jastrow J.D., Norby R.J. and Schlesinger W.H., 2003. Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* 302: pp.
- McDowell N., Pockman W.P., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G. and Yezpez E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178: pp. 719-739.
- McDowell N. and Sevanto S., 2010. The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytol.* 186: pp. 264-266.
- McDowell N.G., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon, metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155: pp. 1051-1059.
- McElrone A.J., Pockman W.T., Martinez-Vilalta J. and Jackson R.B., 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytol.* 163: pp. 507-517.
- Misson L., Rasse D.P., Vincke C., Aubinet M. and François L., 2002. Predicting transpiration from forest stands in Belgium for the 21st century. *Agric. For. Meteorol.* 111: pp. 265-282.
- Monteith J.L., 1973. *Principles of Environmental Physics*, Edward Arnold, London.
- Nadezhdina N., David T.S., David J.S., Ferreira M.I., Dohnal M., Tesar M., Gartner K., Leitgeb E., Nadezhdin V., Cermak J., Jimenez M.S. and Morales D., 2010. Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrol.* 10.1002/eco.148: pp.
- Niinemets U., 1997. Energy requirement for foliage construction depends on tree size in young *Picea abies* trees. *Trees* 11(7): pp. 420-431.
- Niinemets Ü., 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *For. Ecol. Manage.* 260: pp. 1623-1639.
- Nourtier M., Cailleret M., Yingge X., Chanzy A., Huc R. and Davi H., submitted. Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics. submitted to *Ann. For. Sci.*: pp.
- Nourtier M., Chanzy A., Granier A. and Huc R., 2011. Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime. *Ann. For. Sci.* 68 (7): pp. 1255-1264, DOI: 1210.1007/s13595-13011-10065-13593.
- Oliva J. and Colinas C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manage.* 252: pp. 84-97.
- Peguero-Pina J.J., Camarero J.J., Abadia A., Martin E., Gonzalez-Cascon R., Morales F. and Gil-Pelegrin E., 2007. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202: pp. 226-236.

- Rambal S., 1984. Water balance and pattern of root water uptake by *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62: pp. 18-25.
- Rasse D.P., François L., Aubinet M., Kowalski A.S., Walle I.V., Laitat E. and Gérard J.-C., 2001. Modelling short-term CO₂ fluxes and long-term tree growth in temperate forests with ASPECTS. *Ecol. Model.* 141: pp. 35-52.
- Reichstein M., Tenhunen J.D., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Miglietta F., Peressotti A., Pecchiari M., Tirone G. and Valentini R., 2002. Severe drought effect on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypothesis? *Global Change Biol.* 8: pp. 999-1017.
- Running S.W. and Gower S.T., 1991. FOREST-BCG, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiol.* 9(147-160): pp.
- Sala A., Piper F. and Hoch G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol.* 186: pp. 274-281.
- Sarris D., Christodoulakis D. and Körner C., 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biol.* 13: pp. 1187-1200.
- Sperry J.S., Adler F.R., Campbell G.S. and Comstock J.P., 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell Envir.* 21: pp. 347-359.
- Stockfors J., 1997. Respiratory losses in Norway spruce: the effects of growth and nutrition. Issue: 20 41 p.
- Stockfors J. and Linder S., 1998a. Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiol.* 18(3): pp. 155-166.
- Stockfors J. and Linder S., 1998b. The effect of nutrition on the seasonal course of needle respiration in Norway spruce stands. *Trees - Structure and function* 12(3): pp. 130-138.
- Tardieu F. and Simonneau T., 1998. Variability of species among stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 49: pp. 419-432.
- West A.G., Hultine K.R., Sperry J.S., Bush S.E. and Ehleringer J.R., 2008. Transpiration and hydraulic strategies in a Piñon-Juniper woodland. *Ecol. Appl.* 18(4): pp. 991-927.
- Yingge X., Chanzy A. and Nourtier M., 2011. Evaluation of electrical tomography to estimate soil water storage capacity of rocky soils. submitted: pp.

Annexe A:

Mean values the end of each year over the period of simulation of the variables R_{AW} and NPP for the set of simulations on the two sites B and C. When tree was dead, the mean was done from the living period.

stone content	initial <i>prac</i>	maximum soil depth (mm)	R_{AW} (mm)		NPP ($g_C \cdot m^{-2}$)			
			Site B	Site C	Site B	Site C		
0.8	0.5	1000	39.4	24.5	286.0	162.2		
		3000	40.2	27.1	293.7	193.1		
		5000	40.9	30.2	298.5	221.1		
	0.7	0.7	1000	26.1	12.7	265.5	102.9	
			3000	27.2	17.3	276.4	163.7	
			5000	28.1	18.8	286.3	183.3	
		0.9	0.9	1000	19.3	9.3	247.0	98.4
				3000	20.4	9.9	262.1	105.3
				5000	21.0	11.3	272.3	121.4
	0.6	0.5	1000	91.9	68.7	312.7	248.6	
			3000	101.2	78.7	317.2	263.5	
			5000	109.6	86.6	317.7	266.6	
0.7		0.7	1000	61.4	44.6	307.5	233.5	
			3000	68.3	53.0	316.6	260.3	
			5000	75.9	59.5	317.6	265.8	
		0.9	0.9	1000	44.6	32.5	298.0	212.5
				3000	49.5	38.1	311.9	248.8
				5000	56.4	43.6	315.2	258.8
0.2		0.5	1000	183.1	147.8	316.1	261.9	
			3000	220.8	179.0	317.4	267.6	
			5000	230.5	183.3	316.7	267.4	
	0.7	0.7	1000	130.6	105.9	315.8	261.3	
			3000	161.5	129.6	317.2	267.4	
			5000	165.1	131.5	316.9	267.5	
		0.9	0.9	1000	100.9	81.3	314.5	258.3
				3000	125.8	99.9	315.5	264.8
				5000	127.4	100.9	315.5	264.7

4.3.3. Conclusions de l'article

Cette approche par modélisation a permis d'obtenir une estimation de la réserve utile pour chaque arbre étudié, ce que nous n'avions pour le moment pu approcher que de manière qualitative. Cette estimation est valable si on suppose que la transpiration de tous les arbres est correctement évaluée. De plus, la prise en compte de la rétroaction de la biomasse racinaire sur le mécanisme de régulation de la transpiration a permis de mieux représenter les arrières effets de la sécheresse. Ce résultat permet d'appuyer l'hypothèse selon laquelle ces arrières effets pourraient être dus à une diminution du prélèvement racinaire à cause d'une faible disponibilité du carbone pour le renouvellement des racines fines. Par ailleurs, les simulations, à long terme, ont montré que les effets de la sécheresse sur les bilans hydrique et carboné sont limités sur le sol avec 20 % de cailloux. Cette teneur en élément grossier correspondrait à la classe de résistivité n°1 (Xie et al., 2012), caractérisant la placette B. Or, au regard de la dynamique de la transpiration et des potentiels de base mesurés sur l'arbre situé dans la placette B, révélant un stress hydrique intense en 2009 et des arrières-effets en 2010 (cf. 2.3.1), une telle teneur en éléments grossiers ne paraît pas représentative des conditions pédologiques de cette placette.

4.3.4. La variabilité de $g_{1\text{ max}}$

Des analyses complémentaires aux résultats présentés dans l'article ont été effectuées pour expliquer la variabilité des $g_{1\text{ max}}$ (proxy de la conductance stomatique maximale individuelle) obtenues par inversion du modèle. Les valeurs du paramètre $g_{1\text{ max}}$ obtenues pour maximiser la relation entre les maxima des transpirations simulées et mesurées sont variables entre les sites. En supposant que la variabilité inter-arbre de la transpiration soit correctement estimée à partir des données de flux de sève (cf. § 3.3), nous avons établi la relation entre les valeurs du paramètre $g_{1\text{ max}}$ et la hauteur de l'arbre pour les placettes A et D (Figure 4.3). Pour les deux sites, $g_{1\text{ max}}$ est négativement corrélée à la hauteur de l'arbre. Globalement, les valeurs de $g_{1\text{ max}}$ sont plus faibles sur la placette D à haute altitude (Figure 4.3) et correspondent à une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau (entre 8 et 19 pour le site D et des valeurs entre 8 et 15 pour le site A). Cet effet de la hauteur de l'arbre sur la conductance stomatique a déjà été observé (Niinemets, 2002; Delzon et al., 2004a; Martinez-Vilalta et al., 2007) et permet ainsi d'expliquer les différences de $g_{1\text{ max}}$ intra-placette. Selon West et al. (1999), cette décroissance de la conductance stomatique avec la hauteur n'est pas causée par une augmentation de la résistance due à la longueur des vaisseaux conducteurs, leur décroissance en diamètre avec la hauteur permettant de maintenir une résistance constante avec la longueur. Cet effet serait plutôt imputable à une diminution du rapport entre surface d'aubier et surface foliaire (Becker et al., 2000; Magnani et al., 2000; Schäfer et al., 2000). Cette hypothèse est confortée par l'analyse inter-placettes puisque le $g_{1\text{ max}}$ est en moyenne plus élevé sur la placette A à basse altitude (Figure 4.3) qui présente un rapport moyen entre surface d'aubier et surface projetée de la couronne plus élevé (cf. § 3.4.1).

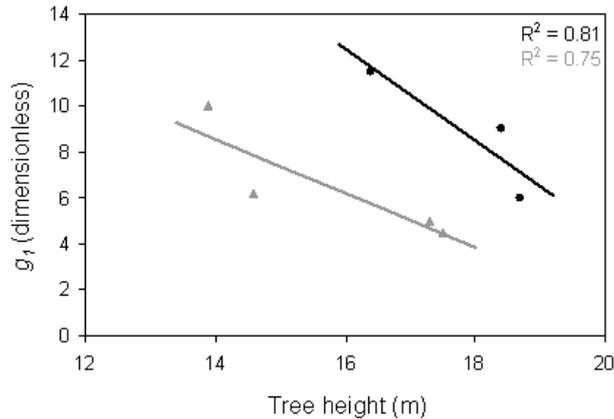


Figure 4.3 : Relation entre la hauteur des arbres étudiés et le paramètre $g_{1 \max}$ obtenu grâce au modèle pour les arbres étudiés sur les placettes A (en noir) et D (en gris).

4.3.5. Effet de la biomasse racinaire initiale

L'effet de l'augmentation de la biomasse racinaire initiale sur le bilan de carbone a été évalué. Comme expliqué précédemment, la biomasse racinaire initiale est calculée d'après la biomasse foliaire initiale estimée à partir du LAI en entrée du modèle (cf. § 4.2.4). Le coefficient $cofrac$ relie ces deux biomasses (Équation 4.10). Dans la nouvelle version du modèle, une augmentation de la biomasse racinaire entraîne une augmentation de la densité racinaire et donc des capacités de prélèvement de l'eau des racines (cf. § 4.3). L'effet d'une augmentation ou d'une diminution de ce coefficient a alors été évalué grâce à cette version du modèle.

Globalement, l'impact de ces modifications était faible. Une augmentation du coefficient $cofrac$ entraîne une augmentation du NPP pendant un très faible nombre d'années (2 années) qui est ensuite inférieur au NPP simulé avec un $cofrac$ plus faible (NPP moyen sur les 40 années de simulations de $251 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ pour une initialisation à $cofrac - 0.1$; de $247 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ pour $cofrac + 0$; de $244 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ pour $cofrac + 0.1$; de $234 \text{ g}_C \cdot \text{m}^{-2}$ pour $cofrac + 0.2$; Figure 4.4). Cet effet est dû à une plus forte respiration au niveau du système racinaire qui n'est pas compensé par une augmentation équivalente de la photosynthèse. Les effets négatifs sur le NPP sont plus forts pour les sécheresses intenses telles que celle de 1989 (Figure 4.4). Ceci est dû à la plus faible exploration du sol par les racines qui limite la diminution de la photosynthèse pendant la sécheresse. Néanmoins, les années suivant la sécheresse le niveau de NPP reste plus légèrement faible pour les simulations avec un plus fort $cofrac$ et inversement un plus faible $cofrac$ (Figure 4.4).

Ainsi, l'équilibre entre les surfaces racinaire et foliaire défini par le *cofrac* calculé est le plus favorable pour le bilan de carbone des arbres. Une augmentation de la biomasse racinaire initiale entraîne une plus forte respiration diminuant l'apport net en carbone. En résumé, une exploration d'un plus grand volume de sol par les racines est favorable pour les bilans hydrique et carboné mais l'équilibre entre les biomasses foliaire et racinaire doit être respecté.

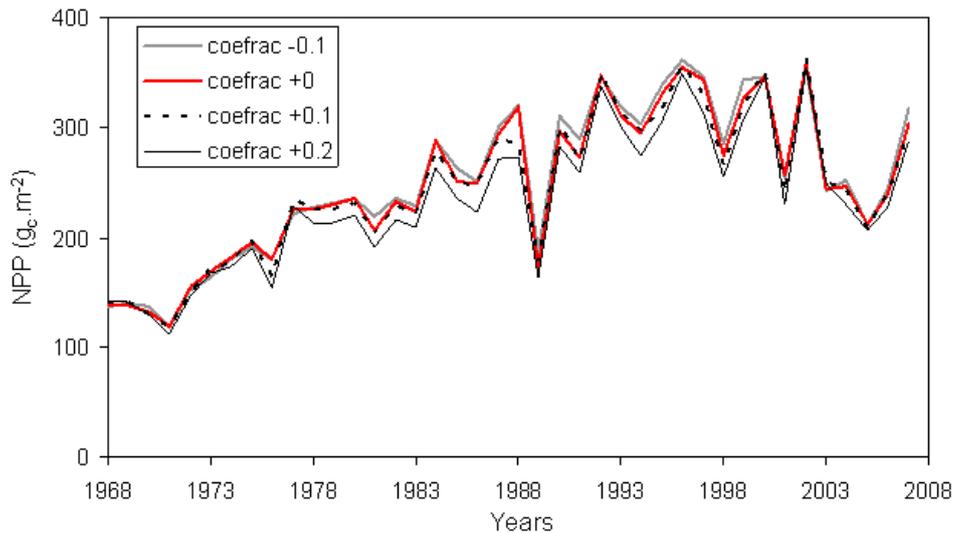


Figure 4.4 : Évolution du NPP simulé avec la nouvelle version du modèle entre 1968 et 2007 pour un sol 80 % de cailloux, un paramètre $P_{fr\ top\ init}$ initial de 0.7, une profondeur de sol de 1500 mm et les caractéristiques de l'arbre C1 (cf. § 4.3.2). La légende indique les valeurs ajoutées ou retranchées au paramètre *cofrac* lors des différentes simulations.

4.4. Synthèse

Cette approche par modélisation, en couplant les cycles du carbone et de l'eau, a permis d'évaluer les différents paramètres qui peuvent influencer sur la vulnérabilité à la sécheresse du sapin pectiné. En effet, les différentes simulations suggèrent que, lors de sécheresses successives, l'apport net en carbone est réduit pendant plusieurs années (diminution de la photosynthèse plus forte que la diminution de la respiration), tout comme la transpiration. Les réserves de carbone se réduisent alors d'années en années ainsi que la biomasse racinaire. La biomasse foliaire diminue également avec la diminution du NPP mais dans une moindre mesure par rapport à la biomasse racinaire, d'après les simulations réalisées. De même, de fortes températures estivales (telles que celles relevées en 2003) ont également un effet négatif sur le bilan de carbone à cause de l'augmentation importante de la respiration de maintenance des arbres (cf. § 4.2 et 4.3). Ainsi, une augmentation fréquente des températures

ou des déficits hydriques pendant l'été entraîneraient un affaiblissement de l'arbre par la diminution des réserves carbonées et des capacités de prélèvement de l'eau du sol, rendant les arbres plus vulnérables aux attaques d'insectes (cf. § 1.3.2).

Un développement initial de l'arbre plus important en diamètre et surface foliaire est défavorable en période de sécheresse car, d'après les simulations, la respiration nécessaire à la maintenance des organes en place est plus élevée. Ainsi, pour ces arbres, même si la photosynthèse moyenne est plus forte, en période de sécheresse, la respiration d'entretien, plus élevée que pour des arbres avec un plus faible développement, est maintenue alors que la photosynthèse est réduite, ce qui entraînerait une plus forte diminution du NPP (Figure 4.5).

Lorsque le sol présente une teneur en éléments grossiers élevée, la disponibilité en eau est limitée, ainsi que la transpiration et le NPP. Dans ce cas, les effets des sécheresses sont importants et le développement des arbres est limité. Le diamètre et les biomasses foliaire et racinaire s'accroissent alors plus lentement pendant la phase juvénile que pour les arbres situés sur des sols à faible teneur en cailloux. Ainsi, leur vulnérabilité à la sécheresse, en cas d'occurrence fréquente de cet aléa, pourrait être réduite à terme, leurs besoins en carbone pour la respiration étant plus limités (Figure 4.5). De plus, si un développement racinaire plus profond et plus dense en profondeur a été favorisé sur ces sols à réserve hydrique limitée, la durée et l'intensité des sécheresses « ressenties » par ces arbres sont plus faibles d'après les simulations réalisées, réduisant leur vulnérabilité à la sécheresse.

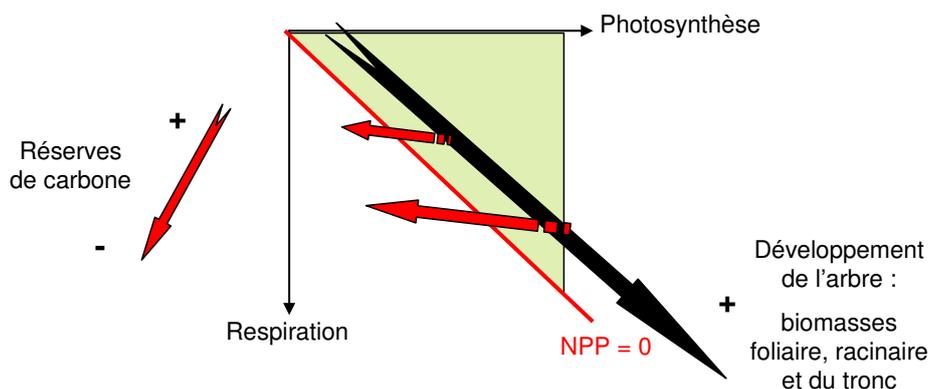


Figure 4.5 : Représentation conceptuelle de l'effet plus important que la sécheresse peut avoir sur les arbres ayant un développement initial de leur biomasse plus élevé. La flèche noire représente une augmentation de la photosynthèse et de la respiration avec le développement des différents organes de l'arbre. Les flèches rouges représentent l'effet qu'une sécheresse peut avoir, par la photosynthèse qui diminue plus rapidement que la respiration et, résultant en un plus faible taux de réserves pour les arbres les plus développés (flèche rouge à gauche du schéma).

Différentes perspectives se présentent pour mieux prendre en compte dans les modèles mécanistes, les phénomènes observés ou supposés, et impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse.

- D'après les simulations réalisées, la dynamique racinaire dans les deux couches de sol définies dépend du type de sol. Cependant, seul le contenu en eau influait sur cette dynamique et il serait nécessaire de prendre en compte l'architecture racinaire initiale pour évaluer son influence sur la vulnérabilité des arbres en fonction des propriétés du sol. Les conclusions émises suite à l'approche par modélisation soulèvent, encore une fois, la nécessité d'étudier la dynamique et les architectures racinaires des arbres en fonction des propriétés hydriques du sol afin de pouvoir confirmer ou non nos hypothèses et prendre en compte ces observations dans les modèles. Ce travail, très difficile dans des sols à forte teneur en éléments grossiers, requiert néanmoins le développement de méthodologie particulière.
- Des mesures des réserves carbonées seraient un atout pour comprendre le phénomène de mortalité du sapin pectiné. Une allocation différenciée aux racines fines en fonction de la saison et du déficit hydrique améliorerait probablement la prise en compte de la dynamique racinaire dans les modèles, mais cela nécessite de connaître les variations du turnover racinaire pour l'espèce étudiée (Joslin et al., 2000; Joslin et al., 2006; Mainiero and Kazda, 2006). Ainsi, Schymanski et al. (2008), par une approche optimisant le prélèvement en eau et l'allocation du carbone aux racines ont montré que cela reproduisait fidèlement les dynamiques de prélèvement de l'eau. Néanmoins, le bilan de carbone n'était pas simulé.
- Une meilleure connaissance des processus de respiration au cours du développement de l'arbre permettrait de mieux appréhender ce facteur qui peut aussi jouer dans le processus de dépérissement.
- La prise en compte de l'allocation du carbone pour la reproduction serait également nécessaire pour mieux simuler le bilan carboné. Ce travail est en cours de réalisation à l'URFM.
- Une relation entre la surface d'aubier et l'âge de l'arbre (Magnani et al., 2000; Simonin et al., 2006), de même qu'une prise en compte des différences de surface d'aubier observées en fonction des propriétés hydriques du milieu influeraient sur la simulation des cycles du carbone et de l'eau.
- Une approche en couplant un modèle tel que CASTANEA modélisant les cycles du carbone et de l'eau et un modèle calculant les différentes résistances au transport de

l'eau dans le sol et la plante, permettrait de mieux prendre en compte les limitations hydrauliques des arbres et du sol et le développement racinaire (Sperry et al., 1998; Schymanski et al., 2008). Cependant, une telle approche nécessiterait une bonne connaissance de l'architecture hydraulique du système considéré.

Finally, les processus impliqués dans le phénomène de vulnérabilité à la sécheresse sont mieux compris à l'échelle de l'arbre même si des mesures complémentaires restent nécessaires pour confirmer ou non les hypothèses émises. Cependant, caractériser la variabilité de la vulnérabilité à la sécheresse des arbres à l'échelle du versant par des mesures directes serait irréaliste. C'est pourquoi, un recours à la télédétection pour repérer les zones présentant un stress hydrique plus long ou plus intense offrirait la possibilité de réaliser une cartographie des niveaux de vulnérabilité. De plus, une localisation du phénomène de mortalité à large échelle permettrait aux gestionnaires forestiers d'identifier les zones pouvant nécessiter une intervention ; et une étude de l'évolution passée de ce phénomène, en lien avec les conditions climatiques, fournirait des informations sur les intensités et durée des sécheresses entraînant la mort des arbres et sur les délais impliqués. Cette approche par télédétection fait donc l'objet du prochain chapitre.

Chapitre 5

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier

5.1. Introduction

L'analyse du couvert végétal par télédétection possède l'avantage de couvrir une large zone. Cependant un compromis doit être établi entre la taille de la zone étudiée et la résolution temporelle et spatiale souhaitée dépendant du processus étudié (Chambers et al., 2007). Les phénomènes impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse tels que le stress hydrique ou le phénomène de mortalité en lui-même interviennent à des échelles temporelles différentes (Figure 5.1). De plus, ces phénomènes diffèrent par leurs conséquences sur les variables biophysiques du couvert. Ainsi, les méthodes de détection seront distinctes.

En effet, les longueurs d'ondes de la lumière visible ou non permettent de révéler diverses propriétés de la végétation (cf. § 1.6 et 1.7). Ainsi, l'étude par télédétection est divisée en deux parties :

- La télédétection dans le domaine optique a été utilisée pour essayer de repérer les variations de l'état sanitaire du couvert par la baisse de densité du couvert en cas de dépérissement ou de mort des arbres (cf. § 1.7 ; Figure 5.1).
- La télédétection dans le domaine de l'infrarouge thermique, permettant de mesurer la température de surface du houppier, elle-même liée à la transpiration des arbres (cf. § 1.6), a été utilisée pour suivre l'état hydrique de la végétation afin d'évaluer l'intensité des stress hydriques et de localiser les zones les plus vulnérables à la sécheresse (Figure 5.1).

Différentes méthodes peuvent alors être employées en fonction de l'objectif suivi. La base de données satellitaires présentent une large couverture temporelle et spatiale (Chambers et al., 2007) et, peuvent fournir des images dans les deux domaines. Cependant, les satellites fournissant des images à haute résolution spatiale ont généralement une faible résolution temporelle. Des images satellitaires ont été utilisées pour l'étude dans le domaine visible avec une donnée annuelle et une résolution moyenne qui ont été estimées suffisantes (Sprintsin et al., 2007). Ainsi, une analyse rétrospective a été réalisée dans le but de suivre la mortalité sur l'ensemble du versant nord du mont Ventoux et d'effectuer le lien avec le climat passé. Des survols en avion ont aussi été programmés pour localiser la mortalité des arbres en prenant des photographies à haute résolution mais peu d'entre eux ont pu être effectués et les images n'ont pas été analysées. Cette partie de l'étude sera présentée dans un premier temps.

L'acquisition des images dans le domaine de l'infrarouge thermique s'est faite avec une haute résolution afin de caractériser finement la variabilité spatiale du statut hydrique des arbres et

5.2. La détection de l'état sanitaire du couvert

Cette étude a été réalisée dans le cadre du stage de Damien Lavorini (équivalent Master 2) que j'ai co-encadré avec Marie Weiss, Frederic Baret et André Chanzy.

5.2.1. Introduction

L'objectif de cette étude est d'effectuer un suivi temporel du dépérissement et de la mortalité à large échelle. Une analyse rétrospective de l'état sanitaire du couvert mise en lien avec les conditions climatiques de la période concernée permettrait de quantifier et de localiser les phénomènes de dépérissement et de mortalité sur l'ensemble de la forêt étudiée. De plus, par cette analyse, des informations sur la date de mort des arbres sont attendues dans le but d'en déduire l'intensité et la fréquence des sécheresses entraînant cette mortalité et sur les délais avant la mort des arbres suite à une ou plusieurs sécheresses. Par ailleurs, les facteurs influençant la répartition spatiale de l'état sanitaire des arbres tels que les effets de l'altitude et de topographie (crête – combe) pourraient être identifiés.

Permettant de couvrir une large zone, des données de télédétection dans le domaine visible ont donc été utilisées. Elles proviennent de la base de données d'images SPOT (Satellite Pour l'Observation de la Terre) car celle-ci possède une bonne résolution temporelle (en moyenne deux images par an sur notre zone d'étude) d'acquisition des images, et ce sur une longue période (depuis 1986). Suite aux corrections nécessaires à l'analyse des images, le RVI, représentatif de la densité du couvert (cf. § 1.7), a été utilisé pour essayer de localiser les zones présentant des taux importants de mortalité. Des indices permettant de comparer l'évolution du RVI d'une zone d'étude par rapport à une référence ont été élaborés. De plus, les données de dendrochronologie, fournissant la date de mort des arbres, ont été utilisées pour valider les observations faites sur le RVI.

Les questions posées sont alors : Est-ce que le signal de RVI permet de détecter les arbres morts ? Quels sont les facteurs qui influencent ce signal ?

5.2.2. Matériel et méthodes

5.2.2.1. La série d'image disponible

Les satellites SPOT sont opérationnels depuis 1986 et cinq générations différentes se sont succédées. Les propriétés du capteur sont différentes pour chacune des générations. Ces différences ont été prises en compte pour la calibration des données. Les images ont été fournies par l'ESA (European Spatial Agency) dans un niveau de traitement 1, c'est-à-dire que les corrections géométriques ne sont pas effectuées mais seules les corrections radiométriques des distorsions dues aux écarts de sensibilité entre les détecteurs élémentaires de l'instrument sont réalisées. Les images issues des satellites SPOT 1 à 4 ont une résolution de 20 m. Les bandes spectrales disponibles sont le vert (0.50 – 0.59 μm), le rouge (0.61 – 0.68 μm) et le proche infrarouge (0.78 – 0.89 μm), le capteur sensible au moyen infrarouge n'étant présent que sur SPOT 4. Chaque année, de 1986 à 2009, une image centrée sur le Mont Ventoux a été sélectionnée pendant l'été pour que le versant nord soit éclairé et que le débourement des arbres ait eu lieu, et lorsque aucun nuage (taux de couverture nuageuse de l'image inférieur à 5 %) ne se trouvait au-dessus de la zone d'intérêt. Aucune image ne correspondait à ces critères pour certaines années (1986, 1987, 1995, 1999 et 2002).

Afin de valider les corrections géométriques apportées aux images fournies par l'ESA, des images de niveau de traitement 3 ont été utilisées (1988, 1993, 2000 et 2009). Les images de niveau de traitement 3 sont ortho-rectifiées, c'est-à-dire que les corrections géométriques ont été réalisées, à partir d'un modèle numérique d'élévation. Elles ont été pourvues par SPOT Image dans le cadre d'une demande ISIS (Incitation à l'utilisation Scientifique des Images SPOT) soutenue par le CNES (Centre National d'Études Spatiales).

5.2.2.2. La correction des images

Différentes corrections sont nécessaires pour obtenir la réflectance de la cible étudiée au sol (Figure 5.2). Tout d'abord, pour l'analyse d'une série temporelle, les corrections géométriques sont nécessaires pour rendre les images superposables grâce à une ortho-rectification. Ensuite, les corrections propres à l'instrument de mesure sont effectuées (calcul de valeur de réflectance à partir des comptes numériques fournis), les coefficients de la correction à apporter étant différents pour chaque satellite. Des corrections atmosphériques ont été appliquées afin de prendre en compte les effets d'émission et de réflexion des

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier composants de l'atmosphère sur le signal (cf. § 1.7). Les effets directionnels ont été appréhendés dans la normalisation des images.

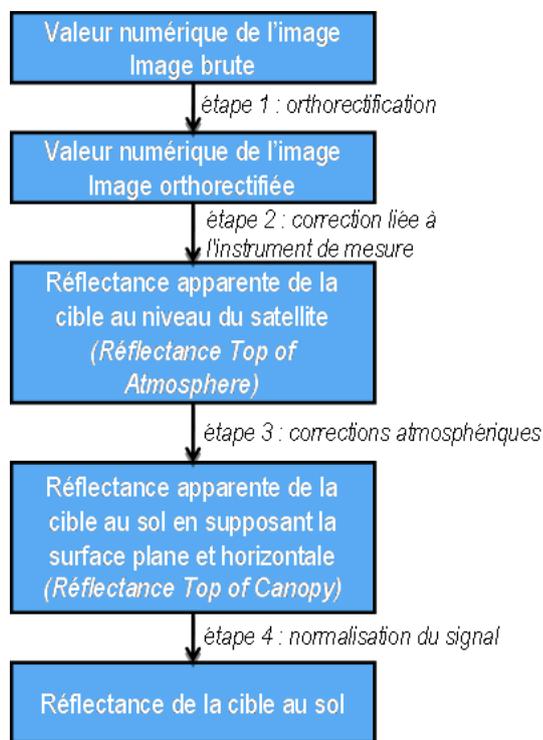


Figure 5.2 : Séries de corrections apportées aux images SPOT. D'après Lavorini (2010).

× L'ortho-rectification

Cette étape consiste à projeter les images étudiées sur la même carte IGN pour corriger les distorsions géométriques et les rendre planimétriques. Elle a été réalisée grâce au logiciel ENVI®. L'évaluation de cette correction a été faite par comparaison des images orthorectifiées avec les images de niveau de traitement 3 (n'ayant pas de décalage significatif entre elles) et permet de connaître le décalage en mètre de chaque image par rapport à cette référence (Tableau 5.1). L'importance de ce décalage est d'ailleurs proportionnel à l'angle d'incidence de la visée sur la zone d'intérêt ($R^2 = 0.93$).

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier
 Tableau 5.1 : Écarts en mètre (RMS) et en pixel entre chaque image et l'image de référence (image de niveau de traitement 3 de 1988) et angle de prise de vue de chaque image. D'après Lavorini (2010).

Date de la prise d'image	31-07-1988	23-06-1989	13-07-1990	17-04-1991	26-06-1991	11-08-1992	28-06-1993	01-07-1994	18-04-1995	05-06-1996	24-09-1997	11-05-1998	03-06-2000	01-04-2001	14-07-2003	25-07-2004	11-04-2005	19-05-2006	19-05-2007	18-06-2008	06-05-2009
RMS (m)	1	4	4	5	6	2	6	3	2	4	5	3	5	5	1	7	7	2	6	2	2
Angle d'incidence (°)	1	15	12	16	24	6	22	13	5	11	18	11	18	18	7	30	30	5	22	6	6
Écarts obtenus (px)	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1

✖ La calibration

A partir du compte numérique brut qui constitue l'image initiale, est calculé la luminance (L_K en $W.m^{-2}.sr^{-1}.\mu m^{-1}$) c'est-à-dire le flux de rayonnement reçu par le satellite. Les coefficients intervenants dans ce calcul sont fournis par le CNES pour chaque capteur et chaque bande spectrale. La réflectance de la zone visée est ensuite calculée à partir de cette luminance et des conditions d'éclairement lors de la prise de vue (Guyot et al., 1996). Cette réflectance n'ayant pas été corrigée des effets atmosphériques est appelée "Top of atmosphere" (ρ_{TOA}).

$$\rho_{TOA} = \frac{\pi.L_K}{E_0.\cos(\theta_s).d^2} \quad \text{Équation 5.1}$$

où d est la distance terre-soleil, E_0 est la constante solaire et θ_s est l'angle d'éclairement zénithal en radians.

✖ Les corrections atmosphériques

Les concentrations en H_2O , CO_2 et O_3 et la quantité d'aérosols pour chaque date ont été prises en compte pour réaliser cette correction. Les concentrations en gaz atmosphériques ont été obtenues grâce au serveur METOZ de la NASA (National American Spatial Agency). La quantité d'aérosol a été estimée par modélisation. Seules les zones des images à l'ombre ont été utilisées afin de prendre en considération uniquement les effets de l'atmosphère lors de la correction et non ceux de la végétation (Kaufman and Remer, 1994).

La concentration en aérosols caractérisée par l'épaisseur optique dans la longueur d'onde de 550 nm (τ_{550}) a été estimée grâce au modèle de transfert radiatif 6S (Vermotte et al., 1997). Le

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier modèle 6S prend en compte les conditions atmosphériques, l'altitude de la cible et la réflectance de surface (ρ_{TOC} ; "Top of canopy"). Cette dernière a été fixée dans un premier temps pour obtenir différentes valeurs de fractions diffuses à partir d'un set de valeurs de τ_{550} . La fraction diffuse ne dépend pas de ρ_{TOC} , mais seulement des conditions atmosphériques et géographiques. Ensuite, pour chaque fraction diffuse, ρ_{TOC} varie et la valeur de τ_{550} retenue est calculée à partir de la fraction diffuse fournissant le plus petit écart entre la ρ_{TOA} simulé par 6S et la ρ_{TOA} mesurée.

Finalement, le τ_{550} estimé pour chaque image est inséré dans le modèle SMAC (Launay et al., 1999) qui permet de calculer, en fonction de la concentration des différents gaz atmosphériques, ρ_{TOC} à partir de ρ_{TOA} mesurée.

A partir des réflectances ρ_{TOC} calculées et ρ_{TOA} , le phénomène mis en évidence par Guyot et al. (1995) qui révèle que selon la réflectance de la canopée, les effets atmosphériques ont des influences différentes:

- si la réflectance du couvert est faible (< 0.15), l'absorption du signal par l'atmosphère est moindre et la réflectance mesurée au niveau de satellite est plus élevée
- si la réflectance du couvert est plus forte, l'atténuation du signal est plus importante et la réflectance mesurée au niveau du satellite est plus faible que celle au sol.

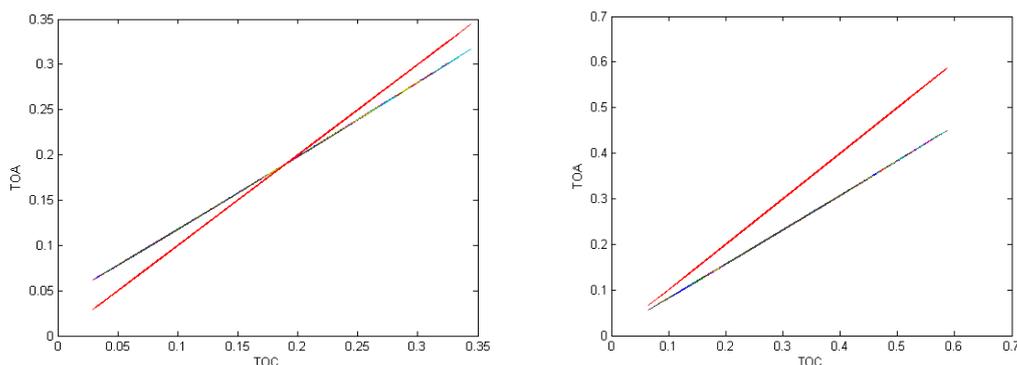


Figure 5.3 : Relation entre les réflectances ρ_{TOC} et ρ_{TOA} illustrant le phénomène décrit ci-dessus. La droite rouge correspond à la bissectrice de chaque graphique. D'après Lavorini (2010).

* La normalisation

Afin d'assurer la stabilité du signal sur les zones ne montrant pas de variation de la densité de végétation, une normalisation a été réalisée à partir des réflectances du sommet du Mont

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier Ventoux qui sont supposées rester stables après les corrections précédentes, le sommet étant pratiquement entièrement recouvert de pierres blanches. Ces réflectances sont considérées comme étant les réflectances maximales de l'image. Une réflectance moyenne maximale (ρ_{\max}) est calculée à partir des réflectances mesurées sur différentes (i) zones du sommet et pondérées par l'angle de phase (α). En effet, avant cette normalisation, le RVI était dépendant de cet angle introduisant une variabilité dans le signal qui n'était pas liée à l'état sanitaire de la végétation.

$$\rho_{\max} = \frac{\sum_i \rho_{\text{TOC}_i} \cdot 1/\cos(\alpha_i)}{\sum_i 1/\cos(\alpha_i)} \quad \text{Équation 5.2}$$

avec,

$$\alpha = \arccos(\cos(\theta_1) \cdot \cos(\theta_2) + \sin(\theta_1) \cdot \sin(\theta_2) \cdot \cos(\varphi_s - \varphi_v)) \quad \text{Équation 5.3}$$

et,

$$\theta_1 = \arccos(\cos(\theta_s) \cdot \cos(\beta) + \sin(\theta_s) \cdot \sin(\beta) \cdot \cos(\varphi_s - \varphi_b)) \quad \text{Équation 5.4}$$

$$\theta_2 = \arccos(\cos(\theta_v) \cdot \cos(\beta) + \sin(\theta_v) \cdot \sin(\beta) \cdot \cos(\varphi_v - \varphi_b)) \quad \text{Équation 5.5}$$

où θ_s est l'angle d'incidence des rayons solaires et φ_s leur azimuth, θ_v l'angle de la visée du satellite et φ_v son azimuth, β la pente au sol.

La réflectance normalisée (ρ_{nor}) calculée pour tous les pixels de l'image correspond alors à :

$$\rho_{\text{nor}} = \rho_{\text{TOC}} / \rho_{\max} \quad \text{Équation 5.6}$$

✱ La pondération

La réflectance de chaque pixel a été pondérée par la valeur des pixels l'entourant afin de limiter les éventuelles erreurs issues de la précision de l'ortho-rectification. La valeur en réflectance d'un pixel est alors la moyenne de sa valeur et des $1/8^e$ des réflectances des pixels l'entourant (Figure 5.4).

1/8	1/8	1/8
1/8	1	1/8
1/8	1/8	1/8

Figure 5.4 : Coefficients appliqués pour la pondération.

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier
5.2.2.3. Calcul et analyse de l'indice de végétation

Plusieurs analyses du RVI ont été faites à différentes échelles sur le versant nord du Mont Ventoux.

*** A l'échelle des placettes**

Cette analyse a été réalisée au niveau du transect (cf. 2.2.2), où l'état sanitaire des arbres est caractérisé, les arbres morts localisés, et leur date de mort connue grâce aux données dendrochronologiques. Ainsi, l'évolution du RVI a été principalement étudiée sur les placettes présentant un taux de mortalité important. Afin d'évaluer si une baisse du RVI était observée après la mort des arbres, l'évolution interannuelle du signal de RVI de ces placettes ($RVI_{\text{dép}}$) a été comparée à celle du signal de placettes de référence (RVI_{sain}) pour lesquelles le taux de mortalité était réduit (voir Figure 5.5). Pour la zone de sapins sains, le RVI moyen est utilisé. Pour chaque comparaison, un couple d'années au climat (précipitations et températures) similaire a été choisi comprenant une année avant 2000 ($n1$; l'année 2000 marquant le début des mortalités accrues) et une année après 2000 ($n2$), année après laquelle plusieurs sapins sont morts.

$$D_{\text{RVI}} = (RVI_{\text{dép}} - RVI_{\text{sain}})_{n2} - (RVI_{\text{dép}} - RVI_{\text{sain}})_{n1} \quad \text{Équation 5.7}$$

Cette analyse a également été réalisée par l'étude de l'écart à la moyenne de la zone étudiée ou par la comparaison des écarts type de RVI pour chaque couple d'années ou pour une année donnée en prenant en compte un pixel et les pixels l'entourant. Les différences entre les sommes de RVI de ces deux zones ont également été comparées avant et après l'année 2000.

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier



Figure 5.5 : Localisation des deux zones sur le versant Nord. En rouge, sont indiquées les placettes et le transect étudiés dans la thèse. La zone S correspond à celle composée de sapins sains vers 1350 m d'altitude (autour de la placette D). La zone M correspond à celle comprenant un taux plus élevés de sapins morts ou dépérissants vers 1100 m d'altitude (autour du transect et des placettes B et C).

✦ A l'échelle du versant

La même démarche a été adoptée pour l'analyse de l'évolution du RVI à plus large échelle, sur une partie du versant Nord du Mont Ventoux. Cette évolution est alors étudiée sur de plus larges zones, et non pixel par pixel, afin de repérer les principales tendances de l'évolution de l'état sanitaire du couvert.

5.2.3. Résultats

✦ A l'échelle de la placette

L'évolution du RVI des deux zones présentant un état sanitaire contrasté ne montre aucune différence significative. Le signal de RVI présente une variabilité temporelle même pour la zone S constituée de sapins sains (Figure 5.6). Cette variabilité pourrait être due à des défoliations de l'ensemble du couvert suite à des années sèches.

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier

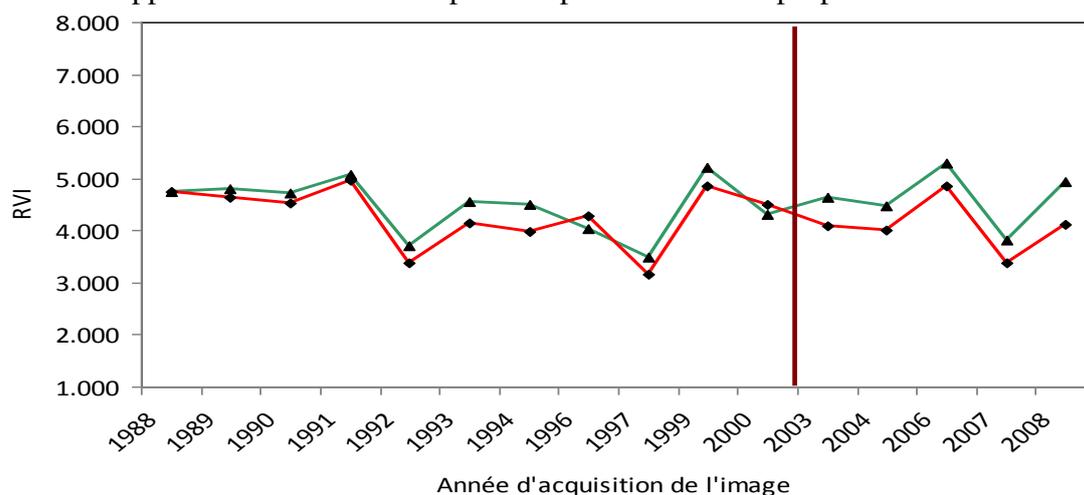


Figure 5.6 : Évolution de la moyenne de RVI des zones S (en vert) et M (en rouge) depuis 1988.

Une légère tendance est observée après 2003, le RVI de la zone S étant plus élevé (Figure 5.6) ce qui dénoterait une perte générale de la vigueur de la végétation dans la zone M à plus faible altitude. Cependant, pour les pixels où la présence de sapins morts est avérée, la différence de RVI pour des années au climat similaire ne montre pas l'évolution attendue. En effet, le RVI a diminué entre 1996 et 2007 pour l'ensemble de la zone M et dans les mêmes proportions sur tous les pixels, comprenant des sapins morts ou non (Figure 5.7). De plus, aucune relation ne peut être établie entre le nombre de sapins morts compris dans un pixel et le RVI ou la différence de RVI d'une zone donnée entre deux années au climat similaire (Figure 5.7).

Seul un exemple pour un couple d'années est présenté ici, mais les mêmes observations sont obtenues pour tous les couples étudiés comprenant les années 2000 à 2008. Ainsi, à l'échelle du pixel, une comparaison spatiale du RVI au sein d'une zone, ou une comparaison par rapport à une année de référence ou par rapport à une année et à une zone de référence ne permet pas de localiser les pixels présentant une mortalité accrue de sapins. De même, l'analyse de la répartition spatiale des écarts type de RVI ne permet pas de relier leur augmentation avec la mortalité des arbres (Figure 5.8).

Les autres types d'analyse fournissent les mêmes résultats : l'évolution du RVI n'a pu être validée par rapport aux données de date de morts des arbres.

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier

Image : 20070619 - Ref :19960605

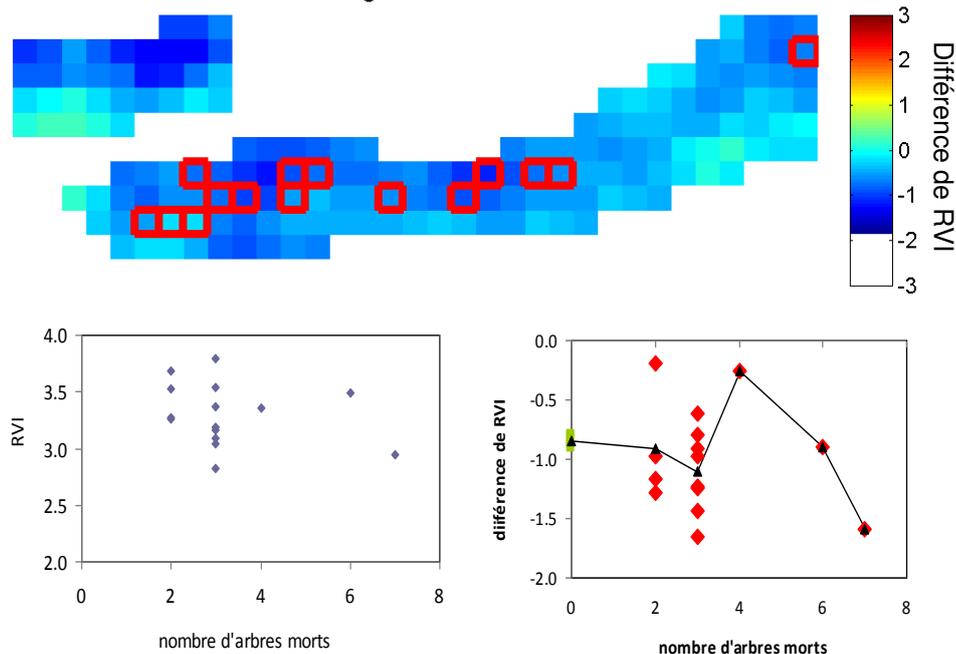


Figure 5.7 : En haut, évolution du D_{RVI} entre 1996 (pas de sapin mort) et 2007 (présence de sapins morts) sur la zone M. Les pixels encadrés en rouge correspondent aux placettes comprenant au moins trois sapins morts en 2006 ou 2007 d'après l'analyse dendrochronologique. En bas à gauche, la relation entre le RVI calculé et le nombre de sapins morts dans chaque pixel est présentée. En bas à droite, graphique représentant la relation entre la différence de RVI calculé entre l'année 2007 et 1996 et le nombre de sapins morts dans chaque pixel. La courbe noire correspond à la moyenne de la différence de RVI pour l'ensemble des pixels comprenant le même nombre d'arbres morts.

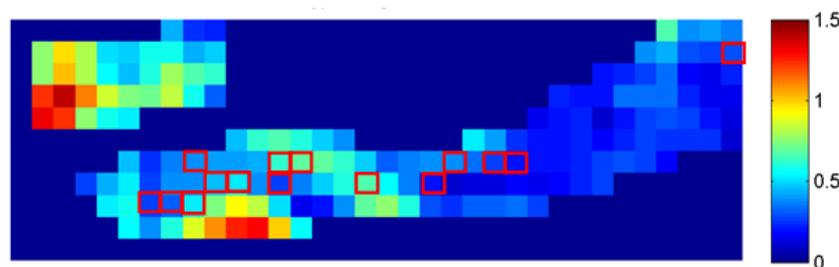


Figure 5.8 : Écart type des RVI des groupes de pixels sur la zone M de l'image de 2007. Les pixels encadrés en rouge correspondent aux placettes comprenant au moins trois sapins morts en 2006 ou 2007 d'après l'analyse dendrochronologique.

✕ A l'échelle du versant

De même que dans la section précédente, un seul exemple est présenté puisqu'il est représentatif de l'ensemble des résultats. L'année 2007 a été choisie pour exemple car, dans le lot d'images disponibles, c'est celle qui présente le plus important taux de mortalité.

Sur le versant Nord du Mont Ventoux, les taux de mortalité sont plus faibles à haute altitude (Cailleret et al., 2011). Le changement de RVI après 2002 devrait alors être plus faible, le

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier couvert végétal n'ayant subi qu'une lente évolution et non une diminution rapide de sa densité à cause de la mortalité de certains arbres. Or, en comparant, les zones M et S, il n'y a pas de tendance significative au niveau de la différence de RVI (Figure 5.9). Sur l'ensemble de l'image, l'effet de la diminution du taux de mortalité en altitude n'est pas visible. Globalement, on observe une augmentation du RVI entre 1996 et 2007, alors qu'il semble diminuer au niveau du sommet du Mont Ventoux (cf. Figure 5.5 et 5.9). De même, les zones M et S présentent également une diminution relativement importante du RVI (cf. Figure 5.9, droite) qui n'est cependant pas liée à une mortalité ou à un dépérissement du couvert pour la zone S. D'autres zones, réparties sur l'image, sont également assujetties à une décroissance du RVI entre les deux années considérées. Elles se situent généralement en limite de pierrier sont plutôt exposées au sud et ont une composition plus riche en feuillus (ex. Figure 5.10). La dynamique de ces zones n'est pas connue mais elles ont peut être effectivement subi une perte de densité foliaire qui pourrait expliquer cette baisse du RVI. Sur l'ensemble du versant, des coupes d'arbres dont la date n'est pas connue ont pu affecter la dynamique du RVI. Cependant, sur le Mont Ventoux ces coupes ne sont pas nombreuses et ne permettraient pas d'expliquer les importantes variations observées.

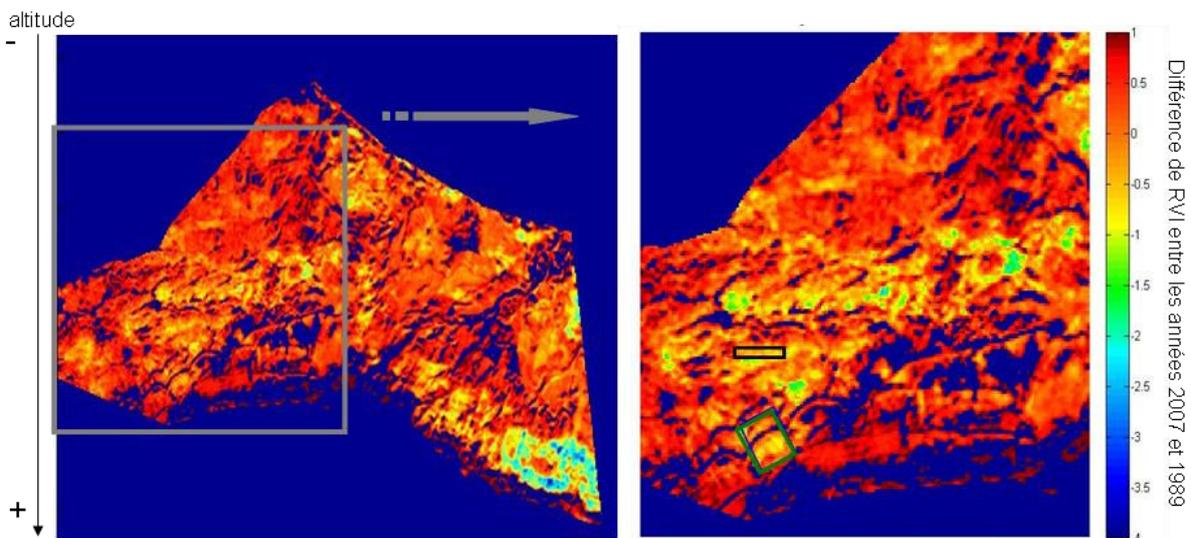


Figure 5.9 : Différence des RVI calculés pour les années 2007 et 1996 sur une partie du versant Nord du Mont Ventoux. A droite, zoom sur la partie encadrée où sont localisées les zones S (encadré vert) et M (encadré noir). La majorité des pierriers, des routes et chemins sont masqués.



Figure 5.10 : Exemple d'une zone en limite de pierrier présentant un RVI plus faible en 2007 par photographie aérienne. Source : Géoportail[©].

✱ Effet des conditions météorologiques

Les précipitations cumulées des deux derniers mois sont positivement corrélées au RVI ($R^2 = 0.23$ pour la zone M et $R^2 = 0.21$ pour la zone S ; p-value < 0.01 pour les deux zones). L'effet est plus faible pour l'indice D_{RVI} puisque le calcul de l'indice prend en compte une année de référence au climat similaire (cf. Eq. 5.7). Les précipitations cumulées (même sur une plus courte ou longue période) n'ont alors pas d'influence ($R^2 < 0.2$; p-value > 0.05) de même que la température du ou des mois précédents l'acquisition des images ($R^2 < 0.1$; p-value > 0.05).

Cet effet des précipitations a été imputé au développement du sous-bois qui a une réponse plus rapide aux conditions météorologiques que le couvert forestier. Il a donc également étudié sur une zone ouverte du versant Nord du Mont Ventoux (Figure 5.11). Son RVI était également faiblement corrélé aux précipitations des deux derniers mois ($R^2 = 0.18$; p-value < 0.01). De plus, les valeurs de RVI calculées pour cette zone étaient corrélées à celles des zones M ($R^2 = 0.57$) et S ($R^2 = 0.62$). Ainsi, l'effet des précipitations ne serait pas le facteur de premier ordre influençant la dynamique du RVI. En revanche, l'effet de la date doit être important et imputable à d'autres facteurs que les facteurs météorologiques.



Figure 5.11 : Photographie aérienne de la zone ouverte étudiée. Source : Géoportail[®].

5.2.4. Discussion et conclusion

D'après les résultats, il semble que la variabilité spatiale et temporelle du signal de RVI ne puisse être interprétée en termes de mortalité ou de dépérissement du couvert. Différents facteurs perturbateurs du signal peuvent expliquer cette difficulté à détecter les variations de la densité du couvert de sapins.

✕ Date de la prise d'image et météorologie

Les images utilisées n'ont pas toutes été acquises à la même période de l'année (de mi-avril à fin juillet ; Tableau 5.1). Ainsi le couvert végétal peut se trouver à différents stades de développement. Juste après le débourrement végétatif, les aiguilles des conifères sont plus claires et n'ont alors pas la même signature spectrale dans le proche infrarouge que plus tardivement après le débournement. Par ailleurs, si l'image a été acquise pendant ou à la fin d'une période sèche, la vigueur globale de la végétation peut être réduite se traduisant par une plus faible densité foliaire du couvert. De plus, les conditions météorologiques influent également sur le sous-bois qui n'est pas réparti de manière homogène sur l'ensemble du massif et dont le signal se mélange à celui du couvert (Duchemin et al., 1999; Carreiras et al., 2006; Wulder et al., 2006). Une pluviométrie importante avant l'acquisition de l'image aura pour résultat une augmentation de la quantité de végétation en sous-bois et donc une plus forte valeur de RVI. La date de prise d'image et les conditions météorologiques avant cette date n'auront pas le même effet en fonction de l'altitude puisqu'il existe un décalage phénologique (Davi et al., 2011) et un niveau de stress hydrique différent. Ainsi, ces deux facteurs peuvent expliquer une part de la variabilité temporelle et spatiale du signal.

✘ **La résolution des images**

La composition des pixels et donc la dynamique du RVI varient. En effet, la résolution étant de 20 m et les valeurs de RVI des pixels autour d'un pixel donné étant considérées, ce dernier n'est pas uniquement constitué de sapins mais également des différentes essences (pins et feuillus ; cf. § 2.1.1) composant la forêt. Ainsi, la dynamique temporelle des différents pixels peut varier.

Une autre considération est que la mortalité est un phénomène continu dans le sens où, lorsqu'un arbre meurt, ses aiguilles brunissent avant de chuter, et la végétation du sous-bois ainsi que les arbres alentour se développent, profitant de l'augmentation de la lumière disponible. Ainsi, les propriétés spectrales du couvert se modifient par ce changement de couleur (Wulder et al., 2006) et la réduction du RVI attendue par la mort d'un arbre et la perte de ses aiguilles est compensée par le développement de la végétation à proximité. De plus, de par la résolution de l'image et le fait que la mortalité soit un phénomène localisé avec une forte variation spatiale, peu de pixels sont uniquement composés d'arbre morts (Wulder et al., 2006). C'est pourquoi, une étude des écarts type d'un groupe de pixel a été réalisée pour essayer de localiser les arbres morts mais la mortalité ne semble pas être le facteur de premier ordre influant sur la variabilité autour de la moyenne de RVI. Par ailleurs, pour étudier l'évolution temporelle du RVI, différentes années ont été comparées. Or, la précision de l'ortho-rectification est de 1 pixel pouvant alors mener à un décalage de 20 m entre deux images et donc une erreur sur l'estimation de la différence de RVI.

Pour pallier à ces effets, une résolution plus importante des images semble nécessaire (Wulder et al., 2006; Chambers et al., 2007). Cependant, la résolution temporelle des satellites fournissant de telles d'images est plus réduite. Des survols aériens peuvent être réalisés pour suivre l'état sanitaire de la végétation avec succès (Haara and Nevalainen, 2002; Wulder et al., 2006) mais ne donne pas accès à la possibilité d'effectuer une analyse rétrospective. Des techniques d'ortho-normalisation des données des images, telles que le Tasseled Cap Angle ou de l'orthogonalisation de Gramm-Schmidt, peuvent également être testées et ont fournis des résultats satisfaisants dans la détection des changements de densité du couvert dus à la mortalité, extensive ou non, des arbres avec des images à haute ou moyenne résolution (Collins and Woodcock, 1996; Skakun et al., 2003; Gómez et al., 2011).

5.3. La détection de la variation spatiale et temporelle du stress hydrique à l'aide de l'infrarouge thermique

5.3.1. Introduction

Afin d'évaluer la possibilité de détecter le stress hydrique, la relation entre la température de surface et la transpiration de l'arbre a, dans un premier temps, été étudiée à l'échelle de l'arbre avec un dispositif permettant de s'affranchir de la contribution du flux de chaleur du sol et du sous-bois, et des effets directionnels sur la mesure (cf. 2.3.4) réalisée avec un angle vertical autour de la période correspondant au midi solaire. Dans un deuxième temps, la dynamique de la température de surface et ses différences spatiales ont été étudiées à l'échelle du versant pour évaluer la possibilité de repérer les zones les plus vulnérables à la sécheresse qui correspondraient à celles subissant des stress hydriques pendant une période plus longue. Pour prendre en compte l'influence des conditions météorologiques sur la mesure de la température de surface, des indices sont généralement utilisés pour évaluer son augmentation en période de stress hydrique par rapport à une référence. Ils peuvent être basés sur l'écart de la température de surface (T_s) à celle de l'atmosphère (T_a) (cf. § 1.6). Ils peuvent également combiner des mesures de températures de surface mesurées dans différentes conditions, c'est-à-dire sur des surfaces sans stress édaphique dont la différence T_s-T_a varie alors avec le VPD et sur des surfaces présentant un stress hydrique maximal. C'est le cas du CWSI (Crop water stress index) (Jackson et al., 1981; Ben-Gal et al., 2009). Cependant, son utilisation nécessite de connaître la relation entre le VPD et la différence T_s-T_a en conditions hydriques optimales. Un autre indice largement utilisé est le WDI (Water deficit index) qui est basé sur la relation entre la différence T_s-T_a et le recouvrement du sol souvent caractérisé par le NDVI (Moran et al., 1994; Duchemin et al., 1999; Luquet et al., 2003). Les droites des relations entre ces deux paramètres sont établies pour des conditions hydriques contrastées et forment un trapèze dans le repère formé par les T_s-T_a et le recouvrement du sol. Son utilisation peut être adaptée à des études à large échelle pour lesquelles la densité de couvert végétal varie significativement. Il a également été montré que l'utilisation d'un indice basé, non pas sur la différence T_s-T_a mais, sur la différence entre la température de surface mesurée et une température de surface potentielle qui représente la température qu'aurait une même surface sous les mêmes conditions météorologiques mais sans stress hydrique (Boulet et al., 2007). C'est cet indice que nous avons choisi d'étudier car il semble mieux prendre en compte l'influence des

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier facteurs météorologiques sur la mesure de température de surface (Boulet et al., 2007). La température de surface potentielle est alors calculée à partir du bilan d'énergie (cf. 1.6.1) avec les conditions météorologiques mesurées. Une approche monocouche a alors été choisie pour le calcul de la résistance aérodynamique (cf. 1.6.2).

Cet indice a été utilisé pour les études aux deux échelles. Cependant, à l'échelle du versant, un indice unique a été considéré, ne pouvant connaître la répartition spatiale des conditions météorologiques sur le transect, notamment celle de la vitesse du vent, et n'ayant pu spatialiser la densité du couvert par le LAI par exemple, qui peut influencer la résistance aérodynamique.

Les résultats obtenus sont présentés dans l'article ci-après.

5.3.2. Le suivi de l'intensité du stress hydrique par la température de surface

Cet article intitulé "The detection of water stress in forest: potentiality of thermal infrared remote sensing" présente les résultats obtenus pour l'étude de la température de surface aux deux échelles. Il sera soumis à la revue *Agricultural and Forest Meteorology*.

**Detection of water stress in a silver fir forest with
thermal infrared remote sensing.**

Marie NOURTIER^{1,2}, André CHANZY^{1,2,*}, Marie WEISS^{1,2}

- (1) INRA, UMR1114, Environnement Méditerranéen et Modélisation des
AgroHydrosystèmes, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France
- (2) Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, UMR1114, EMMAH, F84000,
Avignon, France

* Corresponding author: chanzy@avignon.inra.fr, Tel: 33 4 32 72 22 11,

Fax: 33 4 32 72 23 62

Abstract

Water stress influences forest dynamics, sometimes leading to the death of the trees. Hence, locating areas that are more sensitive to water stress is an important issue for forest management. Thermal infrared remote sensing could be an interesting approach to achieve this goal, as surface temperature is correlated with vegetation water stress. This study aims to evaluate this relationship in silver fir forests. These forests are expected to offer a low surface temperature signal because their strong aerodynamic roughness mitigates the canopy warming associated with water stress.

Measurements were performed on Mont Ventoux, at the southern margin of the silver fir bioclimatic area. Continuous measurements were carried out at the tree level together with an estimation of water stress ($T^*=T/T_0$) using sap flow measurements (T) and computation of potential transpiration (T_0). Measurements were also taken at the mountainside level using a high-resolution thermal infrared camera.

An index defined as the difference between the measured surface temperature (T_s) and the temperature of an unstressed tree (T_{s0}) under the same meteorological conditions was found to be appropriate for the following of transpiration decrease. The index was related to water stress, and its range of variation was greater than 5°C , presenting the possibility of assessing water stress on silver firs from thermal infrared measurements. At the tree scale, strong residual variability was observed in the relationship between the index and tree transpiration, which can be attributed to the limited size of the crown areas viewed by the sensors and the influence of meteorological factors. At the mountainside scale, using more integrative measurements of the crown surface temperature, we were able to follow water stress intensity variations, and it appeared to be possible to locate areas that are more vulnerable to drought.

Key words: surface temperature, transpiration, water stress, remote sensing, silver fir

1. Introduction

The carbon and water cycles of ecosystems are strongly influenced by plant behavior in response to water stress. In the short term, stomatal regulation modulates water fluxes and carbon assimilation, whereas in the long term, repeated and pronounced water stress periods may lead to severe damage. This is particularly critical in forests where significant tree mortality has been observed in the last decade in areas characterized by increasing drought severity (Peñuelas et al., 2001; Bréda et al., 2006; VanMantgem et al., 2009; Allen et al., 2010; Lebourgeois et al., 2010). Vulnerability to water stress depends on soil water resources, and the severity of the consequences of drought may therefore vary spatially within forests (Nourtier et al., 2012). Localizing areas affected by water stress is, thus, an important task for a better understanding of the soil/tree interactions involved in the vulnerability of trees to water stress and to map the water exchange between the vegetation and the atmosphere or to build early detection systems for vegetation damage induced by drought for forest management. In this study, we focused on the silver fir (*Abies alba* Mill.), which is suffering diebacks and declines in the south of France at the southern edge of its distribution area (Aussenac, 2002; Oliva and Colinas, 2007; Lebourgeois et al., 2010; Cailleret et al., 2012).

The surface temperature (T_s), which can be monitored by remote sensing in the thermal infrared domain (TIR), has shown potentiality to characterize vegetation canopy water stress through the increase in leaf temperature due to reduction of transpiration. Therefore, the difference between the air and surface temperatures is a good proxy of water stress that can be defined by the ratio (T^*) of the actual transpiration to potential transpiration. Hence, it has been shown in the case of cultivated areas that TIR remote sensing allows detection of diseases or water stress (Fuchs, 1990; Guilioni et al., 2008; Blonquist-Jr et al., 2009). However, the sensitivity of T_s to water stress on trees is expected to be lower due to their greater aerodynamic length. In olive trees, Sepulcre-Canto et al. (2006) have shown variations in T_s of 2 °K induced by contrasting water stress conditions. Such variations in T_s were found to be sufficient to estimate the canopy conductance variations by inverting an energy balance model (Berni et al., 2009). In the case of forests, it is not well established whether water stress on trees is detectable using TIR remote sensing. Duchemin (1998) has concluded that surface temperature spatial variability can be attributed more to soil cover variability and to the contribution of soil and the understory to the global measured temperature than to water stress in the forest. At the tree crown level, Scherrer et al. (2011) found a relationship between water stress and the difference between air and surface temperatures for several deciduous species,

whereas Pierce et al. (1990) did not detect a higher T_s in plots with no transpiring trees compared to a reference plot with transpiring coniferous trees of the same species. The difference in wind speed conditions between the plots prevented reaching a conclusion regarding the possibility of detecting water stress through elevation of T_s (Pierce et al. 1990). Leuzinger and Körner (2007) and Leuzinger et al. (2010) stressed that the coniferous trees were the coolest in well-watered conditions, showing a T_s close to the air temperature due to a canopy architecture that favors energy exchanges with the atmosphere. Nevertheless, during water stress, stomatal resistance may become much higher than aerodynamic one, which would result in a more significant T_s elevation due to the physiological behavior of the trees (Smith, 1980; Martin et al., 1999). Hence, some studies have shown a T_s elevation of conifer needles of 4 °C or more above the air temperature (Saxton and McCaughey, 1988; Duchemin et al., 1998; Martin et al., 1999). However, the sensitivity of T_s to climatic conditions, such as the wind speed or solar radiation, can be considered to be noise over the tree water stress signal that may impair the detection of tree status. This can be overcome by using temperature indices that better account for leaf/atmosphere energy exchange and isolate the water stress component in T_s variations (Boulet et al. 2007). Ultimately, the spatial variation of T_s , in addition to tree physiological behavior and meteorological influences, is dependent on the vegetation structure, particularly with respect to height and density (Prévot et al., 1993; Lhomme et al., 2000).

The central aim of this study is to establish whether an exploitable signal can be inferred from TIR remote sensing to detect water stress on coniferous trees. We will focus on the silver fir at the southern edge of its distribution area, where it encounters severe droughts (Nourtier et al., 2012), leading to significant die-off. We consider both the temporal signal at the tree scale, to assess the amplitude and dynamics of the T_s signal according to climatic and tree water stress conditions, and the T_s spatial distribution at the mountainside scale, to establish the ability to identify relevant spatial patterns linked to tree physiological behavior related to the water supply.

2. Materials and methods

2.1. Study sites

The study was mainly conducted in the forest on the north face of Mont Ventoux (south of France, 44°10'28"N, 5°16'44"E), which is an area exhibiting both mountain and

Mediterranean climate conditions and a variable soil depth, as it is a karstic area. The forest is composed of coniferous and broad-leaved species, with the predominate species being the silver fir (*Abies alba* Mill.), the common beech (*Fagus sylvatica*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*). This forest generally faces intense drought during the summer (Cailleret and Davi, 2011), and the water stress is assumed to be distributed according to the variable soil characteristics and the climatic conditions along the altitudinal gradient (Nourtier et al., 2011).

At this site, for the analysis at the tree scale, we chose four trees selected within four plots (A, B, C and D) at different altitudes above different soil substrates (Tab. 1). For the analysis at the mountainside scale, a portion of the north face was selected for the collection of a time series of images with a thermal camera to study the temporal and spatial variability of the surface temperature. In this area, the forest is composed of trees presenting different health statuses with a patchy distribution among dead trees (Cailleret et al., 2012). Moreover, the soil depth and stone water content were evaluated using the electric resistivity technique (Xie et al., 2012) in a contour line transect (800 m long at 1100 m elevation) to estimate the soil water storage capacity.

Table 1: Characterization of 4 trees selected for the analysis at the tree scale

Tree n° ⁽¹⁾	Altitude (m)	Slope	Proportion of branches in the viewed part of the crown	age (year)	Tree height (m)	DBH (cm)
A1	1020	36°	0.12	72	19.0	41.1
B1	1100	47°	0.34	80	13.0	17.4
C1	1100	44°	0.17	82	12.4	21.0
D1	1360	27°	0.26	157	17.5	48.2

¹ The letters refer to the plot identification

2.2. Analysis at the tree scale

The aim was to collect measurements of the crown T_s , tree environmental conditions (climate, soil moisture) and transpiration (T) for the same tree to identify the tree water stress level.

2.2.1. Surface temperature and micrometeorological measurements at the tree scale

On each of the four trees, a pole was installed to measure micrometeorological variables approximately 1 m above the canopy. Sensors were set up at each extremity of a cross fixed at the top of the pole. Wind speed (u_s), air temperature (T_a), air relative humidity (Rh) and

global radiation (R_g - only on trees A1 and D1) were averaged every 30', with sampling performed each 15''. Rainfall and soil water content profiles were also measured in plots A and D. Soil water content was measured within the top meter of the soil with capacitance probes (DECAGON EC-10) inserted at depths of 10, 30, 50, 70 and 90 cm. In each plot, three pits were instrumented near the studied trees. The high stone content prevented performing site calibration; a soil moisture proxy was therefore defined by scaling the measurements between the minimum and maximum measured values. Therefore, the soil moisture varied between 0 and 100% (Nourtier et al., 2012).

The T_s measurements were performed using a Heiman KT15 radiothermometer (33° of opening angle) attached to the south extremity of the cross. A vertical incidence was chosen to minimize the shadows in the viewed area, as they have a strong impact on the average surface temperature measurements (Fuchs, 1990; Lagouarde et al., 2000; Luquet et al., 2003). The viewed crown area corresponded to an ellipse with a longest axe of approximately 1.9 m. We checked that most of the viewed area was filled with branches and needles to allow us to ignore radiation contributions from the soil and the undergrowth. T_s was derived from the radiative temperature measurements (T_{rad}) using the following relationship (Oliosio, 1995):

$$T_s = \sqrt[4]{\frac{\sigma \cdot T_{rad}^4 - (1 - \epsilon_{surf}) \cdot R_{atm}}{\sigma \cdot \epsilon_{surf}}} \quad (1)$$

where σ is the Boltzmann constant; ϵ_{surf} is the surface emissivity, which was set to 0.98 according to Arya (1988); and R_{atm} ($W \cdot m^{-2}$) is the atmospheric radiation in the measured spectral domain, calculated according to Oliosio (1995).

The micrometeorological measurements were performed during 2009 and 2010, whereas the T_s of the crown was measured only during 2009.

2.2.2. Transpiration measurements and calculation

The sap flux density was measured for each tree using the thermal dissipation method (Granier, 1985). We used cycling heating requiring a calibration performed according to the method presented in Nourtier et al. (2011). In each tree, the sap flux density was measured using four sensors placed at two depths into the trunk: three at west, east and north azimuths inserted between 0 and 2 cm ($J_{0.2}$ corresponding to the mean of these 3 sap flux densities) after the cambium, and one at north azimuth inserted between 2 and 4 cm ($J_{2.4}$). When the sapwood radial thickness was greater than 4 cm, the total sap flux was calculated with the

approach described by Nourtier et al. (2012) to extrapolate sap flux densities using the $J_{0.2}$ and $J_{2.4}$ measurements. The total sap flux was then calculated by adding the sap flux densities and scaling up based on the area of each annuli of sapwood (Nourtier et al., 2012). Finally, the transpiration of each tree, T in $\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$, is obtained by divided the sap flux density by the projected crown area of the tree.

2.2.3. Calculation of the potential transpiration and potential surface temperature

The potential transpiration, T_0 , was calculated using the Penman-Monteith (Monteith, 1973) equation and ignoring the soil heat flux contribution. Then, a transpiration ratio of $T^*=T/T_0$ was considered to represent an indicator of the water stress on the tree.

$$T_0 = \frac{\Delta \cdot R_n + \rho \cdot c_p \cdot \text{VPD} / r_a}{\lambda \cdot (\Delta + \gamma \cdot (1 + r_s / r_a))} \quad (2)$$

where R_n is the net radiation ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$); VPD is the vapor pressure deficit (MPa); r_a is the aerodynamic resistance ($\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$); λ is the latent heat of vaporization ($\text{MJ}\cdot\text{kg}^{-1}$); γ is the psychrometric constant ($\text{MPa}\cdot\text{C}^{-1}$); ρ is the air density ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$); and C_p is the specific heat of the air ($\text{MJ}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{C}^{-1}$). The stomatal resistance, r_s , value was obtained using the model CASTANEA (Davi et al., 2005; Dufrêne et al., 2005) parameterized for the silver fir with no water stress (from the soil or the atmosphere, i.e., with the soil water content and VPD fixed at their maximum values) under the same meteorological conditions. R_n was obtained using the model ISBA (Noilhan and Mahfouf, 1996) calculated with the atmospheric radiation (R_a in $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$) measured at Avignon (city approximately 60 km from the study site) and the surface temperature with no water stress. ISBA was not used to calculate the potential transpiration because we wanted to take into account the physiological control of transpiration via r_s . Aerodynamic resistance was calculated using the equation established by Brutsaert (1982):

$$r_a = \frac{\ln[(z_m - d) / z_{om}] \ln[(z_h - d) / z_{oh}]}{k^2 \cdot u_s} \quad (3)$$

The roughness parameters for water vapor (z_{om}) and heat (z_{oh}) transfer, whose ratio is representative of the radiometric thermal roughness length (Lhomme et al., 2000), were set equal to each other, as appears to be reasonable for forests, with $z_{om} = h/10$ (Mölder and Lindroth, 1999; Nakai et al., 2008) and h being set to 17 m as the mean forest tree height.

Instead of using temperature indices in the form of the difference between the surface and air temperatures (Pierce et al., 1990; Duchemin et al., 1998; Leuzinger and Körner, 2007; Scherrer et al., 2011), which varies with climatic conditions, the difference between the surface and potential temperatures (T_{s0}) was found to better characterize crop water stress dynamics (Boulet et al., 2007). T_{s0} represents the temperature of the considered canopy cover under the same climate, but without water stress (Boulet et al., 2007). When conductive thermal fluxes were ignored, T_{s0} was calculated from T_0 as follows:

$$T_{s0} = r_a \cdot \left(\frac{Rn - \lambda \cdot T_0}{\rho \cdot c_p} \right) + Ta \quad (4)$$

The measured thermal radiation of the canopy integrates the radiation from needles and branches. Thus, the temperatures of these components were considered separately as T_{sl} for leaves and T_{sb} for branches. T_{sb} was calculated as T_{s0} , assuming that T_0 is null. The same aerodynamic resistance was used for leaves and branches. The proportion of leaves, α , was measured in images of the viewed areas. T_{sl} is then given by the following equation:

$$T_{sl} = \sqrt[4]{\frac{1}{\alpha} \cdot T_{smes}^4 + \frac{(1-\alpha)}{\alpha} \cdot T_{sb}^4} \quad (5)$$

The $T_{sl}-T_{s0}$ surface temperature indicator is used in the following sections. Only clear sky conditions filtered from R_g were considered in this study, and days with a wind speed higher than $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ were removed from this analysis.

2.3. Mountainside-scale analysis

2.3.1. Data collection of surface temperature images

Measurements using the TIR camera (FLIR Therma CAM[®] SC 2000, 320x240 pixels for angles of opening of $24^\circ \times 18^\circ$) were performed from a mountainside facing the studied one to the northwest of it. The elevation of the studied area was approximately 1100 m. The zenith view angle was approximately 70° from the vertical. Therefore, in comparison with a vertical view angle, the contribution of the ground to the measured surface temperature is highly limited. Three images of the area were collected during 2009 and five during 2010 in different periods of the summer corresponding to different levels of drought. The images were acquired at 12:00 (universal time) on days with a clear sky.

A supervised classification (maximum likelihood with ENVI[®]) was carried out on photographs to separate lightened silver firs from dead or shaded silver firs and other trees. This classification led to a mask that was applied on the IRT images.

2.3.2. Atmospheric corrections of the surface temperature images

Because of the distance between the sensor and the target, the atmosphere contributes to the radiation measured by the camera. It was therefore necessary to correct the measurements to retrieve the temperature at the canopy level. The luminance at this level, L_{surf} ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}$), is given by the following equation (Jacob et al., 2004):

$$L_{\text{surf}} = \frac{\text{LSE}(T) - L_{\text{atm}}}{\tau_{\text{atm}}} \quad (6)$$

where L_{atm} is the luminance of the atmosphere ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}$), and τ_{atm} is the atmospheric transmittance. L_{atm} and τ_{atm} were computed using MODTRAN 3.1 software (Berk et al., 1989), which computes the spectral luminance and transmittance within the 6.9-11.9 μm wavelength domain with a 0.1 μm spectral resolution. The temperature and water vapor pressure of the atmosphere were set to that measured on the test site, and the distance between the camera and the target was computed from the topographic map. The spectral luminance and transmittance were multiplied by the relative spectral sensibility of the camera given by the manufacturer and computed over the considered wavelength region.

As the numerical count delivered by the camera was given as an equivalent surface temperature dimension, we had to convert it into luminance using the Planck law:

$$L_{\lambda} = \frac{2hc^2}{\lambda^5} \cdot \frac{1}{e^{\frac{hc}{k\lambda T_s}} - 1} \quad (7)$$

where L_{λ} ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$) is the luminance of a black body at the λ wavelength (m); c is the light speed; h is the Planck constant; and k is the Boltzmann constant. $\text{LSE}(T_s)$, which corresponds to an equivalent of the measured luminance, is then given by

$$\text{LSE}(T_s) = \frac{\sum_{\lambda} L_{\lambda} \text{Sens}_{\lambda}}{\sum_{\lambda} \text{Sens}_{\lambda}} \quad (8)$$

where Sens_{λ} is the spectral sensibility of the camera. To simplify the computations, a polynomial relationship (3rd order) was established between LSE and T_s . Then, L_{surf} was

computed using Eq. 5. Finally, the polynomial relationship approximating $LSE(T_s)$ was inverted to obtain the corrected surface temperature from L_{surf} .

2.3.3. Meteorological data

Atmospheric measurements were acquired at the top of the canopy of two trees present in the images (trees B1 and C1, presented in section 2.2) using the pole described previously. Based on these meteorological measurements, T_{s0} was also calculated as described above. It was considered that the surface temperature measurement was mainly related to the leaves. A unique T_{s0} was used for each image. Thus, the index analyzed in the images was $T_{s_{mes}} - T_{s0}$, with $T_{s_{mes}}$ having been previously corrected for atmospheric effects.

3. Results

3.1. Analysis at the tree scale

3.1.1. Influence of the atmospheric conditions on temperature differences

The diurnal patterns of the surface temperature indices are presented in Fig. 1 for three days (204, 206, 207) showing a small transpiration ratio (~ 0.02). For both indices, strong diurnal patterns were detected with a range of approximately 7 °C, which is consistent with severe water stress conditions. The diurnal variations of the indices are, however, very different. The global radiation (R_g) and wind speed (u_s) had a strong influence on $T_{sl} - T_a$. This is clear on day 207, when the strongest increase in $T_{sl} - T_a$ was observed when the wind was the weakest, or during the afternoon, when $T_{sl} - T_a$ decreased as the wind speed increased. The $T_{sl} - T_{s0}$ index is more sensible to VPD variations (illustrated in the peak on day 204 just before 18:00 h or in the late part of day 207 in Fig. 1), which confirmed the role of the VPD in stomatal control (Nourtier et al., 2012). When we consider the early afternoon period, which is often chosen to detect water stress, we can observe that the range of index values is the smallest for $T_{sl} - T_{s0}$. Because T^* was almost constant, we expected small index variations. Therefore, the $T_{sl} - T_{s0}$ index appeared to be less sensitive to climatic conditions, and it was therefore selected in this study.

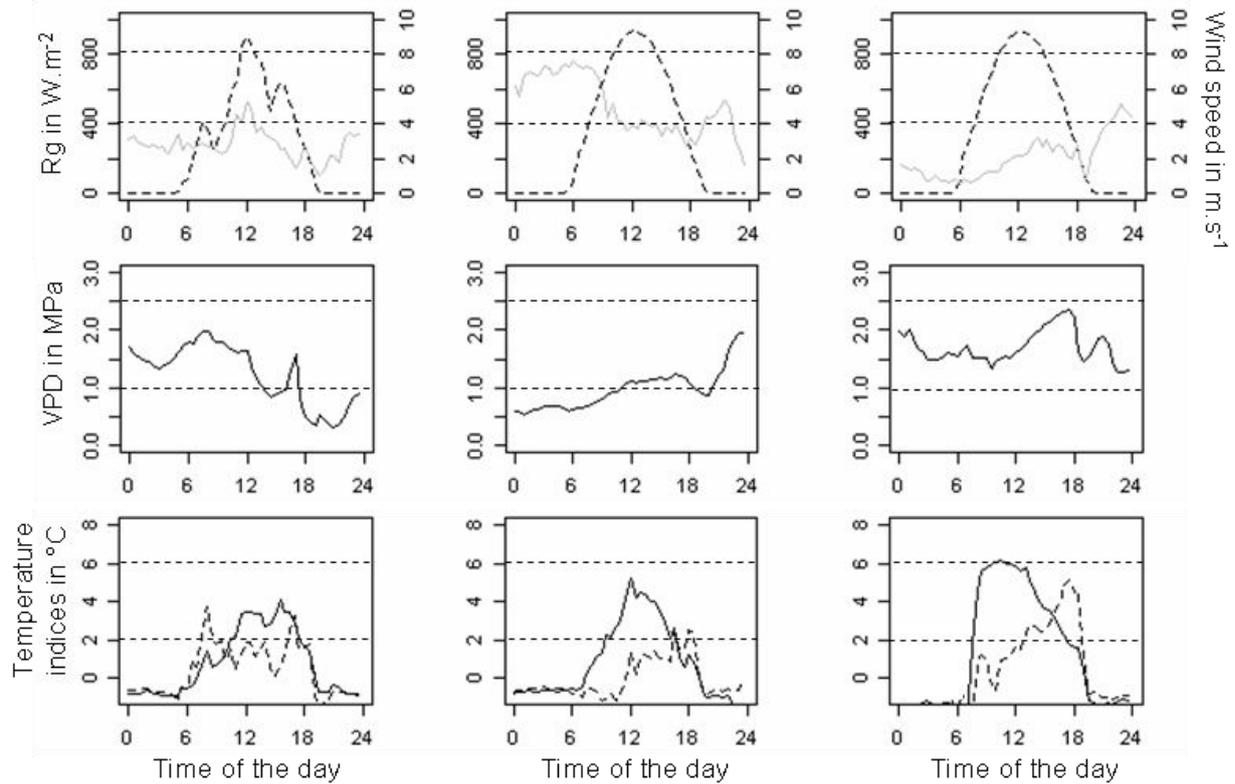


Figure 1: Daily dynamics of meteorological factors and surface temperature indices calculated from measurements performed above tree C1 during days 204, 206 and 207 of the year 2009 (from left to right). On the top, the dotted black line corresponds to R_g , and the grey line corresponds to wind speed. On the bottom, the black continuous line corresponds to $T_{sl}-T_a$ in $^{\circ}C$ and the dotted line corresponds to $T_{sl}-T_{s0}$ in $^{\circ}C$.

3.1.2. Temporal dynamics of surface temperature indices

The measurements of $T_{sl}-T_{s0}$ at noon displayed in Fig. 2 show a wide range of values. The maximum difference in $T_{sl}-T_{s0}$ was $8.9^{\circ}C$ (on plot B) and was mostly between 3 and $8^{\circ}C$. It fell to low values of between -1 and $2^{\circ}C$ at the end of the measurement period (Fig. 2). The range of the $T_{sl}-T_{s0}$ signal depended on the trees and varied from 5.2 to $10.6^{\circ}C$. The temperature index reached its maximum value for tree B1 (Fig. 2) and was also found to be high for tree D1, in spite of a globally stronger transpiration ratio. Both trees exhibited a high proportion of branches in the viewed area (Tab. 1), suggesting that the computation of branch temperature might be improved.

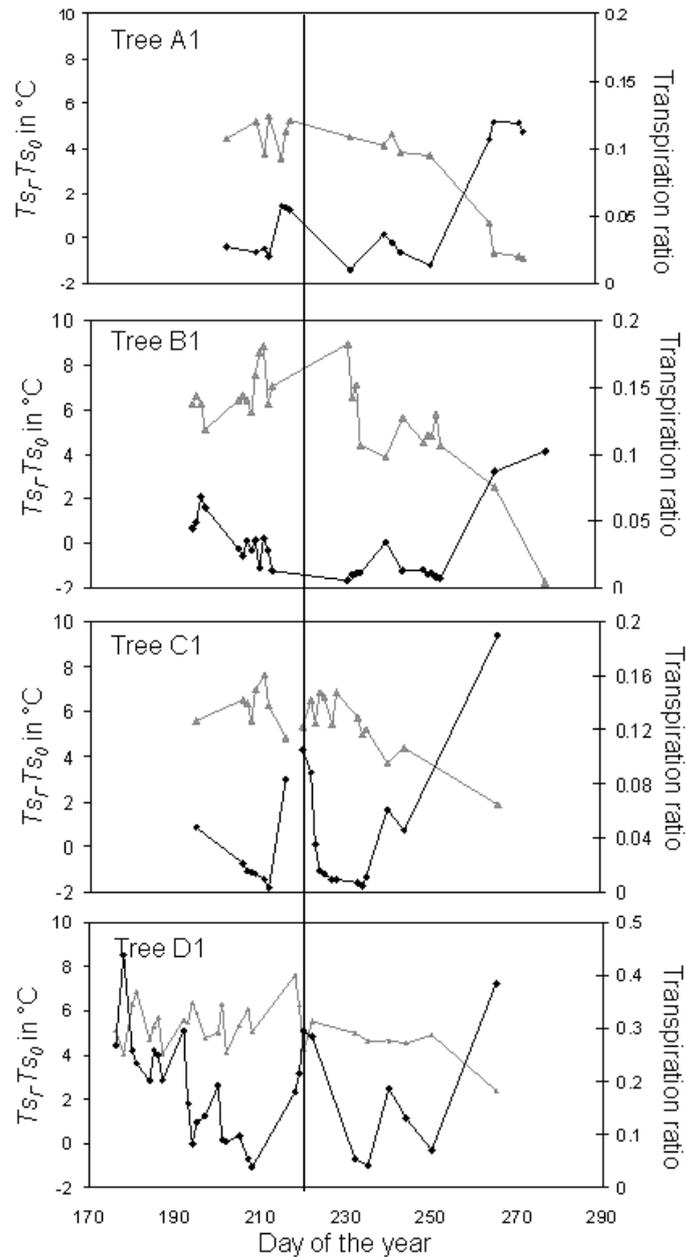


Figure 2: Temporal dynamics of $T_{s1} - T_{s0}$ (in grey) and of the transpiration ratio (T^* , in black) for all trees at noon.

At the beginning of the period of surface temperature measurements, there were no strong variations in transpiration levels because the measurements started when the tree water stress had already been initiated. Hence, the capture of the surface temperature signature was limited to the end of the drying phase. Global tendencies were notable however, with a global increase in $T_{s1} - T_{s0}$ being detected when transpiration decreased, especially in trees B1 and C1 (Fig. 2). Moreover, at the end of the measurement period, there was a considerable decrease in the $T_{s1} - T_{s0}$ index for all trees, while transpiration increased greatly after the rains at the end of

the summer (Fig. 2). Nevertheless, a short-term variation in $T_{sl}-T_{s0}$ was observed during the dry period that was not clearly related to T^* (Fig. 2).

As expected, $T_{sl}-T_{s0}$ was negatively correlated with the transpiration ratio (T^*) (Tab. 2). The R^2 values of the relationships were dependent on the trees but were lower than 0.6 for almost all trees (except for tree A1). These low R^2 could be due to the low amplitude of the T^* variations during the experiment. Nevertheless, for tree D1, T^* showed large variations (from less than 0.04 to more than 0.4), but the R^2 value was very low (0.05). Such a low correlation suggests that factors other than transpiration regulation influence the surface temperature signal. Indeed, the correlation of the surface temperature index with wind speed was very limited for all trees except tree D1 (Tab. 2), revealing that this factor was not well taken into account in the $T_{sl}-T_{s0}$ index. Moreover, it was not correlated with VPD for this tree, whereas it was correlated for the other trees, as expected (Tab. 2). When the soil water content was monitored at the sites, its correlation with the surface temperature index was found to be low (Tab. 2). Therefore, the relationship between the residual variability in T^* vs. $T_{sl}-T_{s0}$ at the tree scale, the importance of VPD in stomatal control and the contribution of the deep layer prevent inferring water stress from soil water content information within the top meter soil layer.

Table 2: R^2 of the relationships between $T_{sl}-T_{s0}$ and different meteorological variables or the soil water content in the first meter of soil for the selected data at noon.

$T_{sl}-T_{s0}$ calculated for tree n°	R^2 of the relationship with $T_{sl}-T_{s0}$			
	T	VPD	u_s	Soil water content
A1	0.82	0.27	0.02	0.11
B1	0.54	0.38	0.09	
C1	0.59	0.20	0.02	
D1	0.05	0.13	0.25	0.01

3.2. Analysis at the mountainside scale

Images of the temperature index $T_{smes}-T_{s0}$ are presented in Fig. 3. To make the reading easier, the images are presented without a mask. Depending on the period of the year, there were more or less shaded areas in the images, but temporal or spatial comparisons were only performed on lightened (and therefore warmer) parts of tree crowns. The meteorological

conditions during the days on which the images were acquired are presented in Tab. 3, and the different dates covered a range of transpiration conditions, especially in 2010 (Fig. 3).

Table 3: Meteorological conditions and transpiration rate during the days of image acquisition at 12:00 (universal time).

Year	Day	T_a - °C	Average T_{s0} - °C	Rg - W.m ⁻²	VPD - MPa	u_s - m.s ⁻¹	T - mm.h ⁻¹
2009	212	20.1	21.7	715	1.3	3.4	0.01
2009	230	27.5	27.9	823	2.5	3.4	0.005
2009	240	21.5	22.9	800	0.9	3.6	0.015
2010	188	22.2	23.5	900	1.1	3.4	0.040
2010	207	18.0	19.0	1000	0.8	4.8	0.060
2010	223	22.1	22.9	810	1.5	3.5	0.017
2010	238	23.4	24.5	830	2.1	2.7	0.002
2010	258	20.2	21.1	770	1.8	2.8	0.019

At the image scale, the average temperature index ($T_{smes}-T_{s0}$) is negatively linked to T^* calculated from transpiration measured for trees B1 and C1 located in the viewed area (Figs. 4 and 5). The temperature index reached a maximum magnitude of 5.5 °C (day 238 in 2010), and there was a significant decrease of the temperature when transpiration began again after the droughts in 2009 (day 240) and in 2010 (day 258). At the crown scale, the relationship between $T_{smes}-T_{s0}$ for trees B1 and C1 extracted from the images and T^* is displayed in Fig. 5. This relationship was linear, with a $T_{smes}-T_{s0}$ dynamic of 4.5°C and an R^2 of 0.78 being determined for tree B1 and respective values of 5.5°C and 0.66 being obtained for tree C1. These results are more encouraging than those obtained at the tree crown scale, and therefore, the monitoring of $T_{smes}-T_{s0}$ at this more integrative scale allowed us to envision transpiration monitoring using observations in the TIR domain.

The analysis of spatial variability within the images also provided interesting information. On day 212 of 2009, there was an area with a higher temperature index (mean difference from other crowns in the forest of 0.8 °C, Fig. 3). It was already at the same temperature level (less than 0.5 °C of difference) as the whole area a few days later (day 230), when transpiration was very low. The locations of pixels with a similar surface temperature on days 212 and 230 of 2009 are given in Fig. 6, showing a diagonal strip on the right of the image that corresponds to areas encountering earlier water stress. Similar properties were observed in the other part of the image, but the density of these pixels is much lower. In the other images corresponding to a higher or lower level of transpiration, the temperature index was relatively

homogeneous for all tree crowns (Fig. 3), and the warmer area described before was not observed for the other days examined in 2009 or 2010.

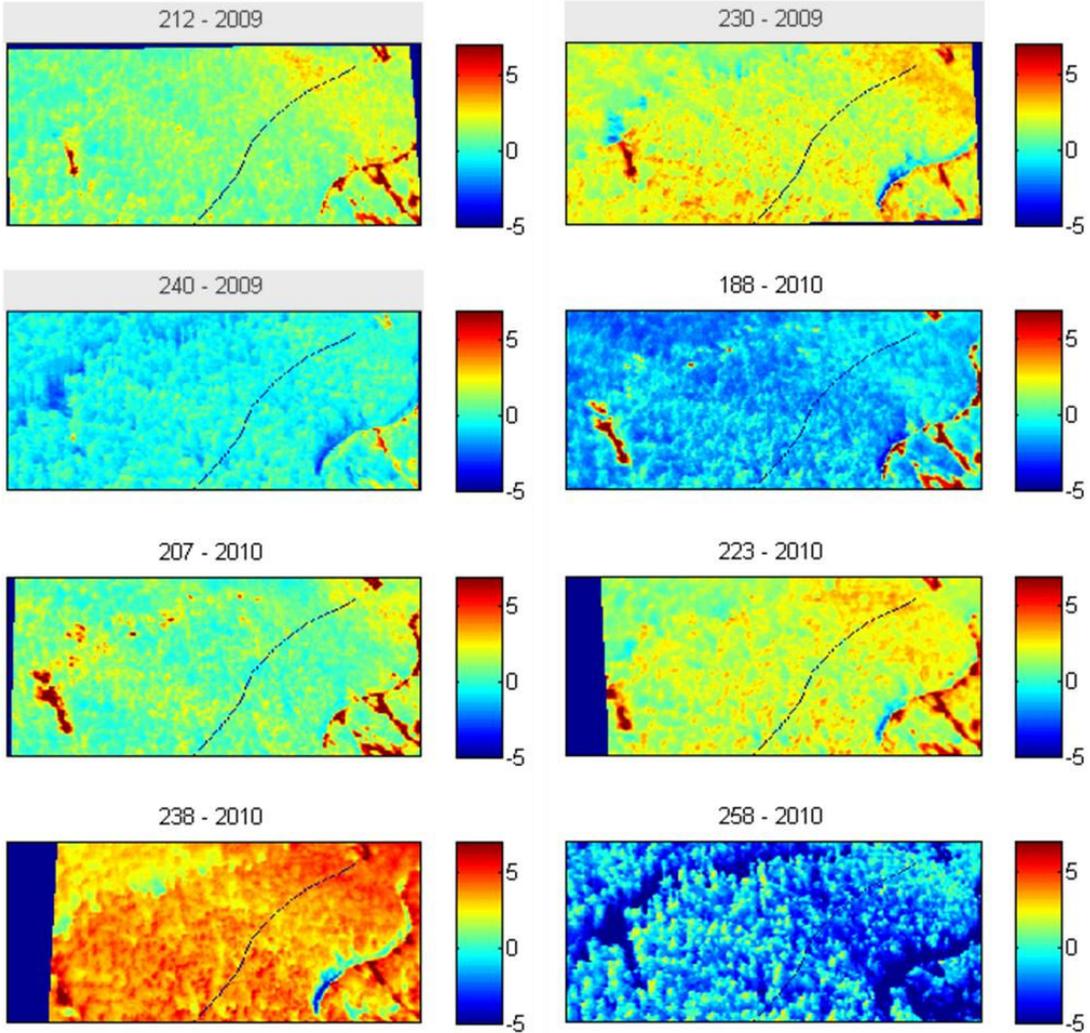


Figure 3: Images of the $T_{s_{mes}} - T_{s0}$ (color scale in °C) corrected for atmospheric effects for the years 2009 and 2010 on Mont Ventoux. The acquisition date (DOY) is given for each image on the top. The line on each image represents the transect where the soil properties were characterized.

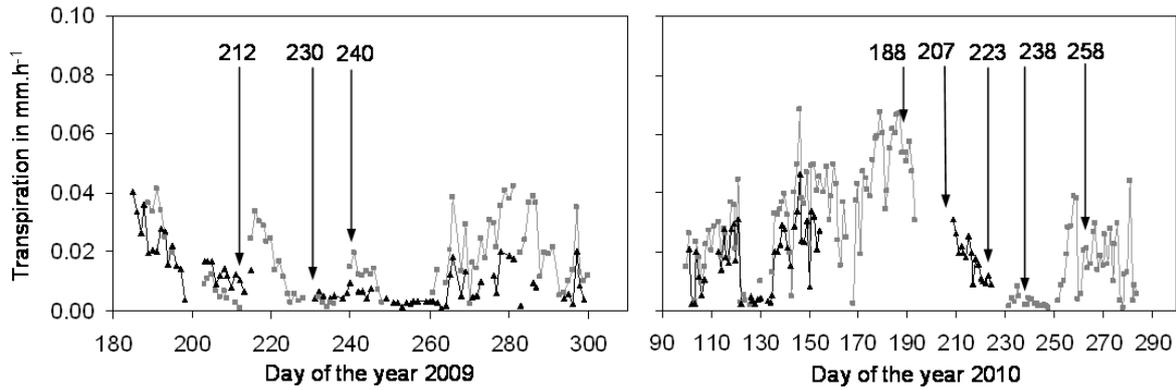


Figure 4: Transpiration (in $\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$) dynamics at 12:00 (universal time) calculated for the two trees located in the studied area with IRT images for the years 2009 and 2010. The black line and triangle symbol correspond to tree B1, and the grey line and square symbol correspond to tree C1. Arrows indicate the image acquisition dates.

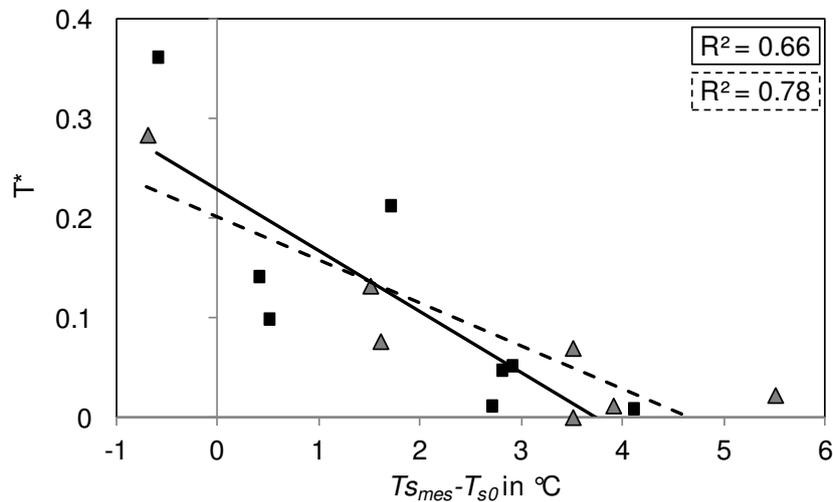


Figure 5: Relationship between the surface temperature index extracted from the images and T^* for trees B1 (in grey with the discontinuous linear regression line) and C1 (in black with the continuous linear regression line) for 2009 and 2010.

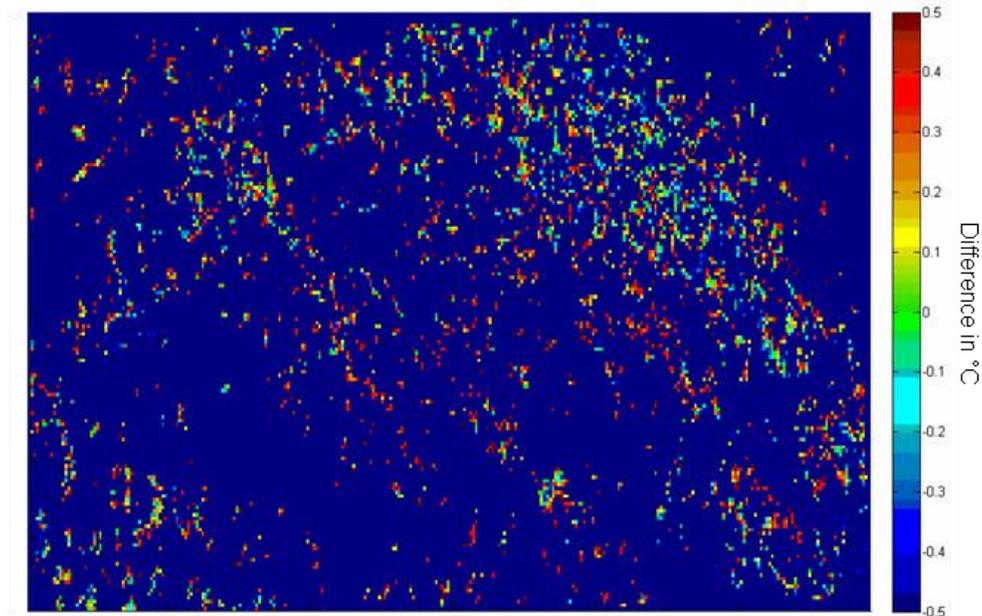


Figure 6: Difference between the temperature indices of days 230 and 212 in 2009 in images with a mask over shaded areas, stony areas and tree species other than silver fir. Only areas with a difference of less than 0.5 °C are shown.

4. Discussion

4.1. Detection of water stress at the tree scale

The range covered by the $T_{sl}-T_{s0}$ signal was greater than 5 °C, which is similar to that observed by Duchemin et al. (1998) in a pine forest. These authors highlighted the possible role of the understory in temperature dynamics, whereas in our case, the understory was not “seen” in the viewed area, showing that the crown of coniferous trees presented significant variations in surface temperature. However, there was still variability in the $T_{sl}-T_{s0}$ index of approximately 3°C that was not linked to T^* variations. Moreover, the $T_{sl}-T_{s0}$ vs. T^* relationships differed from one tree to another. Such variations limit the use of thermal infrared data at the crown scale to retrieve information on vegetation stress and the ecophysiological state.

There are several possible explanations for the residual variability of the $T_{sl}-T_{s0}$ vs. T^* relationship in addition to errors in measurements made for the different terms required to compute $T_{sl}-T_{s0}$ and T^* or uncertainties in the estimation of r_s by CASTANEA (Dufrêne et al., 2005). Microclimatic factors, particularly the wind speed, may be not fully taken into account in the calculation of T_{s0} and T^* . This is due to the simplification in representing convective exchange and the estimation of sensible parameters, such as the aerodynamic roughness or the

z_{om}/z_{oh} ratio. This ratio can vary according to the studied plot, as it depends on the vegetation structure (LAI, stand density, tree height) and the viewing angle of the radiothermometer (Lhomme et al., 2000; Nakai et al., 2008). The sensitivity of the $T_{sl}-T_{s0}$ vs. T^* relationship to this ratio was analyzed in Tab. 4 by giving the R^2 values for the trees and for the z_{om}/z_{oh} ratio ranging from 1 to 0.05. With the exception of tree A1, the R^2 value was influenced by changing the ratio. For instance for tree D1, R^2 was improved by a reduction of the z_{oh}/z_{om} ratio and was maximal for $z_{oh}/z_{om} = 0.1$ (Tab. 4). However, the reduction of this ratio led to a decrease in $T_{sl}-T_{s0}$ that could be highly negative for some trees when transpiration was strong (Tab. 4). This would be meaningless in terms of the physical interpretation of the index. If the energy balance is well represented, the $T_{sl}-T_{s0}$ index should not be negative. For tree D1, this difference remained in a physically acceptable range, with a minimum value of -0.5 °C being obtained (Tab. 4). Moreover, at this value of the ratio, the R^2 of the relationship between $T_{sl}-T_{s0}$ and u_s decreased to a low value (<0.1) and the R^2 of the relationship with the VPD increased to 0.35 revealing a better consideration of the wind speed and VPD in the $T_{sl}-T_{s0}$ difference. This lower z_{oh}/z_{om} ratio for site D than for the other sites can be explained by higher momentum fluxes (Mahrt and Vickers, 2004) related to the slightly lower tree density observed at this site, particularly due to tree cutting.

Table 4: R^2 of the relationship between $T_{sl}-T_{s0}$ and T^* calculated for different z_{oh}/z_{om} ratios and min $T_{sl}-T_{s0}$ in °C for the selected data at noon.

z_{oh}/z_{om}	R^2				min T_s-T_{s0}			
	A1	B1	C1	D1	A1	B1	C1	D1
1	0.81	0.30	0.43	0.07	-1.8	-0.8	1.9	2.4
0.5	0.81	0.35	0.46	0.15	-2.7	-3.3	1.1	1.5
0.1	0.77	0.51	0.56	0.24	-4.8	-9	-0.5	-0.5
0.05	0.79	0.56	0.57	0.20	-5.7	-11.5	-1.2	-1.4

The reduced size of the viewed area gives rise to problems of representativeness of the measurements (Lagouarde et al., 2000). Determination of the relationship between $T_{sl}-T_{s0}$ and T^* involved measurements performed at two levels of the tree: T_s was observed at the top of the crown, whereas transpiration was characterized at the trunk level. As transpiration is not distributed identically between branches and the crown (Fiora and Cescatti, 2008; Nadezhkina, 2010), a discrepancy could occur between the water flux at the top of the crown and that at the trunk level. Recent studies have shown that the outer xylem is preferentially connected to upper and more essential branches (Fiora and Cescatti, 2008; Nadezhkina,

2010). Hence, to assess this discrepancy, we considered only the sap flux density measured by a sensor in the outer xylem (instead of the transpiration calculated from all the sensors) to calculate the J/T_0 ratio and to study the relationship with $T_{s1}-T_{s0}$. This led to a slight increase in the R^2 of the relationship in almost all cases. For tree D1, the result was more significant, as shown in Fig. 7. Moreover, discrepancies could also exist due to tree water storage, which was ignored in this study (Carlson and Lynn, 1991).

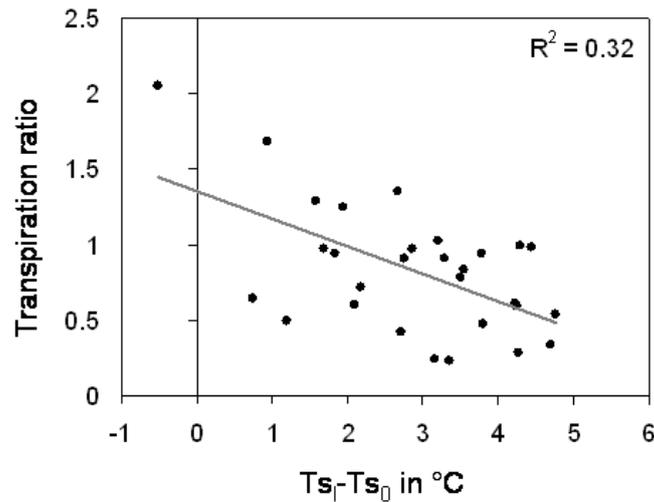


Figure 7: Relationship between $T_{s1}-T_{s0}$ and the transpiration ratio for tree D1, with the transpiration ratio calculated as the J/T_0 ratio for a chosen sap flow meter on tree D1 and T_{s0} and T_0 calculated with the ratio $z_{oh}/z_{om} = 0.1$.

4.2. Localization of areas with different sensibility to water stress

The spatial variations over the mountainside in the appearance of water stress must be more thoroughly analyzed. In Fig. 3, we can observe an area encountering an earlier increase in $T_{s_{mes}}-T_{s0}$ (on day 212 of 2009). Because such spatial patterns are not observed in the other images, we can exclude explanations such as variations in the incidence angle resulting from topographic effects (Lagouarde et al., 2000) or due to a poor approximation of z_{om}/z_{oh} in that area. Another study on Mont Ventoux showed that trees growing on soils with a greater depth and lower stone content (and so, higher potential water content) are more sensitive to drought (Nourtier et al., 2012). We relate $T_{s_{mes}}-T_{s0}$ to the soil characteristics along a transect where soils were characterized using electric resistivity tomography (Fig. 8). We can see in Fig. 8 that the areas encountering more rapid surface temperature elevation were located on soils with a low electric resistivity, corresponding to soils with a small amount of stone. This is

consistent with the observed behavior of the trees in that area, which suffered earlier and more intense water stress (Nourtier et al., 2012) and were found to be more vulnerable to drought.

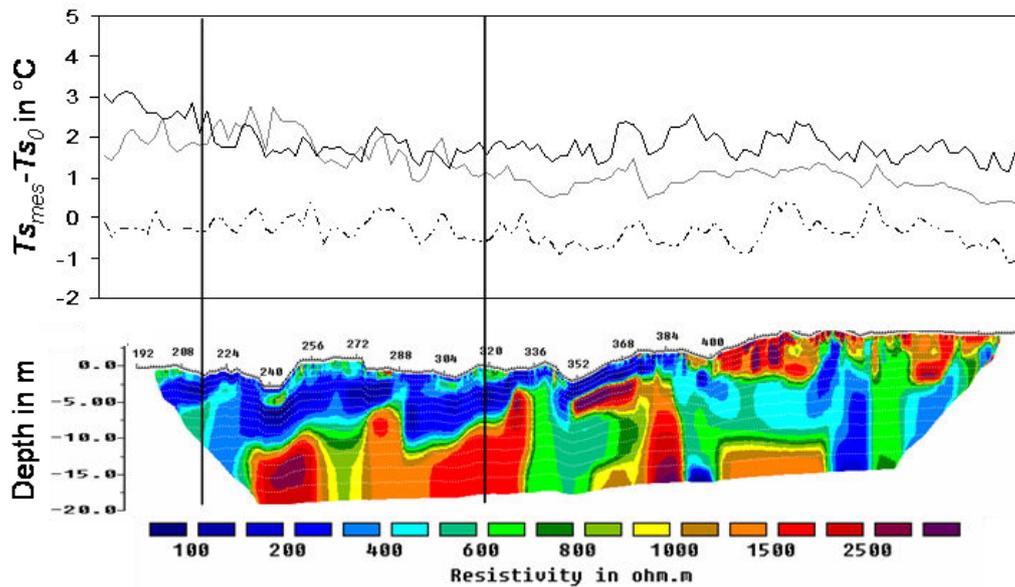


Figure 8: $T_{s_{mes}} - T_{s_0}$ for the trees located in the transect for the year 2009. The gray line, back line and dotted black line correspond to days 212, 230 and 240, respectively. The section below is the vertical resistivity profile conducted in the transect. It shows the variation in the resistivity (Ohm.m) of the soil as a proxy of the water storage capacity.

5. Conclusion

In this study, we showed that the surface temperature derived from thermal infrared radiometry data is significantly influenced by water stress on silver firs. The $T_s - T_{s_0}$ index, in which T_{s_0} is the theoretical surface temperature of an unstressed canopy, varied within a range of greater than 5°C . This range was determined based on measurements made both at the tree crown level and at the mountain scale, using a high-resolution camera for the latter measurements. However, at the tree level, as there was unexplained residual variability in the $T_s - T_{s_0}$ signal, together with differences in the relationship of $T_s - T_{s_0}$ vs. T^* from one tree to another, the use of local measurements of T_s is not suitable to quantify tree evapotranspiration. Nevertheless, we obtained quite a good relationship at a larger scale that is promising for characterization of the water stress status of fir forests. Moreover, it was possible to locate areas where trees are more sensitive to drought, presenting the possibility of mapping their vulnerability to drought. However, such a mapping requires tracking of rapidly shifting temporal patterns of the surface temperature and, thus, a short time between measurements together with a high spatial resolution. These characteristics are not available

with current space-borne thermal infrared sensors, but future space missions in development, such as the MISTIGRI mission of the CNES, would be suitable for this type of monitoring.

Acknowledgments

The research was funded by the project ANR-06-VULN-004 (French National Research Agency) and by the ONF (French National Forest Office). We thank B. Bes, N. Mariotte, Y. Xie and A. Chapelet for their important help for all the measurements in the field. Thanks to O. Marloie for the supply of calibrated meteorological sensors and to G. Sappe, J.F. Hanocq and F. Tison for their technical support on the building of sensors and wiring. A special thank to F. Jacob for their help in the use of MODTRAN. Thanks also to F. Huard for the supply of ETP data and W. Brunetto and M. Cailleret for the rainfall data.

References

- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A. and Cobb N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259(4): pp. 660-684.
- Arya S.P., 1988. Introduction to micrometeorology, Academic press, Inc., San Diego, California, 307 p.
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59: pp. 823-832.
- Battipaglia G., Saurer M., Cherubini P., Siegwolf R.T.W. and Cotrufo M.F., 2009. Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For. Ecol. Manage.* 257: pp. 820-828.
- Berni, J.A.J., Zarco-Tejada, P.J., Sepulcre-Canto, G., Fereres, E. and Villalobos, F.J., 2009. Mapping canopy conductance and CWSI in olive orchards using high resolution thermal remote sensing imagery. *Remote Sens. Environ.*, 113(11): 2380–2388.
- Berk A., Bernstein L.S. and Robertson D.C., 1989. MODTRAN: A Moderate Resolution Model for LOWTRAN 7. GL-TR-89-0122.
- Blonquist-Jr J.M., Norman J.M. and Bugbee B., 2009. Automated measurement of canopy stomatal conductance based on infrared temperature. *Agric. For. Meteorol.* 149: pp. 2189-2197.
- Boulet G., Chehbouni A., Gentine P., Duchemin B., Ezzahar J. and Hadria R., 2007. Monitoring water stress using time series of observed to unstressed surface temperature difference. *Agric. For. Meteorol.* 146(3-4): pp. 159-172
- Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: pp. 625-644.

- Brutsaert W., 1982. *Evaporation into the atmosphere. Theory, history, and applications*, Kluwer Academic Publishers, 305 p.
- Cailleret M. and Davi H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25(2): pp. 265-276.
- Cailleret M., Nourtier M., Amm A., Gillmann M. and Davi H., 2012. Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France. submitted to *Ann. For. Sci.*: pp.
- Carlson T.N. and Lynn B., 1991. The effects of plant water storage on transpiration and radiometric surface temperature. *Agric. For. Meteorol.* 57: pp. 171-186.
- Cristóbal J., Poyatos R., Ninyerola M., Llorens P. and Pons X., 2011. Combining remote sensing and GIS climate modelling to estimate daily forest evapotranspiration in a Mediterranean mountain area. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15(5): pp. 1563-1575.
- Davi H., Dufrêne E., Granier A., Dantec V.L., Barbaroux C., François C. and Bréda N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecol. Modell.* 185: pp. 387-405.
- Delzon S., Sartore M., Granier A. and Loustau D., 2004. Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiol.* 24: pp. 1285-1293.
- Duchemin B., 1998. Apport des capteurs satellitaires à large champ pour l'estimation de variables de fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés. Unité de bioclimatologie de l'INRA, Université Paul Sabatier de Toulouse III, Bordeaux, pp. 1-120.
- Duchemin B., Guyon D. and Lagouarde J.P., 1999. Potential and limits of NOAA-AVHRR temporal composite data for phenology and water stress monitoring of temperate forest ecosystems. *Int. J. Remote Sens.* 20(5): pp. 23-32.
- Dufrêne E., Davi H., François C., Maire G.L., Dantec V.L. and Granier A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol. Modell.* 185: pp. 407-436.
- Fiora A. and Cescatti A., 2008. Vertical foliage distribution determines the radial pattern of sap flux density in *Picea abies*. *Tree Physiol.* 28: pp. 1317-1323.
- Fuchs M., 1990. Infrared measurement of canopy temperature and detection of plant water stress. *Theor. Appl. Climatol.* 42: pp. 253-261.
- Grace J., 1977. *Plant response to wind*, Academic Press, London; New York; San Francisco.
- Granier A., 1985. A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann. For. Sci.* 42: pp. 193-200.
- Guilioni L., Jones H.G., Leinonen I. and Lhomme J.P., 2008. On the relationships between stomatal resistance and leaf temperatures in thermography. *Agric. For. Meteorol.* 148: pp. 1908-1912.
- Hais M. and Kucera T., 2009. The influence of topography on the forest surface temperature retrieved from Landsat TM, ETM + and ASTER thermal channels. *J. Photogramm. Remote Sens.* 64: pp. 585-591.
- Jacob F., 1999. Utilisation de la télédétection courtes longueurs d'ondes et infrarouge thermique à haute résolution spatiale pour l'estimation des flux d'énergie à l'échelle de la parcelle agricole. Toulouse III, Toulouse, pp. 250.
- Jacob F., Petitcolin F., Schmutge T., Vermote E., French A. and Ogawa K., 2004. Comparison of land surface emissivity and radiometric temperature derived from MODIS and ASTER sensors. *Remote Sens. Environ.* 90: pp. 137-152.
- Kutscha N.P. and Sachs I.B., 1962. Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. Report 2246, Forest Products Laboratory, Madison, WI, pp. 16.

- Lagouarde J.P., Ballans H., Moreau P., Guyon D. and Coraboeuf D., 2000. Experimental study of brightness surface temperature angular variations of maritime Pine (*Pinus pinaster*) stands. *Remote Sens. Environ.* 72: pp. 17-34.
- Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K. and Ulrich E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J. Vegeta. Sci.* 21: pp. 364-376.
- Leuzinger S. and Körner C., 2007. Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agric. For. Meteorol.* 146: pp. 27-35.
- Leuzinger S., Zotz G., Asshoff R. and Körner C., 2010. Tree surface temperature in an urban environment. *Agric. For. Meteorol.*, 150(1): 56-62.
- Lhomme J.P., Chehbouni A. and Monteny B., 2000. Sensible heat flux-radiometric surface temperature relationship over sparse vegetation: parameterizing B^{-1} . *Boundary Layer Meteorol.* 97: pp. 431-457.
- Luquet D., Bégué A., Vidal A., Clouvel P., Dauzat J., Olioso A., Gu X.F. and Tao Y., 2003. Using multidirectional thermography to characterize water status of cotton. *Remote Sens. Environ.* 84(3): pp. 411-421.
- Mahrt L. and Vickers D., 2004. Bulk formulation of the surface heat flux. *Bound.-Lay. Meteorol.*, 110: 357-379.
- Martin T.A., Hinckley T.M., Meinzer F.C. and Sprugel D.G., 1999. Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. *Tree Physiol.* 19: pp. 435-443.
- Mölder M. and Lindroth A., 1999. Thermal roughness length of a boreal forest. *Agric. For. Meteorol.* 98-99: pp. 659-670.
- Monteith J.L., 1973. *Principles of Environmental Physics*, Edward Arnold, London.
- Nadezhdina N., 2010. Integration of water transport pathways in a maple tree: responses of sap flow to branch severing. *Ann. For. Sci.* 67(107): pp.
- Nakai T., Sumida A., Daikoku K., Matsumoto K., Molen M.K.v.d., Kodama Y., Kononov A.V., Maximov T.C., Dolman A.J., Yakubi H., Hara T. and Ohta T., 2008. Parametrisation of aerodynamic roughness over boreal, cool- and warm-temperate forests. *Agric. For. Meteorol.* 148: pp. 1916-1925.
- Noilhan J. and Mahfouf J.-F., 1996. The ISBA land surface parameterisation scheme. *Global Planet. Change*, 13(1-4): 145-159.
- Nourtier M., Chanzy A., Granier A. and Huc R., 2011. Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime. *Ann. For. Sci.* 68 (7): pp. 1255-1264
- Nourtier M., Cailleret M., Yingge X., Chanzy A., Huc R. and Davi H., 2012. Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during and after drought in relation to soil characteristics. submitted to *Ann. For. Sci.*
- Olioso A., 1995. Estimating the difference between brightness and surface temperatures for a vegetal canopy. *Agric. For. Meteorol.* 72: pp. 237-242.
- Oliva J. and Colinas C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manage.* 252: pp. 84-97.
- Peñuelas J., Lloret F. and Montana R., 2001. Severe droughts effects on mediterranean woody flora in Spain. *For. Sci.* 47: pp. 214-218.
- Pierce L.L., Running S.W. and Riggs G.A., 1990. Remote detection of canopy water stress in coniferous forests using the NS001 Thematic Mapper Simulator and the Thermal Infrared Multispectral Scanner. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 56(1): pp. 579-586.
- Prévot L., Brunet Y., Paw U.K.T. and Seguin B., 1993. Canopy modelling for estimating sensible heat flux from thermal infrared measurements International workshop on

- Thermal infrared remote sensing of the energy and water balance over vegetation in conjunction with other sensors, INRA Bioclimatologie Bordeaux, La Londe Les Maures, pp. 7.
- Saxton W.L. and McCaughey J.H., 1988. Measurement considerations and trends in biomass heat storage of a mixed forest. *Can. J. For. Res.* 18: pp. 143-149.
- Scherrer D., Bader M.K.-F. and Körner C., 2011. Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies. *Agric. For. Meteorol.*, 151(12): 1632–1640.
- Sepulcre-Canto, G. et al., 2006. Detection of water stress in a olive orchard with thermal remote sensing imagery. *Agric. For. Meteorol.*, 136: 31-44.
- Smith W.K., 1980. Importance of aerodynamic resistance to water use efficiency in three conifers under field conditions. *Plant Physiol.* 65: pp. 132-135.
- Tao Y., 2002. Mesures et modélisation des mesures directionnelles de la température de brillance : cas d'un couvert de maïs en rang. Laboratoire d'optique atmosphérique, Université des sciences et technologie de Lille, Lille, pp. 201.
- VanMantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H. and Veblen T.T., 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323(DOI: 10.1126/science.1165000): pp.
- Xie Y., Chanzy A. and Nourtier M., 2012. Evaluation of electrical tomography to estimate soil water storage capacity of rocky soils. submitted to *Catena*.

5.3.3. Conclusion de l'article

Il a été possible d'établir une relation entre un indice de température de surface et la transpiration à l'échelle de l'arbre. L'utilisation de cet indice a permis de limiter la variabilité du signal de température de surface mais une variabilité résiduelle persiste, probablement liée au calcul de la résistance aérodynamique et à la taille de la zone de mesure.

A l'échelle du versant, il semble possible de détecter les variations spatiales et temporelles du stress hydrique, et des zones qui présenteraient un stress hydrique plus précoce ont pu être localisées. Cette mesure à haute résolution permet de distinguer les couronnes des arbres tout en étant plus intégrative des niveaux de transpiration que la mesure à l'échelle de l'arbre, et est donc mieux corrélée avec les mesures de transpiration. Il serait cependant préférable de pouvoir prendre en compte la variabilité de la résistance aérodynamique et de la densité du couvert. Par ailleurs, il serait intéressant d'effectuer des mesures de la transpiration des arbres dans la zone identifiée comme subissant des stress hydriques précoces afin de valider cette observation.

5.3.4. Suivi journalier de la température de surface

Les différentes images acquises le jour 212 de l'année 2009 sont présentées (Figure 5.12). Ce jour correspond à celui pour lequel une zone présentant une élévation précoce (par rapport au jour de mesure suivant) de la valeur de l'indice $T_s - T_{s0}$ a été identifiée. La valeur de l'indice de température de surface est maximale à 12:00 TU et la zone identifiée n'est discernable qu'à cette heure de la journée. Ceci révèle que ce phénomène est de courte durée. Son observation nécessite alors une prise d'image fréquente autour de la période d'intérêt.

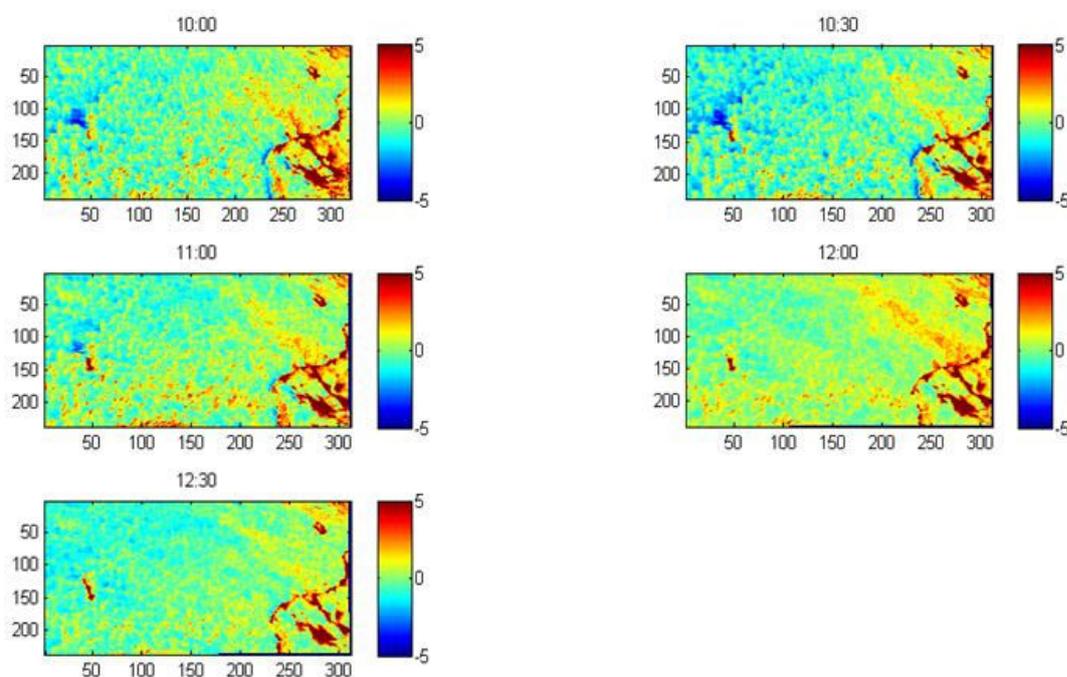


Figure 5.12 : Suivi de l'indice $T_s - T_{s0}$ le jour 212 de l'année 2009. Les échelles correspondent à la différence $T_s - T_{s0}$ en °C. Les images après 12:30 TU ne sont pas présentées à cause de passages nuageux au dessus de la zone étudiée.

5.4. Synthèse

La résolution des images est effectivement un élément critique de l'analyse par télédétection et la faible résolution des images SPOT, et a compromis le suivi de la mortalité sur le versant nord du mont Ventoux (cf. § 5.2). L'utilisation d'images à haute résolution provenant de survols en avion semble alors être une alternative adéquate pour un suivi régulier de ce phénomène de mortalité en lien avec le climat. La possibilité de détecter la défoliation des arbres avec cette technique reste encore à évaluer.

Apport de la télédétection pour la spatialisation des propriétés du couvert forestier
L'utilisation de l'infrarouge thermique à haute résolution s'est révélée être un outil efficace pour la détection des variations spatiales et temporelles de l'intensité des stress hydriques subis par les arbres. Ce type d'étude nécessite un suivi régulier de la température de surface du versant au cours de l'année et de connaître les conditions météorologiques sur la zone étudiée. Elle pourrait constituer un outil intéressant pour les gestionnaires forestiers en permettant de localiser des zones plus vulnérables au stress hydrique et de caractériser la durée et l'intensité des stress hydriques "ressentis" sur différents massifs forestiers, la gestion pouvant alors être adaptée en fonction des risques de mortalité ou de dépérissement dus à la sécheresse.

La température de surface mesurée ainsi pourrait être assimilée dans les modèles afin d'obtenir une spatialisation des bilans hydrique et carboné au niveau du peuplement forestier. L'évolution de la réserve utile, de la durée et de l'intensité des stress hydriques pourraient alors être mieux estimée. Ainsi, la vulnérabilité des différentes zones pourrait être caractérisée, une zone plus vulnérable correspondant à une zone présentant un stress hydrique plus précoce, ce qui constituerait une aide importante pour la décision en termes de gestion forestière. Un suivi fin et fréquent n'est pas facile à mettre en place en raison du temps de travail nécessaire. Ainsi, des missions satellitaires à haute résolution et à haute répétitivité temporelle (telle que la mission MISTIGRI initiée au CNES) présenteraient un atout indéniable pour l'étude de la vulnérabilité à la sécheresse en forêt.

Conclusion

6.1. Synthèse

L'objectif de cette étude était d'apporter des éléments de compréhension des processus impliqués dans la vulnérabilité à la sécheresse du sapin pectiné et d'évaluer la possibilité de cartographier les différents degrés de vulnérabilité à l'échelle du massif forestier. Différentes approches ont été utilisées pour étudier le fonctionnement hydrique du sapin pectiné par diverses mesures et en couplant les bilans hydrique et carboné par modélisation. Un intérêt particulier a été apporté à l'influence des propriétés hydriques du sol et de l'altitude sur les cycles hydriques et carbonés des arbres. La télédétection dans l'infrarouge thermique a été utilisée dans le but d'accéder aux variabilités spatiales de l'intensité et de la durée du stress hydrique « ressenti » par les sapins.

Au cours de cette étude, un développement méthodologique a été apporté pour la mesure de flux de sève sur les arbres. La technique à dissipation de chaleur développée par Granier (1985) a été utilisée et une méthode de calibration des mesures basée sur l'équation générique de Granier (1985) a été mise au point pour permettre la correction de l'erreur due à l'emploi d'un chauffage cyclique. Cette méthode, basée sur les données acquises in situ, peut être facilement reproduite.

Les mesures de transpiration ont montré que la régulation stomatique du sapin pectiné lui permet de maintenir un potentiel foliaire élevé (> -2 MPa) et de limiter le niveau d'embolie ($< 16\%$ sur les racines situées dans les horizons de sol superficiels) lors d'une sécheresse. Selon les deux principales hypothèses émises pour expliquer la mortalité induite par la sécheresse (McDowell et al., 2008; Sala et al., 2010; McDowell, 2011), la vulnérabilité du sapin pectiné ne paraît pas causée par une cavitation étendue, mais résiderait plutôt dans la faible disponibilité du carbone à la suite d'une sécheresse.

L'utilisation du modèle CASTANEA, couplant les cycles du carbone et de l'eau, a effectivement permis de montrer que, lors d'intenses sécheresses, l'apport net de carbone du sapin pectiné semble diminuer en raison d'une réduction de la photosynthèse due à la fermeture stomatique liée au stress hydrique alors que la respiration d'entretien des organes est maintenue. D'après les simulations, ceci s'accompagne d'une diminution de la biomasse racinaire et des réserves carbonées utilisées pour la respiration et d'une compensation de la mortalité racinaire pendant la sécheresse (mécanisme ayant été ajouté au modèle lors de cette

étude). La diminution de la biomasse racinaire expliquerait alors les arrières effets de la sécheresse qui ont été observés, se traduisant par la diminution de la transpiration maximale l'année suivant un long stress hydrique.

Ces arrières effets ont pu être observés grâce à la mesure de flux de sève en profondeur dans l'aubier, ce flux ayant cessé suite au long stress hydrique subi lors de l'été 2009, malgré une reconstitution satisfaisante des ressources hydriques pendant l'hiver. Ce phénomène est probablement dû au fait que les arbres étudiés ont été préalablement affaiblis par les sécheresses des années précédentes (2003 à 2006). En effet, les simulations révèlent que suite à cette période, le taux de réserves carbonées et la conductance stomatique sont réduits après 2007.

Les simulations montrent également que, lors de sécheresses répétées ou d'une augmentation des températures estivales, l'effet négatif de ces dernières sur la biomasse racinaire et la quantité de réserve se cumule d'années en années et peut entraîner, à plus long terme, une diminution du LAI des arbres, comme simulé sur la période 2003-2006. Les résultats de modélisation montrent que ces effets sont d'autant plus forts si on prend en compte un contrôle de la transpiration et de la photosynthèse par la biomasse racinaire dans le modèle. Cette diminution du LAI est régulièrement observée (Limousin, 2009; Thabeet et al., 2009) et peut être considérée comme une acclimatation à la sécheresse car, même si elle entraîne une diminution de la photosynthèse, elle s'accompagne d'une utilisation plus faible de la ressource en eau et d'une diminution de la respiration foliaire. Les arbres seraient alors considérés comme dépérissants, mais cet ajustement expliquerait pourquoi le dépérissement n'est pas toujours suivi d'un phénomène de mortalité (Cailleret, 2011).

Un taux de mortalité plus élevé a été observé pour les arbres s'étant développés sur un sol à plus forte réserve hydrique. Ces arbres auraient eu un développement juvénile plus important qui serait à l'origine de leur plus forte vulnérabilité à la sécheresse. En effet, d'après les simulations effectuées, un tel développement (diamètre et LAI initiaux plus élevés) augmenterait les besoins en carbone et en eau de ces arbres, accentuant les effets négatifs des sécheresses. Ceci confirme les observations réalisées par dendrochronologie sur le Mont Ventoux (Cailleret, 2011). La vulnérabilité à la sécheresse de ces arbres serait d'autant plus marquée si, selon l'hypothèse émise d'après le suivi de l'intensité des stress hydriques « subis » par ces arbres (mesures de potentiels de base), le développement de leur système racinaire est plus limité en profondeur. D'après les considérations précédentes, le taux de mortalité sur ces sols resterait alors plus élevé dans les prochaines années en cas de sécheresse répétées. Néanmoins, une baisse de leur croissance, observée par dendrochronologie suite à

une sécheresse intense, pourrait correspondre à une diminution du LAI favorable à des conditions plus sèches. D'après les mesures dendrochronologiques, les arbres ayant une croissance juvénile inférieure à la moyenne sont également plus vulnérables à la sécheresse et correspondraient à des arbres ayant une photosynthèse limitée (Cailleret, 2011).

D'après les mesures de flux de sève réalisées à différentes profondeurs dans l'aubier, il semblerait que les capacités de prélèvement en eau des racines les plus profondes soient les plus affectées suite à un stress hydrique. Ceci reste une hypothèse car aucune mesure n'a été réalisée au niveau du système racinaire. Néanmoins, pour les arbres se situant sur des sols à faible réserve hydrique montrant une reprise du flux de sève en profondeur dans l'aubier, il y aurait une priorité à reformer le système racinaire, potentiellement par une allocation favorisée du carbone vers ce dernier. Ceci constituerait un ajustement aux conditions sèches du milieu.

S'il ne semble pas y avoir d'ajustement du rapport entre surface d'aubier et surface foliaire selon les propriétés hydriques du sol, un tel ajustement a été constaté en fonction de l'altitude. En effet, à faible altitude, les arbres sont soumis à des climats plus secs et plus chauds et ont développé une plus forte surface d'aubier par rapport à leur surface foliaire, améliorant ainsi leurs capacités de transport et de stockage de l'eau (Withehead et al., 1984; Margolis et al., 1988; Mencuccini and Grace, 1995; White et al., 1998; Martinez-Vilalta et al., 2009). Cependant, les taux de mortalité observés à cette altitude restent plus élevés (Cailleret, 2011). Cet ajustement ne semblerait ainsi pas suffisant en cas de sécheresses répétées, d'autant plus que la respiration des arbres, situés à cette altitude, est accrue en raison de températures plus élevées. Par ailleurs, la compétition entre les individus pour les réserves hydriques ne semble pas être un facteur déterminant dans la vulnérabilité à la sécheresse (Cailleret, 2011).

Finalement, à l'échelle du massif forestier du Mont Ventoux, les sapins pectinés situés à faible altitude sont plus vulnérables à la sécheresse, comme cela avait été observé sur l'ensemble des massifs des Préalpes (Ladier, 2009). A plus fine échelle, une autre source de variabilité de la vulnérabilité à la sécheresse réside dans les propriétés du sol, les arbres s'étant développés sur des sols à plus fortes réserves hydriques étant les plus sensibles. Ainsi, la vulnérabilité à la sécheresse du sapin pectiné dépend à la fois des conditions climatiques et de leur acclimatation au milieu, déterminant la durée et l'intensité des stress hydriques « subis ».

En forêt domaniale d'Issole, les taux de mortalité sont plus faibles, mais la proportion de sapins présentant des déficits foliaires est plus importante et répartie de manière homogène sur l'ensemble du massif (Cailleret, 2011). Ces phénomènes seraient dus à (1) un sol plus homogène impliquant le fait que les conditions hydriques dépendent principalement de l'altitude, et (2) à l'absence de scolytes sur le massif, n'induisant alors pas une mortalité des arbres malgré leur affaiblissement par les sécheresses. En effet, les attaques de scolytes – ravageur présent sur le Mont Ventoux – sur les arbres affaiblis, entraînant la mort des individus touchés, constituent un facteur aggravant les effets du stress hydrique (Gillmann et al., submitted). De plus, ils peuvent agir en tant que facteurs prédisposants ou déclenchants en affectant l'aubier et en consommant le phloème des arbres sains (Gillmann et al., submitted).

La télédétection dans le domaine optique n'a pas permis de détecter le phénomène de mortalité sur le Mont Ventoux avec un indice comme le RVI, en raison de la trop faible résolution des images utilisées et de la répartition en mosaïque des arbres morts. En revanche, la télédétection dans l'infrarouge thermique a permis un suivi temporel, de manière qualitative, de la durée et de l'intensité du stress hydrique « ressenti » par les arbres à l'échelle du versant. Pour cette approche, un indice de température de surface prenant en compte les conditions météorologiques et la régulation modélisée d'arbres non soumis au stress hydrique a été utilisé. Il semble possible de repérer des zones subissant des stress hydriques plus précoces, qui correspondraient à des sols présentant une plus forte capacité de rétention de l'eau. Ceci corroborerait les éléments de discussion précédents sur la variabilité de la vulnérabilité en fonction des propriétés du sol. Cependant des mesures de validation sont nécessaires pour conclure sur ce point.

Les principaux résultats de cette étude sont donc :

- le développement d'une méthode pour corriger l'erreur créée par l'utilisation d'un **chauffage cyclique** pour la mesure de **flux de sève**
- l'identification des facteurs de régulation de la transpiration : caractérisation de la stratégie de **régulation stomatique** du sapin pectiné et de sa **vulnérabilité à l'embolie**
- l'observation d'**arrière effets** du stress hydrique avec un arrêt du flux de sève en profondeur dans l'aubier dont la durée reste à déterminer
- l'ajout d'un **mécanisme de contrôle** de la transpiration et de la photosynthèse par la **biomasse de racines fines** dans le **modèle CASTANEA** afin de représenter l'impact du stress hydrique et les arrière effets de la sécheresse
- l'évaluation par modélisation des effets des sécheresses sur les **bilans hydriques et carbonés** en fonction du **développement initial des arbres et des propriétés du sol**
- la caractérisation des taux de **mortalité des arbres** et de leur vulnérabilité à la sécheresse en fonction de la variabilité des **propriétés hydriques du sol**
- l'évaluation des potentialités de l'**infrarouge thermique** pour détecter le stress hydrique en forêt de conifères

Néanmoins, de nombreuses questions restent ouvertes, et nécessitent des travaux de recherches complémentaires.

6.2. Perspective de recherche

Suite aux différentes mesures et aux simulations réalisées, différentes hypothèses ont été émises concernant le système racinaire. Il s'avère nécessaire d'étudier précisément ce dernier afin de mieux appréhender son influence dans la vulnérabilité à la sécheresse du sapin pectiné et de pouvoir intégrer les mécanismes identifiés dans les modèles. Les questions soulevées sont alors :

- L'architecture du système racinaire varie-t-elle en fonction des propriétés hydriques du sol, notamment au niveau de l'exploration racinaire en profondeur ? Peut-elle expliquer la variabilité des intensités de stress hydrique ?
- Quels sont les facteurs influençant la dynamique de renouvellement des racines fines ? Existe-t-il une influence du stress hydrique sur le taux de mortalité et de renouvellement des racines fines ? L'allocation du carbone au système racinaire varie-t-elle avec les propriétés hydriques du sol ?
- Quelle est la conductivité hydraulique des racines profondes par rapport aux racines plus en surface ? Sont-elles plus vulnérables à l'embolie ?

- Le lien supposé entre la conduction de l'eau dans l'aubier profond et le prélèvement de l'eau en profondeur dans le sol est-il valide ?
- Y a-t-il un transfert progressif du prélèvement de l'eau depuis la surface vers la profondeur en période de sécheresse ? Un transfert de l'eau prélevée par les racines profondes vers les couches de sol de surface (hydraulic lift) se produit-il (Nadezhdina et al., 2010) ?

Des méthodes indirectes peuvent être utilisées pour caractériser, de manière qualitative, l'évolution temporelle de la profondeur de prélèvement de l'eau du sol, telle que la signature isotopique de l'eau (rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ou hydrogène/deutérium) de l'eau prélevée par les arbres. De même, un marquage isotopique de l'eau prélevée par les racines pourrait permettre d'identifier le lien entre les profondeurs de prélèvement dans le sol et de circulation dans l'aubier. Un suivi simultané des flux de sève dans les racines et dans l'aubier est une autre alternative pour une telle étude (Nadezhdina et al., 2010). Néanmoins, malgré la difficulté d'accéder au système racinaire sur un terrain tel que celui du Mont Ventoux, des mesures directes s'avèreraient également très utiles.

Des suivis à plus long terme de la transpiration, par mesure de la densité de flux de sève à plusieurs profondeurs dans l'aubier, devraient être mis en place afin de pouvoir caractériser la durée des arrières effets et évaluer s'ils sont liés à un affaiblissement suite à des sécheresses répétées comme il est supposé. De plus, les effets des stress hydriques et de l'embolie pouvant se produire l'hiver devraient également être étudiés par une étude, des potentiels hydriques, de la conductivité hydraulique et des taux d'embolie en période hivernale. Ceci, afin d'évaluer si ces processus sont impliqués dans le phénomène de mortalité du sapin pectiné comme cela a été observé pour le pin sylvestre (Peguero-Pina et al., 2011).

L'hypothèse d'une « privation » de carbone étant privilégiée pour expliquer la vulnérabilité du sapin pectiné à la sécheresse, une caractérisation des réserves carbonées disponibles suite à une sécheresse et des contraintes sur leur transport par le phloème (Sala et al., 2010) permettrait d'apporter des éléments de validation de cette hypothèse. De plus, les variations spatiales et temporelles des stratégies d'allocation du carbone vers les différents organes et les réserves, sans omettre l'allocation vers les organes reproducteurs et pour la synthèse des défenses, devraient être également étudiées et intégrées dans les modèles (Bréda et al., 2006). Ainsi, des expérimentations pourraient être mises en place pour étudier simultanément les cycles du carbone et de l'eau, par mesure de flux au-dessus du couvert par exemple, ainsi que

la croissance des différents organes et le niveau de réserves carbonées (Ryan, 2011). Une analyse couplée entre la quantité de carbone disponible et l'occurrence des attaques par les insectes pourrait être également envisagée. Par ailleurs, un intérêt particulier devrait être apporté au suivi de la surface d'aubier afin d'identifier si, à la suite d'une sécheresse, une diminution de la surface fonctionnelle pour le transport de la sève est constatée et s'il existe une priorité à la reconstitution d'une forte surface d'aubier comme l'ont décrit Brodribb et al. (2010).

6.3. Contribution pour la gestion forestière

Les possibilités pour le maintien de la population de sapins pectinés dans un massif tel que celui du Mont Ventoux sont l'acclimatation, l'adaptation génétique ou la migration en altitude. Étant donné la vitesse des changements climatiques attendus (Somot et al., 2008; Gracia-Ruiz et al., 2011) et la lenteur du processus d'adaptation pour des espèces arborées aux longs cycles reproductifs (Petit et al., 2008), l'adaptation génétique ne semble pas permettre le maintien de la population dans le futur. De même, les capacités de migration ne semblent pas suffisantes par rapport à la vitesse d'augmentation des températures supposées (Amm, 2011). L'acclimatation serait alors nécessaire au maintien de cette population. Si certains des arbres présents actuellement résistent aux sécheresses et se régénèrent, la nouvelle génération, se développant dans des conditions plus sèches, pourrait s'y acclimater dès la phase juvénile et s'avérer moins vulnérable. Si le changement climatique est continu, cette acclimatation ne sera pas suffisante.

Afin de favoriser le maintien de la population et cette acclimatation, une gestion adaptée avec une attention particulière au semis de régénération naturelle pourrait être adoptée (Legay and Ladier, 2008). L'implantation progressive d'essences plus adaptées à la sécheresse pourrait également être favorisée par les gestionnaires (Legay, 2011).

Le travail présenté permet d'apporter des éléments pour mieux caractériser la vulnérabilité à la sécheresse et ses variations spatiales. Ceci peut permettre aux gestionnaires d'espaces forestiers d'identifier les zones où une intervention peut être nécessaire. Ainsi, selon l'échelle d'étude, l'influence des propriétés du sol peut être déterminante et doit être considérée différemment qu'elle ne l'est habituellement (Ladier, 2009). En effet, à l'échelle de la placette forestière, les arbres les plus vulnérables ne sont pas situés sur les sols présentant une réserve hydrique limitée. Dans le guide des stations forestières, orienté pour caractériser la

productivité potentielle en fonction des conditions pédologiques des placettes, il pourrait être intéressant d'ajouter une caractérisation de l'impact des propriétés du sol sur la vulnérabilité à la sécheresse et les potentialités de survie des arbres.

Le modèle proposé pourrait permettre d'évaluer la résistance de différentes essences à la sécheresse à partir de traits fonctionnels telles que la régulation stomatique, la vulnérabilité à l'embolie ou les capacités d'adaptation de l'architecture racinaire en prenant en compte de manière intégrée le fonctionnement hydrique et carboné de la plante. Une fois validé sur les mesures décrites précédemment, il peut être utilisé afin de fournir des probabilités de mortalité à l'échelle du peuplement en fonction des propriétés du sol des massifs forestiers, de l'ajustement des arbres à ces dernières et de l'altitude. Un modèle tel que CASTANEA peut être couplé à un modèle de dynamique forestière pour, par exemple, prendre en compte la compétition pour la ressource hydrique. Il peut également constituer un outil prédictif dans le cadre des changements climatiques attendus. Néanmoins, de telles approches nécessitent de connaître les propriétés du sol et leur variabilité spatiale. Elles peuvent être caractérisées par la résistivité électrique. En effet, la tomographie électrique, telle que pratiquée, a montré des résultats, mais sa mise en œuvre n'est pas adaptée à la cartographie. Des outils de mesure portatifs existent, tels que les conductimètres à induction électromagnétique, et pourraient être utilisés par les gestionnaires mais il sera nécessaire d'évaluer si la faible résolution verticale de ces méthodes est suffisante pour discriminer des classes de sols pertinentes.

Finalement, la télédétection dans l'infrarouge thermique pourrait également constituer un outil intéressant pour les gestionnaires forestiers dans le but de suivre l'intensité et la durée des stress hydriques sur différents massifs et caractériser leur vulnérabilité à la sécheresse à plus large échelle. On a montré que la dynamique d'évolution du stress révélé par l'imagerie IRT pourrait être un marqueur de la vulnérabilité des sapins au stress hydrique. Un tel suivi nécessitera des mesures fréquentes et à haute résolution de la température de surface tel que celui qui pourra être réalisé par la mission satellitaire MISTIGRI (actuellement en phase A au CNES). De plus, une assimilation des températures de surface mesurées dans des modèles simulant le bilan hydrique des arbres permettrait de caractériser de manière quantitative les réserves hydriques disponibles pour les arbres et l'intensité et la durée du stress hydrique ressenti. Ce type d'approche par télédétection permettrait de réaliser des cartographies de la vulnérabilité d'un massif forestier à la sécheresse, en vue d'y mettre en œuvre une gestion dynamique anticipant les changements climatiques à venir.

Bibliographie

- Adams H.D. and Kolb T.E., 2005. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. *J. Biogeog.* 32: pp. 1629-1640.
- Agren G.I. and Axelsson B., 1980. Population respiration - a theoretical approach *Ecol. Model.* 11(1): pp. 39-54.
- Allen C.D., 2007. Cross-scale interactions among forest dieback, fire, and erosion in northern New Mexico landscapes. *Ecosystems* 10: pp. 797-808.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A. and Cobb N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259(4): pp. 660-684.
- Amm A., 2011. Contribution à l'estimation des potentialités de migration des essences forestières face au changement climatique: le cas du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. Thèse de l'Université d'Aix Marseille III. 219pp.
- Arya S.P., 1988. Introduction to micrometeorology, Academic press, Inc., San Diego, California, 307 p.
- Aussenac G., 1980. Comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces de sapins et de pins noirs en phase de dessiccation. *Ann. For. Sci.* 37(3): pp. 201-215.
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59: pp. 823-832.
- Baldocchi D., 1994. An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiol.* 14(1069-1079): pp.
- Ball J.T., Woodrow I.E. and Berry J.A., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis research*, Biggins, J. (Ed.), pp. 221-224.
- Baret F. and Guyot G., 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sens. Environ.* 35(161-173): pp.
- Baret F., Guyot G., Begue A., Maurel P. and Podaire A., 1988. Complementarity of middle-infrared with visible and near-infrared reflectance for monitoring wheat canopies. *Remote Sens. Environ.* 26: pp. 213-225.
- Battipaglia G., Saurer M., Cherubini P., Siegwolf R.T.W. and Cotrufo M.F., 2009. Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For. Ecol. Manage.* 257: pp. 820-828.
- Becker M., 1977. Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse des jeunes plants résineux. exemple de 3 sapins du pourtour méditerranéen (*Abies alba*, *A. Nordmanniana*, *A. numidica*). *Ann. For. Sci.* 34(2): pp. 137-158.
- Becker M., 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Ann. For. Sci.* 44(4): pp. 379-402.
- Becker M., Landmann G. and Lévy G., 1989. Silver fir decline in the Vosges mountains (France): role of climate and silviculture. *Water Air Soil Pollut.* 48: pp. 77-86.
- Becker P., Meinzer F.C. and Wullschleger S.D., 2000. Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecol.* 14: pp. 4-11.
- Ben-Gal A., Agam N., Alchanatis V., Cohen Y., Yermiyahu U., Zipori I., Presnov E., Spintsin M. and Dag A., 2009. Evaluating water stress in irrigated olives: correlation of soil

- water status, tree water status, and thermal imagery. *Irrigation Science* 27: pp. 367-376.
- Bert G.D., 1993. Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains - an ecological and dendrological study. *Acta oecologia* 14(2): pp. 229-246.
- Blondel J., 2007. La biodiversité animale sur le mont Ventoux. *Forêt Méditerranéenne* XXVIII(4): pp.
- Blonquist-Jr J.M., Norman J.M. and Bugbee B., 2009. Automated measurement of canopy stomatal conductance based on infrared temperature. *Agric. For. Meteorol.* 149: pp. 2189-2197.
- Boulet G., Chehbouni A., Gentine P., Duchemin B., Ezzahar J. and Hadria R., 2007. Monitoring water stress using time series of observed to unstressed surface temperature difference. *Agric. For. Meteorol.* 146(3-4): pp. 159-172
- Braud I., Dantassantonino A.C., Vauclin M., Thony J.L. and Ruelle P., 1995. A simple soil-plant-atmosphere transfer model (SISPAT) development and field verification. *J. Hydrol.* 166(3-4): pp. 213-250.
- Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: pp. 625-644.
- Breshears D.D. and Allen C.D., 2002. The importance of rapid, disturbance-induced losses in carbon management and sequestration. *Global Ecol. Biogeog. Letters* 11: pp. 1-15.
- Brodribb T. and Hill R.S., 1998. The photosynthetic drought physiology of a diverse group of southern hemisphere conifer species is correlated with minimum seasonal rainfall. *Functional Ecol.* 12: pp. 465-471.
- Brodribb T.J., Bowman D.J.M.S., Nichols S., Delzon S. and Burrell R., 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytol.* 188(2): pp. 533-542.
- Brunner I. and Godbold D.L., 2007. Tree roots in a changing world. *J. For. Res.* 12: pp. 78-82.
- Brutsaert W., 1982. *Evaporation into the atmosphere. Theory, history, and applications*, Kluwer Academic Publishers, 305 p.
- Burton A.J., Pregitzer K.S. and Ruess R.W., 2002. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia* 131(4): pp. 559-568.
- Cailleret M., 2011. Causes fonctionnelles de la mortalité du sapin pectiné en Provence, Université de Aix Marseille 3.
- Cailleret M. and Davi H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25(2): pp. 265-276.
- Cailleret M. and Davi H., submitted. How to predict drought-induced tree mortality from radial growth data ? *J. Ecol.*
- Cailleret M., Nourtier M., Amm A., Gillmann M. and Davi H., 2012. Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France. submitted to *Ann. For. Sci.*
- Camarero J.J., Bigler C., Linares J.C. and Gil-Pelegrín E., 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *For. Ecol. Manage.* doi: 10.1016/j.foreco.2011.05.009: pp.
- Canadell J., Jackson R.B., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E. and Schulze E.-D., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: pp. 583-595.

- Carlson T.N. and Lynn B., 1991. The effects of plant water storage on transpiration and radiometric surface temperature. *Agric. For. Meteorol.* 57: pp. 171-186.
- Carreiras J.M.B., Pereira J.M.C. and Pereira J.S., 2006. Estimation of tree canopy cover in evergreen oak woodlands using remote sensing. *For. Ecol. Manage.* 223: pp. 45–53.
- Carton G., 2008. Vulnérabilité à l'embolie chez le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) du Mont Ventoux, Rapport de stage, INRA, Unité Ecologie des forêts méditerranéennes.
- Cermak J., Nadezhina N., Meiresonne L. and Ceulemans R., 2008. Scots pine root distribution derived from radial sap flow patterns in stems of large leaning trees. *Plant Soil* 305: pp. 61-75.
- Certini V.G., Corti G. and Ugolini F.C., 2000. Influence of soil properties on the mortality of silver fir in Tuscany, Italy. *Forstw. Cbl.* 119: pp. 323-331.
- Ceschia E., Damesin C. and Lebaube S., 2002. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* 59(8): pp. 801-812.
- Chambers J.Q., Asner G.P., Morton D.C., Anderson L.O., Saatchi S.S., Espirito-Santo F.D.B., Palace M. and Jr C.S., 2007. Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 22(8): pp. 389-440.
- Chiesi M., Maselli F., Moriondo M., Fibbi L., Bindi M. and Running S.W., 2007. Application of BIOME-BGC to simulate Mediterranean forest processes. *Ecol. Model.* 206: pp. 179–190.
- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., Noblet N.D., 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. and Valentini R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437(7058): pp. 529-533.
- Cochard H., 2006. Cavitation in trees. *C.R. Physics* 7: pp. 1018-1026.
- Cochard H., Cruziat P. and Tyree M.T., 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure–volume analysis. *Plant Physiol.* 100: pp. 205-209.
- Cochard H. and Granier A., 1999. Water relations of forest trees. *Rev. For. Fr.* 2: pp. 121-134.
- Collins J.B. and Woodcock C.E., 1994. Change detection using the Gramm-Schmidt transformation applied to mapping forest mortality. *Remote Sens. Environ.* 50: pp. 267-679.
- Collins J.B. and Woodcock C.E., 1996. An assessment of several linear change detection techniques for mapping forest mortality using multitemporal Landsat TM data. *Remote Sens. Environ.* 56: pp. 66-77.
- Courault D., Seguin B. and Olioso A., 2005. Review on estimation of evapotranspiration from remote sensing data: from empirical to numerical modeling approaches. *Irrigation and drainage systems* 19: pp. 223-249.
- Cristóbal J., Poyatos R., Ninyerola M., Llorens P. and Pons X., 2011. Combining remote sensing and GIS climate modelling to estimate daily forest evapotranspiration in a Mediterranean mountain area. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15(5): pp. 1563-1575.
- Damesin C., Ceschia E. and N.N.L.G., 2002. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytol.* 153(1): pp. 159-172.
- Davi H., 2004. Développement d'un modèle forestier générique simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans le cadre des changements climatiques. Laboratoire d'Ecologie Systématique et Evolution, Université de Paris XI, Orsay.

- Davi H., Barbaroux C., Francois C. and Dufrêne E., 2009. The fundamental role of reserves and hydraulic constraints in predicting LAI and carbon allocation in forests. *Agric. For. Meteorol.* 149: pp. 349-361.
- Davi H., Dufrêne E., Francois C., Maire G.L., Loustau D., Bosc A., Rambal S., Granier A. and Moors E., 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 141: pp. 35-56.
- Davi H., Dufrêne E., Granier A., Dantec V.L., Barbaroux C., François C. and Bréda N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecol. Modell.* 185: pp. 387-405.
- Davi H., Gillmann M., Ibanez T., Cailleret M., Bontemps A., Fady B. and Lefèvre F., 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agric. For. Meteorol.* 151(12): pp. 1504-1513.
- Decoux V., Varcin E. and Leban J.M., 2004 Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. *Ann. For. Sci.* 61(3): pp. 251-262.
- Delpierre N., Soudani K., François C., Köstner B., Pontallier J.Y., Nikinmaa E., Misson L., Aubinet M., Bernhofer C., Granier A., Grünwalds T., Heinesch B., Longdoz B., Ourcival J.M., Rambal S., Vesala T. and Dufrêne E., 2009. Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis. *Global Change Biol.* 15: pp. 1455-1474.
- DeLucia E.H., Maherali H. and Carey E.V., 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biol.* 6: pp. 687-593.
- Delzon S., Sartore M., Burlett R., Dewar R. and Loustau D., 2004a. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant Cell Environ.* 27: pp. 1077-1087.
- Delzon S., Sartore M., Granier A. and Loustau D., 2004b. Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiol.* 24: pp. 1285-1293.
- Dixon H.H. and Joly J., 1894. On the Ascent of Sap. *Proc. R. Soc. Lond.* 57(3-5): pp.
- Do F. and Rocheteau A., 2002a. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 1. Field observations and possible remedies. *Tree physiol.* 22: pp. 641-648.
- Do F. and Rocheteau A., 2002b. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 2. Advantages and calibration of non continuous heating system. *Tree physiol.* 22: pp. 649-653.
- Dobbertin M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and as tree reaction to environmental stress: a review. *Eur. J. For. Res.* 124: pp. 319-333.
- Doussan C., Pagès L. and Pierret A., 2003. Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modelling point of view. *Agronomie* 23: pp. 419-431.
- Dracup J.A., Lee K.S. and Paulson E.G., 1980. On the definition of droughts. *Water Resour. Res.* 16(2): pp. 297-302.
- Drénou C., 2006. Les racines, face cachée des arbres, IDF.
- Dreyfus P., 2007. Les dynamiques en cours et l'impact des pratiques sylvicoles. *Forêt Méditerranéenne* XXVIII(4): pp.
- Duchemin B., 1998. Apport des capteurs satellitaires à large champ pour l'estimation de variables de fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés. Unité de bioclimatologie de l'INRA, Université Paul Sabatier de Toulouse III, Bordeaux, pp. 1-120.
- Duchemin B., Guyon D. and Lagouarde J.P., 1999. Potential and limits of NOAA-AVHRR temporal composite data for phenology and water stress monitoring of temperate forest ecosystems. *Int. J. Remote Sens.* 20(5): pp. 23-32.

- Ducrey M., 1998. Aspects écophysiologicals de la réponse et de l'adaptation des sapins méditerranéens aux extrêmes climatiques : gelées printanières et sécheresse estivale Forêt Méditerranéenne XIX(2): pp.
- Dufrêne E., Davi H., François C., Maire G.L., Dantec V.L. and Granier A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol. Modell.* 185: pp. 407-436.
- Ehleringer J. and Björkman O., 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. *Plant Physiol.* 59: pp. 86-90.
- Ehleringer J.R. and Cooper T.A., 1988. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia* 76: pp. 562-526.
- 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(2): pp. 81-98.
- Farquhar G.D., vonCaemmerer S. and Berry J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: pp. 78-80.
- Ficko A., Poljanec A. and Boncina A., 2011. Do changes in spatial distribution, structure and abundance of silver fir (*Abies alba* Mill.) indicate its decline? *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2010.12.014: pp.
- Fiara A. and Cescatti A., 2006. Diurnal and seasonal variability in radial distribution of sap flux density: implications for estimating stand transpiration. *Tree Physiol.* 26: pp. 1217-1225.
- Fiara A. and Cescatti A., 2008. Vertical foliage distribution determines the radial pattern of sap flux density in *Picea abies*. *Tree Physiol.* 28: pp. 1317-1323.
- Fischer R.A., Williams M., Vale R.L.d. and Meir P., 2006. Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant Cell Environ.* 29: pp. 151-165.
- Ford C.R., Goranson C.E., Mitchell R.J., Will R.E. and Teskey R.O., 2004. Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow: predicting total stem flow on *Pinus taeda* trees. *Tree Physiol.* 24: pp. 951-960.
- Franklin J.F., Shugart H.H. and Harmon M.E., 1987. Tree death as an ecological process. *Biosci.* 37(8): pp. 550-556.
- Fuchs M., 1990. Infrared measurement of canopy temperature and detection of plant water stress. *Theor. Appl. Climatol.* 42: pp. 253-261.
- Füssel H.-M., 2007. Vulnerability: A generally applicable conceptual framework for climate change research. *Global Envir. Change* 17: pp. 155-167.
- Garratt J.R., 1978. Transfer characteristics for a heterogeneous surface of large aerodynamic roughness. *Quart. J. R. Met. Soc.* 104: pp. 491-502.
- Garrigues E., Doussan C. and Pierret A., 2006. Water uptake by plant roots: I - Formation and propagation of a water extraction front in mature root systems as evidenced by 2D light transmission imaging. *Plant Soil* 283: pp. 83-98.
- Gillmann M., Cailleret M., Boivin T., Nageleisen L.-M. and Davi H., 2012. Contrasting effects of mistletoe and bark beetles on silver fir growth during decline process. submitted to *Ann. For. Sci.*: pp.
- Gómez C., White J.C. and Wulder M.A., 2011. Characterizing the state and processes of change in a dynamic forest environment using hierarchical spatio-temporal segmentation. *Remote Sens. Environ.* 115: pp. 1665-1679.
- Grace J., 1977. *Plant response to wind*, Academic Press, London; New York; San Francisco.
- Gracia-Ruiz J.M., Lopez-Moreno J.I., Vicente-Serrano S.M., Lasanta-Martinez T. and Begueria S., 2011. Mediterranean water resources in a global change scenario. *Earth-Science Reviews* 105: pp. 121-139.

- Granier A., 1985. A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann. For. Sci.* 42: pp. 193-200.
- Granier A., 1987. Sap flow measurements in Douglas fir tree trunks by means of a new thermal method. *Ann. For. Sci.* 44(1): pp. 1-14.
- Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M., Valentini R. and Bréda N., 1994. Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol.* 14: pp. 1383-1396.
- Granier A., Biron P., Bréda N., Pontallier J.-Y. and Saugier B., 1996. Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biol.* 2(3): pp. 265-274.
- Granier A., Bréda N., Biron P. and Villette S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.* 116: pp. 269-283.
- Granier A., Reichstein M., Bréda N., Janssens I.A., Falge E., Ciais P., Grünwald T., Aubinet M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Facini O., Grassi G., Heinesch B., Ilvesniemi H., Keronen P., Knohl A., Köstner B., Lagergren F., Lindroth A., Longdoz B., Loustau D., Mateus J., Montagnani L., Nys C., Moors E., Papale D., Peiffer M., Pilegaard K., Pita G., Pumpanen J., Rambal S., Rebmann C., Rodrigues A., Seufert G., Tenhunen J., Vesala T. and Wang Q., 2007. Evidence of soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.* 143: pp. 123-145.
- Grote R., 1998. Integrating dynamic morphological properties into forest growth modelling. II. Allocation and mortality. *For. Ecol. Manage.* 111: pp. 193-210.
- Grote R. and Suckow F., 1998. Integrating dynamic morphological properties into forest growth modelling. I. effects on water balance and gas exchange. *For. Ecol. Manage.* 112: pp. 101-119.
- Guehl J.M. and Aussenac G., 1987. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol.* 83: pp. 316-322.
- Guehl J.M., Aussenac G., Bouachrine J., Zimmermann R., Pennes J.M., Ferhi A. and Grieu P., 1991. Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can. J. For. Res.* 21: pp. 1507-1515.
- Guehl J.M., Bouachrine J., Zimmermann R. and Dreyer E., 1989. Responses of photosynthesis and stomatal conductance to atmospheric humidity in some mediterranean *Abies* species. *Ann. For. Sci.* 46: pp. 401-405.
- Guicherd P., 1994. Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann. For. Sci.* 51: pp. 599-611.
- Guilioni L., Jones H.G., Leinonen I. and Lhomme J.P., 2008. On the relationships between stomatal resistance and leaf temperatures in thermography. *Agric. For. Meteorol.* 148: pp. 1908-1912.
- Guyot G., 1995. Synthèse sur les propriétés optiques des couverts végétaux dans le spectre solaire. pp. 44.
- Guyot G., 1997. Climatologie de l'environnement. De la plante aux écosystèmes, Masson, Paris.
- Guyot G., Gu X., Weiss M. and Baret F., 1996. Du signal satellitaire à la réflectance au sol : problèmes direct et inverse. *Photo-interprétation* 2: pp. 119-137.
- Haara A. and Nevalainen S., 2002. Detection of dead or defoliated spruces using digital aerial data. *For. Ecol. Manage.* 160(1-3): pp. 97-107.

- Hacke U.G., Sperry J.S., Ewers B.E., Ellsworth D.S., Schäfer K.V.R. and Oren R., 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: pp. 495-505.
- Hais M. and Kucera T., 2009. The influence of topography on the forest surface temperature retrieved from Landsat TM, ETM + and ASTER thermal channels. *J. Photogramm. Remote Sens.* 64: pp. 585-591.
- Heilman J.L., McInnes K.J., Kjelgaard J.F., Owens M.K. and Schwinning S., 2009. Energy balance and water use in a subtropical karst woodland on the Edwards Plateau, Texas. *J. Hydrol.* 373: pp. 426-435.
- Hoff C., Rambal S. and Joffre R., 2002. Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BCG model. *For. Ecol. Manage.* 164: pp. 121-136.
- Holbrook N.M. and Zwieniecki M.A., 1999. Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? *Plant Physiol.* 120: pp. 7-10.
- Huc R., 2011. Les réponses des arbres aux contraintes climatiques : aspects écophysologiques. *Forêt Méditerranéenne* XXXII(2): pp. 172.
- IFN, 2008. La forêt en chiffre et en carte. pp.
- Jackson R.B., Schenk H.J., Jobbagy E.G., Canadell J., Colello G.D., Dickinson R.E., Field C.B., Friedlingstein P., Heimann M., Hibbard K., Kicklighter D.W., Kleidon A., Neilson R.P., Parton W.J., Sala O.E. and Sykes M.T., 2000a. Belowground Consequences of Vegetation Change and Their Treatment in Models. *Ecol. Appl.* 10(2): pp. 470-483.
- Jackson R.B., Sperry J.S. and Dawson T.E., 2000b. Root water uptake and transport: using physiological processes in global prediction. *Trends in plant science* 5(11): pp. 482-488.
- Jackson R.D., Idso S.B., Reginato R.J. and Pinter P.J., 1981. Canopy Temperature as a Crop Water Stress Indicator. *Water Resour. Res.* 17(4): pp. 1133-1138.
- Jacob F., 1999. Utilisation de la télédétection courtes longueurs d'ondes et infrarouge thermique à haute résolution spatiale pour l'estimation des flux d'énergie à l'échelle de la parcelle agricole. *Toulouse III, Toulouse*, pp. 250.
- Jacob F., Petitcolin F., Schmugge T., Vermote E., French A. and Ogawa K., 2004. Comparison of land surface emissivity and radiometric temperature derived from MODIS and ASTER sensors. *Remote Sens. Environ.* 90: pp. 137-152.
- Jacob F., Schmugge T., Olioso A., French A., Courault D., Owaga K., Petitcolin F., Chehbouni G., Penheiro A. and Privette J., 2008. Modeling and inversion in thermal infrared remote sensing over vegetated land surfaces. In: Springer S. (Ed.) *Advances in land remote sensing*, pp. 245-291.
- Jarvis P.G., 1976. The Interpretation of the Variations in Leaf Water Potential and Stomatal Conductance Found in Canopies in the Field. *Ph. Trans. R. Soc. London, Serie B* 273: pp. 593-610.
- Joria P.E., Ahearn S.C. and Connor M., 1991. A comparison of the SPOT and Landsat thematic mapper satellite systems for detecting gypsy-moth defoliation in Michigan. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 57(12): pp. 1605-1612.
- Joslin J.D., Gaudinski J.B., Torn M.S., Riley W.J. and Hanson P.J., 2006. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. *New Phytol.* 172: pp. 523-535.
- Joslin J.D., Wolfe M.H. and Hanson P.J., 2000. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytol.* 147: pp. 117-129.
- Kaufman Y.J. and Remer L.A., 1994. Detection of forests using mid-IR reflectance - an application for aerosol studies. *IEEE Transactions Geosci. Remote Sens.* 32(3): pp. 672-683.

- Kowalik P.J., Borghetti M., Busoni E., Sanesi G. and Vendramin G.G., 1988. Measured and simulated water relations in a Douglas-fir forest during the development of drought in the Apennines, central Italy. *Forest Ecol. Manage.* 25: pp. 181-194.
- Kramer P. and Boyer J., 1995. *Water relations of plants and soils*, University of Delaware Library.
- Kustas W.P., Humes K.S., Norman J.M. and Moran M.S., 1996. Single- and dual-source modeling of surface energy fluxes with radiometric surface temperature. *J. App. Meteorol.* 35(1): pp. 110-121.
- Kutscha N.P. and Sachs I.B., 1962. Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. Report 2246, Forest Products Laboratory, Madison, WI, pp. 16.
- Ladier J., 2009. Mise en place d'un suivi de l'état sanitaire des forêts des Alpes-Maritimes. ONF: pp.
- Lagouarde J.P., Ballans H., Moreau P., Guyon D. and Coraboeuf D., 2000. Experimental study of brightness surface temperature angular variations of maritime Pine (*Pinus pinaster*) stands. *Remote Sens. Environ.* 72: pp. 17-34.
- Lagouarde J.P., Kerr Y.H. and Brunet Y., 1995. An experimental study of angular effects on surface temperature for various plant canopies and bare soils. *Agric. For. Meteorol.* 77: pp. 167-190.
- Lajtha K. and Getz J., 1993. Photosynthesis and water use efficiency in pinon-juniper communities along an elevation gradient in northern New Mexico. *Oecologia* 94: pp. 95-101.
- Launay M., Guérif M. and Dedieu G., 1999. Utilisation d'un modèle de correction atmosphérique (SMAC) pour le calcul de réflectances au sol à partir d'images SPOT. *Photo-interprétation* 3-4: pp. 3-28.
- Lavorini D., 2010. Analyse rétrospective par télédétection de l'évolution du dépérissement des sapins pectinés (*Abies alba*) sur le Mont Ventoux, Rapport de stage, INRA - Unité EMMAH, pp. 55.
- Lebourgeois F., Lévy G., Aussenac G., Clerc B. and Willm F., 1998. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Ann. For. Sci.* 55: pp. 287-299.
- Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K. and Ulrich E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J. Vegeta. Sci.* 21: pp. 364-376.
- Legay M., 2011. Les grandes orientations d'adaptation au changement climatique : point d'étape. *Forêt méditerranéenne* XXXII(2): pp. 179.
- Legay M. and Ladier J., 2008. La gestion forestière face aux changements climatiques : premières orientations d'adaptation en forêt publique. Le cas des forêts méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne* XXIX(2): pp. 221-233.
- Lenoble J., 1993. *Atmospheric radiative transfer*, A. Deepak Pub.
- Leuziger S. and Körner C., 2007. Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agric. For. Meteorol.* 146: pp. 27-35.
- Lhomme J.P., Chehbouni A. and Monteny B., 2000. Sensible heat flux-radiometric surface temperature relationship over sparse vegetation: parameterizing B^{-1} . *Boundary Layer Meteorol.* 97: pp. 431-457.
- Lhomme J.P., Monteny B., Chehbouni A. and Troufleau D., 1994. Determination of sensible heat-flux over sahelian fallow savanna using infrared thermometry. *Agric. For. Meteorol.* 68(1-2): pp. 93-105.

- Limousin J.M., 2009. Vulnérabilité du Chêne vert (*Quercus ilex* L.) à une augmentation de la sécheresse : Quels ajustements fonctionnels ? Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier Supagro.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rocheteau A., Joffre R. and Rodriguez-Cortina R., 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biol.* DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01852.x: pp.
- Loke M.H. and Barker R.D., 1996. Rapid least-squares inversion of apparent resistivity pseudosections by a quasi-Newton method. *Geophys. Prospect.* 44: pp. 131-152.
- Loustau D., Bosc A., Colin A., Ogée J., Davi H., François C., Dufrêne E., Déqué M., Cloppet E., Arrouays D., Bas C.L., Saby N., Pignard G., Hamza N., Granier A., Bréda N., Ciais P., Viovy N. and Delage F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiol.* 25: pp. 813-823.
- Lu P., Müller W.J. and Chacko E.K., 2000. Spatial variations in xylem sap flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiol.* 20: pp. 683-692.
- Luo Y., 2004. Comment on "Impacts of Fine Root Turnover on Forest NPP and Soil C Sequestration Potential". *Science* 304(5678): pp. 1745.
- Luquet D., 2002. Suivi de l'état hydrique des plantes par infrarouges thermiques - analyse expérimentale et modélisation 3D de la variabilité des températures au sein d'une culture en rang de cotonniers, Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, pp. 1-167.
- Luquet D., Bégué A., Vidal A., Clouvel P., Dauzat J., Olioso A., Gu X.F. and Tao Y., 2003. Using multidirectional thermography to characterize water status of cotton. *Remote Sens. Environ.* 84(3): pp. 411-421.
- Macias M., Andreu L., Bosch O., Camarero J. and Gutiérrez E., 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Clim. Change* 79: pp. 289-313.
- Magnani F., Mencuccini M. and Grace J., 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant Cell Environ.* 23: pp. 251-563.
- Mainiero R. and Kazda M., 2006. Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *For. Ecol. and Manag.* 237: pp. 135-142.
- Manion P.D., 1981. *Tree disease concepts*, Prentice-Hall, Inc.
- Marechal G. and Ladier J., 2011. Veille sanitaire et dépérissement forestier dans le département des Alpes-Maritimes. *Forêt Méditerranéenne XXXII*: pp. 135-140.
- Margolis H.A., Gagnon R.R. and Pothier D., 1988. The adjustment of growth, sapwood area, heartwood area, and sapwood permeability of balsam fir after different intensities of pruning. *Canadian journal of forest research* 18(6): pp. 723-727.
- Martin T.A., Hinckley T.M., Meinzer F.C. and Sprugel D.G., 1999. Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. *Tree Physiol.* 19: pp. 435-443.
- Martinez-Vilalta J., Cochard H., Mencuccini M., Herrero A., Korhonen J.F.J., Llorens P., Nikinmaa E., Nolé A., Poyatos R., Ripullone F., Sass-Klaassen U. and Zweifel R., 2009. Hydraulic adjustment of Scots pines across Europe. *New Phytol.* 184: pp. 353-364.
- Martinez-Vilalta J., Korakaki E., Vanderklein D. and Mencuccini M., 2007. Below-ground hydraulic conductance is a function of environmental conditions and tree size in Scots pine. *Functional Ecol.* 21: pp. 1072-1083.

- Martinez-Vilalta J., Piñol J. and Beven K., 2002a. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecol. Model.* 155: pp. 127-147.
- Martinez-Vilalta J., Prat E., Oliveras I. and Piñol J., 2002b. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: pp. 19-29.
- Matamala R., Gonzalez-Meler M.A., Jastrow J.D., Norby R.J. and Schlesinger W.H., 2003. Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* 302: pp.
- Mattson W. and Haack R., 1987. Role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Biosci.* 37(2): pp. 110-118.
- McDowell N., Pockman W.P., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G. and Yezzer E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178: pp. 719-739.
- McDowell N. and Sevanto S., 2010. The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytol.* 186: pp. 264-266.
- McDowell N.G., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon, metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155: pp. 1051-1059.
- McElrone A.J., Pockman W.T., Martinez-Vilalta J. and Jackson R.B., 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytol.* 163: pp. 507-517.
- McVicar T.R. and Jupp D.L.B., 1998. The Current and potential operational uses of remote sensing to aid decisions on drought exceptional circumstances in Australia: a review. *Agric. Syst.* 57(3): pp. 399-468.
- Meinzer F.C., Clearwater M.J. and Goldstein G., 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environ. Exp. Bot.* 45: pp. 239-262.
- Melki F. and Briola M., 2007. Ventoux, géant de la nature, guide des richesses biologiques du mont Ventoux, Collection Parthénope, éditions Biotope, Mèze (France), BIOTOPE coll.
- Mencuccini M. and Grace J., 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol.* 15: pp. 1-10.
- Misson L., Rasse D.P., Vincke C., Aubinet M. and François L., 2002. Predicting transpiration from forest stands in Belgium for the 21st century. *Agric. For. Meteorol.* 111: pp. 265-282.
- Mölder M. and Lindroth A., 1999. Thermal roughness length of a boreal forest. *Agric. For. Meteorol.* 98-99: pp. 659-670.
- Molen M.K.v.d., Dolman A.J., Ciais P., Eglin T., Gobron N., Law B.E., Meir P., Peters W., Phillips O.L., Reichstein M., Chen T., Dekker S.C., Doubková M., Friedl M.A., Jung M., Hurk B.J.J.M.v.d., Jea R.A.M.d., Kruijt B., Ohta T., Rebel K.T., Plummer S., Seneviratne S.I., Sitch S., Teuling A.J., Werf G.R.v.d. and Wang G., 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agric. For. Meteorol.* 151: pp. 765-773.
- Monteith J.L., 1973. *Principles of Environmental Physics*, Edward Arnold, London.
- Moran M.S., Clarke T.R., Inoue Y. and Vidal A., 1994. Estimating crop water deficit using the relation between surface-air temperature and spectral vegetation index. *Remote Sens. Environ.* 49(3): pp. 246-263.
- Nadezhdina N., 2010. Integration of water transport pathways in a maple tree: responses of sap flow to branch severing. *Ann. For. Sci.* 67(107): pp.

- Nadezhdina N., Cermak J., Meiresonne L. and Ceulemans R., 2007. Transpiration of Scots pine in Flanders growing on soil with irregular substratum. *For. Ecol. Manage.* 243: pp. 1-9.
- Nadezhdina N., David T.S., David J.S., Ferreira M.I., Dohnal M., Tesar M., Gartner K., Leitgeb E., Nadezhdin V., Cermak J., Jimenez M.S. and Morales D., 2010. Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrol.* 10.1002/eco.148: pp.
- Nadezhdina N., Ferreira M.I., Silva R. and Pacheco C.A., 2008. Seasonal variation of water uptake of a *Quercus suber* tree in Central Portugal. *Plant Soil* 305: pp. 105-119.
- Nageleisen L.M., 2007. Méthode d'évaluation de l'aspect du houppier (protocole DEPEFEU). Révision du protocole de juin 1998. Département de la Santé des Forêts: pp.
- Nakai T., Sumida A., Daikoku K., Matsumoto K., Molen M.K.v.d., Kodama Y., Kononov A.V., Maximov T.C., Dolman A.J., Yakubi H., Hara T. and Ohta T., 2008. Parametrisation of aerodynamic roughness over boreal, cool- and warm-temperate forests. *Agric. For. Meteorol.* 148: pp. 1916-1925.
- Newman B.D., Wilcox B.P., Archer S.R., Breshears D.D., Dahm C.N., Duffy C.J., McDowell N.G., Phillips F.M., Scanlon B.R. and Vivoni E.R., 2006. Ecohydrology of water limited environments: a scientific vision. *Water Resour. Res.* 42(6): pp. DOI: 10.1029/2005WR004141.
- Niinemets U., 1997. Energy requirement for foliage construction depends on tree size in young *Picea abies* trees. *Trees* 11(7): pp. 420-431.
- Niinemets U., 2002. Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree physiol.* 22: pp. 515-535.
- Niinemets Ü., 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *For. Ecol. Manage.* 260: pp. 1623-1639.
- Nijland W., Meijde M.v.d., Addink E.A. and Jong S.M.d., 2010. Detection of soil and vegetation water abstraction in a Mediterranean natural area using electrical resistivity tomography. *Catena* 81: pp. 209-216.
- Noilhan J. and Planton S., 1989. A simple parameterization of land surface processes for meteorological models *Mon. Weather Review* 117(3): pp. 536-549
- Norby R.J., Warren J.M., Iversen C.M., Medlyn B.E. and McMurtrie R.E., 2010. CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *PNAS USA* 107(45): pp. 19368-19373.
- Nourtier M., Cailleret M., Yingge X., Chanzy A., Huc R. and Davi H., 2012. Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics. submitted to *Ann. For. Sci.*
- Nourtier M., Chanzy A., Granier A. and Huc R., 2011. Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime. *Ann. For. Sci.* 68 (7): pp. 1255-1264, DOI: 1210.1007/s13595-13011-10065-13593.
- Olesinki J., Lavigne M.B. and Krasowski M.J., 2011. Effects of soil moisture manipulations on fine root dynamics in a mature balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) forest. *Tree Physiol.* 31: pp. 339-348.
- Oliosio A., 1995. Estimating the difference between brightness and surface temperatures for a vegetal canopy. *Agric. For. Meteorol.* 72: pp. 237-242.
- Oliva J. and Colinas C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manage.* 252: pp. 84-97.

- Otieno D.O., Kurz-Besson C., Liu J., Schmidt M.W.T., Vale-Lobo R., David T.S., Siegwolf R., Pereira J.S. and Tenhunen J.D., 2006. Seasonal variations in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: roots as determinants of tree productivity and survival in the Mediterranean-type ecosystem. *Plant Soil* 283: pp. 119-135.
- Palmer W.C., 1964. Meteorological drought. US Department of commerce, weather bureau, research paper 45: pp.
- Pammenter N.W. and Willigen C.V., 1997. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiol.* 18: pp. 589-593.
- Panini T. and Amandier L., 2005. Climats pluviométriques et thermiques en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Forêt Méditerranéenne* XXVI(4): pp. 299-308.
- Pauly H., 2006. Bilan de la santé des forêts 2005 – Résultats 2005 du réseau complémentaire canicule. Département Santé des Forêts: pp. 9.
- Peguero-Pina J.J., Alquézar-Alquézar J.M., Mayr S., Cochard H. and Gil-Pelegrin E., 2011. Embolism induced by winter drought may be critical for the survival of *Pinus sylvestris* L. near its southern distribution limit. *Ann. For. Sci.* 68: pp. 565-574.
- Peguero-Pina J.J., Camarero J.J., Abadia A., Martin E., Gonzalez-Cascon R., Morales F. and Gil-Pelegrin E., 2007. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202: pp. 226-236.
- Peñuelas J., Lloret F. and Montana R., 2001. Severe droughts effects on mediterranean woody flora in Spain. *For. Sci.* 47: pp. 214-218.
- Petit R.J., Hu F.S. and Dick C.W., 2008. Forests of the past: A window to future changes. *Science* 320(5882): pp. 1450-1452
- Pierce L.L., Running S.W. and Riggs G.A., 1990. Remote detection of canopy water stress in coniferous forests using the NS001 Thematic Mapper Simulator and the Thermal Infrared Multispectral Scanner. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 56(1): pp. 579-586.
- Piovani P., Leonardi S., Magnani F. and Menozzi P., 2011. Variability of stomatal conductance in a small and isolated population of silver fir (*Abies alba* Mill.) *Tree Physiol.* 31: pp. 500-507.
- Prévot L., Brunet Y., Paw U.K.T. and Seguin B., 1993. Canopy modelling for estimating sensible heat flux from thermal infrared measurements International workshop on Thermal infrared remote sensing of the energy and water balance over vegetation in conjunction with other sensors, INRA Bioclimatologie Bordeaux, La Londe Les Maures, pp. 7.
- Price J.C., 1983. Estimating surface temperatures from satellite thermal infrared data - a simple formulation for the atmospheric effect. *Remote Sens. Environ.* 13(4): pp. 353-361.
- Rambal S., 1984. Water balance and pattern of root water uptake by *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62: pp. 18-25.
- Rameau J.C., Monsion D. and Dumé G., 1989. Flore forestière française, Tome 1, Plaines et Collines, IDF, 1785.
- Rasse D.P., François L., Aubinet M., Kowalski A.S., Walle I.V., Laitat E. and Gérard J.-C., 2001. Modelling short-term CO₂ fluxes and long-term tree growth in temperate forests with ASPECTS. *Ecol. Model.* 141: pp. 35-52.
- Reichstein M., Tenhunen J.D., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Miglietta F., Peressotti A., Pecchiari M., Tirone G. and Valentini R., 2002. Severe drought effect on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypothesis? *Global Change Biol.* 8: pp. 999-1017.
- Robakowski P., Montpied P. and Dreyer E., 2002. Temperature response of photosynthesis of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings. *Ann. For. Sci.* 59(2): pp. 163-170.

- Running S.W. and Gower S.T., 1991. FOREST-BCG, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiol.* 9(147-160): pp.
- Running S.W., Nemani R.R., Peterson D.L., Band L.E., Potts D.F., Pierce L.L. and Spanner M.A., 1989. Mapping regional forest evapotranspiration and photosynthesis by coupling satellite data with ecosystem simulation. *Ecology* 70(4): pp. 1090-1101.
- Ryan M.G., 2011. Tree responses to drought. *Tree Physiol.* 31: pp. 237-239.
- Sack L. and Holbrook N.M., 2006. Leaf hydraulics. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67: pp. 361-381.
- Sala A., Piper F. and Hoch G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol.* 186: pp. 274-281.
- Santantonio D. and Hermann R.K., 1985. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Ann. For. Sci.* 42(2): pp. 113-142.
- Sarris D., Christodoulakis D. and Körner C., 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biol.* 13: pp. 1187-1200.
- Saxe H., Ellsworth D.S. and Heath J., 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytol.* 139: pp. 395-436.
- Saxton W.L. and McCaughey J.H., 1988. Measurement considerations and trends in biomass heat storage of a mixed forest. *Can. J. For. Res.* 18: pp. 143-149.
- Schäfer K.V.R., Oren R. and Tenhunen J.D., 2000. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant Cell Environ.* 23: pp. 365-375.
- Scherrer D., Bader M.K.-F. and Körner C., 2011. Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies. *Agric. For. Meteorol.* doi:10.1016/j.agrformet.2011.06.019: pp.
- Schiller G., Ungar E.D., Cohen S. and Herr N., 2010. Water use by Tabor and Kermes oaks growing in their respective habitats in the Lower Galilee region of Israel. *For. Ecol. Manage.* 259: pp. 1018-1024.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. and Hemmingsen E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: pp. 339-346.
- Schultz J., 1995. *The ecozones of the world.* Springer, Berlin: pp.
- Schwinnig S. and Sala O.E., 2004. hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: pp. 211-220.
- Schwinnig S., Sala O.E., Loik M.E. and Ehleringer J.R., 2004. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: pp. 191-193.
- Schymanski S.J., Sivapalan M., Roderick M.L., Beringer J. and Hutley L.B., 2008. An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 12(3): pp. 913-932.
- Seguin B., 1979. Détermination de l'évaporation réelle dans les bilans hydrologiques par télédétection en thermographie infra-rouge. *Hyd. Sci.* 25(2): pp. 11.
- Shuttleworth W.J. and Wallace J.S., 1985. Evaporation from sparse crops - An energy combination theory. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 111: pp. 839-855.
- Simonin K., Kolb T.E., Montes-Helu M. and Koch G., 2006. Restoration thinning and influence of tree size and leaf area to sapwood area ratio on water relations of *Pinus ponderosa*. *Tree Physiol.* 26: pp. 493-503.
- Skakun R.S., Wulder M.A. and Franklin S.E., 2003. Sensitivity of the thematic mapper enhanced wetness difference index to detect mountain pine beetle red-attack damage. *Remote Sens. Environ.* 86: pp. 433-443.

- Smith W.K., 1980. Importance of aerodynamic resistance to water use efficiency in three conifers under field conditions. *Plant Physiol.* 65: pp. 132-135.
- Somot S., Sevault F., Déqué M. and Crépon M., 2008. 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model. *Global Planet. Change* 63: pp. 112-126.
- Song C., Woodcock C.E., Seto K.C., Lenney M.P. and Macomber S.A., 2001. Classification and change detection using Landsat TM data: When and how to correct atmospheric effects? *Remote Sens. Environ.* 75: pp. 230-244.
- Sperry J.S., Adler F.R., Campbell G.S. and Comstock J.P., 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell Environ.* 21: pp. 347-359.
- Sperry J.S., Meinzer F.C. and McCulloh K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell Environ.* 31: pp. 632-645.
- Sprintsin M., Karnieli A., Berliner P., Rotenberg E., Yakir D. and Cohen S., 2007. The effect of spatial resolution on the accuracy of leaf area index estimation for a forest planted in the desert transition zone. *Remote Sens. Environ.* 109: pp. 416-428.
- Stockfors J., 1997. Respiratory losses in Norway spruce: the effects of growth and nutrition. Issue: 20 41 p.
- Stockfors J. and Linder S., 1998a. Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiol.* 18(3): pp. 155-166.
- Stockfors J. and Linder S., 1998b. The effect of nutrition on the seasonal course of needle respiration in Norway spruce stands. *Trees - Structure and function* 12(3): pp. 130-138.
- Tao Y., 2002. Mesures et modélisation des mesures directionnelles de la température de brillance : cas d'un couvert de maïs en rang. Laboratoire d'optique atmosphérique, Université des sciences et technologie de Lille, Lille, pp. 201.
- Tardieu F. and Davies W.J., 1992. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol.* 98: pp. 540-545.
- Tardieu F. and Simonneau T., 1998. Variability of species among stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 49: pp. 419-432.
- Thabeet A., Vennetier M., Gadbin-Henry C., Denelle N., Roux M., Caraglio Y. and Vila B., 2009. Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. *Trees* 23(4): pp. 843-853.
- Thomas A.-L., Gégout J.-C., Landmann G., Dambrine E. and King D., 2002. Relation between ecological conditions and fir decline in a sandstone region of the Vosges mountains (northeastern France). *Ann. For. Sci.* 59: pp. 265-273.
- Tian Y., Wang Y., Zhang Y., Knyazikhin Y., Bogaert J. and Myneni R.B., 2002. Radiative transfer based scaling of LAI retrievals from reflectance data of different resolutions. *Remote Sens. Environ.* 84: pp. 143-159.
- Turner B.L., Kasperson R.E., Matson P.A., McCarthy J.J., Corell R.W., Christensen L., Eckley N., Kasperson J.X., Luers A., Martello M.L., Polsky C., Pulsipher A. and Schiller A., 2003. A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *PNAS USA* 100(18): pp. 8074-8079
- Tyree M.T. and Sperry J.S., 1988. So woody-plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water-stress ? Answers from a model. *Plant Physiol.* 88(3): pp. 574-580.

- Valladares F. and Niinemets Ü., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: pp. 237-257.
- van-Mantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H. and Veblen T.T., 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323(DOI: 10.1126/science.1165000): pp.
- VanMantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H. and Veblen T.T., 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323(DOI: 10.1126/science.1165000): pp.
- Vermotte E., Tandre D., Deuze J.L., Herman M. and Morcrette J.J., 1997. Second Simulation of the Satellite Signal in the solar Spectrum (6S), 6S User Guide Version 2 , pp. 218.
- Vicente-Serrano S.M., Pérez-cabello F. and Lasanta T., 2008. Assessment of radiometric correction techniques in analysing vegetation variability and change using time series of Landsat images. *Remote Sens. Environ.* 112: pp. 3916-3934.
- Vries F.W.T.P.d., 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39: pp. 77-92.
- Warren J.M., Meinzer F.C., Brooks J.R. and Domec J.C., 2005. Vertical stratification of soil water storage and release dynamics in Pacific Northwest coniferous forest. *Agric. For. Meteorol.* 130: pp. 39-58.
- West A.G., Hultine K.R., Sperry J.S., Bush S.E. and Ehleringer J.R., 2008. Transpiration and hydraulic strategies in a Piñon-Juniper woodland. *Ecol. Appl.* 18(4): pp. 991-927.
- West G.B., Brown J.H. and Enquist B.J., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: pp.
- White D., Beadle C., Worledge D., Honeysett J. and Cherry M., 1998. The influence of drought on the relationship between leaf and conducting sapwood area in *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Trees* 12: pp. 406-414.
- Whitehead D., 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiol.* 18: pp. 633-644.
- Whitehead D., Edwards W.R.N. and Jarvis P.G., 1984. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Canadian journal of forest research* 14(6): pp. 3-31.
- Wolf H., 2003. EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use for silver fir (*Abies alba*), International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Wulder M.A., Dymond C.C., White J.C., Leckie D.G. and Carroll A.L., 2006. Surveying mountain pine beetle damage of forests: a review of remote sensing opportunities. *For. Ecol. Manage.* 221: pp. 27-41.
- Xie Y., Chanzy A. and Nourtier M., 2012. Evaluation of electrical tomography to estimate soil water storage capacity of rocky soils. submitted to *Catena*.
- Zimmermann M.H., 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*, Springer-Verlag.
- Zweifel R., Zimmermann L., Zeugin F. and Newbery D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J. Exp. Bot.* 57(6): pp. 1445-1459.