



Variabilité saisonnière et interannuelle de la croissance du chêne vert méditerranéen et vulnérabilité au changement climatique

Morine Lempereur

► To cite this version:

Morine Lempereur. Variabilité saisonnière et interannuelle de la croissance du chêne vert méditerranéen et vulnérabilité au changement climatique. Ecosystèmes. Université Montpellier, 2015. Français. NNT : 2015MONT075 . tel-01622364

HAL Id: tel-01622364

<https://theses.hal.science/tel-01622364>

Submitted on 24 Oct 2017

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

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

Université de Montpellier II
Sciences et Technique du Languedoc

THESE

Pour obtenir le diplôme de Doctorat

Discipline : Ecologie fonctionnelle

Formation doctorale : Ecosystèmes et sciences agronomiques

Ecole doctorale : SIBAGHE

Laboratoire : CEFÉ – UMR 5175 CNRS

Financier : ADEME

VARIABILITE SAISONNIERE ET INTERANNUELLE DE LA CROISSANCE DU
CHENE VERT MEDITERRANEEN ET VULNERABILITE AU CHANGEMENT
CLIMATIQUE

Présentée et soutenue publiquement le 22 juillet 2015 par

Morine LEMPEREUR

Devant un jury composé de :

Thierry AMEGLIO, Directeur de Recherche, PIAF INRA	Rapporteur
Thierry GAUQUELIN, Professeur, Université Marseille	Rapporteur
Hendrik DAVI, Chargé de Recherche, URFM INRA	Examineur
Christian JAY-ALLEMAND, Professeur, Université Montpellier 2	Président du jury
Claire DAMESIN, Professeure, Université Paris 11	Co-Directeur
Richard JOFFRE, Directeur de Recherche, CEFÉ-CNRS	Co-Directeur
Serge RAMBAL, Ingénieur de Recherche, CEFÉ-CNRS	Invité
Caroline RANTIEN, Ingénieur, ADEME Angers	Invité

Université de Montpellier II
Sciences et Technique du Languedoc

THESE

Pour obtenir le diplôme de Doctorat

Discipline : Ecologie fonctionnelle

Formation doctorale : Ecosystèmes et sciences agronomiques

Ecole doctorale : SIBAGHE

Laboratoire : CEFE – UMR 5175 CNRS

Financier : ADEME

VARIABILITE SAISONNIERE ET INTERANNUELLE DE LA CROISSANCE DU
CHENE VERT MEDITERRANEEN ET VULNERABILITE AU CHANGEMENT
CLIMATIQUE

Présentée et soutenue publiquement le 22 juillet 2015 par

Morine LEMPEREUR

Devant un jury composé de :

Thierry AMEGLIO, Directeur de Recherche, PIAF INRA	Rapporteur
Thierry GAUQUELIN, Professeur, Université Marseille	Rapporteur
Hendrik DAVI, Chargé de Recherche, URFM INRA	Examineur
Christian JAY-ALLEMAND, Professeur, Université Montpellier 2	Président du jury
Claire DAMESIN, Professeure, Université Paris 11	Co-Directeur
Richard JOFFRE, Directeur de Recherche, CEFE-CNRS	Co-Directeur
Serge RAMBAL, Ingénieur de Recherche, CEFE-CNRS	Invité
Caroline RANTIEN, Ingénieur, ADEME Angers	Invité

RESUME

La croissance secondaire est à l'origine de l'accumulation de biomasse pérenne par les arbres et détermine en partie la capacité des écosystèmes forestiers à stocker du carbone. Cependant, les contraintes environnementales sur la croissance en milieu méditerranéen sont encore mal décrites et nous ne savons pas comment les changements climatiques futurs vont les modifier. L'objectif de la thèse est de déterminer, principalement à partir de l'étude de l'allocation du carbone à la croissance secondaire, les réponses fonctionnelles saisonnières et interannuelles du chêne vert (*Quercus ilex* L.) aux variations climatiques en région méditerranéenne. L'utilisation de différentes approches expérimentales, à des échelles spatiales allant du cerne à l'écosystème et à des échelles temporelles allant de la journée à plusieurs dizaines d'années, a permis de mettre en évidence l'effet de différentes contraintes environnementales (disponibilité en eau, réchauffement de la température, et densité du peuplement) sur la croissance secondaire et la composition isotopique du cerne. L'étude de la phénologie de la croissance montre que celle-ci est contrôlée directement par les températures hivernales et le déficit hydrique, plus que par la disponibilité en éléments carbonés issus de la photosynthèse. De 1968 à 2013, les changements climatiques ont entraîné une contrainte hydrique de plus en plus précoce qui s'est trouvée compensée par un début de croissance initié plus tôt dans l'année, sous l'effet du réchauffement des températures hivernales, et une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau, sous l'effet de l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique. La réduction de la mortalité et l'augmentation de la croissance observées dans des parcelles éclaircies montrent que cette pratique sylvicole permet de préparer les taillis de chênes verts à l'intensification de la sécheresse prévue pour la région méditerranéenne.

MOTS-CLEFS : croissance secondaire, *Quercus ilex*, phénologie, déficit hydrique, changement climatique, isotope du carbone, flux de carbone, éclaircie

ABSTRACT

Tree secondary growth is responsible for woody biomass accumulation and is a major component of carbon storage in forest ecosystems. Environmental constraints on secondary growth in Mediterranean ecosystems must, however, be described in more to details to better understand how they will be modified by climate change. This dissertation aims at studying the functional responses of Mediterranean holm oak (*Quercus ilex*) to seasonal and inter-annual climate variations through the study of carbon allocation to secondary growth. Different experimental approaches, at spatial scales ranging from tree rings to the ecosystem and at temporal scales from the day to several decades, were used to identify the main environmental constraints (water availability, temperature warming, competition) to secondary growth and carbon isotopic composition of tree rings. The phenology of stem growth shows evidence for a direct environmental control on annual growth by winter temperature and summer drought that is more limiting than the carbon supply from photosynthesis. Climate change from 1968 to 2013 resulted in earlier water limitation on secondary growth, which was compensated by earlier growth onset, due to warmer winter temperature, and higher water use efficiency, due to increased atmospheric CO₂ concentration. Thinning reduced tree mortality and increased stem growth, so thinning management in old holm oak coppices could prepare the ecosystem to better withstand the increasing drought forecasted for the Mediterranean region.

KEYWORDS : secondary growth, *Quercus ilex*, phenology, water limitation, climate change, carbon isotope, carbon flux, thinning

REMERCIEMENTS

Mes premières pensées vont à Serge Rambal qui fut le premier à croire en moi en me proposant de poursuivre mon cursus par la réalisation d'une thèse. Je vous remercie sincèrement de m'avoir embarquée dans votre DREAM et d'avoir suivi et encadré mon parcours au détriment de votre retraite bien méritée.

Merci également à Claire Damesin et Richard Joffre qui avec un encadrement bienveillant ont répondu présent pour solutionner rapidement les multiples embûches qui sont survenus durant mes 3 années de thèse.

Je remercie aussi sincèrement l'ADEME qui a permis la réalisation de tout cela en finançant intégralement ma bourse de thèse. Je remercie également Caroline Rantien et Valérie Pineau de l'ADEME qui m'ont permis de réaliser ma thèse dans de bonnes conditions.

Mes remerciements vont de même aux membres de mon jury de thèse qui (malgré des emplois du temps très chargés) acceptèrent avec entrain de juger mon travail. Je remercie aussi les membres de mon comité de thèse, Laurent Cournac, Frédéric Guibal, Hendrik Davi, Stéphane Ponton pour avoir suivi mon travail tout au long de ma thèse et prodigués conseils et avis constructifs. Je te remercie plus particulièrement Frédéric pour ton accueil chaleureux et pour m'avoir aidé durant de longues heures à percevoir l'indiscernable !

Je remercie également l'ensemble des personnes qui, devant l'ordinateur, le chêne vert ou la paillassse, m'apportèrent avec gentillesse leurs aides et leurs conseils avisés : Nicolas Martin, Jésus Rodriguez-Calcerrada, Julien Ruffault, Jean-Marc Ourcival, Alain Rocheteau, David Delgueldre, Bruno Buatois, Raphaëlle Leclerc, Nicolas Barthes, Anaïs Bourra, Chantal Fresneau.

Un grand merci à l'ensemble des personnes, âmes courageuses, compagnons de galère qui animent le laboratoire. Ils forment une structure stable, un repère, je dirais même sur la fin (lorsque l'on est 24/24 au bureau, week-end et jours fériés compris, si si !) les membres d'une curieuse famille qui partagent notre vie au quotidien, un sourire, une anecdote, ... et surtout du café, beaucoup, beaucoup de café !!! Ils sont tellement nombreux et j'ai si peur d'en oublier que je compte sur eux (encore une fois) pour se reconnaître dans ces quelques lignes.

Parmi ces personnes, certaines sans rien attendre en retour vous soutiennent spontanément et donnent de leur temps sans compter. Quotidiennement, ils vous font participer à leurs discussions passionnées, exaltées voire débridées, vous dispensent leurs remarques espiègles,

narquoises, voire cinglantes et ils partagent les peines, les joies et surtout les fous rires, beaucoup de fous rire ! L'air de rien, ils vous font sortir de votre routine et vous font découvrir d'autres horizons. Ils vous donnent confiance en vous mais aussi le courage de vous lever le matin, d'aller au labo et de continuer... Alors pour tout cela, tous les moments partagés et bien d'autres choses merci, merci Jean-Marc, merci Florent, je suis désormais grâce et beaucoup à cause de vous une dindrologue officielle !

Je voulais également dédier quelques lignes pour remercier Paul Gauthier, Aurélien Letourneau, Fabien Laroche et Flavia Möbius qui en amis dévoués m'ont écouté parler de chênes verts pendant des heures, cela presque sans bâiller ! Ils ont surtout réussi l'exploit non négligeable de me changer les idées et de me donner quelques précieuses heures d'évasion.

J'en viens enfin, à la partie la plus difficile, que dire pour remercier les personnes qui depuis votre premier souffle vous aiment, vous soutiennent et croient en vous sans limite et sans condition ? Je n'ai pas de mot. Les mots me manquent également pour remercier ma petite fille et mon mari qui m'ont laissée bien malgré eux partir chaque jour durant de très longues heures à la découverte des mystères du chêne vert.

AVANT-PROPOS

Cette thèse a été réalisée au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier dans l'équipe DREAM du département d'Ecologie Fonctionnelle. La bourse de thèse a été entièrement financée par l'ADEME.

La thèse est composée de 3 chapitres avec une introduction rédigée en français puis suivie d'articles rédigés en anglais et de 2 chapitres entièrement rédigés en français. Les introductions en français des chapitres rédigés en anglais présentent un résumé des principaux résultats, il sera cependant nécessaire au lecteur de se référer aux articles correspondants pour obtenir le détail des approches employées et des travaux menés.

L'ensemble du travail de recherche de la thèse a été initié et dirigé par Serge Rambal (CEFE-CNRS, Montpellier). Le travail réalisé dans la Partie 1 - Chapitre 1 a été encadré par Nicolas Martin St Paul (INRA, Avignon). La Partie 1 - Chapitre 2 a principalement été encadrée par Claire Damesin (ESE-CNRS, Paris) avec l'assistance technique de Chantal Fresneau (ESE-CNRS, Paris), Anaïs Bourra (Université Pierre et Marie Curie, Paris) et Frédéric Guibal (IMBE, Aix-Marseille) et le stage de Cyril Maffre que j'ai co-encadré avec Serge Rambal. L'étude de la Partie 2 – Chapitre 1 a été encadrée par Florent Mouillot (IRD-CEFE, Montpellier). La Partie 2-Chapitre 2 a été dirigée par Jean-Marc Limousin (CEFE-CNRS, Montpellier), les travaux présentés sont notamment issus des stages que j'ai pu co-encadrer de Clément Petit (en M1 avec Richard Joffre, CEFE-CNRS, Montpellier) et Antoine Cabon (en M2 avec Jean-Marc Limousin).

Sommaire

INTRODUCTION	13
1. Les changements climatiques globaux	15
2. Productivité des forêts dans le bilan de carbone global	16
3. Contrôle de la croissance par la « source » ou le « puits » de carbone ?	18
4. Phénologie foliaire et cambiale	20
5. Croissance secondaire	21
6. Les changements climatiques en région Méditerranéenne	23
7. Le taillis de chênes verts méditerranéens	24
8. Le site d'étude	25
9. Objectif de l'étude	26
PARTIE 1. CROISSANCE ET $\delta^{13}\text{C}$ A L'ECHELLE INTRA ET INTER ANNUELLE	29
CHAPITRE 1 : CROISSANCE A L'ECHELLE SAISONNIERE ET INTERANNUELLE :	
PHENOLOGIE ET DETERMINANT DE LA CROISSANCE	31
1. <i>Introduction</i>	33
1.1. La croissance secondaire et phénologie de la croissance	33
1.2. Les déterminants de la croissance secondaire	34
1.3. Présentation et objectif de l'étude	37
2. <i>Article 1</i>	39
CHAPITRE 2 : VARIABILITE DE LA COMPOSITION ISOTOPIQUE EN ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) DES CERNES	65
1. <i>Introduction</i>	67
1.1. $\delta^{13}\text{C}$ définition et principe	67
1.2. Variation de la teneur en ^{13}C des cernes	70
1.3. Présentation et objectif de l'étude	73
2. <i>Matériel et Méthode</i>	74
2.1. Echantillonnage pour analyse de la composition isotopique de la matière organique totale	74
2.2. Mesure du $\delta^{13}\text{C}$ et calcul du ratio Ci/Ca	78
2.3. Données climatiques et potentiel de base	78
2.4. Analyse statistique	79
3. <i>Résultats</i>	80
3.1. Variation du $\delta^{13}\text{C}$ foliaire de 2003 à 2011 chez deux cohortes de feuilles F0 et F1	80
3.2. Variation de la croissance et du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes de 2004 à 2012	82
3.3. Comparaison entre la phénologie, $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles (F0) et $\delta^{13}\text{C}$ des cernes de 2004-2011	83
3.4. Variation saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes en relation avec le climat	84
3.5. Evolution du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes, de la WUEi estimée et tendance climatique de 1945 à 2013	87
3.6. Corrélation entre Croissance, Ci/Ca et précipitations	88
4. <i>Discussion</i>	89
4.1. Comparaison de la phénologie avec le $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles et des cernes	89
4.2. Variation saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes et relation avec le climat	91
4.3. Variation interannuelle du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes en relation avec le climat	93
5. <i>Conclusion</i>	94
PARTIE 2 : CROISSANCE A LONG TERME A L'ECHELLE DU PEUPLEMENT ET GESTION FORESTIERE	97
CHAPITRE 1 : EFFET DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET DE LA PHENOLOGIE SUR LA CROISSANCE ANNUELLE DE 1945 A 2013	99
1. <i>Introduction</i>	101
1.1. Dendrochronologie chez le chêne vert	101
1.2. Changements climatiques et hiatus climatique	104
1.3. Présentation et objectif de l'étude	106
2. <i>Article 2</i>	109

CHAPITRE 2 : GESTION FORESTIERE : EFFET DES ECLAIRCIES SUR LA CROISSANCE D'UN TAILLIS DE CHENES VERTS MEDITERRANEENS	143
1. Introduction	145
1.1. Les taillis méditerranéens de chênes verts	145
1.2. Les traitements par éclaircies	146
1.3. Présentation et objectif de l'étude	147
2. Matériel et Méthode	148
2.1. Site d'étude : historique	148
2.2. Dispositifs expérimentaux	148
2.3. Analyses statistiques	150
3. Résultats	151
3.1. Expérimentation SELT	151
3.2. Expérimentation CT2E	156
4. Discussion	159
4.1. Effet d'une éclaircie sylvicole sur la croissance secondaire	159
4.2. Intensité de l'éclaircie, durée des effets, et relations de compétition	159
4.3. Effet d'une exclusion de 27% des pluies sur la croissance	162
4.4. La gestion par éclaircie : Une solution à l'augmentation de la contrainte hydrique ?	163
5. Conclusion	164
PARTIE 3 : BILAN DE CARBONE A L'ECHELLE DE L'ECOSYSTEME	167
CHAPITRE 1 : EFFET DU STRESS HYDRIQUE SUR LE BILAN DE CARBONE D'UN TAILLIS DE CHENES VERTS MEDITERRANEENS	169
1. Introduction	171
1.1. De l'entrée de carbone à la productivité des forêts	171
1.2. Présentation et objectif de l'étude	174
2. Article 3	177
CONCLUSION	195
BIBLIOGRAPHIE	203

TABLE DES ENCADRES

Encadré 1 : Mesure des variations en circonférence de la tige par les dendromètres automatiques	36
Encadré 2 : Effets bénéfiques de l'élévation du CO ₂ atmosphérique sur les écosystèmes limités en eau ?	72
Encadré 3 : Aire de répartition des espèces et phénologie	103
Encadré 4 : Effet du déficit hydrique sur le taux de respiration autotrophe	172

Introduction

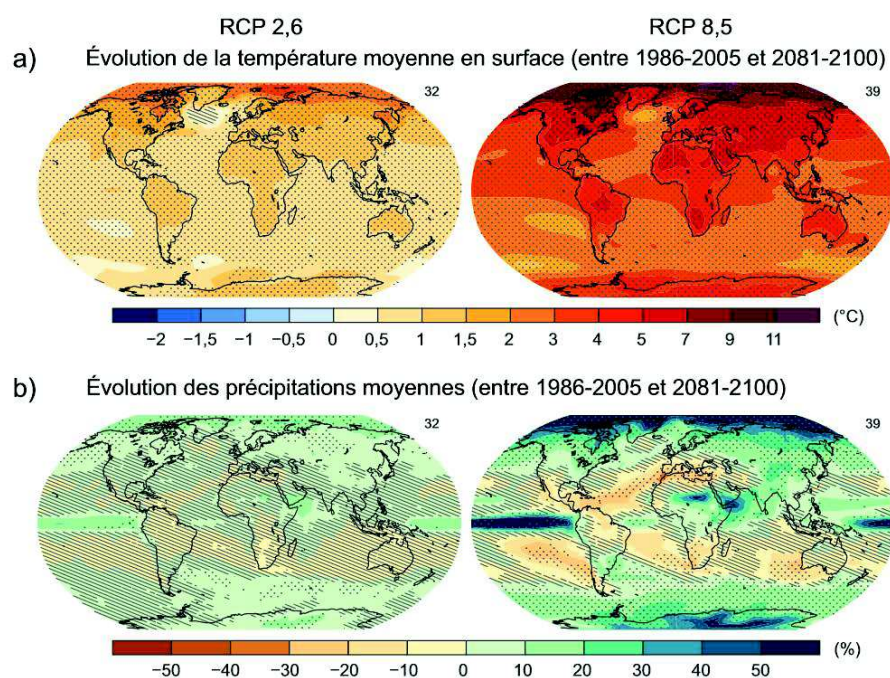
1. Les changements climatiques globaux

Le réchauffement climatique à la surface de la Terre est désormais sans équivoque et beaucoup de changements observés depuis les années 1950 sont sans précédent dans l'histoire climatique des derniers siècles voire millénaires (IPCC, 2014). Une des principales causes du réchauffement climatique actuel est l'effet de serre additionnel dû notamment à l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère. Les principales émissions de CO_2 sont imputables aux activités humaines par l'utilisation des combustibles fossiles et les cimenteries ($8,6 \pm 0,4 \text{ GtC an}^{-1}$) mais aussi par la déforestation ($0,9 \pm 0,5 \text{ GtC an}^{-1}$; Le Quéré *et al.*, 2014). En 2014, la concentration de CO_2 était de 399 ppm et dépassait les concentrations de l'ère préindustrielle d'environ 40% (IPCC, 2014) avec un taux d'augmentation sur la dernière décennie de $2,1 (\pm 0,37) \text{ ppm par an}$ pour l'observatoire de Mauna Loa (Hawaï; www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/). Cette concentration dépasse largement les plus fortes valeurs jamais enregistrées (300 ppm) depuis plus de 400 000 ans (Petit *et al.*, 1999).

Une telle augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique modifie le bilan énergétique de la Terre, avec en 2012 un forçage radiatif de $+1,7 \text{ W.m}^{-2}$ par rapport à 1750, ce qui provoque un réchauffement global de la surface terrestre (IPCC, 2014). Ainsi, les années 1983 à 2012 constituent probablement la période de 30 ans la plus chaude qu'ait connue l'hémisphère Nord depuis 1400 ans (IPCC, 2014). La température moyenne globale a augmenté d'environ $0,9^\circ\text{C}$ au cours de la période 1880-2012. L'atmosphère plus chaude a une plus grande capacité de stockage de la vapeur d'eau ce qui entraîne une augmentation des précipitations à l'échelle globale (Dore, 2005; IPCC, 2014). Cependant, à l'échelle locale, on observe une amplification de la variance des précipitations avec généralement une augmentation des précipitations pour les régions « humides » soit environ +2 à 12% de précipitations dans l'hémisphère nord et une aridification des régions « sèches » telles que le Sahel, le sud de l'Afrique et de l'Asie et la région méditerranéenne (Gibelin et Déqué, 2003; Dore *et al.*, 2005). Les projections climatiques pour la fin du XXI^e siècle prédisent dans la continuité des tendances déjà observées : i) une augmentation de la température moyenne globale comprise entre 1°C et $3,7^\circ\text{C}$ et ii) une modification du régime des précipitations avec augmentation des contrastes entre régions ou entre saisons humides et sèches (selon les scénarios de l'IPCC, 2014; Figure 1).

Aujourd'hui, même si les émissions de CO_2 atmosphérique étaient arrêtées, les changements climatiques persisteraient pendant de nombreux siècles (IPCC, 2014). Un des

enjeux réside donc dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes afin de pouvoir prédire les impacts futurs des changements climatiques. Dans ce contexte général, les écosystèmes forestiers jouent un rôle majeur de par leur capacité à séquestrer le CO₂ atmosphérique et ainsi à limiter l'effet des émissions de CO₂ causées par les activités anthropiques.



2. Productivité des forêts dans le bilan de carbone global

Le puits de carbone terrestre total est estimé à $2,8 \pm 0,8$ PgC (Le Quéré *et al.*, 2014). Avec une contribution à hauteur de $1,1 \pm 0,8$ PgC par an (Pan *et al.*, 2011) les forêts sont le principal puits de CO₂ terrestre et représentent 60% de l'entrée de CO₂ dans la biosphère continentale depuis l'atmosphère (Beer *et al.* 2010). D'une superficie de près de 4,1 milliards d'hectares (ha) à la surface du globe, soit presque 30% des terres émergées, les écosystèmes forestiers constituent plus de 40% des stocks de carbone de la biosphère terrestre (Roy *et al.*,

2001 ; Sabine *et al.*, 2004 ; FAO, 2007). Ces caractéristiques font des écosystèmes forestiers l'un des principaux compartiments ayant la capacité de limiter l'augmentation du CO₂ d'origine anthropique dans l'atmosphère.

Le bilan de carbone d'un écosystème se décompose en deux flux de sens opposés correspondant, pour le premier, à la capture du CO₂ atmosphérique via la photosynthèse des végétaux et, pour le second, à l'émission de CO₂ dans l'atmosphère via la respiration des compartiments végétaux, microbiens (bactéries et champignons) et animaux (composante négligeable quantitativement). Le développement des techniques de mesure des bilans de carbone des écosystèmes terrestres par corrélations turbulentes (eddy-covariance ou EC) a permis (i) une quantification précise des flux nets de carbone (NEP) et de leurs composantes (la photosynthèse brute, GPP et la respiration de l'écosystème, Reco), (ii) de comprendre comment ces flux sont contrôlés par l'environnement abiotique et biotique et (iii) d'améliorer notre représentation des processus à l'origine des flux de carbone dans les modèles d'échanges biosphère-atmosphère et de fonctionnement des forêts. En revanche, les processus régissant le devenir du carbone dans l'écosystème une fois assimilé restent encore mal compris (Lacointe 2000 ; Litton *et al.*, 2007 ; Brüggemann *et al.*, 2011 ; Wolf *et al.*, 2011 ; Babst *et al.*, 2014a). Pourtant, à long terme, le temps de résidence du carbone et les flux qui y sont associés sont largement déterminés par l'allocation du carbone dans les compartiments à long temps de résidence de l'écosystème (Friedlingstein *et al.*, 1999). Le carbone assimilé par la photosynthèse est alloué d'une part à la respiration des différents tissus vivants de la plante et d'autre part à la production de nouveaux tissus et aux réserves. Une part non négligeable est également allouée à la rhizosphère et aux exsudats racinaires (Körner, 2003).

L'amélioration de la compréhension de la croissance forestière est donc essentielle pour évaluer à l'échelle globale les impacts des changements environnementaux sur le cycle du carbone terrestre (Babst *et al.*, 2014a). Les tissus ligneux forment un compartiment pérenne de l'arbre et représentent une partie importante du carbone stocké dans les écosystèmes forestiers (une autre partie importante est séquestrée dans le sol). Il est donc important, dans un premier temps, d'estimer précisément la croissance du bois dans l'ensemble des biomes en identifiant les facteurs environnementaux qui vont l'influencer afin de pouvoir, dans un second temps, évaluer les impacts des changements climatiques sur la capacité de stockage du carbone des différents écosystèmes forestiers.

3. Contrôle de la croissance par la « source » ou le « puits » de carbone ?

La proportion du carbone assimilée par la photosynthèse qui est allouée à la biomasse ligneuse peut être déduite en couplant des mesures de croissance du tronc avec des estimations des flux de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère (Litton *et al.*, 2007 ; 2011 ; Wolf *et al.*, 2011 ; Babst *et al.*, 2014b). Une forte corrélation entre la productivité primaire brute (GPP) et la croissance en biomasse ligneuse a pu être mise en évidence pour de nombreux biomes et une grande diversité d'espèces (Litton *et al.*, 2007; Zha *et al.*, 2013). En conséquence, la croissance a longtemps été considérée comme limitée par la source, c'est-à-dire par la disponibilité en carbone et donc dépendante des facteurs environnementaux (teneur en eau du sol, température, éléments nutritifs, lumière et CO₂) qui influencent la photosynthèse et les flux respiratoires. Cette limitation par la source est utilisée dans la plupart des modèles de végétation qui sont actuellement utilisés pour évaluer les effets des changements globaux sur les forêts (Clark *et al.*, 2011; Dufrêne *et al.*, 2005; De Kauwe *et al.*, 2014; Krinner *et al.*, 2005; Sitch *et al.*, 2003).

Selon ce principe, l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique devrait avoir un effet « fertilisant » sur le fonctionnement de la végétation, augmenter l'assimilation du CO₂ atmosphérique par la photosynthèse et conduire ainsi à un taux de croissance plus élevé (Norby *et al.*, 1999 ; Beedlow *et al.*, 2004 ; Morgan *et al.*, 2004). On observe effectivement une augmentation de la WUE_i (efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau : le ratio de l'assimilation nette à la conductance stomatique en eau) à l'échelle de la feuille liée à l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Farquhar *et al.*, 1989 ; Feng 1999), mais celle-ci n'entraîne pas une augmentation de la croissance des arbres (Peñuelas *et al.*, 2011 ; van der Sleen *et al.*, 2014 ; Andreu-Hayles *et al.*, 2011 ; Nock *et al.*, 2011). Le contrôle par la source de la croissance des arbres se trouve donc remis en partie en question, et l'hypothèse selon laquelle la croissance du bois serait plus sensible aux facteurs de stress environnementaux que l'assimilation du carbone via la photosynthèse est désormais proposée (Fatichi *et al.*, 2014).

Les dendroclimatologues relient la croissance annuelle du bois, obtenue par la mesure de la largeur des cernes, avec les conditions climatiques ayant un impact potentiel sur la formation du cerne (Fritts, 1976). Ces études permettent une analyse rétrospective de la croissance à l'échelle pluri-centennale et ont été réalisées mondialement sur un grand nombre d'espèces (St. George et Ault 2014; Breitenmoser *et al.*, 2014). Des relations étroites entre

certain paramètres climatiques, principalement la température et les précipitations, ont ainsi pu être mises en évidence, ce qui renforce l'hypothèse d'un contrôle direct de la croissance par le climat et a permis l'émergence de modèles de végétation qui simulent la croissance directement à partir de données climatiques (Tolwinski-Ward *et al.*, 2011).

D'autres études ont cherché à améliorer la compréhension des processus et des facteurs à l'origine des variations interannuelles de croissance. Plus précisément, il a été montré que lors d'un déficit hydrique, les processus de division et d'élongation cellulaire étaient affectés avant qu'il n'y ait réduction de la photosynthèse (Bréda *et al.*, 2006 ; Woodruff et Meinzer, 2011 ; Muller *et al.*, 2011; Tardieu *et al.*, 2011). De la même façon, la photosynthèse est moins sensible que la division cellulaire aux basses températures (Körner, 2008) et la production annuelle de cellules et de bois pourrait être déterminée en partie par les températures hivernales (Lupi *et al.*, 2010; Rossi *et al.*, 2013). Enfin, la disponibilité en nutriments du sol, en particulier l'azote, serait aussi susceptible de contraindre la croissance par des règles de stœchiométrie pour la production de biomasse des arbres (Leuzinger et Hättenschwiler, 2013).

Cependant, de nombreux facteurs environnementaux affectent à la fois la photosynthèse (source) et la croissance (puits), ce qui rend difficile de distinguer leurs effets sur l'une ou l'autre. La phénologie de la croissance est donc de plus en plus utilisée dans les modèles de végétation car elle présente le double intérêt de prendre en compte à la fois la durée d'allocation du carbone à la croissance et les facteurs climatiques qui la contraignent.

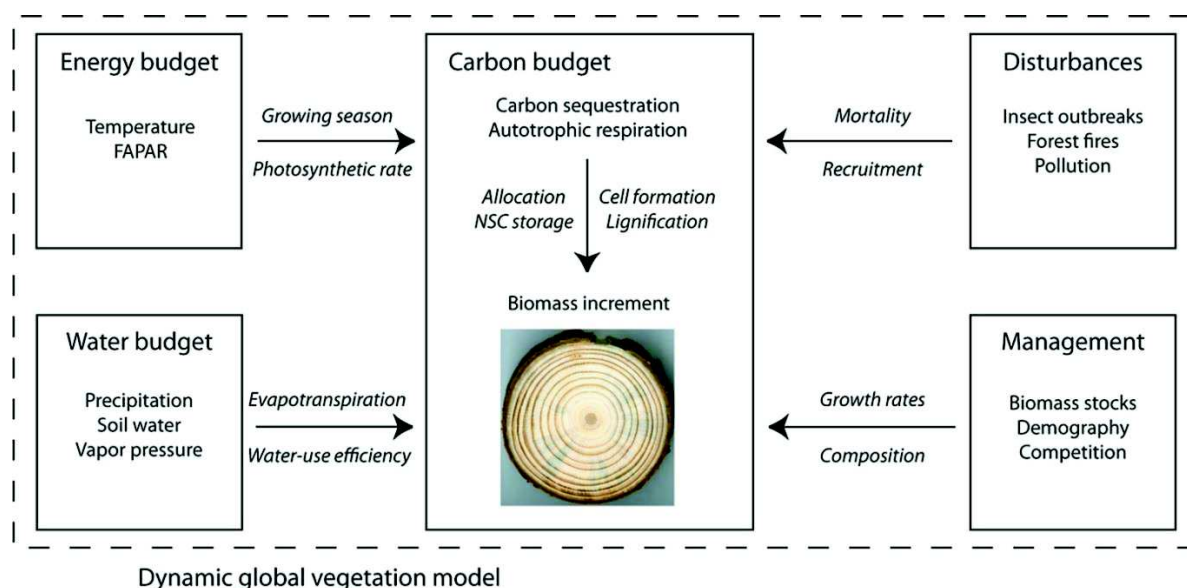


Figure 2. Vue Schématique des principaux déterminants et des processus (en *italique*) induisant la formation annuelle des cernes de croissance chez les arbres. Issue de Babst *et al.*, (2014a).

4. Phénologie foliaire et cambiale

La saison de croissance peut être définie comme la période durant laquelle du carbone est activement alloué à la croissance des tissus. Sa durée est spécifique à la phénologie et à la réponse physiologique au climat de chaque espèce. Pour les arbres des régions boréales et tempérées, le début de la saison de croissance est généralement lié à des facteurs hormonaux et environnementaux (Uggla *et al.*, 1996). Parmi ces facteurs, la température joue un rôle prépondérant pour l'initiation du débourrement foliaire (e.g : Polgar & Primack, 2011 ; Laube *et al.*, 2014) et de l'activité cambiale du tronc (Körner, 2006 ; Rossi *et al.*, 2007 ; Swidrak *et al.*, 2011) chez de nombreuses espèces. Chez les espèces décidues, la photosynthèse a lieu uniquement entre la mise en place des feuilles et leur sénescence, mais chez les sempervirentes la persistance du feuillage permet qu'une partie de la productivité de l'écosystème ait lieu durant l'hiver ou le printemps (Damesin *et al.*, 1998 ; Churkina *et al.*, 2005 ; Allard *et al.*, 2008). L'arrêt de la croissance secondaire est donc plus délicat à définir chez les espèces sempervirentes car les mécanismes impliqués dans l'assimilation de carbone et la formation du bois sont sous des contrôles environnementaux différents (Vaganov *et al.*, 2006) et ne se terminent pas simultanément. De plus, la croissance (division cellulaire et élongation) s'arrête avant les processus de lignification des parois cellulaires et de mise en réserve.

L'étude de Churkina *et al.* (2005) menée sur 28 sites équipés de tours à flux montre qu'il existe une relation linéaire reliant la productivité nette de l'écosystème (NEP) et la durée de la saison de végétation de l'écosystème (nombre de jours où l'écosystème est un puits de carbone). Cela est cohérent avec l'observation dans de nombreux biomes d'une augmentation de la NEP en lien avec l'allongement de la durée de la saison de croissance induit par la hausse des températures (Rossi *et al.*, 2011 ; Dragoni *et al.*, 2011). Plus précisément, les études sur les forêts tempérées montrent un débourrement plus précoce et un retard dans la sénescence foliaire qui aurait induit un allongement de la période de végétation de 2 à 4 jours par décade (Menzel *et al.*, 2008 ; Jeong *et al.*, 2011). Un débourrement plus précoce est aussi observé pour les forêts boréales (entre 2 et 14 jours par décade ; Delbart *et al.*, 2008 ; Nordli *et al.*, 2008) et méditerranéennes (environ 8 jours pour une augmentation de 1,5°C ; Morin *et al.*, 2010) cependant les impacts des changements climatiques sur la fin de la saison de croissance restent encore incertains et variables suivant les espèces considérées (Richardson *et al.*, 2013). Des études comparables sur l'impact des changements climatiques sur la phénologie de la croissance secondaire sont rares. Néanmoins, Rossi *et al.*, (2014) ont montré

récemment une augmentation exponentielle de la production cellulaire en réponse au démarrage plus précoce de la croissance dans les forêts boréales.

5. Croissance secondaire

La croissance secondaire (ou radiale) est issue de l'activité de l'assise cambiale qui produit des cellules de xylème secondaire (vers l'intérieur) et de phloème secondaire (vers l'extérieur) permettant ainsi la croissance en épaisseur de l'arbre. Ce sont les cellules du xylème qui après division et élongation vont se lignifier pour former un tissu rigide et pérenne ayant une fonction conductrice de la sève brute et une fonction de soutien mécanique de l'arbre. La fonction conductrice de sève est limitée dans le temps, et varie entre une année pour certains arbres décidus et jusqu'à une quinzaine d'années pour certains sempervirentes. L'ensemble des cellules du xylème formées durant une saison de végétation est appelé cerne de croissance. Les cernes sont formés à partir des sucres solubles transportés par le phloème. Ces sucres sont un mélange, en proportion variable, des assimilats foliaires nouvellement synthétisés par la photosynthèse et des réserves carbonées qui sont mobilisés pour la croissance.

La croissance secondaire du tronc produit un cerne dont les caractéristiques sont influencées par de nombreux processus physiologiques qui sont modulés par les conditions environnementales survenues avant et pendant la saison de croissance (Fritts, 1976). On peut donc interpréter l'accroissement annuel comme le résultat de multiples mécanismes reliés aux bilans d'énergie, d'eau, de carbone et de nutriments (Babst *et al.*, 2014a, ; Figure 2). De nombreuses caractéristiques du cerne peuvent être mesurées, analysées et attribuées aux conditions environnementales : la largeur, la densité, le diamètre des vaisseaux, la composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$), en ^{18}O ($\delta^{18}\text{O}$) ou en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$). Ces caractéristiques peuvent être mesurées à différentes échelles de temps : par décennie (en regroupant les cernes), par années (cerne par cerne) ou encore à l'échelle intra-cerne c'est à dire saisonnière (soit à l'intérieur du cerne).

L'étude de la croissance secondaire est donc particulièrement pertinente pour comprendre les réponses des arbres aux variations climatiques et ainsi évaluer l'impact des changements climatiques sur la productivité forestière. Des suivis de la croissance secondaire peuvent être réalisés à différentes échelles de temps selon la méthode de mesure : de l'échelle intra-journalière par dendromètre automatique par exemple, à des suivis sur plusieurs milliers

d'années en dendrochronologie (Figure 3). La croissance secondaire peut être mesurée de deux façons complémentaires. La première est non intrusive et correspond en une mesure du DBH (Diameter at breast height) au mètre forestier (mesure par exemple annuelle ou hebdomadaire ; e.g. Ducrey & Toth, 1992 ; Campelo *et al.*, 2007 ; Rodriguez *et al.*, 2011b) ou à l'aide de dendromètres automatiques (mesure à la minute ; e.g. Zweifel *et al.*, 2006). Cette croissance mesurée à 1.30 m du sol est représentative de l'ensemble du tronc (Bouriaud *et al.*, 2005b). Cependant, bien que cette mesure permet de suivre la dynamique de la croissance à des échelles de temps fines et sur un grand nombre d'individus, elle apporte de l'information uniquement sur l'augmentation en largeur du tronc et souvent sur des durées relativement courtes. La seconde méthode de mesure est une étude rétrospective des cernes de croissance. Elle peut se faire à partir de carottes de bois extraites du tronc (à 1m30) à l'aide d'une tarière de Pressler ou sur des rondelles de tronc suite à l'abattage de l'arbre. On a alors l'accès à d'autres informations telles que l'anatomie du bois ou sa composition isotopique et cela pour des durées relativement longues (durée de vie de l'individu). La composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) du cerne va être notamment un indicateur du fonctionnement carboné et hydrique de l'arbre en permettant l'estimation de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE_i). Le $\delta^{13}\text{C}$ est mesuré à l'échelle interannuelle, c'est-à-dire cerne par cerne (e.g. Leavitt & Long, 1991 ; Schleser, 1995 ; Ferrio *et al.*, 2003 ; Granda *et al.*, 2014) ou même plus récemment à l'échelle saisonnière, c'est-à-dire en intra-cerne (e.g. Helle & Schleser, 2004 ; Battipaglia *et al.*, 2010 ; Lévesque *et al.*, 2014).

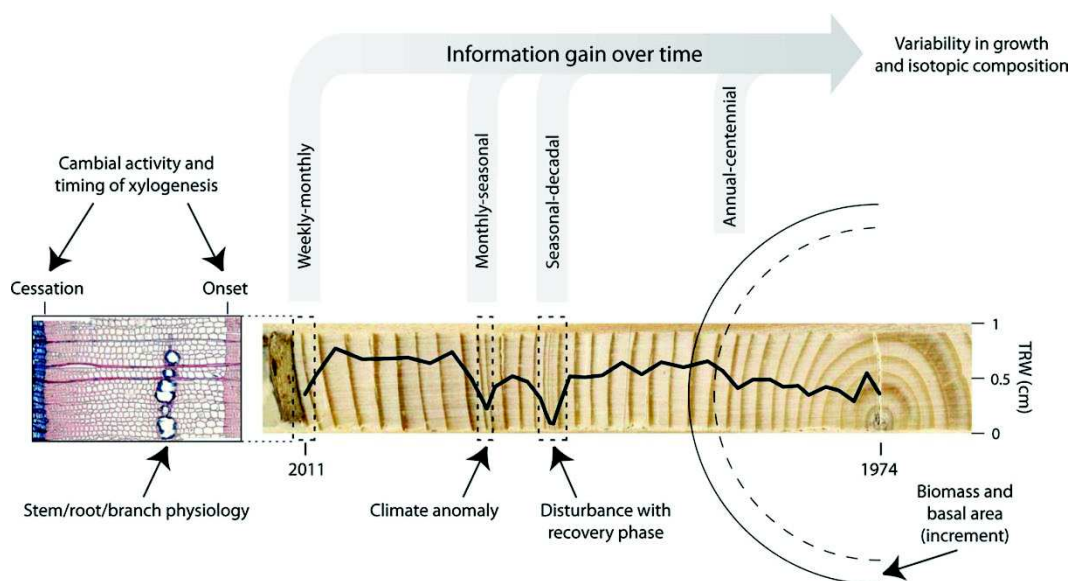


Figure 3. Schématisation des différentes échelles temporelles pour lesquelles les cernes des arbres fournissent des informations sur les processus de l'écosystème. Issue de Babst *et al.*, (2014a).

6. Les changements climatiques en région Méditerranéenne

Le climat méditerranéen est caractérisé par une séquence climatique annuelle où les étés chauds et secs alternent avec des périodes plus froides et humides de l'automne au printemps (Daget, 1977). La saison de végétation est donc pour ces écosystèmes doublement limitée par un déficit hydrique estivale, qui est la principale contrainte climatique subie par la végétation (Joffre *et al.*, 1999 ; Rambal, 2001 ; Reichstein *et al.*, 2002), et une contrainte thermique hivernale. De plus, le climat méditerranéen est caractérisé par une forte variabilité interannuelle avec parfois des épisodes de pluie ou de sécheresse extrêmes. Ce climat particulier ne se rencontre que dans 5 régions du monde, toutes situées à des latitudes comprises entre 30° et 43° nord ou sud. Il s'agit du sud-ouest de l'Australie (610 000km²), de la Californie (280 000km²), du centre du Chili (130 000km²), de l'Afrique du sud (60 000km²) et du bassin méditerranéen (1 680 000km²). Les écosystèmes Méditerranéens représentent une surface totale d'environ 2,75 millions de kilomètres carrés (Rambal, 2001) soit seulement 7 % de la superficie des forêts à l'échelle mondiale. Malgré cette faible superficie, les écosystèmes méditerranéens possèdent une biodiversité exceptionnelle (Cowling *et al.*, 1996), des paysages et des écosystèmes diversifiés et un climat aux variations interannuelles marquées, ce qui en fait une région modèle pour l'étude des relations entre le climat, le fonctionnement et la vulnérabilité des écosystèmes (Lavorel *et al.*, 1998 ; Doblas-Miranda *et al.*, 2015).

Ces régions figurent parmi les « hots spots » mondiaux de changement climatique (Giorgi, 2006 ; IPCC, 2007). Plus précisément, pour la région méditerranéenne, les modèles climatiques régionaux s'accordent à prévoir une diminution importante des précipitations, en particulier pendant les saisons estivales (Gao *et al.*, 2006 ; Giorgi et Lionello, 2008 ; Somot *et al.*, 2008). Ainsi, la diminution attendue des précipitations à la fin du XXI^{ème} siècle dans le sud de la France serait de 7%, 15%, 42% et 10% respectivement, pour l'hiver, le printemps, l'été et l'automne, (Somot *et al.*, 2008). De plus, la variabilité interannuelle des précipitations devrait augmenter, ainsi que la fréquence des événements climatiques extrêmes (sécheresse, précipitations ; Sheffield et Wood, 2008 ; IPCC 2007). L'augmentation des températures correspondantes irait de + 3,2°C en hiver jusqu'à +5,2°C en été. Les observations réalisées sur notre région d'étude (Languedoc-Roussillon) confirment ces tendances avec une augmentation de la sécheresse en lien avec la diminution des précipitations (Ruffault *et al.*, 2013 ; Figure 4) et l'augmentation de l'évapotranspiration liée à la hausse des températures depuis 1975 pour la région de Montpellier de +0,44°C par décade.

Ces modifications du climat devraient entraîner un décalage de la saison de végétation par une modification de la phénologie des végétaux en raison des températures hivernales plus chaudes et d'une sécheresse estivale plus précoce et longue (Richardson *et al.*, 2013). L'étude de Gordo et Sanz (2009 ; 2010) sur 29 espèces pérennes méditerranéennes montre déjà un démarrage plus précoce du débourrement foliaire, de la floraison et de la fructification de 4,8, 5,9 et 3,2 jours par décennie respectivement.

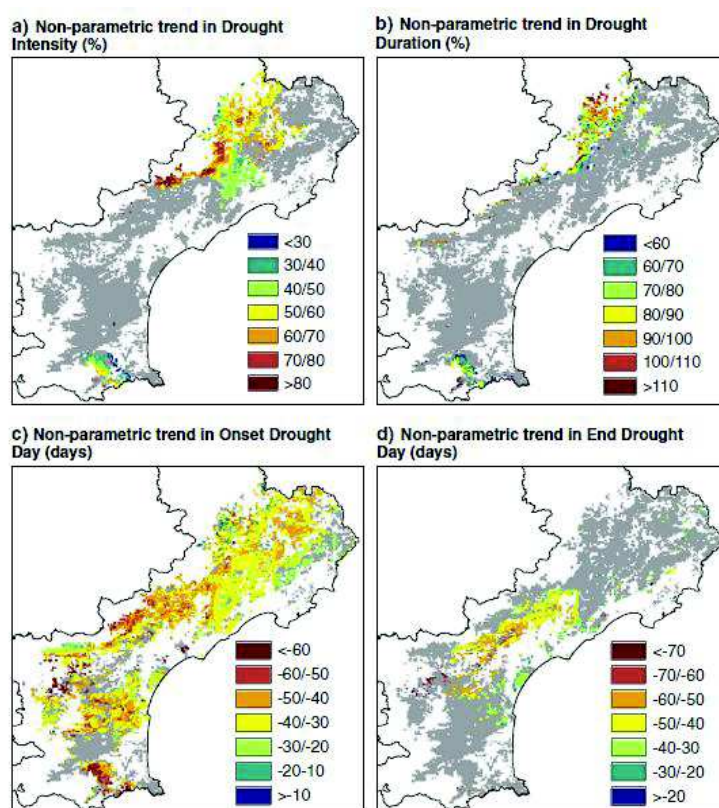


Figure 4. Estimation des tendances sur les indices de sécheresse dans les écosystèmes de type Méditerranéen pour la période de 1971/2006. Toutes les tendances sont basées sur une période de 36 ans. Les tendances sur l'intensité de la sécheresse (Figure a) et sur sa durée (Figure b) sont en %. Les tendances de la date de début (Figure c) et de fin de sécheresse (Figure d) sont en jours Julian. Seule les tendances possédant un p-values d'une valeur inférieure à 0.1 sont montrées. Issue de Ruffault *et al.*, (2013).

7. Le taillis de chênes verts méditerranéens

Les chênaies vertes sont un des écosystèmes majeurs de l'ouest du bassin méditerranéen. Elles couvrent 2500 km² dans le sud de la France, 3700 km² en Italie, 10000 km² en Espagne et 14000 km² au Maroc. En région Languedoc-Roussillon, la chênaie verte s'étend actuellement sur 121 830 hectares (données IFN). Les analyses polliniques ont montré que l'expansion du chêne vert dans le nord du bassin méditerranéen est récente (environ 6000 ans ; Reille et Pons, 1992). Cette distribution est plutôt attribuée à l'implantation des

populations humaines dans la région qu'aux variations climatiques (Barbero et Loisel, 1980). Leur composition floristique et leur structure ont été façonnées par l'activité humaine depuis plusieurs millénaires. Le chêne vert (*Quercus ilex* L.), espèce sclérophylle et sempervirente, est généralement scindée en deux sous espèces : *Q. ilex sensu stricto* répandu depuis les Alpes maritimes jusqu'en Turquie et *Q. ilex* sbsp. *rotundifolia* (Lam.) présent de la péninsule ibérique à l'Afrique du Nord. Les populations du nord-ouest de l'Espagne, de Catalogne, du Languedoc et de Provence sont considérées comme ayant un morphotype intermédiaire (Michaud *et al.*, 1995).

En région méditerranéenne, la disponibilité en eau du sol représente une contrainte environnementale majeure et détermine la variation saisonnière de l'activité de la végétation tout autant que la température de l'air ou le rayonnement (di Castri, 1973). Sous ces conditions, les différentes stratégies adoptées par les espèces végétales vont déterminer leur productivité, leur distribution et leur potentiel compétitif (Damesin *et al.*, 1998 ; Peñuelas *et al.*, 1998). Le chêne vert (i) a accès à l'eau du sol et du sous-sol (source d'eau pérenne) via un système racinaire développé en profondeur et latéralement (David *et al.*, 2004 ; Lubczynski et Gurwin, 2005), (ii) applique un contrôle stomatique fort sur la transpiration pendant les périodes de sécheresse (Mediavilla et Escudero, 2003) pour retarder la dessiccation (stratégie d'évitement), (iii) est assez résistant à l'embolie du xylème (valeur de P50 varie d'après Tyree et Cochard, 1996 et Martin-St Paul *et al.*, 2014 autour de -4,7 et -5,5 MPa) (iv) est sempervirent avec une durée de vie des feuilles de 23 mois en moyenne (Mediavilla et Escudero, 2003 ; Limousin *et al.*, 2012). Ainsi, même si la photosynthèse instantanée des espèces sempervirentes n'est pas souvent maximisée (Warren et Adam, 2004), la persistance du feuillage permet qu'une grande partie de la productivité de l'écosystème ait lieu durant l'hiver ou le printemps (Damesin *et al.*, 1998 ; Allard *et al.*, 2008).

8. Le site d'étude

Le site d'étude est situé dans la forêt domaniale de Puéchabon (3°35'45''E, 43°44'29''N, 270 m a.s.l.) à 35 km au nord-ouest de Montpellier. La forêt est largement dominée par le chêne vert (*Quercus ilex* L.). Le sous-bois constitué majoritairement de buis (*Buxus sempervirens* L.), de genévriers (*Juniperus oxicedrus* L.) et de pistachiers (*Pistacia terebinthus* L.) représente moins de 10% de la biomasse ligneuse aérienne et de la surface foliaire totale. Ce type d'écosystème a été fortement façonné par l'homme qui l'a entretenu en

taillis pendant des siècles, la dernière coupe à blanc remontant à 1942. La canopée atteint aujourd'hui 5,5 m de hauteur avec une densité d'environ 5000 tiges.ha⁻¹. En 2015, le DBH moyen (Diameter at Breast Height) du peuplement est de 8 cm et 60% des arbres ont un DBH compris entre 6 cm et 10 cm. Le site est caractérisé par un climat méditerranéen avec une moyenne du cumul annuel des précipitations de 916 mm, variant de 550 à 1549 mm sur la période 1984-2014. Les précipitations sont principalement enregistrées entre l'automne et le printemps avec environ 80% des pluies tombant de septembre à avril. La moyenne annuelle de température est de 13,2°C, le mois le plus froid étant janvier (en moyenne 5,7°C) et le plus chaud juillet (en moyenne 21,9°C). Le socle de la forêt a pour origine une roche calcaire formée au Jurassique (-199 à 145 Ma). Il est recouvert d'un sol peu profond de texture limono-argileuse, comportant une fraction importante de roche : 70% dans les premiers 50 cm et 90% sur le reste du profil. Le sol remplit les espaces entre les pierres et la roche mère et constitue une source d'eau durant les étés secs pour les racines profondes du chêne vert (Rambal *et al.* 2003). De plus, la forte perméabilité du sol, empêche le ruissellement de surface de se produire même pour des événements de pluies de fortes intensités ce qui permet la reconstitution des réserves en eau du sol. Cependant, l'association d'un climat sec et d'un sol peu profond génère des contraintes hydriques estivales fortes pendant une longue période de l'année.

9. Objectif de l'étude

La prédiction précise de l'évolution de la croissance forestière dans le contexte des changements environnementaux constitue l'un des principaux verrous scientifiques dans le domaine de l'écologie des forêts. La compréhension des processus et facteurs à l'origine de la croissance est d'autant plus importante pour les écosystèmes forestiers méditerranéens à chênes verts, déjà soumis à de fortes contraintes hydriques.

Notre étude s'intéresse principalement à l'influence des contraintes environnementales (disponibilité en eau, température et densité du peuplement) sur la croissance secondaire qui présente le double intérêt de constituer une archive, à la fois en quantité et en qualité, du carbone utilisé pour la formation des cernes de croissance et de déterminer en partie la capacité de stockage du carbone des écosystèmes forestiers.

Les principaux objectifs de l'étude sont : i) de déterminer à l'échelle saisonnière et interannuelle les principaux facteurs climatiques influençant la croissance, à travers

notamment sa phénologie, son amplitude et la composition isotopique résultante dans le cerne, ii) d'évaluer sur le long terme l'impact des changements climatiques et de la gestion sylvicole par éclaircie et iii) d'estimer l'effet du déficit hydrique sur le bilan carboné d'un écosystème à chênes verts et sur l'allocation du carbone à la croissance mais aussi aux différents compartiments de l'arbre.

Nous avons combiné différentes approches expérimentales en considérant plusieurs échelles spatiales (du cerne, à l'écosystème) et temporelles (de la journée à plusieurs dizaines d'années). L'étude a été menée dans la forêt de chênes verts de Puéchabon et comporte 3 parties présentées ci-après :

Partie 1 :

La première partie de la thèse vise à caractériser l'effet des contraintes climatiques à la fois sur la croissance secondaire et sur la composition isotopique en carbone du cerne résultant, à l'échelle saisonnière et interannuelle. Elle est composée de deux chapitres :

- Le premier chapitre s'intéresse à la dynamique saisonnière et interannuelle de croissance secondaire en lien avec le climat et l'assimilation photosynthétique. Les objectifs sont de déterminer : i) les limitations de la croissance secondaire induite par la disponibilité en composés carbonés ou par la disponibilité en eau ; ii) le ou les facteurs climatiques permettant d'expliquer la croissance annuelle totale et iii) la sensibilité de la croissance secondaire au changement climatique. L'article qui présente ces résultats a été accepté en février 2015 dans la revue « New Phytologist ».
- Le second chapitre porte sur les liens entre climat, fonctionnement de l'arbre et composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) du carbone entrant dans la composition de la matière organique. Les objectifs sont : i) de déterminer la dynamique de variation du $\delta^{13}\text{C}$ entre les compartiments cerne et feuille ; ii) d'identifier la phénologie de croissance des cernes et des feuilles afin de mettre en rapport le $\delta^{13}\text{C}$ de chaque compartiment et les conditions climatiques correspondants à sa formation et iii) d'identifier les principales variables (température, précipitation, indice de stress hydrique) influençant les variations du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes.

Partie 2 :

La deuxième partie de la thèse est une analyse de la sensibilité de la croissance du chêne vert au changement climatique et à l'éclaircie du taillis. Elle est composée de deux chapitres :

- Le premier chapitre étudie l'effet des changements climatiques des quarante dernières années sur la phénologie de la croissance secondaire. Les objectifs sont : i) de tester si les concepts mis en évidence au chapitre 1, à partir d'une série courte de croissance (2004-2011), pouvaient être étendus à une période plus longue de 1968-2008 ; ii) de décrire l'influence des tendances climatiques de température et précipitation sur la phénologie de croissance et iii) d'évaluer l'évolution temporelle de la sensibilité de la croissance au climat. Les résultats sont présentés sous la forme d'un article en préparation qui sera soumis prochainement.
- Le deuxième chapitre s'intéresse à l'éclaircie comme gestion sylvicole susceptible de mitiger les effets du déficit hydrique sur la croissance. Les objectifs étaient : i) de mesurer les effets d'éclaircies de différentes intensités sur la croissance secondaire, ii) d'estimer la durée de ces effets de 1986 à 2014 et iii) d'évaluer si la gestion forestière par éclaircie permet d'atténuer l'impact d'une diminution des précipitations.

Partie 3 :

La troisième partie de la thèse étudie l'influence du climat sur l'allocation du carbone assimilé aux différents compartiments de l'écosystème. Pour ce dernier chapitre, les objectifs étaient : i) d'évaluer la part de la photosynthèse brute (GPP) allouée à chaque compartiment de l'arbre, et ii) de déterminer comment les variations interannuelles de déficit hydrique affectent cette allocation et iii) comment elles affectent la proportion du carbone assimilé qui participe à l'accroissement en biomasse de l'écosystème.

Partie 1

CROISSANCE ET $\delta^{13}\text{C}$ A L'ECHELLE INTRA ET INTER ANNUELLE

Partie 1 - Chapitre 1

CROISSANCE A L'ECHELLE SAISONNIERE ET INTERANNUELLE : PHENOLOGIE ET DETERMINANT DE LA CROISSANCE

1. Introduction

1.1. La croissance secondaire et phénologie de la croissance

On distingue chez les arbres deux types de croissance : la croissance primaire issue de l'activité des méristèmes primaires qui permettent la croissance en hauteur (longueur) de la plante et la croissance secondaire issue de l'activité des méristèmes secondaires qui permettent la croissance en diamètre (épaisseur) de la plante.

Le principal méristème secondaire est le cambium aussi appelé assise libéro-ligneuse. Le cambium occupe une position périphérique, au niveau de la tige et de la racine. Cette couche méristématique qui est principalement constituée par des cellules appelées initiales fusiformes (beaucoup plus longues que larges) effectue des divisions périclines (parallèle à la surface du tronc) et produit le xylème secondaire, ou bois, vers l'intérieur, et le phloème vers l'extérieur (Figure 1). Ce processus qui donne lieu au phénomène de croissance en diamètre du tronc est constitué de 3 étapes successives la division, l'élongation et la maturation-différenciation (lignification pour les cellules du xylème ; Figure 2) cellulaire qui conduisent à la formation de deux types de tissus conducteurs : le xylème et le phloème. Le xylème comporte les vaisseaux permettant le transport de la sève brute des racines (lieu d'absorption) vers la canopée (Figure 2). Le phloème, quant à lui, permet le transport de la sève élaborée (riche en composés carbonés) issue de la photosynthèse réalisée au niveau des feuilles (Figure 2). Le deuxième méristème secondaire est le phellogène ou assise subéro-phellodermique. Celui-ci génère vers l'intérieur le phelloderme et vers l'extérieur le suber (liège) qui a un rôle de protection pour la plante (Figure 1).

Dans les zones tempérées, la périodicité de l'activité cambiale est sous le contrôle des rythmes endogènes, inhérents à l'espèce, et des variations saisonnières. La phénologie de la croissance se découpe traditionnellement en 2 grandes périodes : une période de repos hivernal et une période d'activité de croissance plus ou moins longue suivant l'espèce, sa localisation géographique (latitude, altitude) et le climat considéré. On observe par exemple ce patron chez *Picea albies* (Zweifel *et al.*, 2010, Suisse subalpine) ; *Populus nigra, deltoïdes* et *canaensis* (Deslauriers *et al.*, 2009, nord Italie) *Fagus sylvatica*, *Quercus petrea*, *Pinus sylvestris* (Michelot *et al.*, 2011, nord France). Il est aussi observé en forêt boréale sur *Picea mariana* (Rossi *et al.*, 2011, Canada).

En région méditerranéenne, on observe un patron de croissance légèrement différent avec pour certaines espèces (e.g. Zhang, 1987 et Campelo *et al.*, 2007 pour *Quercus ilex* ;

Montserrat-Martí *et al.*, 2009 pour *Quercus faginea* ou Camarero *et al.*, 2009 pour *Juniperus thurifera*) un arrêt de l'augmentation en diamètre du tronc en période estivale puis une reprise à l'automne. Cependant, l'étude de Chakroun (1983) sur le chêne vert, montre qu'il n'y aurait qu'une seule période d'activité cambiale de mars à août avec un maximum de bois initié entre juin et juillet. La totalité de l'anneau de croissance de l'année en cours est, dans ce cas, différencié fin août et aucun élément ligneux n'est initié à l'automne.

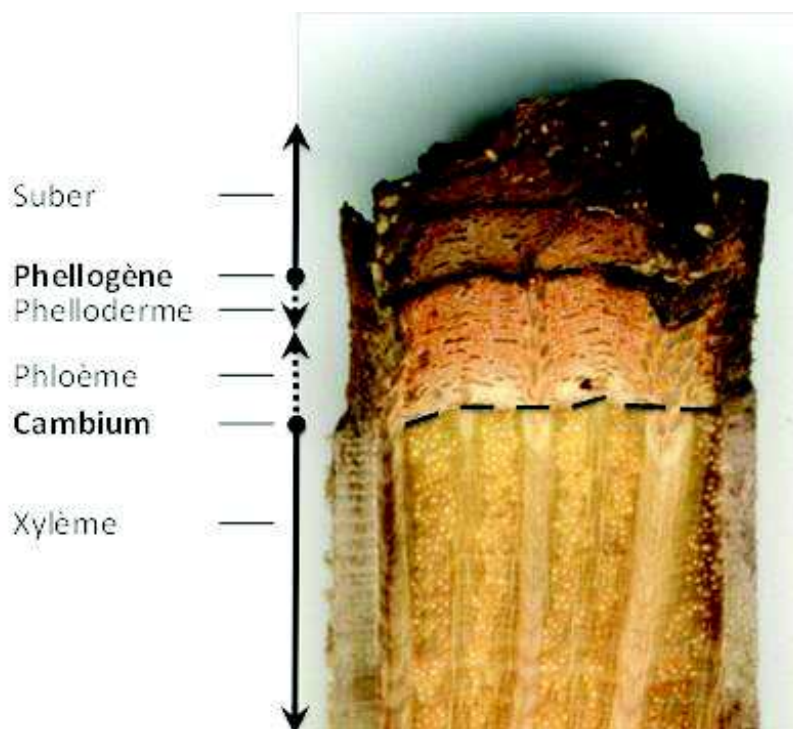


Figure 1. Coupe transversale d'une carotte prélevée à la tarière de Pressler dans un tronc de chêne vert de la forêt de Puéchabon. Les différents méristèmes secondaires (phellogène et cambium) et les tissus (xylème, phloème phelloderme, suber) constituant la tige sont représentés. La surface a été préparée à l'aide d'une polisseuse industrielle du grain 40 au grain 400 puis scannée à haute résolution.

1.2. Les déterminants de la croissance secondaire

A échelle fine, Zwiefel *et al.*, 2006 proposent cinq facteurs prépondérants dans la limitation de la croissance chez les ligneux : (i) le carbone, nécessaire comme source d'énergie et pour la formation de nouvelles cellules (la disponibilité du carbone est utilisée pour contraindre la croissance à tous les pas de temps dans de nombreux modèles (Lacointe, 2000), cependant son rôle limitant sur la croissance est encore largement débattu, (ii) les nutriments et la température limitent les activités métaboliques en lien avec la croissance (Litton *et al.*, 2007), (iii) des facteurs endogènes hormonaux (auxine) qui induisent les phases

d'initiation, de fin d'activité de croissance et leur contrôle par les conditions environnementales ; (iv) les stress mécaniques (Ossawa *et al.*, 1992) et (v) le statut hydrique de l'arbre (Lockart *et al.*, 1964 ; Hsiao & Xu, 2000 ; Steppe *et al.*, 2006).

Parmi ces facteurs le déficit hydrique est déterminé comme étant la principale contrainte climatique subie par la végétation en région méditerranéenne (Rambal, 2001). En réponse au stress hydrique, les plantes mettent en place différents mécanismes hiérarchisés dans le temps en fonction de la durée et de l'intensité du stress subi. La fermeture des stomates est le premier processus responsable de la diminution de la photosynthèse et donc de la disponibilité en composés carbonés. De plus quand la sécheresse perdure et devient trop intense la capacité du bois à supporter les fortes tensions peut être dépassée entraînant des dysfonctionnements du xylème (événements de cavitation et collapsés des parois cellulaires). Ces événements peuvent rétroagir sur la conductance stomatique et entraîner une diminution de la photosynthèse via une diminution de la conductance hydraulique de l'arbre (Hubbard *et al.*, 2001). A plus long terme une diminution de la production de feuilles et un changement dans les patrons d'allocation du carbone ont souvent été observés (Limousin *et al.*, 2009 ; Wu *et al.*, 2011). A terme on assiste à la sénescence de certains organes voir de l'individu entier. Cependant, à court terme la sécheresse affecte la croissance radiale avant la photosynthèse (Bréda *et al.*, 2006 pour les ligneux) indiquant un effet du stress hydrique sur la croissance indépendant de la disponibilité en élément carboné. Ainsi les effets respectifs du déficit hydrique sur la croissance et le gain carboné sont difficilement dissociables.

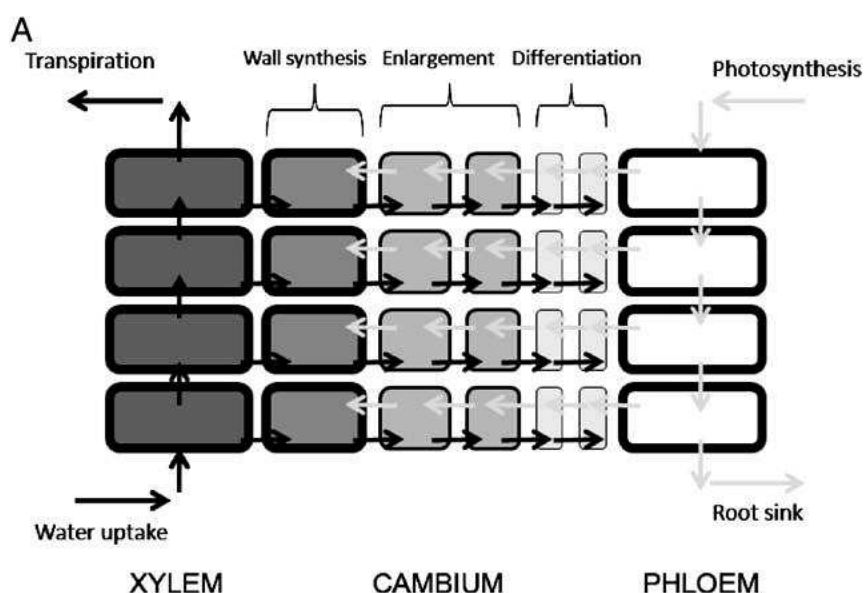
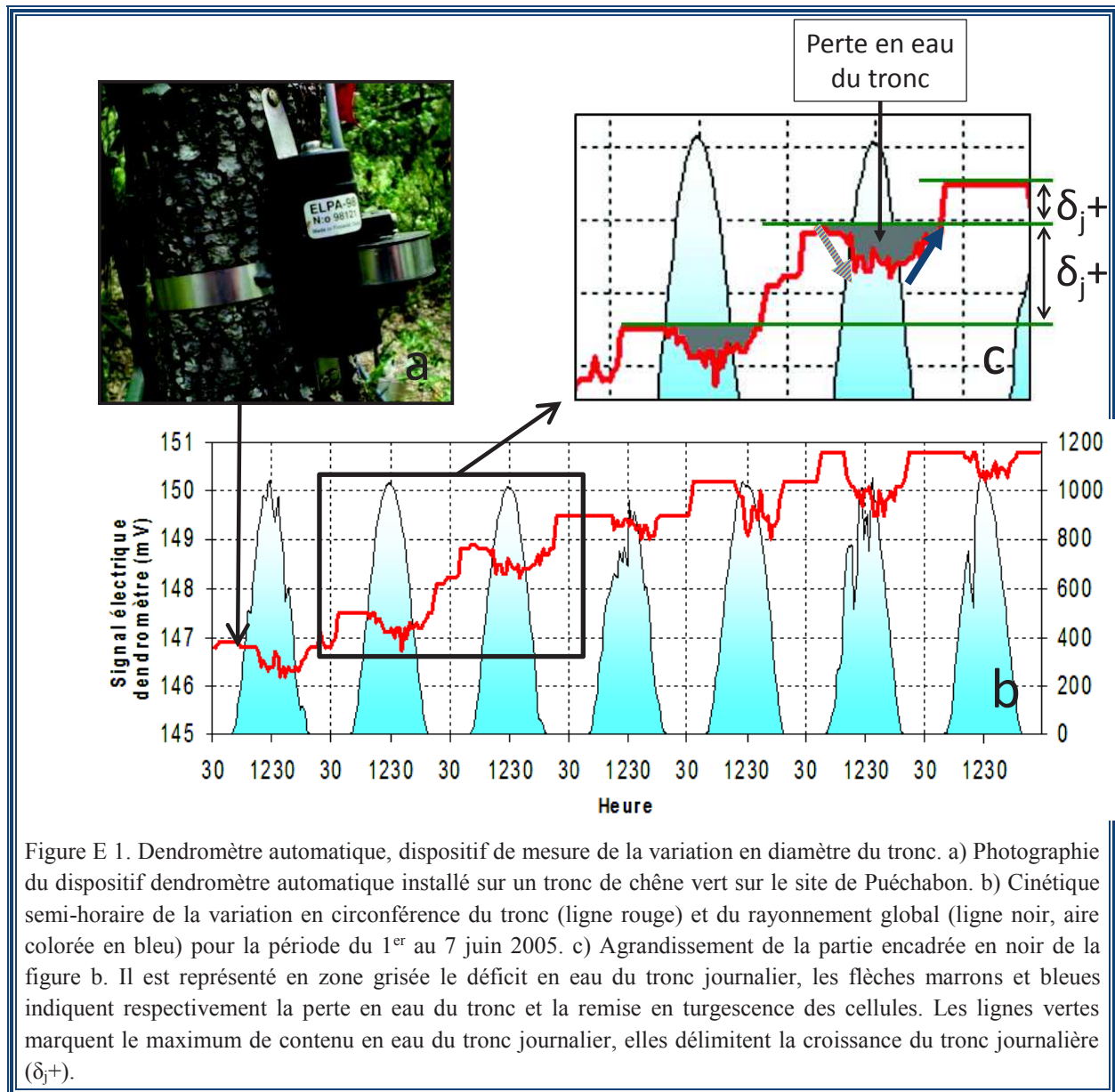


Figure 2. Représentation schématique de l'activité cambiale à l'échelle cellulaire et flux d'eau prélevé dans la solution du sol (sève brute, xylème) et de composés carbonés issus de la photosynthèse (sève élaborée, phloème) (issus de Hölttä *et al.* (2010)). Les trois phases de la croissance sont représentées (division, élongation et lignification cellulaire) à l'interface des flux de sève brute et élaborée.

Encadré E1 : Mesure des variations en circonférence de la tige par les dendromètres automatiques

Les dendromètres automatiques permettent de mesurer en continu les variations de circonférence du tronc. Le capteur que nous utilisons (ELPA-98, Université d'Oulu, Finlande), a une résolution de 27 μ m sur la circonférence. Ce capteur est constitué d'une bande en acier inoxydable avec un ressort de rappel, et est positionné autour du tronc dont l'écorce a été préalablement soigneusement poncée, à 1,30 m de hauteur (Figure E 1a). Cette bande est solidaire d'un potentiomètre dont la valeur de résistance varie en fonction de la circonférence du tronc. Ainsi, ces capteurs mesurent les variations issues de l'ensemble des tissus constitutifs de la tige (Figure 1). Sur notre site de Puéchabon, la mesure de la circonférence de l'arbre est effectuée à un pas de temps de 5 min, et la valeur moyenne (6 mesures) est enregistrée dans la mémoire d'un datalogger toutes les demi-heures.

Les variations en circonférence sont issues de 2 effets : la croissance en épaisseur du tronc (variations positives) et les variations de la teneur en eau du tronc. La relation avec la teneur en eau a un effet à court terme et à long terme (de l'heure à la saison) et peut provoquer un impact négatif ou positif sur la circonférence du tronc, indépendamment de l'activité cambiale, par des changements de turgescence des cellules (Zweifel et al. 2001). Ce sont les cellules du phloème qui vont principalement être responsables de ces variations (>90%) mais aussi le cambium et les cellules du xylème non lignifiées (Steppe et al. 2006). Généralement, les cellules perdent en turgescence durant les périodes de transpiration (le jour, Figure E 1b) ou de déficit hydrique (principalement l'été) et se remettent en turgescence durant la nuit ou lors d'événements de pluies. Cependant, il faut noter que les variations positives en teneur en eau du tronc ne peuvent excéder le maximum de turgescence des cellules. Ainsi, la croissance peut être déterminée comme la différence au maximum de turgescence à l'échelle du jour ou de l'année (Figure E 1c).



1.3. Présentation et objectif de l'étude

Dans cette étude, nous avons testé chez le chêne vert les relations entre la croissance secondaire et i) l'assimilation carbonée de l'écosystème et ii) les contraintes environnementales telles que la température et la disponibilité en eau. Un suivi journalier de la croissance secondaire par dendromètre automatique a été réalisé sur 6 (12 à partir de 2008) arbres de la forêt de Puéchabon de 2004 à 2011. En parallèle, nous avons une série de flux de carbone journalier (NEP, GPP, Reco) obtenue à partir de la tour à flux installée sur le site depuis 1998 ainsi qu'une série de potentiels de base journalier modélisé pour la période 2004-2011. A partir de ces données, il s'agissait, d'établir la phénologie de la croissance secondaire

puis d'étudier les liens entre la phénologie de la croissance, les flux de carbone, la température et le déficit en eau à plusieurs échelles de temps (de quotidienne à annuelle) pour finalement évaluer l'impact du changement climatique sur la croissance de la tige sur notre site. Nous avons montré que lors de période de basse température ($<5^{\circ}\text{C}$) ou de déficit hydrique ($<1,1\text{ MPa}$), la productivité primaire brute (GPP) restait positive alors que l'augmentation en surface de la tige était nulle. Ainsi, la croissance de la tige semblait être contrainte par les températures froides et le déficit hydrique et non par une disponibilité en carbone. De plus, la croissance annuelle a pu être prédite avec précision par la durée de la période printanière d'augmentation en surface de la tige ($\Delta t_{t_0-t_1}$). Nous avons relié le début de la croissance (t_0) à la somme des températures hivernales (de janvier à mars) et l'interruption estivale de la croissance (t_1) à un seuil de potentiel de base de $-1,1\text{ MPa}$. Nous proposons l'utilisation de la phénologie de la croissance dans les modèles de végétation. En effet, la phénologie présente le double intérêt de prendre en compte à la fois la durée d'allocation du carbone à la croissance et les facteurs climatiques qui la contraignent ce qui pourrait permettre l'amélioration des prédictions de croissance forestière suivant les changements climatiques.

**GROWTH DURATION IS A BETTER PREDICTOR OF STEM INCREMENT
THAN CARBON SUPPLY IN A MEDITERRANEAN OAK FOREST:
IMPLICATIONS FOR ASSESSING FOREST PRODUCTIVITY UNDER
CLIMATE CHANGE**

Morine Lempereur, Nicolas K. Martin-StPaul, Claire Damesin, Richard Joffre, Jean-Marc
Ourcival, Alain Rocheteau and Serge Rambal

New Phytologist (2015)
doi : 10.1111/nph.13400

Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change

Morine Lempereur^{1,2}, Nicolas K. Martin-StPaul³, Claire Damesin⁴, Richard Joffre¹, Jean-Marc Ourcival¹, Alain Rocheteau⁵ and Serge Rambal^{1,6}

¹Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEFE, UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France; ²Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie, 20, Avenue du Grésillé – BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France; ³Ecologie des Forêts Méditerranéennes, INRA, UR629, F-84914 Avignon, France; ⁴Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution (ESE), CNRS AgroParisTech-UMR 8079, Bâtiment 362, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex, France; ⁵IRD, CEFE, UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5, France; ⁶Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, CP 3037, CEP 37200-000 Lavras, MG, Brazil

Author for correspondence:
Morine Lempereur
Tel: +33 46761392
Email: morine.lempereur@cefe.cnrs.fr

Received: 4 November 2014
Accepted: 23 February 2015

New Phytologist (2015)
doi: 10.1111/nph.13400

Key words: carbon partitioning, climate change, drought, extreme event, *Quercus ilex*, tree water relation, vegetation models, water deficit.

Summary

- Understanding whether tree growth is limited by carbon gain (source limitation) or by the direct effect of environmental factors such as water deficit or temperature (sink limitation) is crucial for improving projections of the effects of climate change on forest productivity.
- We studied the relationships between tree basal area (BA) variations, eddy covariance carbon fluxes, predawn water potential (Ψ_{pd}) and temperature at different timescales using an 8-yr dataset and a rainfall exclusion experiment in a *Quercus ilex* Mediterranean coppice.
- At the daily timescale, during periods of low temperature ($< 5^{\circ}\text{C}$) and high water deficit ($< -1.1\text{ MPa}$), gross primary productivity and net ecosystem productivity remained positive whereas the stem increment was nil. Thus, stem increment appeared limited by drought and temperature rather than by carbon input. Annual growth was accurately predicted by the duration of BA increment during spring ($\Delta t_{t_0-t_1}$). The onset of growth (t_0) was related to winter temperatures and the summer interruption of growth (t_1) to a threshold Ψ_{pd} value of -1.1 MPa .
- We suggest that using environmental drivers (i.e. drought and temperature) to predict stem growth phenology can contribute to an improvement in vegetation models and may change the current projections of Mediterranean forest productivity under climate change scenarios.

Introduction

Forest growth represents a substantial and lasting carbon sink that may mitigate the ongoing rise of atmospheric CO_2 (Bonan, 2008; Pan *et al.*, 2011). In addition, tree growth is often used as a surrogate for tree vitality (Bigler & Bugmann, 2003; Dobbertin, 2005), and an increasing number of studies rely on tree growth to assess whether and which tree species will be able to persist in a changing environment (e.g. Gaucherel *et al.*, 2008; Lévesque *et al.*, 2013). A better understanding of the factors controlling tree growth is therefore crucial to assess the impact of climate change on forests (Babst *et al.*, 2014).

In order to identify the climate determinants of tree growth and to anticipate tree vulnerability under climate change projections, several studies have derived statistical links between tree ring widths and past climate (Gea-Izquierdo *et al.*, 2013; Subedi & Sharma, 2013; Babst *et al.*, 2014). A major advantage of this approach is that it can be applied with relatively little information

on the ecology and physiology of the species of interest. However, these empirical models are valid only for the range of environmental conditions used for their parameterization, leading to potentially important uncertainties when extrapolated under climate change scenarios.

Alternative approaches focus on understanding the ecophysiological processes controlling the responses of tree growth to abiotic drivers, including photosynthesis, respiration and biomass partitioning, as well as leaf and growth phenology. With such an ecophysiological basis, process-oriented models are built and used to evaluate the consequences of climate change on forest functioning (e.g. Gaucherel *et al.*, 2008; Keenan *et al.*, 2011; Cheaib *et al.*, 2012). Most of these models consider tree growth to be a constant fraction of the current year gross photosynthesis. This assumption is supported by the positive linear relationship found across biomes between gross photosynthesis and aboveground biomass growth (Litton *et al.*, 2007). However, studies linking different proxies of tree stem growth (e.g. dendrometers, tree

rings or inventory) and eddy covariance (EC) carbon fluxes at finer spatial levels (stand or tree) and temporal resolution (day to year) have yielded contradicting results. Although these differences could arise from the different methodologies used, it may also be that different processes are involved in the growth determinism according to the site and the timescale considered.

Using automatic dendrometers (AD), Zweifel *et al.* (2010) reported very tight associations between stem radial variations and EC fluxes (gross primary productivity, GPP, and net exchange productivity, NEP) at timescales ranging from hours to years in a Norway spruce (*Picea abies*) forest in the Swiss Alps. By contrast, Rocha *et al.* (2006) found no significant correlation between tree ring width and GPP in a mature stand of black spruce forests in Canada, and suggested that the active mobilization of carbon storage may control between-year stem growth variations. This conclusion was reinforced by the study of Richardson *et al.* (2013) who improved the prediction of inter-annual variations in wood growth in three temperate forests by accounting for the mobilization of carbon storage pools that were several years old. Other studies performed in temperate forests have found intermediate results. For instance, at five sites spanning a wide range of latitudes across Europe, Babst *et al.* (2014) found a significant link between tree ring estimation of annual biomass increment and EC carbon fluxes (GPP and NEP) cumulated over the early growing season (January to June/July). Granier *et al.* (2008) reported robust links between radial growth and spring to early summer carbon fluxes, in a French beech (*Fagus sylvatica*) forest. This suggests an overriding role of the spring period in the stem growth process. Similarly, using manual band dendrometers in another fertile beech forest of Germany, Mund *et al.* (2010) suggested that the length of the growing season, limited by both the effects of spring temperature on cambial reactivation and summer water deficit on growth interruption, exerted a prominent control on growth. These later results are in line with studies that use stem growth phenology as a driver for annual growth (Rossi *et al.*, 2008, 2013). Also, they are consistent with observations that cell division and expansion are more sensitive than photosynthesis to drought and cold stress (Boyer, 1970; Hsiao & Acevedo, 1974; Körner, 2003; Daudet *et al.*, 2005; Muller *et al.*, 2011).

Despite several studies attempting to link stem growth and carbon fluxes, few have explicitly attempted to decipher whether tree growth is more related to carbon availability (i.e. source limitation of growth) or to the direct effect of the environment (i.e. sink limitation of growth) and at which timescale (Daudet *et al.*, 2005). Yet, this question is crucial in the context of climate change because considering tree growth as a source- or a sink-limited process in vegetation models may have a strong impact on forest growth projections (Fatichi *et al.*, 2014). This is particularly important in the Mediterranean region where climate models project a substantial increase in aridity for the end of the century (Gao & Giorgi, 2008; Diffenbaugh & Giorgi, 2012; IPCC, 2014), in line with the increase in water deficit observed in the region over the last decades (Ruffault *et al.*, 2013).

In this study we aimed at understanding whether stem growth is related more to the ecosystem photosynthesis or to

environmental constraints (e.g. temperature and water deficit) for a mature Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* coppice by using stem basal area variations (assessed with AD) as a proxy for growth. Our objectives were to assess: the links between stem basal area variations and ecosystem carbon fluxes at different timescale (from daily to yearly); the links between annual stem growth and stem phenology; the links between stem phenology, temperature and water deficit; whether annual growth is more predictable with the drivers of stem growth phenology or to carbon fluxes; and finally the impact of climate change on stem growth at our site.

Materials and Methods

Site description

The study site is located 35 km north-west of Montpellier (southern France), on a flat plateau, in the Puéchabon State Forest (3°35'45"E, 43°44'29"N, 270 m a.s.l.). This forest has been managed as a coppice for centuries and the last clear cut was performed in 1942. Vegetation is largely dominated by a dense overstorey of the evergreen oak *Quercus ilex* L. In 2011, the top canopy height was 5.5 m on average. The stem density of *Q. ilex* evaluated on four plots larger than 100 m² was 4703 (± 700) stems ha⁻¹. The diameters at breast height (DBH) of *Q. ilex* stems were distributed as follows: 21% of stems were under 6 cm DBH, 44% were between 6 and 8.5 cm and 35% were over 8.5 cm. The climate is Mediterranean with a mean annual precipitation of 903 mm and a mean annual temperature of 13°C (average 1984–2011). The very shallow bed rock imposes a strong constraint on water availability: the volumetric fractional content of stones and rocks averages 0.75 for the top 0–50 cm and 0.90 below. More details on the sites characteristics are available in Rambal *et al.* (2003, 2004, 2014) and in Supporting Information Methods S1.

Experimental design

Stem basal area (BA) variations of individual *Q. ilex* stems were measured using two complementary experimental designs. First, a long-term monitoring (LTM) was set up in March 2003 in an homogeneous plot of forest of 100 m² (Fig. 1a–c; details in Limousin *et al.*, 2009). Second, *Q. ilex* trees were subjected to a rainfall exclusion experiment (RE) in 2009. Rainfall was excluded from two 195-m² forest plots (set up in 2007) from 1 February to 31 July 2009 (Fig. 1b,d,e), without changing other climate variables such as incident radiation, temperature and vapour pressure deficit. One plot was subjected to rainfall exclusion (RE_{Dry}) and one plot was used as reference (RE_{Ref}). A mobile rainfall shelter of 15 × 13 m sliding above the canopy was designed to trigger for any rainfall event over 0.25 mm (Fig. 1d; Misson *et al.*, 2010). Despite the shelter being designed to exclude nearly all the incoming rain, only 87% was excluded from RE_{Dry} (435 out of 491 mm) because of two power failures that delayed the movement of the roof (more details in Misson *et al.*, 2010).

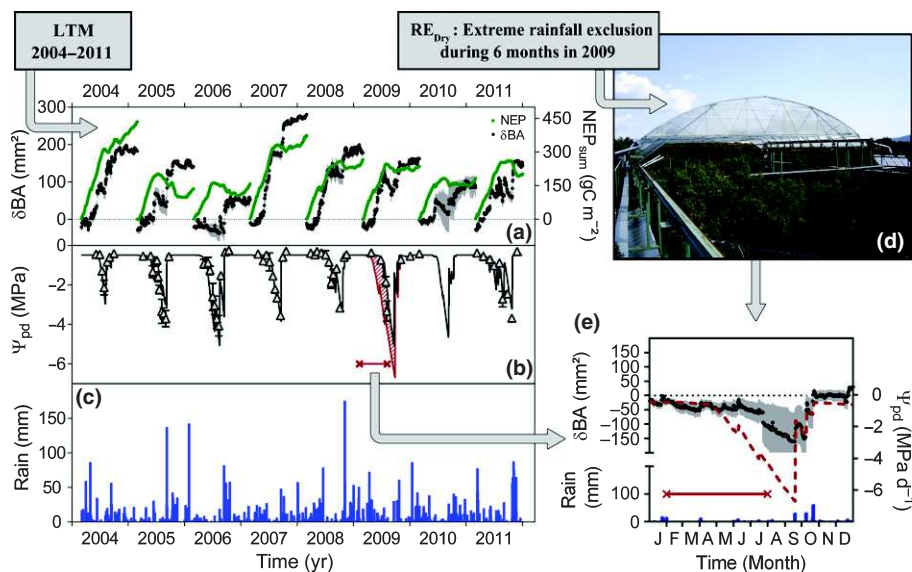


Fig. 1 Data and experimental set-up used in this study. Measurements were performed on the *Quercus ilex* forest of Puéchabon, France, using long-term monitoring (LTM) and rainfall exclusion (RE). (a) Net ecosystem productivity measured using the eddy covariance method (NEP_{sum} , solid green lines) and basal area increment (δBA , black points; error bar is SD between sampled trees) are shown as daily cumulative values. (b) Predawn water potential (Ψ_{pd}) observed (white triangles; error bar is SD) and extrapolated by simulation (solid black line). The solid red line framed by the crosses depicts the period of spring rainfall exclusion from 1 February 2009 to 31 July 2009 (b, e), the Ψ_{pd} simulated for this period is represented (solid red line, with hatched red area above). (c) Daily rain (blue bars). (d) Picture of the mobile shelter used for the RE. (e) Daily cumulative value of the basal area increment measured in tree subjected to the RE.

Table 1 Diameter at breast height (DBH) and stem density in *Quercus ilex* for the studied plots at Puéchabon, France (long-term monitoring plot, LTM, and the two rainfall exclusion plots: reference, RE_{Ref} , and exclusion, RE_{Dry}) for the years 2003 and 2007

	LTM 2003	LTM 2007	RE_{Ref} 2007	RE_{Dry} 2007
<i>Quercus ilex</i>				
Mean DBH (cm)	7.2 (2.65)	7.69 (2.55)	6.83 (2.78)	6.99 (2.65)
Mean DBH AD trees (cm)	11 (1.1)	11.4 (1.2)	10.8 (3.4)	8.8 (1.4)
Density (stem 100 m ⁻²)	68	52	66	70

Means and SD in brackets are given for plots and stems followed by automatic dendrometers (AD).

In each monitored plot (LTM, RE_{Ref} , RE_{Dry}), six trees were selected and assessed for BA variations (Table 1). As the *Q. ilex* species exhibits very low wood growth at our site (Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2011), we selected trees that belong to the higher classes of DBH (> 7 cm) in order to ensure a stronger BA signal. From 2008 onwards, trees of the LTM experiment were pooled together with trees of the RE_{Ref} in order to increase sample size.

Stem circumference measurements

Stem circumference changes were recorded using AD (ELPA-98, University of Oulu, Oulu, Finland). The outer layer of dead bark was removed on each selected tree before setting up the AD 1.3 m aboveground. Band dendrometers are made of a potentiometer and a band of stainless steel (resolution < 27 μ m, temperature sensitivity 1.65×10^{-5} mm⁻¹ C⁻¹) connected to a data logger (model CR 1000; Campbell Scientific Ltd, Shephed, UK). Measurements were recorded at a 30-min time-step resolution. The

maximum daily value of circumference was recorded daily (typically happening around midnight). The daily circumferences were transformed and expressed in mm² to obtain daily basal area (δBA , in mm² d⁻¹). Analyses and graphs were performed with averaged δBA values of 6–12 individual trees expressed either in absolute or in relative to the maximal individual yearly BA.

Identification of the phenological stages of the seasonal pattern of stem growth

In order to identify the phenological stages of stem growth, we assumed that shrinking stems never lose wood volume; instead, they shrink as a result of decreasing water content in the elastic tissues of stem (mainly phloem) or of decomposing phloem tissues (Zweifel *et al.*, 2006).

For each tree and each year we estimated the different phenological stages that described the course of stem BA variations by analysing the pattern of cumulated daily variations of δBA (in mm²) according to Zweifel *et al.* (2010; Fig. 2a). The

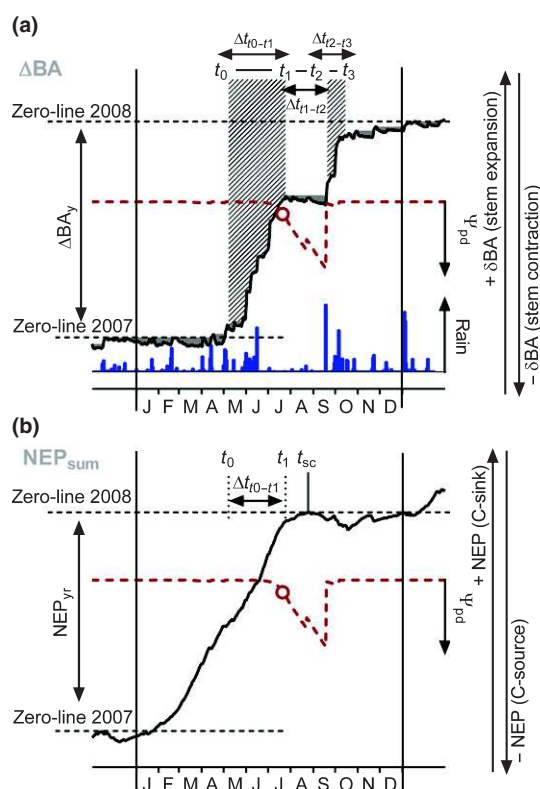


Fig. 2 Illustration of the method used for the data processing of automatic dendrometers (AD) and net carbon fluxes in *Quercus ilex*, following the approach of Zweifel *et al.* (2010). Data from 2007 has been used for the example. (a) Pattern of cumulated daily basal area variations (δBA). The stem water deficit (hatched areas), tree predawn water potential (Ψ_{pd} ; red dashed line) and rainfall (Rain; blue bars) are indicated. The different phases of BA variations (Δt_{0-t_1} , Δt_{1-t_2} , Δt_{2-t_3}) are illustrated with the double arrows and the different stages of stem increment (onset of growth, t_0 ; summer interruption of growth, t_1 ; summer growth resumption, t_2 ; autumn growth interruption, t_3) are reported. The zero-line of the current year is the culmination point of the past year. (b) Pattern of cumulated net ecosystem production (NEP_{sum}). The yearly NEP (NEP_{yr}) is the culminating point of the cumulated NEP from the culmination point of the past year (Zero-line 2007) to the culmination point of the current year (Zero-line 2008). The tree Ψ_{pd} is indicated by the red dotted line. t_{sc} , date when the ecosystem switches from carbon sink to source.

starting point of annual BA increment (hereafter t_0), noticeable from AD measurements, was defined as the first day at which BA exceeded the culmination point of the previous year (zero-line in Fig. 2a; Campelo *et al.*, 2007; Zweifel *et al.*, 2010) plus an error term σ_w specific to each year. This term σ_w corresponds to the variability of δBA out of the growing period and was set as the SD of δBA from early November to the end February (corresponding to the period when no significant trend on δBA was observed). The last day of spring growth (t_1) corresponds to the first day when δBA was null or negative. For more information on determination of t_0 and t_1 , see Methods S2 and S3, Table S1 and Fig. S1.

A second growing period occurred in autumn bounded by t_2 and t_3 . The beginning of this period (t_2) was defined as the first day when δBA was equal or higher than the δBA recorded at t_1 . The end of this autumn BA increment period (t_3) was defined as

the first day for which δBA was lower than the δBA recorded out of the increasing period (November–end February) minus σ_w .

The duration (Δt) and the variations of basal area (δBA) for the time periods of interest are subscripted with the following indices: $0-t_1$, t_1-t_2 , t_2-t_3 and yr , for the period from t_0 to t_1 , from t_1 to t_2 , from t_2 to t_3 , and for the whole year, respectively (Fig. 2a).

Ecosystem carbon flux measurements

Eddy covariance fluxes of CO_2 , sensible heat, latent heat and momentum had been measured continuously since 2001 at the top of a 12-m-high tower that is *c.* 6 m above the canopy (more details in Methods S4). Our eddy covariance facility included a three-dimensional sonic anemometer (Solent R3; Gill Instruments, Lymington, UK) and a closed path infrared gas analyser (IRGA, model LI 6262; Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), both sampling at a rate of 21 Hz. Processing schemes of Fluxnet have been used for filling data gaps and partitioning NEP into GPP and ecosystem respiration R_{eco} (Reichstein *et al.*, 2005; Papale *et al.*, 2006). The half-hourly fluxes were summed at yearly time steps for further analysis.

Both GPP and NEP were summed on a daily and yearly time step and for each period defined earlier (Δt_{0-t_1} , $\Delta t_{t_1-t_2}$, $\Delta t_{t_2-t_3}$; Fig. 2a). NEP was summed yearly (NEP_{yr}) over the period delimited as follows: onset, the first day when NEP was higher than the NEP maximum value of the previous year; ending, the maximum value of the year (Fig. 2b).

Environmental variables and predawn leaf water potential modelling

A standard weather station was located in a tree-free area, 230 m east of the eddy covariance tower; the station had provided long-term climatic data since 1984. Precipitation was measured with a tipping bucket rain gauge (ARG100; Environmental Measurements, Sunderland, UK) calibrated to 0.2 mm per tip and placed 1 m above the ground surface; air temperature was recorded with an MP100 sensor (Rotronic, Bassersdorf, Switzerland) and net radiation was measured with a pyranometer (SKS1110; Skye Instruments, Powys, UK), both at 2 m above the ground surface.

Soil water storage integrated over the rooting depth (i.e. 4.5 m, Rambal, 2011), was measured for the period 1984–1986 and then 1998 onwards, at approximately monthly intervals, using a neutron moisture gauge (Hoff *et al.*, 2002). Discrete measurements were interpolated at a daily time step with a soil water balance model (Rambal, 1993; Grote *et al.*, 2009). The drainage curve relating deep drainage to soil water storage depends on the stone content over the whole-soil profile (Rambal, 1990). The model was driven by daily values of incoming solar radiation, minimal and maximal temperature, and rain amount. Soil water storage and soil water potential were related by a Campbell-type retention curve (Campbell, 1985) whose parameters are strongly dependent on soil texture (Saxton *et al.*, 1986; see details in Rambal *et al.*, 2003). Comparison of measured against simulated values predawn leaf water potential, displayed very good

agreement: reduced major axis (RMA) regressions yielded an R^2 of 0.84, the slope was 0.93 ± 0.05 ($P < 0.0001$, $n = 54$), and the intercept was not significantly different from 0. Leaf water potential values came from discrete measurements performed on the study site (Limousin *et al.*, 2012). We used the simulations of predawn water potential rather than soil water content as it is much more closely related to plant water potential and therefore plant functioning (Rambal *et al.*, 2003). In order to characterize the interannual variations of water limitation, we computed a drought severity index, the water stress integral (WSI) defined by Myers (1988), as the yearly sum of predawn water potential.

Statistical analysis

We assessed the links between stem BA variations and stem phenology, climatic variable and ecosystem carbon fluxes by testing the correlations (Pearson) at the daily, monthly, seasonal (JFM, AMJ, JAS and OND) and annual timescales and for different growth periods. In order to assess whether the different stages of stem BA increment (see earlier) were driven by some particular environmental factors, we computed the correlations between the different growth stages and climatic variables (precipitation and temperature) aggregated at the monthly and the seasonal scales. See Methods S5 for additional information.

Spring increment period duration under climate projections

We finally investigated the climate change impacts on the length of the spring growing period ($\Delta t_{t_0-t_1}$). We used climate projections under the 'business as usual scenario' of the IPCC 2014 (IPCC-SRES A1B scenario) from a limited-area circulation model (LAM) and extracted the 8×8 km gridded daily data covering the Puéchabon study site. The LAM technique consists of nesting a limited-area circulation model – here the ALADIN-Climate model – inside a coarser global climate model (GCM) – here the CNRM ARPEGE-climate GCM (Colin *et al.*, 2010) – in order to deliver a more accurate reproduction of the climate at fine resolution. Daily temperatures, incoming solar global radiation and rain amount simulated by the ALADIN-Climate were used as input data in the water budget model described earlier to provide daily projections of the predawn water potential. Three 30-yr time-slices were retained: current period (1971–2000), near future (2021–2050) and remote future (2071–2100).

Results

Seasonal pattern of stem BA variations

At the seasonal scale, BA variations showed a pattern characterized by successive periods that can be circumscribed by four dates (Fig. 2a). Two periods of BA increase occurred in spring ($\Delta t_{t_0-t_1}$) and autumn ($\Delta t_{t_2-t_3}$). $\Delta t_{t_0-t_1}$ was highly variable among years (44.5% of variations) and values ranged from null in 2006 to 78 d (SE = 7) in 2007 (Fig. 1a). Two periods without stem growth occurred in summer ($\Delta t_{t_1-t_2}$) and in winter between t_3 and t_0 of the following year. $\Delta t_{t_1-t_2}$ lasted 81 d (SE = 10) on

average but varied among years and was strongly correlated with the WSI ($r = 0.87$, $P < 0.05$). The dates t_0 , t_1 , t_2 and t_3 occurred on average in mid-May (day 135, SE = 4), early July (day 184, SE = 6), late September (day 264, SE = 6) and late October (day 296, SE = 3), respectively.

This bimodal pattern was found across all years except in 2006 (Fig. 1a), which was extremely dry (Table 2), with the lowest WSI recorded since 1984 (data not shown). This extreme drought was due to low rainfalls between March and August (142 mm vs average 296 mm) combined with high temperatures during the same period. This year, five trees out of six exhibited no positive variation of stem BA before 9 September (day 252). A single tree experienced a small spring increase (contributing to 17% of its annual growth this year) in stem growth that happened 1 d (7 May, day 127). Hence, t_0 and t_1 were not determined in 2006 and we considered that $\Delta t_{t_0-t_1}$ was nil.

Yearly variations of growth characteristics

The yearly basal area increment (ΔBA_{yr}) exhibited important variations between years (CV = 37%; Fig. 1a). The ΔBA_{yr} of trees averaged 174 mm^2 (SE = 23), the minimal value was 65 mm^2

Table 2 Meteorological data and annual water deficit (water stress integral, WSI) in *Quercus ilex* for the studied period (2004–2011)

Year	Rain (mm)			T_{air}			WSI (MPa d^{-1})
	yr	AMJ	JAS	yr	JFM	JAS	
2004	990	234	213	12.95	6.10	20.70	–113
2005	832	178	277	12.92	5.41	21.12	–162
2006	952	53	299	14.07	5.74	22.33	–359
2007	682	289	126	13.79	8.41	20.41	–160
2008	1231	355	59	13.49	7.94	20.93	–187
2009	779	270	80	14.15	6.81	22.49	–279
2010	948	166	74	12.88	5.04	21.96	–246
2011	1164	114	123	14.45	7.30	21.51	–256

Sum of rainfall (rain), mean air temperature (T_{air}) and WSI are indicated for the whole year (yr), from January to March (JFM); April to June (AMJ) and from June to August (JJA).

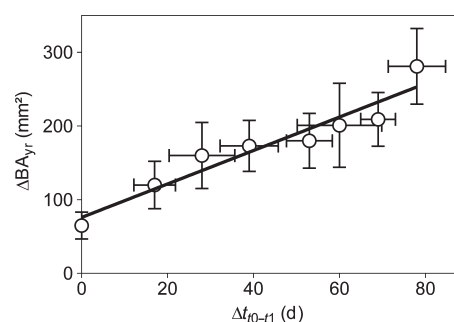


Fig. 3 Relationship between yearly basal area increment (ΔBA_{yr}) and the duration of the spring BA increment period ($\Delta t_{t_0-t_1}$; see Fig. 2a) ($R^2 = 0.91$; $P < 0.001$) in *Quercus ilex*. The bars depict the $\pm$ SE between sampled trees ($n = 6$ or 12).

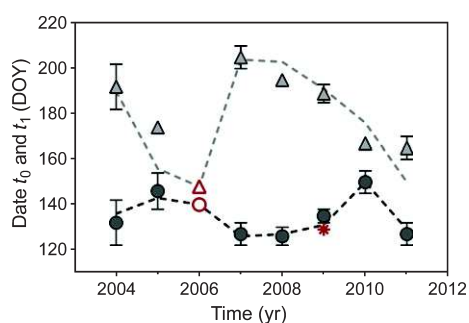


Fig. 4 Interannual variations of the spring onset of growth (t_0 ; circles) and the summer growth interruption (t_1 ; triangles) for observed (symbols) and predicted (dashed lines) values in *Quercus ilex*. t_0 and t_1 observed are depicted with dark grey circles and light grey triangles, respectively. The dark grey dotted line represents the t_0 predicted using a nonlinear relationship fitted between the onset t_0 and the mean January–March temperature (T_{JFM}): $t_0 = 849.2 \times \exp(-0.6436 T_{JFM}) + 121$. R^2 and RMSE are 0.95 and 2.6 d, respectively. The light grey dotted line represents the t_1 predicted using the day of year (DOY) when a threshold plant water potential of -1.1 MPa was reached ($R^2 = 0.75$; RMSE = 7 d). In 2006 the early and strong drought precluded any observation of growth, but the predicted t_0 and t_1 are reported with a red circle and a red triangle, respectively. No growth was observed in trees subjected to the rainfall exclusion in 2009, and thus we reported the t_1 predicted (red asterisk) and the t_0 was taken from the control plots. The errors bars represent $\pm$ SE with $n = 6$ or 12.

(SE = 18) in 2006 and the maximal value was 282 mm^2 (SE = 51) in 2007 (Fig. 1a).

Most $\Delta \text{BA}_{\text{yr}}$ was achieved during spring (Figs 1a, 2a). $\Delta \text{BA}_{t_0-t_1}$ averaged 67% of $\Delta \text{BA}_{\text{yr}}$ over the study period, the remaining increment being achieved in autumn ($\Delta \text{BA}_{t_2-t_3}$). The yearly variations of $\Delta \text{BA}_{\text{yr}}$ were principally driven by the length of the spring growing period ($\Delta t_{t_0-t_1}$) as evidenced by the close relationship between $\Delta \text{BA}_{\text{yr}}$ and $\Delta t_{t_0-t_1}$ (Fig. 3; $r = 0.96$, $P < 0.001$). The correlation between $\Delta \text{BA}_{\text{yr}}$ and $\Delta t_{t_2-t_3}$ was not significant ($P = 0.38$; Table S2).

The stage t_0 was correlated with mean temperature from January to March ($r = -0.91$; Table S3). A decreasing exponential model between mean January–March temperature and t_0 was the best model that described this correlation (Fig. S2).

The stage t_1 was positively correlated with the sum of precipitations from April to June ($r = 0.82$, $P < 0.01$, Table S3). By exploring the role of predawn water potential (Ψ_{pd}) in determining t_1 , we found that stem increment interrupted in summer for a threshold value of Ψ_{pd} , $\Psi_{t_1} = -1.1$ MPa (RMSE = 7 d, Fig. S1). Using this Ψ_{t_1} , the relationship between predicted and observed t_1 was highly significant ($P < 0.01$, $R^2 = 0.75$), with a slope of 1 and an intercept not significantly different from 0. However, a substantial uncertainty was observed in the predictions of t_1 as we found very close results for Ψ_{t_1} values ranging between -1.1 and -1.3 MPa (see Methods S3 and Fig. S1).

Using the relationship between t_0 and temperature, and the relationship between t_1 and Ψ_{pd} , we simulated the dates t_0 and t_1 over the period 2004–2011 (Fig. 4). In 2006, the year when no spring growth was observed (see earlier), t_0 would have occurred on day 140 and t_1 on day 148 according to the model (Fig. 4).

Stem BA variations in response to a rainfall exclusion experiment

The rainfall exclusion experiment (RE_{Dry}) was carried out from 1 February to 31 July 2009 and led to an unusually long period of water deficit. The simulated predawn water potential (Ψ_{pd}) dropped very early in the excluded plot compared with the control treatment (Fig. 1b, see also Misson *et al.*, 2010). According to the water budget simulations, Ψ_{pd} reached the threshold Ψ_{t_1} in early May (between days 126 and 131; Fig. 4) and remained *c.* 155 d below Ψ_{t_1} (Fig. 1e). In the trees monitored by AD, $\Delta t_{t_0-t_1}$ was null and no growth was observed in spring. The stem shrinkage during the summer reached 2.4 and 0.7% of the total stem BA for the RE_{dry} and LTM plots in 2009, respectively. After the first autumnal rainfall events, no significant basal area increment was observed (i.e. most trees remained below the zero line; Fig. 1e). The annual increase in stem basal area of trees subjected to RE_{Dry} was very low ($\Delta \text{BA}_{\text{yr}} = 47 \text{ mm}^2$, SE = 15; Fig. 1e), significantly lower ($P < 0.05$) than for trees in the control treatment (131 mm^2 , SE = 31; Fig. 1a), and even lower than the lowest value observed for the whole time period during the extremely dry year 2006 (Fig. 1a).

Relationships between growth, fluxes and environmental factors at different timescales

The correlation between ecosystem carbon fluxes and stem increment decreased with increasing temporal resolution (Table 3). At the yearly timescale, the stem basal area increment (ΔBA) was positively and highly correlated with carbon fluxes of ecosystem (NEP, GPP and Reco with $r = 0.87$, 0.81 and 0.78, respectively, Table 3). At the seasonal and monthly timescales, the GPP and Reco remained positively correlated with ΔBA but the magnitude of the correlation (r) decreased drastically to 0.63 and 0.72 at seasonal and to 0.44 and 0.62 at monthly timescales, respectively (Table 3). We also noticed that the correlation between ΔBA and NEP became nonsignificant (Table 3) at these two temporal scales. At the daily timescale, the correlations between ecosystem carbon fluxes and stem increment were still significant but the coefficients were much closer to 0 (Table 3). At a daily timescale, carbon fluxes and stem increment exhibited specific responses to temperature and Ψ_{pd} (Figs 5a,b, S3). δBA depicted a parabolic-like response to temperature (Fig. 5b). δBA was almost always positive between 5 and 25°C . Below 5 or $> 25^\circ\text{C}$ δBA was nil, and even negative below 0 or above 28°C . NEP showed a similar pattern but remained positive for a larger range of temperatures (0 to 28°C). The GPP depicted a similar shape but always remained positive. Stem BA growth and ecosystem carbon fluxes were both highly sensitive to Ψ_{pd} (Fig. 5b). δBA rapidly decreased as Ψ_{pd} decreased, and reached zero for the plant water potential threshold we identified ($\Psi_{t_1} = -1.1 \pm 0.1$ MPa). The NEP decreased with Ψ_{pd} but became negative (ecosystem became a net source of CO_2) only for values of Ψ_{pd} greatly below Ψ_{t_1} at *c.* -2.7 MPa. At a lower rate, GPP also decreased with decreasing Ψ_{pd} but remained above 0 even for very low water potentials (< -4 MPa).

Table 3 Correlations at different timescales between basal area increment (BA), net ecosystem photosynthesis (NEP), gross primary productivity (GPP) and respiration of ecosystem (R_{eco}) in *Quercus ilex*

BA (mm ²) vs	Yearly		Seasonally		Monthly		Daily	
	<i>r</i>	<i>P</i> -value	<i>r</i>	<i>P</i> -value	<i>r</i>	<i>P</i> -value	<i>r</i>	<i>P</i> -value
NEP (gC m ⁻² j ⁻¹)	0.87	0.0045	0.27	0.135	4.10 ⁻⁴	0.997	−0.23	<0.0001
GPP (gC m ⁻² j ⁻¹)	0.81	0.0156	0.63	0.000	0.44	<0.0001	−0.06	0.001
R_{eco} (gC m ⁻² j ⁻¹)	0.78	0.0215	0.72	<0.0001	0.62	<0.0001	0.18	<0.0001

Correlations were carried between sums of daily values calculated yearly, seasonally and monthly for 8 yr (2004–2011). The coefficient of correlation (*r*) and *P*-value are given. Negative correlations are indicated by (−), and significant correlations (*P* < 0.05) are in bold.

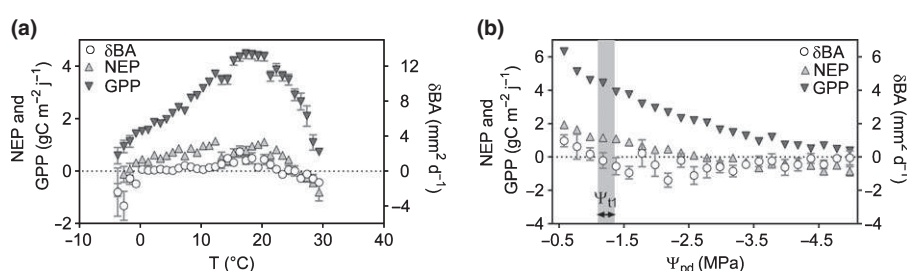


Fig. 5 Function of response of daily stem basal area variations (δ BA, white circles), daily gross primary productivity (GPP, dark grey inverted triangles) and daily net ecosystem productivity (NEP, light grey triangles) to (a) air temperature (*T*) and (b) simulated predawn water potential (Ψ_{pd}) in *Quercus ilex*. For (a) the daily data were averaged for each 1°C step of temperature. For (b) only the data for the spring growing period and the summer growth-interruption period (Δt_{t0-t1} and Δt_{t1-t2} ; see Fig. 2a) were taken and binned for 0.2 MPa step of Ψ_{pd} . The estimated predawn leaf potential of growth cessation (Ψ_{t1}) is represented by a grey area; $\pm$ SE are represented.

At the annual scale, we found a good correlation between the index of water stress (WSI) and NEP, the R^2 of the linear relationship between NEP_{yr} and the WSI was 0.81 (P < 0.05; Fig. S3). To a lower extent, WSI was also linearly related to the stem basal area increment (ΔBA_{yr} , R^2 = 0.53, P < 0.05; Fig. S3), however, the slope of the linear relationship became not significantly different from 0 when the very dry year 2006 was removed (P = 0.29). The best explanatory variable for the annual stem increment (ΔBA_{yr}) was the length of the spring growing period (r = 0.96; Table S2) as evidenced by the linear relationship between Δt_{t0-t1} and ΔBA_{yr} (ΔBA_{yr} = $2.27 \times \Delta t_{t0-t1}$ + 75.58, R^2 = 0.91; Fig. 4). Similarly, spring basal area increment (ΔBA_{t0-t1}) was correlated with NEP_{t0-t1} (r = 0.81; Table 3) but the correlation was better with Δt_{t0-t1} (r = 0.90; Table S2). On the contrary, the autumn basal area increment (ΔBA_{t2-t3}) was well correlated with NEP_{yr} and NEP_{t0-t1} , but not with the time elapsed during the autumn basal area increase (Δt_{t2-t3} ; Table S2), suggesting an overriding role of the spring conditions in the amount of growth achieved in autumn.

Projection of spring growth duration under climate change scenario

We provide the time courses of yearly rainfall amounts, potential evaporation and the mean air temperature for the three timeslices in the Supporting Information (Table S4). The climate projection predicted a regular increase in potential evaporation as a result of higher temperature from the current period to the remote future period. Whereas yearly rainfalls were predicted to remain constant for the near future period, a marked decrease in

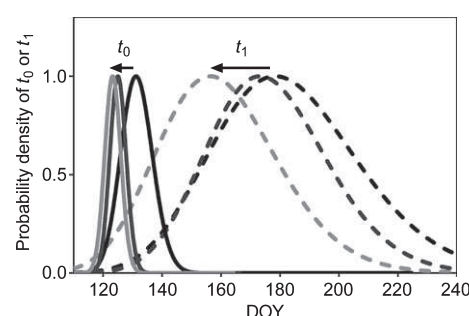


Fig. 6 Probability densities of stages t_0 (spring onset of growth) and t_1 (summer interruption of growth) under current and future climate in *Quercus ilex*. Projections were obtained using a simulated climate for historical conditions (1971–2000, black solid/dashed lines), or under a climate change scenario (IPCC, 2014, A1B) for the mid-century (2031–2060, dark grey solid/dashed lines) and late century (2071–2100, light grey solid/dashed lines). t_0 distributions (solid lines) were predicted as a function of the mean January–March temperature (T_{JFM}) using the following equation: $t_0 = 849.2 \times \exp(-0.6436 T_{JFM}) + 121$ (see Fig. 4); t_1 distribution (dashed lines) was determined as the first day when the water potential fell below −1.1 MPa (see Fig. 4). Arrows indicate the direction of the changes in the median of t_0 and t_1 from current to future climate. DOY, day of year.

summer rainfall was projected for the remote future period. The length of the spring growing period (Δt_{t0-t1}) simulated for the current period (1971–2010) was 48 d on average. Δt_{t0-t1} was predicted to increase up to 50 d for the near future period (2021–2050) as a result of an earlier t_0 (Fig. 6). Earlier t_0 resulted from an increase in the projected winter temperature from the current period to the near future period. In fact, t_1 was not much affected

for the near future period (Fig. 6), as little changes in rainfall and therefore in the projected water deficit were predicted by the climate model for the near future period (not shown). Conversely, an opposite trend was projected in the remote future period (2071–2100) and Δt_{0-t1} decreased to 40 d on average mainly due to an earlier t_1 . The distribution of t_1 shifted by 15 d between the near future and the remote future period (Fig. 6) due to an earlier and more intense water deficit projected for the end of century (not shown). Despite the continuous increase in temperature from the near future to the remote future period, the distribution of t_0 shifted only 3 d earlier (Fig. 6); this was the result of the nonlinearity of the relationship between January–March temperature and t_0 (Fig. S2).

Discussion

Correlations between BA increment and carbon fluxes

We found a close relationship between different ecosystem carbon fluxes cumulated over the year (GPP_{yr} , NEP_{yr}) and the cumulated variations of BA over the year (ΔBA_{yr}) (Table 3). This is in agreement with the strong correlations between growth and carbon gain reported at larger spatial and temporal scales that legitimate the representation of growth as a constant fraction of GPP in most vegetation models (Litton *et al.*, 2007). The relationship between carbon fluxes and growth remain highly significant at all timescales and reinforce the idea that tree water relations and stem growth information contained in AD signal are indicative for forest productivity as proposed by Zweifel *et al.* (2010). However, contrary to the findings of Zweifel *et al.* (2010), the strength of the correlation became drastically less important when the temporal resolution was decreased from the annual to the daily timescale. It may be that the strong seasonal variations of water deficit and temperature that are typical of the Mediterranean climate of our site have affected stem basal area variations and carbon fluxes differently at high temporal resolution. This hypothesis is supported by the observed stem increment and carbon fluxes responded differently to temperature and water deficit (Fig. 5a,b). Indeed, a synchronization of the responses to temperature of stem increment and carbon gain was observable only for temperatures ranging between 5 and 25°C (Fig. 5a). Below 5°C the stem increment was close to 0 whereas GPP remained positive. This decoupling is congruent with the knowledge that the different processes involved in wood formation (cell division–elongation) are far more sensitive than photosynthesis to cold stress (Körner, 2003, 2006). We also observed that daily GPP decreased continuously with decreasing predawn water potential (i.e. increasing water stress), whereas stem increment decreased sharply until -1.1 MPa and then remained mostly nil and invariant for values of Ψ_{pd} ranging from -1.1 to -4 MPa (Fig. 5b). These observations are also consistent with the premise that growth stops before stomata are fully closed and before cavitation occurs (Delzon & Cochard, 2014; Martin-StPaul *et al.*, 2014), and that processes involved in secondary growth are more sensitive than photosynthesis to water deficit (Hsiao & Acevedo, 1974; Hsiao & Xu, 2000; Körner, 2003;

Daudet *et al.*, 2005; Muller *et al.*, 2011). Interestingly, when stem increment was nil, during the periods of low temperature or high water stress, the NEP frequently remained positive (i.e. the whole ecosystem is a carbon sink; Figs 1a, 5a,b). Consequently, it is unlikely that a lack of available substrate (caused by higher respiration rates than photosynthesis) was responsible for the decrease of stem increment we observed during summer and winter period. This conclusion is also supported by the recent study of Rodríguez-Calcerrada *et al.* (2014) conducted on the same site, which showed that the nonstructural carbohydrate content of the sapwood and phloem tended to increase with the seasonal increase in water deficit. Other possible destinations for the carbon sequestered during the growth interruption period need further investigation. Among the different possible destinations, this carbon, if not consumed by maintenance respiration, may be allocated preferentially to organs close to the source as proposed by Woodruff & Meinzer (2011) (e.g. growth, leaves and reproductive organs), used for the maturation of the tissue produced during the previous weeks (see Babst *et al.*, 2014) or used to repair or build organs involved in water resource acquisition and transport such as fine roots or xylem (Brodribb *et al.*, 2010).

Overall, these results indicate that part of stem increments at fine temporal resolution is driven by the climatic constraints rather than by the carbon gain. We must, however, acknowledge that the complexity of the information contained in the AD signal may blur our conclusions. Indeed, if in the case of a long-term integration period (e.g. year), growth-related processes likely form the dominant part of the AD signal (Steppe *et al.*, 2006; Zweifel *et al.*, 2006), at higher temporal resolution the AD signal is the product not only of wood growth (cell enlargement), but also of water-related processes and phloem size changes (Zweifel *et al.*, 2006). Moreover, probable lag effects between carbon uptake at the leaf level and wood production further down the stem (e.g. Gessler *et al.*, 2014), may blur the correlation between fluxes and BA growth at short timescales. Hence, it is likely that the deterioration of the correlations between stem BA variations and fluxes is also related to nongrowth components. However, we will discuss in the following how the seasonal timing of tree basal area variations seems to exert a tight control over annual stem growth, which also seems to be under the control of temperature and water deficit.

Spring conditions as the main drivers of *Q. ilex* annual growth

Yearly BA increment showed biphasic growth pattern over the year, which is congruent with studies on *Q. ilex* stem growth (Campelo *et al.*, 2007; Montserrat-Martí *et al.*, 2009; Gutiérrez *et al.*, 2011) and those on other Mediterranean tree species (e.g. Camarero *et al.*, 2010). Despite this pattern, the spring growing period was the main driver of the annual stem basal area growth as shown by the relationship between the length of the spring growing period and the annual BA increment (Fig. 3). The intercept of this relationship defines a residual autumnal growth observed in 2006 when the important and early drought prevented any spring growing period (Fig. 1a,b). Such residual

growth may have resulted either from an autumnal cambial activity (i.e. cell formation and expansion) or from the enlargement of cells produced during spring. The latter hypothesis is supported by the results from the rainfall exclusion experiment as trees in the exclusion plot did not grow at all – even after soil had returned to field capacity following autumnal rainfall (Fig. 1e) – whereas trees under ambient conditions showed a substantial increment (Fig. 1a). These results are consistent with an early determinism of most of the stem increment (i.e. before drought has occurred), and it may be that most cambial activity happened during spring. In 2006, spring cambial activity was probably insufficient to be detected in the noisy signal of dendrometers, only a residual autumnal growth was observed. Overall, the idea that spring conditions control the annual stem enlargement to a large extent is in line with robust correlations between spring carbon sequestration and annual growth evidenced in temperate forest (Granier *et al.*, 2008; Babst *et al.*, 2014). Under temperate climate, the summer interruption of stem growth has been related to changes in day length (Rossi *et al.*, 2006; Camarero *et al.*, 2010), but in our case the good relationship between t_1 and the predawn water potential support the idea that water deficit plays a crucial role in determining the interruption of stem growth (Fig. 3).

Drivers of the spring onset and the summer cessation of stem increment

The spring BA increment duration ($\Delta t_{t_0-t_1}$) is determined by the onset and interruption of spring BA increment (t_0 and t_1 , respectively; Table 3). To understand what drives the interannual variations of $\Delta t_{t_0-t_1}$, we isolated those factors controlling t_0 and t_1 .

The onset of BA increment (t_0) was closely linked to the mean temperature from January to March (Fig. S2). This is in agreement with several studies reporting that the onset basal growth is highly responsive to temperature (Körner, 2006; Rossi *et al.*, 2007, 2008, 2011; Deslauriers *et al.*, 2008; Swidrak *et al.*, 2011). The minimum daily temperature during the week preceding t_0 was never $< 5^\circ\text{C}$, which is in agreement with a daily minimum threshold temperature ranging between 4 and 7°C , previously reported in other tree species (Rossi *et al.*, 2007, 2008; Deslauriers *et al.*, 2008; Swidrak *et al.*, 2011).

The summer BA increment cessation is frequently reported for Mediterranean trees and is discussed as a period of quiescence of cambial activity induced by water limitation (Campelo *et al.*, 2007; Montserrat-Martí *et al.*, 2009; Camarero *et al.*, 2010; Gutiérrez *et al.*, 2011). In this study, water deficit played a critical role in the timing of summer increment BA cessation (t_1) as evidenced by the positive correlation between the amount of rainfall in spring and t_1 (Table S3). More importantly, we found a close relationship between t_1 and the date when predawn plant water potential reached a threshold plant water potential of -1.1 MPa (thereafter Ψ_{t1} ; Fig. S1). This threshold value provides a link between BA increment cessation at the tree scale and environmental conditions (influenced by climate and soil). As discussed earlier, it is acknowledged that the processes involved in wood growth are

highly sensitive to water deficit (Hsiao & Xu, 2000; Muller *et al.*, 2011). Lockhart (1965) formalized the reduction of plant cell growth in water deficit conditions by a decrease of the pressure required for cell enlargement (the turgor pressure) below a critical value. The turgor pressure depends on both the hydrostatic pressure, which itself depends on hydraulic conductance, and the cell solute potential that relies on accumulation of osmolytes within the cell medium (Hsiao & Xu, 2000). Ψ_{t1} may therefore approximate the plant water potential that precludes any osmotic adjustments to maintain a turgor pressure allowing cell growth.

Identification of the factors controlling t_0 and t_1 allows us to predict stem growth duration which is highly correlated with annual stem growth (Fig. 3). We acknowledge that our approach to predicting stem growth is simple and neglects important factors such as the delayed effects of drought (Granier *et al.*, 2008), changes in allocation pattern due to mast seeding (Mund *et al.*, 2010) or age-related changes in tree allometry (Magnani *et al.*, 2002). However, despite these challenges, the $\Delta t_{t_0-t_1}$ simulated for the past 40 yr explained *c.* 40% of variation of yearly tree ring width sampled at our site ($P < 0.0001$, data not shown).

Implication for vegetation models

Overall these results suggest that at our site stem growth is limited more by a decrease of the sink activity (sink limitation) due to low temperature and high water deficit, than by a decreased availability of carbon substrate (source limitation). By projecting these simple rules under a climate change scenario, we found an important reduction of the average $\Delta t_{t_0-t_1}$ for the remote period (2071–2100) mostly due to an earlier interruption of increment associated with a 15 d shift in the date t_1 (Fig. 6), that may translate into a decrease in stem growth (Fig. 3). This latter result is in agreement with the shift towards an earlier drought season projected by Ruffault *et al.* (2014) using a water balance model along with climate projection under the A1B scenario in southern France. The decrease in growth we projected for the end of the century contrasts markedly with projections performed at our site with an ecophysiological process-oriented model that reported an increase in *Q. ilex* growth for the end of the century with the same climate scenario, mostly as a result of a positive feedback between increasing atmospheric CO_2 concentration and photosynthesis and productivity (Davi *et al.*, 2006). Our projections of tree water potential must be considered cautiously as they do not account for acclimation mechanisms to drought (e.g. plant allometry, hydraulic conductivity, leaf area index, stem density) that may dampen the increase in tree water stress in a dryer future (Barbeta *et al.*, 2013, 2014; Martin-StPaul *et al.*, 2013). We must also acknowledge that higher winter temperature may compensate for the shorter growing season by stimulating cell divisions, expansion and maturation rates (see, for instance, Rossi *et al.*, 2014). However, integrating such sink limitation mechanisms in ecophysiological process-oriented models of forest functioning can help refining the projections of climate change outcomes on forests.

Acknowledgements

This work was supported by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME) and the DROUGHT+ (ANR-06-VULN-003-01). Additional support was provided by CARBO-Extreme (FP7-ENV-2008-1-226701). The authors would like to thank Christian Collin, David Degueldre and Raquel Rodriguez for their assistance with the installation of the experimental setup. We also thank Jésus Rodriguez-Calcerrada, Joannès Guillemot and Nicolas Delpierre for helpful discussions and comments on an earlier version of the manuscript.

References

- Babst F, Bouriaud O, Papale D, Gielen B, Janssens IA, Nikinmaa E, Ibrom A, Wu J, Bernhofer C, Köstner B. 2014. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytologist* **201**: 1289–1303.
- Barbeta A, Mejía-Chang M, Ogaya R, Voltas J, Dawson TE, Peñuelas J. 2014. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* **21**: 1213–1225.
- Barbeta A, Ogaya R, Peñuelas J. 2013. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global Change Biology* **19**: 3133–3144.
- Bigler C, Bugmann H. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 210–221.
- Bonan GB. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**: 1444–1449.
- Boyer WD. 1970. Shoot growth patterns of young Loblolly pine. *Forest Science* **16**: 472–482.
- Brodrribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S, Burlett R. 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* **188**: 533–542.
- Camarero JJ, Olano JM, Parras A. 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytologist* **185**: 471–480.
- Campbell GS. 1985. *Soil physics with basic: transport models for soil–plant systems*. Amsterdam, the Netherlands: Elsevier.
- Campelo F, Nabais C, Freitas H, Gutiérrez E. 2007. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science* **64**: 229–238.
- Chebib A, Badeau V, Boe J, Chuine I, Delire C, Dufrene E, François C, Gritti ES, Legay M, Pagé C. 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* **15**: 533–544.
- Colin J, Déqué M, Radu R, Somot S. 2010. Sensitivity study of heavy precipitation in limited area model climate simulations: influence of the size of the domain and the use of the spectral nudging technique. *Tellus A* **62**: 591–604.
- Daudet F-A, Améglio T, Cochard H, Archilla O, Lacointe A. 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* **56**: 135–144.
- Davi H, Dufrene E, Francois C, Le Maire G, 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. *Agricultural and Forest Meteorology* **141**: 35–56.
- Delzon S, Cochard H. 2014. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist* **203**: 355–358.
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A. 2008. Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. *Tree Physiology* **28**: 863–871.
- Diffenbaugh NS, Giorgi F. 2012. Climate change hotspots in the CMIP5 global climate model ensemble. *Climatic Change* **114**: 813–822.
- Dobbertin M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* **124**: 319–333.
- Fatichi S, Leuzinger S, Körner C. 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist* **201**: 1086–1095.
- Gao X, Giorgi F. 2008. Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change* **62**: 195–209.
- Gaucherel C, Guiot J, Misson L. 2008. Changes of the potential distribution area of French Mediterranean forests under global warming. *Biogeosciences* **5**: 1493–1504.
- Gea-Izquierdo G, Fernandez-de-Una L, Canellas I. 2013. Growth projections reveal local vulnerability of Mediterranean oaks with rising temperatures. *Forest Ecology and Management* **305**: 282–293.
- Gessler A, Ferrio JP, Hommel R, Treydte K, Werner RA, Monson RK. 2014. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology* **34**: 796–818.
- Granier A, Bréda N, Longdoz B, Gross P, Ngao J. 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Annals of Forest Science* **65**: 1.
- Grote R, Lavoie A-V, Rambal S, Staudt M, Zimmer I, Schnitzler J-P. 2009. Modelling the drought impact on monoterpene fluxes from an evergreen Mediterranean forest canopy. *Oecologia* **160**: 213–223.
- Gutiérrez E, Campelo F, Camarero JJ, Ribas M, Muntán E, Nabais C, Freitas H. 2011. Climate controls act at different scales on the seasonal pattern of *Quercus ilex* L. stem radial increments in NE Spain. *Trees* **25**: 637–646.
- Hoff C, Rambal S, Joffre R. 2002. Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BGC model. *Forest Ecology and Management* **164**: 121–136.
- Hsiao TC, Acevedo E. 1974. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. *Agricultural Meteorology* **14**: 59–84.
- Hsiao TC, Xu LK. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1595–1616.
- IPCC. 2014. Barros VR, Field CB, Dokken DJ, Mastrandrea MD, Mach KJ, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC *et al.*, eds. *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: regional aspects. Contribution of Working Group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Keenan T, Maria Serra J, Lloret F, Ninyerola M, Sabate S. 2011. Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche- and process-based models: CO₂ matters!. *Global Change Biology* **17**: 565–579.
- Körner C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* **91**: 4–17.
- Körner C. 2006. *Significance of temperature in plant life*. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Lévesque M, Saurer M, Siegwolf R, Eilmann B, Brang P, Bugmann H, Rigling A. 2013. Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology* **19**: 3184–3199.
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, Joffre R, Rodriguez-Cortina R. 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology* **15**: 2163–2175.
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rodriguez-Calcerrada J, Perez-Ramos IM, Rodriguez-Cortina R, Misson L, Joffre R. 2012. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. *Oecologia* **169**: 565–577.
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* **13**: 2089–2109.
- Lockhart JA. 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology* **8**: 264–275.
- Magnani F, Grace J, Borghetti M. 2002. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Functional Ecology* **16**: 385–393.
- Martin-StPaul NK, Limousin JM, Vogt-Schilb H, Rodriguez-Calcerrada J, Rambal S, Longepierre D, Misson L. 2013. The temporal response to drought

- in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology* 19: 2413–2426.
- Martin-StPaul NK, Longepierre D, Huc R, Delzon S, Burlett R, Joffre R, Rambal S, Cochard H. 2014. How reliable are methods to assess xylem vulnerability to cavitation? The issue of “open vessel” artifact in oaks. *Tree Physiology* 34: 894–905.
- Misson L, Limousin J-M, Rodriguez R, Letts MG. 2010. Leaf physiological responses to extreme droughts in Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Plant, Cell & Environment* 33: 1898–1910.
- Montserrat-Martí G, Camarero JJ, Palacio S, Perez-Rontome C, Milla R, Albuixech J, Maestro M. 2009. Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees-Structure and Function* 23: 787–799.
- Muller B, Pantin F, Génard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany* 62: 1715–1729.
- Mund M, Kutsch W, Wirth C, Kahl T, Knohl A, Skomarkova M, Schulze E-D. 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiology* 30: 689–704.
- Myers BJ. 1988. Water stress integral – a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiology* 4: 315–323.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG *et al.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333: 988–993.
- Papale D, Reichstein M, Aubinet M, Canfora E, Bernhofer C, Kutsch W, Longdoz B, Rambal S, Valentini R, Vesala T. 2006. Towards a standardized processing of net ecosystem exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences* 3: 571–583.
- Rambal S. 1990. Les transferts d'eau dans le système sol-plante en région méditerranéenne karstique: une approche hiérarchique. PhD thesis, Université Paris 11, Paris, France.
- Rambal S. 1993. The differential role of mechanisms for drought resistance in a Mediterranean evergreen shrub: a simulation approach. *Plant, Cell & Environment* 16: 35–44.
- Rambal S. 2011. Le paradoxe hydrologique des écosystèmes méditerranéens. *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault* 2011: 61–67.
- Rambal S, Joffre R, Ourcival JM, Cavender-Bares J, Rocheteau A. 2004. The growth respiration component in eddy CO₂ flux from a *Quercus ilex* mediterranean forest. *Global Change Biology* 10: 1460–1469.
- Rambal S, Ourcival JM, Joffre R, Mouillot F, Nouvellon Y, Reichstein M, Rocheteau A. 2003. Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology* 9: 1813–1824.
- Rambal S, Lempereur M, Limousin JM, Martin-StPaul NK, Ourcival JM, Rodríguez-Calcerrada J. 2014. How drought severity constrains gross primary production (GPP) and its partitioning among carbon pools in a *Quercus ilex* coppice? *Biogeosciences* 11: 6855–6869.
- Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, Papale D, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Gilmanov T, Granier A. 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* 11: 1424–1439.
- Richardson AD, Carbone MS, Keenan TF, Czimczik CI, Hollinger DY, Murakami P, Schaberg PG, Xu X. 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist* 197: 850–861.
- Rocha AV, Goulden ML, Dunn AL, Wofsy SC. 2006. On linking interannual tree ring variability with observations of whole-forest CO₂ flux. *Global Change Biology* 12: 1378–1389.
- Rodríguez-Calcerrada J, Martin-StPaul NK, Lempereur M, Ourcival J-M, Carmen del Rey Md, Joffre R, Rambal S. 2014. Stem CO₂ efflux and its contribution to ecosystem CO₂ efflux decrease with drought in a Mediterranean forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology* 195–196: 61–72.
- Rodríguez-Calcerrada J, Perez-Ramos IM, Ourcival JM, Limousin JM, Joffre R, Rambal S. 2011. Is selective thinning an adequate practice for adapting *Quercus ilex* coppices to climate change? *Annals of Forest Science* 68: 575–585.
- Rossi S, Anfodillo T, Čufar K, Cuny HE, Deslauriers A, Fonti P, Frank D, Gričar J, Gruber A, King GM *et al.* 2013. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. *Annals of Botany* 112: 1911–1920.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carraro V. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* 152: 1–12.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M. 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist* 170: 301–310.
- Rossi S, Deslauriers A, Gričar J, Seo JW, Rathgeber CB, Anfodillo T, Morin H, Levanić T, Oven P, Jalkanen R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* 17: 696–707.
- Rossi S, Girard M-J, Morin H. 2014. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global Change Biology* 20: 2261–2271.
- Rossi S, Morin H, Deslauriers A, Plourde PY. 2011. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biology* 17: 614–625.
- Ruffault J, Martin-StPaul N, Duffet C, Goge F, Mouillot F. 2014. Projecting future drought in Mediterranean forests: bias correction of climate models matters!. *Theoretical and Applied Climatology* 117: 113–122.
- Ruffault J, Martin-StPaul NK, Rambal S, Mouillot F. 2013. Differential regional responses in drought length, intensity and timing to recent climate changes in a Mediterranean forested ecosystem. *Climatic Change* 117: 103–117.
- Saxton K, Rawls WJ, Romberger J, Papendick R. 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal* 50: 1031–1036.
- Steppe K, De Pauw DJ, Lemeur R, Vanrolleghem PA. 2006. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiology* 26: 257–273.
- Subedi N, Sharma M. 2013. Climate–diameter growth relationships of black spruce and jack pine trees in boreal Ontario, Canada. *Global Change Biology* 19: 505–516.
- Swidrak I, Gruber A, Kofler W, Oberhuber W. 2011. Effects of environmental conditions on onset of xylem growth in *Pinus sylvestris* under drought. *Tree Physiology* 31: 483–493.
- Woodruff DR, Meinzer FC. 2011. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. *Plant, Cell & Environment* 34: 1920–1930.
- Zweifel R, Eugster W, Etzold S, Dobbertin M, Buchmann N, Hasler R. 2010. Link between continuous stem radius changes and net ecosystem productivity of a subalpine Norway spruce forest in the Swiss Alps. *New Phytologist* 187: 819–830.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM. 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* 57: 1445–1459.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Fig. S1 Metrics used to assess the threshold water potential for growth interruption threshold of plant water potential.

Fig. S2 Relationship between the spring onset of growth and the January–March temperature.

Fig. S3 Relationships between carbon fluxes, annual growth and water deficit.

Table S1 A summary of different methods tested to compute the onset of BA increment

Table S2 Correlations between basal growth, net ecosystem photosynthesis, length of growth periods and critical dates of the growth pattern

Table S3 Pearson correlation coefficient (r) P -value for the correlation between the growth stages and climatic variables considered at the yearly, seasonal and monthly timescales, for the 2004–2011 period

Table S4 Yearly and seasonal climate features derived from the outputs of the regional climate model ALADIN for three periods under the A1B scenario of the IPCC 2007

Methods S1 Site description.

Methods S2 Methods of determination of the t_0 .

Methods S3 Identification of the plant water potential for summer growth interruption.

Methods S4 Ecosystem carbon flux measurements.

Methods S5 Statistical analysis.

Please note: Wiley Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting information supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the *New Phytologist* Central Office.



About New Phytologist

- *New Phytologist* is an electronic (online-only) journal owned by the New Phytologist Trust, a **not-for-profit organization** dedicated to the promotion of plant science, facilitating projects from symposia to free access for our Tansley reviews.
- Regular papers, Letters, Research reviews, Rapid reports and both Modelling/Theory and Methods papers are encouraged. We are committed to rapid processing, from online submission through to publication 'as ready' via *Early View* – our average time to decision is <26 days. There are **no page or colour charges** and a PDF version will be provided for each article.
- The journal is available online at Wiley Online Library. Visit **www.newphytologist.com** to search the articles and register for table of contents email alerts.
- If you have any questions, do get in touch with Central Office (np-centraloffice@lancaster.ac.uk) or, if it is more convenient, our USA Office (np-usaoffice@lancaster.ac.uk)
- For submission instructions, subscription and all the latest information visit **www.newphytologist.com**

NEW PHYTOLOGIST SUPPORTING INFORMATION

Article title: Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implication for assessing forest productivity under climate change

Authors: Morine Lempereur, Nicolas K. Martin-StPaul, Claire Damesin, Richard Joffre, Jean-Marc Ourcival, Alain Rocheteau and Serge Rambal

Article acceptance date: 23 February 2015

The following Supporting Information is available for this article: Methods S1–S5, Tables S1–S4 and Figures S1–S3

Supporting information methods S1. Site description

The study site is located 35 km north-west of Montpellier (southern France), on a flat plateau, in the Puéchabon State Forest (3°35'45"E, 43°44'29"N, 270 mASL). This forest has been managed as a coppice for centuries and the last clear cut was performed in 1942. Vegetation is largely dominated by a dense overstory of the evergreen oak *Quercus ilex*. In 2011, the top canopy height was 5.5 m on average. The stem density of *Q. ilex* evaluated on 4 plots larger than 100 m² was 4703 ($\pm$ 700) stems ha⁻¹. The diameters at breast height (DBH) of *Q. ilex* stems were distributed as follows: 21% of stems were under 6 cm DBH, 44% were between 6 and 8.5 cm and 35% was over 8.5 cm. Understory evergreen species, *Buxus sempervirens*, *Phyllirea latifolia*, *Pistacia terebinthus* and *Juniperus oxycedrus*, compose a sparse shrubby layer (height < 2 m) with a percent cover lower than 25%. The climate is Mediterranean, with 80% of rainfall occurring between September and April. The mean annual precipitation for the 1984-2011 period ranged from 556 to 1549 mm (903 mm in average). Mean annual temperature over the same period was 13°C with a minimum in January (5.5°C) and a maximum in July (22.9°C). The very shallow bed rock has a hard Jurassic limestone origin. The volumetric fractional content of stones and rocks averages 0.75 for the top 0-50 cm and 0.90 below. The stone free fine fraction of the soil is a homogeneous silty clay loam (USDA texture triangle) within the top 0-50 cm layer (38.8% clay, 35.2% silt and 26% sand). The fine fraction of the soil that fills up the space between stones and rocks provides a source of water throughout the long dry summers for the deep-rooted *Q. ilex*. The highly permeable soil prevents any surface runoff to occur even for high intensity rain events.

Supporting information methods S2. Methods of determination of the t_0

We tested two alternative methods for the determination of the starting point of annual BA increment (t_0), one using a sigmoidal curve (thereafter *Sigmoidal* method) and the other using a piece wise linear regression (thereafter *piece wise regression* method).

Description of methods:

The *sigmoidal method* consisted in adjusting a boltzmann-sigmoid on the cumulated daily basal area variation curve for each tree year by year. The corresponding equation is:

$$\delta BA = \frac{\Delta BA_{yr}}{1 + e^{\frac{t_{50} - DOY}{\alpha}}}$$

With δBA : daily BA variation (mm^2), ΔBA_{yr} : the annual BA increment, t_{50} : date estimated where half of total BA increment is achieved (in DOY), DOY: date (in DOY), α : parameter determining the rate of stem BA increment.

The onset of BA increment is computed as the x-axis intercept of the tangent at the inflection point:

$$t_0 = t_{50} - 2 \times \alpha$$

- The *piece wise regression* method consist in estimating a Generalized Linear Models with piecewise linear relationships having a fixed and predetermine number of break-points on the cumulated daily basal area variation curve. This method was implemented in R using the package *segmented*.

The Table S1 report the average t_0 (for all years) for the method presented in the MS (“zero-line + σ_w ”), the sigmoidal method and the piece wise regression method. We also reported the equation of the relationship between the yearly stem increment (ΔBA_{yr}) and the duration of spring growth (Δt_{t0-t1}). Despite all methods yielded very close results, the highest R^2 for the relationship between (ΔBA_{yr}) and the duration of spring growth (Δt_{t0-t1}) was obtained with the (“zero-line + σ_w ”), we chose this methods for the analysis presented in the main text.

Table S1. A summary of different methods tested to compute the onset of BA increment. The onset (t_0) and cessation (t_1) of spring BA increment are indicated. For each method, we computed the linear regression between the annual BA increment (ΔBA_{yr}) and the length of the spring BA increment (ΔT_{t0-t1}), equations and R^2 are reported in the table.

Method	Onset (t_0)	Cessation (t_1)	Equation (ΔBA_{yr} vs. Δt_{t0-t1})	R^2
« Zero-line + σ_w »	136 (± 10)	187 (± 14)	$\Delta BA_{yr} = 2,280 * \Delta T_{t0-t1} + 74,39$	0,92
Piece wise regression	136 (± 11)	183 (± 15)	$\Delta BA_{yr} = 2,319 * \Delta T_{t0-t1} + 81,31$	0,82
Boltzmann sigmoidal	147 (± 7)	182 (± 10)	$\Delta BA_{yr} = 3,508 * \Delta T_{t0-t1} + 73,99$	0,91

Supporting information methods S3. Identification of the plant water potential for summer growth interruption.

Acknowledging the prominent role of plant water potential in determining the turgor pressure required sustaining cell growth (Hsiao and Xu 2000), we assessed to what extent Ψ_{pd} was involved in the timing of t_1 . We assumed there is a threshold value Ψ_{t1} below which no more basal area increment is possible, we searched the first date of the year when $\Psi_{pd} = \Psi_{t1}$ for each year of the time period and for all possible value of Ψ_{t1} in the observed range of Ψ_{pd} . For each Ψ_{t1} tested, we fitted a linear relationship between observed t_1 and the predicted t_1 . We used four criteria to assess the best water potential threshold the root mean squared error, the R^2 the slope and the intercept of the observed versus predicted t_1 relationships. The variations of these metrics for the range of water potential tested are reported Figure S1. The best performances were found for a threshold plant water potential Ψ_{t1} of -1.1MPa (Figure S1). Using this Ψ_{t1} , the RMSE was 7 days, the relationship between predicted and observed t_1 was highly significant ($P < 0.01$), with a slope of 1, an intercept of -15 days and an R^2 of 0.75. However note that a substantial uncertainty was observed in the predictions of t_1 as Ψ_{t1} ranging between -1.1 and -1.3 MPa yielded very close results. This was caused by early decreases in water potential that lasted for a few days in year 2005 and 2011 (Figure S2).

Hsiao TC, Xu LK. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany* **51**(350): 1595-1616.

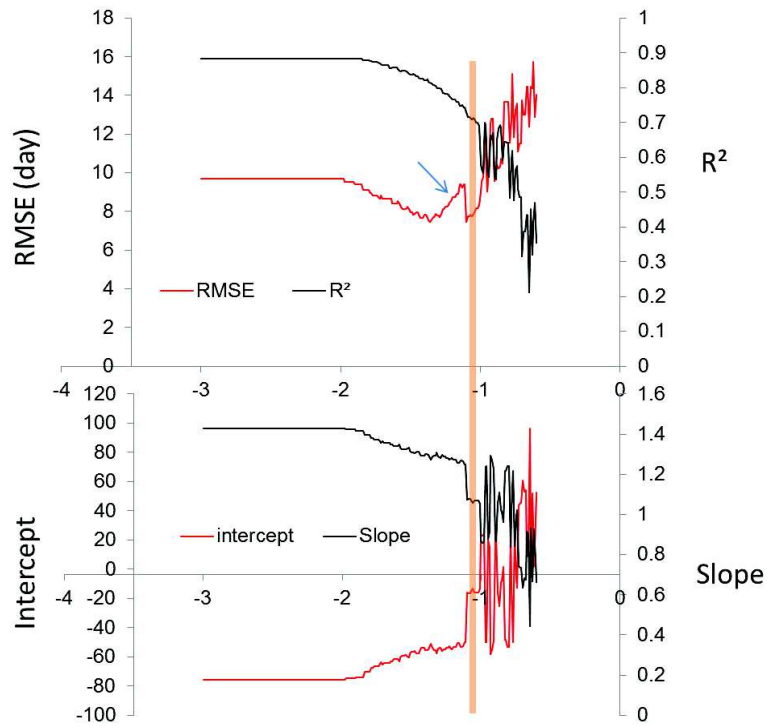


Fig. S1 Metrics used to assess the threshold water potential (Ψ_{t1}) for growth interruption express as a function of the simulated plant water potential. Four different metrics were used: the root mean squared error (RMSE), the R^2 , the slope and the intercept of the relationships between observed t_1 and predicted t_1 . We assumed that the best Ψ_{t1} should yield the lowest RMSE the highest R^2 the slope the closest to 0 and the intercept the closest to 0. The orange line indicate the best Ψ_{t1} for all criterions (-1.1MPa). The blue arrow indicate a peak of RMSE between -1.1 and -1.3 MPa caused by early decreases in water potential that lasted for a few days in year 2005 and 2011.

Supporting information methods S4.Ecosystem carbon flux measurements

Eddy covariance fluxes of CO_2 , sensible heat (H), latent heat (LE), and momentum (t) were continuously measured at a half hourly time step from July 1998 onwards (with an 8-month interruption between November 1999 and July 2000) at a height of 11 m (about 6 m above the top of the dominant tree species). The eddy covariance facility included a three dimensional sonic anemometer (Solent R2 during the 1998–1999 periods and R3 since 2000, Gill Instruments Instruments, Lymington, UK) and a closed path infrared gas analyzer (IRGA, model LI 6262, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), both sampling at a rate of 21 Hz. Data were screened for quality by instrumental failure and out-of-range values. Flux data were filtered following Euroflux quality check recommendations including the stationary test and the integral turbulence test (Aubinet et al. 2000). Night-time data were filtered for low

friction velocity (u^*), discarding values with $u^* < 0.35 \text{ ms}^{-1}$ (threshold determined empirically) to minimize measurement bias associated with insufficient turbulent mixing (see details in Allard *et al.*, 2008). In order to fill missing data resulting from technical problems and quality check filtering, the gapfilling algorithm developed by Reichstein *et al.* (2005) based on modified procedures from Falge *et al.* (2002) was used.

The partitioning of net ecosystem productivity (NEP) into its two gross fluxes, gross primary production (GPP) and ecosystem respiration (R_{eco}), was performed according to the flux-partitioning algorithm described in Reichstein *et al.* (2005). This procedure was based on the short-term temperature sensitivity of R_{eco} , and thus, largely avoids the bias introduced by confounding factors (growth dynamic, drought effect) in seasonal data. All calculations and data quality controls, that follow the standard of CarboEurope and Euroflux methodology, were extensively described in previous papers (Aubinet *et al.*, 2000; Reichstein *et al.*, 2005; Allard *et al.*, 2008; Göckede *et al.*, 2008).

- Allard V, Ourcival JM, Rambal S, Joffre R, Rocheteau A. 2008. Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Global Change Biology* **14**(4): 714-725.
- Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, Rannik U, Noncrieff J, Foken T, Kowalski AS, Martin PH, Berbigier P, Bernhofer C, Clement R, Elbers J, Granier A, Grunwald T, Morgenstern K, Pilegaard K, Rebmann C, Snijders W, Valentini R, Vesala T. 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Adv. Ecol. Res* **30**: 113-175.
- Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, Bernhofer C, Burba G, Clement R, Davis KJ, Elbers JA, Goldstein AH, Grelle A, Granier A, Guðmundsson J, Hollinger D, Kowalski AS, Katul G, Law BE, Malhi Y, Meyers T, Monson RK, Munger JW, Oechel W, Paw U KT, Pilegaard K, Rannik Ü, Rebmann C, Suyker A, Valentini R, Wilson K, Wofsy S. 2002. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology* **113**(1-4): 53-74.
- Göckede M, Foken T, Aubinet M, Aurela M, Banza J, Bernhofer C, Bonnefond J-M, Brunet Y, Carrara A, Clement R. 2008. Quality control of CarboEurope flux data--Part 1: Coupling footprint analyses with flux data quality assessment to evaluate sites in forest ecosystems. *Biogeosciences* **5**(2): 433-450.
- Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, Papale D, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Gilmanov T, Granier A. 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* **11**(9): 1424-1439.

Supporting information methods S5. Statistical analysis

We assessed the links between stem basal area (BA) variations and ecosystem carbon fluxes by testing the correlations (Pearson) between the carbon fluxes and the stem BA increment at the daily, monthly, seasonal and annual time scale and for different growth period. We also address the impact of stem phenology on stem increment by computing the

correlations between the different period of stem increment and the duration of these periods. In order to assess whether the different stages of stem BA increment were driven by some particular environmental factors, we computed the correlations between the different growth stages and climatic variables (precipitation and temperature) aggregated at the monthly and the seasonal scale. Acknowledging the prominent role of plant water status in determining the turgor pressure required to sustain cell growth (Hsiao & Xu, 2000), we also assessed to what extent Ψ_{pd} was involved in the timing of the stage t1 (the date of summer interruption of stem BA increment). We assessed whether Ψ_{pd} was a good predictor of the growth interruption that we observed in summer (t1, Fig. 2a) by assuming a threshold Ψ_{pd} below which no more positive increment is possible. It consisted in searching a value Ψ_{pd} (previously computed by the water budget model) that would predict the inter-annual variability of t1 averaged among trees on a yearly basis. The goodness of fit of the relationship between measured t1 and predicted t1 was assessed with the root mean square error, as well as the linear relationship between observed and simulated t1 (R^2 , slope and intercept, Fig. S2).

Table S2. Correlations between basal growth (ΔBA), net ecosystem photosynthesis (NEP), length of growth periods (Δt) and critical dates of the growth pattern (t). The subscripts yr, t_0 - t_1 , t_1 - t_2 , t_2 - t_3 indicate the whole year, the spring growing phase, summer growth interruption phase and the autumn growing phase respectively. The coefficient of correlation (r), the sign of the correlation (+) and (-), and level of statistical significance (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$) are given. Significant correlations are indicated by gray boxes. Correlations were obtained for 7 or 8-year (2004-2011, lack value t_0 , t_1 , spring (t_0 - t_1) and summer (t_1 - t_2) periods for 2006).

	ΔBA_{t0-t1}	ΔBA_{t2-t3}	NEP_{yr}	NEP_{t0-t1}	NEP_{t1-t2}	NEP_{t2-t3}	Δt_{t0-t1}	Δt_{t1-t2}	Δt_{t2-t3}	t_0	t_1	t_2	t_3
ΔBA_{yr}	+0.94**	+0.79*	+87**	+0.92**	+0.07	+0.26	+0.96***	-0.50	-0.39	-0.75	+0.86*	+0.12	-0.38
ΔBA_{t0-t1}		+0.53	+0.56	+0.81*	+0.22	-0.32	+0.93**	-0.26	-0.43	-0.81*	+0.84*	+0.22	-0.16
ΔBA_{t2-t3}			+0.83*	+0.82*	-0.23	+0.28	+0.61	-0.76*	+0.30	-0.40	+0.63	-0.58	-0.65
NEP_{yr}				+0.82*	+0.02	+0.52	+0.77*	-0.70	-0.14	-0.64	+0.70	-0.11	-0.43
NEP_{t0-t1}					+0.07	+0.21	+0.90**	-0.60	-0.07	-0.73	+0.85*	-0.19	-0.46
NEP_{t1-t2}						-0.33	+0.20	+0.54	-0.31	-0.67	-0.17	+0.61	+0.82*
NEP_{t2-t3}							-0.04	-0.70	-0.39	+0.34	+0.19	-0.56	-0.55
Δt_{t0-t1}								-0.46	-0.20	-0.84*	+0.92**	+0.00	-0.24
Δt_{t1-t2}									-0.40	+0.04	-0.67	+0.68	+0.72*
Δt_{t2-t3}										+0.36	-0.06	-0.88**	-0.12

Table S3: Pearson correlation coefficient (r) P-value for the correlation between the growth stages (t₀, t₁, t₂, t₃) and climatic variables (temperature and rainfall) considered at the yearly, seasonally (group of month: JFM, AMJ, JAS and OND) and monthly time scale, for the 2004-2011 period. Sample size is range from 7 to 8 due to the paucity of values for t₀ and t₁ in year 2006. The correlation with climatic variables (temperature and rainfall) occurring after the growth stages (t₀, t₁, t₂, t₃) were considered irrelevant and designated by letter “X”. Significant correlations are highlighted.

	t ₀ (spring resumption of growth)				t ₁ (summer growth interruption)				t ₂ (autumnal growth resumption)				t ₃ (winter growth interruption)			
	Temperature		rainfall		Temperature		rainfall		Temperature		rainfall		Temperature		rainfall	
	r	P	r	P	R	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
YEAR	0.63	0.129	0.30	0.515	0.04	0.940	0.34	0.462	0.68	0.063	0.26	0.537	0.35	0.401	0.81	0.014
JFM	-0.91	0.005	0.06	0.895	0.65	0.117	0.48	0.271	0.47	0.235	0.23	0.575	0.06	0.893	0.77	0.026
AMJ	0.20	0.674	0.48	0.280	0.18	0.698	0.90	0.005	0.57	0.138	0.02	0.957	0.07	0.872	0.32	0.447
JAS	X	X	X	X	0.52	0.236	0.11	0.810	0.32	0.434	0.68	0.065	0.34	0.412	0.39	0.338
OND	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0.44	0.278	0.79	0.020
J	-0.76	0.047	0.07	0.887	0.74	0.056	0.05	0.922	0.02	0.962	0.10	0.805	0.23	0.591	0.46	0.252
F	-0.87	0.010	0.47	0.293	0.41	0.358	0.05	0.911	0.62	0.103	0.20	0.628	0.34	0.416	0.04	0.919
M	0.59	0.160	0.14	0.772	0.38	0.396	0.65	0.114	0.78	0.023	0.33	0.418	0.15	0.720	0.57	0.136
A	0.28	0.542	0.24	0.601	0.12	0.806	0.54	0.207	0.49	0.220	0.14	0.745	0.29	0.492	0.45	0.265
M	0.23	0.622	0.23	0.615	0.23	0.621	0.62	0.140	0.75	0.032	0.06	0.886	0.17	0.691	0.01	0.978
J	X	X	X	X	0.06	0.896	0.32	0.484	0.35	0.390	0.24	0.560	0.58	0.130	0.03	0.942
J	X	X	X	X	0.29	0.526	0.38	0.395	0.28	0.507	0.83	0.012	0.12	0.769	0.49	0.216
A	X	X	X	X	X	X	X	X	0.65	0.078	0.64	0.088	0.22	0.600	0.20	0.636
S	X	X	X	X	X	X	X	X	0.46	0.248	0.63	0.094	0.30	0.472	0.42	0.297
O	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0.13	0.759	0.22	0.593

Table S4: Yearly and seasonal climate features derived from the outputs of the ALADIN model for three periods (Current, Near future and Remote future) under a “business as usual scenario” (A1B, IPCC 2007). Are provided for each period considered: precipitation (Rain, in mm), Temperature maximale (Tmax in °C) and minimale (Tmin in °C), rayonnement (RG in MJ.m⁻²) and evapotranspiration (ETP in mm) at the yearly and seasonally (group of month: JFM, AMJ, JAS and OND) time scale. ETP was computed using a Prisley and Taylor formulation (Rambal, 1984).

		YEAR	JFM	AMJ	JAS	OND
Current 1971-2000	Rain (mm)	841.4	257.7	165.1	121.4	297.2
	Tmax (°C)	16.4	10	18.4	24.4	12.7
	Tmin (°C)	10.3	4.7	11.8	17.2	7.5
	RG (MJ.m ⁻²)	5896.2	858.1	2225.8	2105.7	706.6
	ETP (mm)	1041.4	112.5	408.4	422.8	97.7
Near future 2031-2060	Rain (mm)	851.9	251.4	179.7	106.5	314.3
	Tmax (°C)	18.1	11.3	19.7	26.9	14.2
	Tmin (°C)	11.9	5.9	13.1	19.6	8.9
	RG (MJ.m ⁻²)	6046.5	837.3	2257.5	2253.2	698.5
	ETP (mm)	1110.3	112.9	424.3	473.3	99.7
Remote 2071-2100	Rain (mm)	805.8	252.4	134.6	141.1	277.6
	Tmax (°C)	19.6	12.4	21.6	30.1	15.3
	Tmin (°C)	13.4	6.8	14.4	22.4	9.7
	RG (MJ.m ⁻²)	6452.1	834.3	2477.2	2401.2	739.4
	ETP (mm)	1241.5	115.8	487.2	529.1	109.4

IPCC. 2007. Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL, eds. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press.

Rambal S. 1984. Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen shrub. *Oecologia* **62**(1): 18-25.

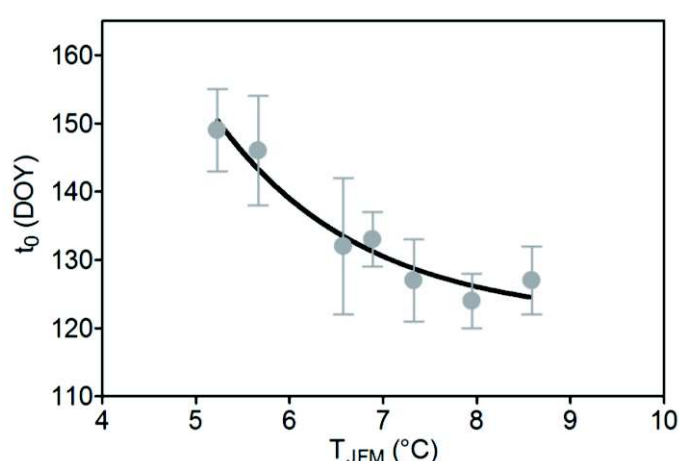


Fig. S2: Relationship between the spring onset of growth (t_0) and the January to March temperature (T_{JFM}). The following nonlinear relationship was fitted between t_0 and T_{JFM} : $t_0 = 849.2 \cdot \exp(-0.6436 T_{JFM}) + 121$. The R^2 and the RMSE of the observed t_0 versus the t_0 predicted by the relationship are 0.95 and 2.6 days respectively. The bars depict the standard errors between sampled trees ($n = 6$ or 12).

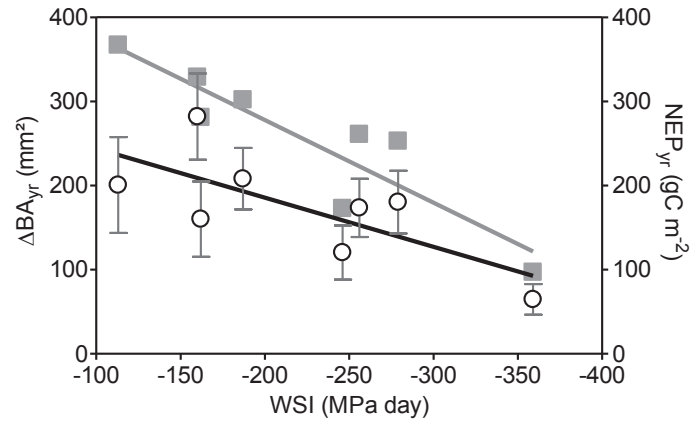


Fig. S3: Relationships between carbon fluxes, annual growth and water deficit. White circles were used for the relationship between mean yearly basal area growth (ΔBA_{yr}) and the annual sum of water potential (water stress integral, WSI) is represented ($R^2 = 0.53$; $P < 0.05$). Grey squares were used for the relationship between yearly net ecosystem productivity (NEP_{yr}) and WSI ($R^2 = 0.81$; $P = 0.05$). Grey bars represent the standard errors ($n = 6$ or 12).

Partie 1 - Chapitre 2

VARIABILITE DE LA COMPOSITION ISOTOPIQUE EN ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) DES CERNES

1. Introduction

1.1. $\delta^{13}\text{C}$ définition et principe

Les isotopes sont caractérisés par un nombre de protons identiques mais un nombre de neutrons différents. Il existe pour le carbone deux formes isotopiques naturelles stables : un isotope dit « léger » le ^{12}C qui est la forme la plus abondante et un isotope dit « lourd » le ^{13}C qui représente seulement 1,1% du carbone total ($^{12}\text{C} + ^{13}\text{C}$). De très légères différences entre les isotopes, notamment au niveau de leurs propriétés physiques et chimiques, entraînent une variation de leur abondance naturelle dans les différents compartiments organiques et inorganiques de la biosphère selon des facteurs abiotiques et/ou biotiques. La quantité relative de ^{13}C par rapport à celle de ^{12}C contenue dans un échantillon de matière est donc potentiellement un indicateur des processus à l'origine de sa variation. La teneur en isotope ^{13}C relativement au ^{12}C d'un échantillon peut être quantifiée de façon très précise par spectrométrie de masse et est généralement caractérisée par un indice appelé composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$), tel que :

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \quad \text{avec} \quad R = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \quad (1)$$

Où R est le rapport isotopique entre la quantité de ^{13}C et celle de ^{12}C contenue dans l'échantillon ($R_{\text{échantillon}}$) et dans le standard (R_{standard}). Le standard internationalement admis pour le carbone est un fossile calcaire (rostre de Bélemnite) datant du crétacé, issu du site de Pee Dee en Caroline du Sud (USA), il est communément appelé PDB. Ce standard est naturellement très riche en ^{13}C avec un ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de 0,0112372 (Craig 1957). Le $\delta^{13}\text{C}$, est exprimé en ‰. C'est une valeur toujours négative pour les produits naturels. Plus le $\delta^{13}\text{C}$ augmente (en valeur réelle) et plus l'échantillon est riche en ^{13}C .

Les variations de l'abondance naturelle en ^{13}C sont dues à des effets isotopiques qui se produisent lors de la transformation d'un substrat (source) en un produit. Il faut noter que la plupart des processus biochimiques et physiques discrimine contre les isotopes les plus lourds (O'Leary *et al.*, 1992). On distingue deux types d'effets isotopiques :

- les effets isotopiques cinétiques qui traduisent des vitesses de réactions différentes entre les isotopes liées à leur différence de masse (i.e. la diffusion);
- les effets isotopiques thermodynamiques relatifs à des processus à l'équilibre (i.e. l'équilibre entre deux phases d'un même composé).

Chez les plantes, le CO₂ atmosphérique (source) est transformé en assimilats foliaires (produit) via la photosynthèse. Lors de ce processus, l'isotope léger du carbone (¹²C) est fixé préférentiellement par la plante, on parle alors de discrimination ou de fractionnement isotopique (Figure 1). Cette discrimination entraîne un appauvrissement en ¹³C de la matière organique en comparaison du CO₂ atmosphérique. Ainsi, le δ¹³C du CO₂ atmosphérique est de l'ordre de -8‰ (-8,366‰ en 2012 ; site de Mauna Loa, Hawaï, www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/) tandis que celui de la matière organique des plantes en C₃ varie entre -20 et -35‰ (Griffiths, 1992). La discrimination isotopique (Δ, en ‰) est exprimée d'après Farquhar & Richards (1984) :

$$\Delta = \frac{(\delta^{13}C_{atm} - \delta^{13}C_{plant})}{(1 + \delta^{13}C_{plant}/1000)} \quad (2)$$

Où δ¹³C_{atm} et δ¹³C_{plant} sont les ratios isotopiques du carbone du CO₂ atmosphérique et de la plante respectivement. Pour les plantes en C₃, Δ peut aussi s'exprimer en fonction de la concentration en CO₂ intracellulaire (C_i, en ppm) et atmosphérique (C_a, en ppm) tel que d'après le modèle (version simplifiée) de Farquhar *et al.*, (1982) :

$$\Delta = \frac{a + (b - a)C_i}{C_a} \quad (3)$$

Où a est la discrimination contre le ¹³CO₂ durant la diffusion du CO₂ à travers les stomates (4,4‰ ; O'Leary, 1981), et b la discrimination contre le ¹³CO₂ associée à la carboxylation par la Rubisco (27‰ ; Farquhar & Richards, 1984).

L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) par la plante est aussi une autre variable qui peut être estimée indirectement par le δ¹³C grâce à la relation linéaire entre C_i/C_a et Δ. L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE_i) correspond au rapport entre l'assimilation en carbone (A, gain carboné) et la transpiration (g_s, reliée à la perte en eau). Il intègre ainsi simultanément le bilan carboné et hydrique de la plante. Le ratio C_i/C_a est le reflet du bilan entre l'assimilation net (A) et la conductance stomatique pour le CO₂ (g_c) d'après la loi de Fick : A = g_c (C_a - C_i). Or la conductance stomatique pour le CO₂ (g_c) et la vapeur d'eau (g_w) sont reliées par une constante tel que, g_w = 1,6 g_c. Ainsi, à l'échelle foliaire, la WUE_i (WUE_i = A/g_s ; en μmol mol⁻¹), peut aussi être exprimée tel que :

$$WUE_i = \frac{C_a(b - \Delta)}{1,625(b - a)} \quad (4)$$

Dans le temps, on observe pour une même plante une variation du ratio ¹³C/¹²C intégré via la photosynthèse en fonction de condition climatique. Par exemple lors d'un déficit hydrique,

la fermeture des stomates entraîne une limitation de la photosynthèse par le carbone disponible dans la chambre sous-stomatique (C_i). Dans ce cas, le ratio C_i/C_a diminue et la discrimination contre le $^{13}\text{CO}_2$ lors de la carboxylation s'exprime moins. Par conséquent, le $\delta^{13}\text{C}$ augmente dans la matière organique foliaire mais également via la distribution des sucres par la sève phloémienne dans l'ensemble des tissus auxquels les assimilats foliaires vont être alloués.

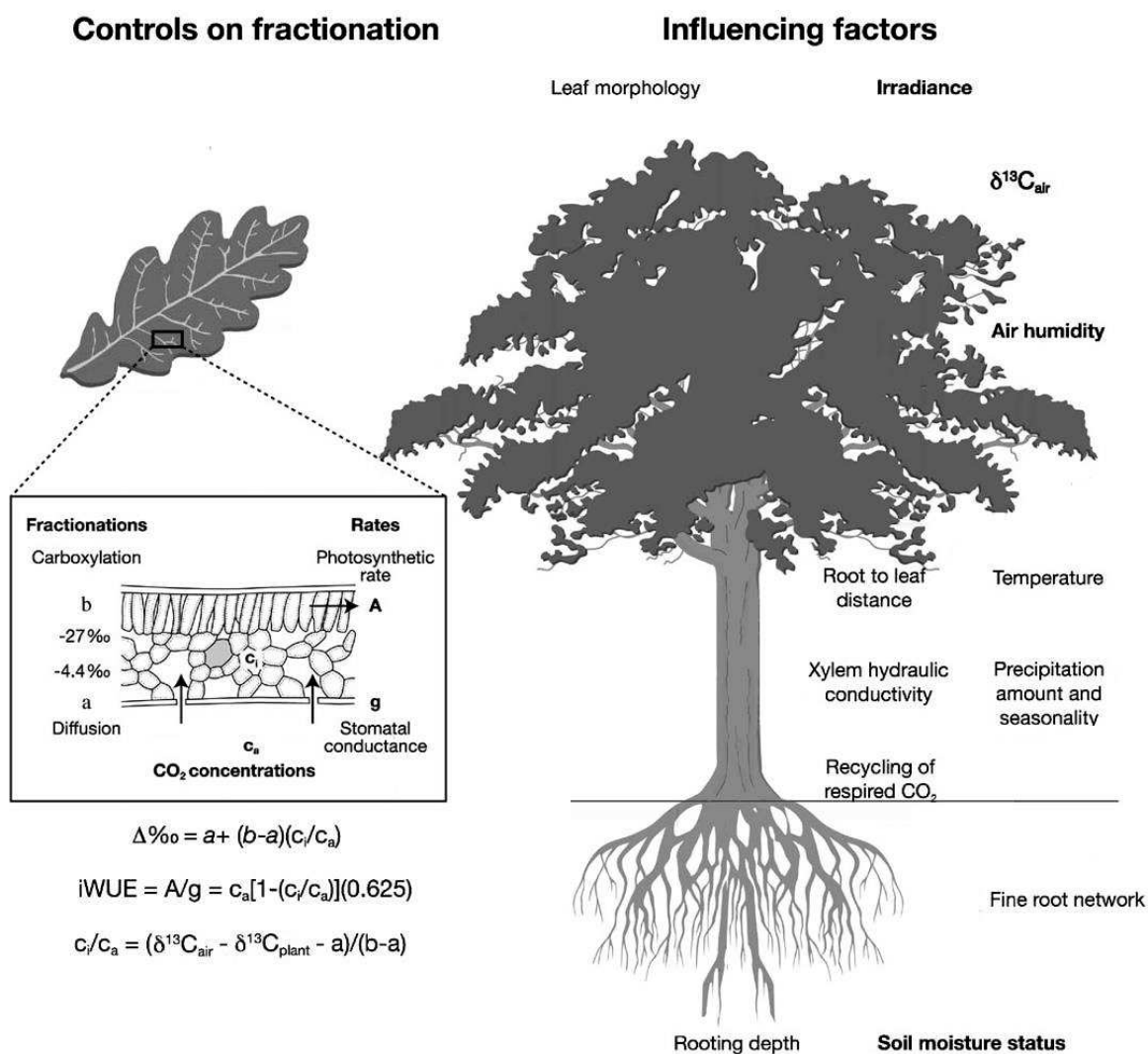


Figure 1. Schéma montrant les principaux contrôles sur le fractionnement isotopique du carbone lors de la photosynthèse et de l'influence des facteurs environnementaux chez l'arbre. Les équations sont expliquées dans le texte. Modifié à partir de McCarroll et Laoder (2004)

1.2. Variation de la teneur en ^{13}C des cernes

Chez les arbres, les cernes de croissance ont potentiellement intégrés les variations en $\delta^{13}\text{C}$ des assimilats foliaires et pourraient être des indicateurs fonctionnels de la réponse des arbres au climat. En effet, les cernes sont formés à partir d'une part de sucres solubles issus en proportion variable, des assimilats foliaires nouvellement synthétisés via la photosynthèse et d'autre part, des réserves carbonées qui sont mobilisées pour la croissance (Figure 2). Ces caractéristiques font des cernes de croissances des archives du carbone utilisé (Douglas 1920) et des conditions climatiques survenues lors de son assimilation. Les variations en $\delta^{13}\text{C}$ des cernes sont ainsi utilisées en paléoclimatologie pour les reconstructions des variations climatiques à l'échelle pluri-centennale (Leavitt & Long, 1991 ; Mc Carroll & Loader, 2004). En effet, à l'échelle interannuelle, de nombreuses études mettent en évidence des corrélations entre le $\delta^{13}\text{C}$ des cernes et des variables climatiques de la saison de croissance telles que : les températures, les précipitations, l'humidité relative de l'air ou un indicateur de déficit hydrique (Leavitt & Long, 1991 ; Schleser, 1995 ; Schulze *et al.*, 2006 ; Ferrio *et al.*, 2003 ; Del Castillo *et al.*, 2015 ; Warren *et al.*, 2001 ; Granda *et al.*, 2014).

Les variations du $\delta^{13}\text{C}$ du bois peuvent aussi être étudiées à l'échelle saisonnière en découpant le cerne en plusieurs sections (Leavitt & Long, 1991 ; Helle & Schleser, 2004). L'intérêt de cette méthode est l'obtention d'une série de $\delta^{13}\text{C}$ qui peut être mise en parallèle avec des paramètres biotiques et abiotiques montrant des variations saisonnières. Ainsi, plusieurs études montrent des relations entre les variations saisonnières en $\delta^{13}\text{C}$ du cerne et notamment les variations anatomiques du bois (e.g. Macfarlane & Adams, 1998 ; Skomarkova *et al.*, 2006 ; Vaganov *et al.*, 2009 ; Battipaglia *et al.*, 2010), la phénologie et les variations de $\delta^{13}\text{C}$ foliaires (e.g. Helle & Schleser, 2004), le rapport Ci/Ca mesuré au niveau de la feuille (e.g. Walcroft *et al.*, 1997 ; Klein *et al.*, 2005), des indicateurs de déficit hydrique (e.g. Livingston & Spittlehouse, 1996 ; Barbour *et al.*, 2002 ; Lévesque *et al.*, 2014) ou encore aux flux de carbone et d'eau de l'écosystème mesurés par eddy-covariance (e.g. Michelot *et al.*, 2011).

Cependant, même si les variations en $\delta^{13}\text{C}$ foliaires sont généralement enregistrées dans les cernes (relations significatives observées ; Cernusak *et al.*, 2005 ; Schulze *et al.*, 2006 ; Newberry 2010 ; Hu *et al.*, 2010), il est communément observé pour les plantes en C_3 un enrichissement en ^{13}C pour les tissus non-photosynthétiques (tiges, racines, fruits, graines) par rapport aux tissus photosynthétiquement actifs (feuilles) (Craig 1953, Schleser 1992, Badeck *et al.*, 2005). Cette différence entre $\delta^{13}\text{C}$ foliaire et des cernes a été pour la première

fois mise en évidence par Craig (1953) et a par la suite été estimée à environ 1,9‰ (variation entre 1‰ et 3‰ ; Badeck *et al.*, 2005 : synthèse de 116 observations). L'origine de cette différence n'est actuellement pas élucidée mais traduit des discriminations isotopiques post-photosynthétique qui vont modifier la teneur en ^{13}C du cerne (Duranceau *et al.*, 1999, Damesin & Lelarge, 2003 ; Gessler *et al.* 2004 ; Badeck *et al.*, 2005). Cernusak *et al.*, 2009 exposent néanmoins 6 hypothèses non-exclusives pour expliquer ce patron isotopique. Entre autre, ils proposent comme explication, la variation de la composition biochimique des tissus, la séparation saisonnière des processus de croissance, ou encore le déphasage jour-nuit de la translocation du carbone assimilé. De plus, les variations saisonnières du $\delta^{13}\text{C}$ intra-cerne sont atténuées par rapport à celles des sucres foliaires car les sucres sont mélangés temporellement et spatialement dans le phloème avant leur incorporation par les cellules cambiales pour la constitution du cerne (Figure 2 ; Pate & Arthur, 1998, Kagawa *et al.*, 2006, Eglin *et al.*, 2010). L'origine des substrats peut aussi modifier le $\delta^{13}\text{C}$ du cerne. En effet, les sucres solubles utilisés pour sa formation proviennent des nouveaux assimilats foliaires mais peuvent aussi provenir des réserves carbonées accumulées l'année ou les années précédentes dans tous les organes (Figure 2). Ces réserves sont principalement sous forme d'amidon qui est enrichi en ^{13}C (de l'ordre de 3 ‰ dans les feuilles par rapport aux assimilats (Brugnoli *et al.*, 1988). Elles sont généralement utilisées (plus ou moins abondamment) pour la croissance du cerne en début de saison, en mai, chez les feuillus et un peu plus tard, en juin-juillet chez les conifères en forêt tempérée (Fischer & Höll, 1992, Barbaroux & Bréda, 2002, Hoch *et al.*, 2003). Les réserves selon leurs dynamiques et leurs intensités d'utilisation peuvent influencer le $\delta^{13}\text{C}$ intra-cerne ce qui peut entraîner des décalages (situés en début de cerne) avec le signal saisonnier des nouveaux assimilats à l'échelle foliaire.

A. C translocation and distribution

B. Canopy layers

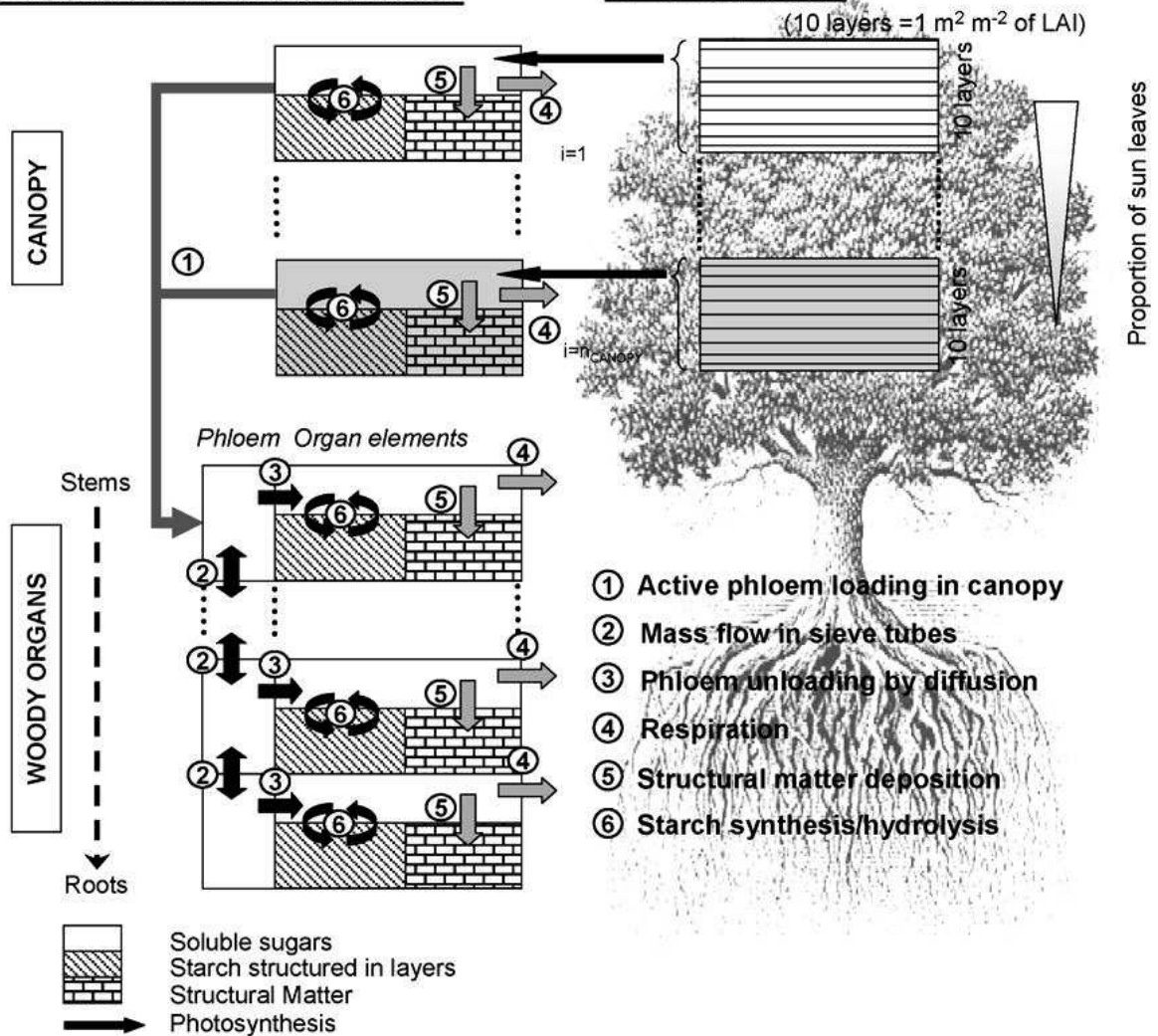


Figure 2. Description de la translocation du carbone et de la structure du modèle d'allocation. (A) Module de la translocation du carbone et (B) Les différents étages de la canopée dans lesquels la photosynthèse a lieu. Les nombres encadrés associent les processus physiologiques des flux de carbone dans le modèle de la translocation du carbone. Schéma issu de Eglin *et al.*, (2010).

Encadré E2 : Effets bénéfiques de l'élévation du CO₂ atmosphérique sur les écosystèmes limités en eau ?

L'effet à court terme de la concentration en CO₂ sur la photosynthèse des feuilles ne permet pas, à lui seul, de prédire les effets à long-terme de l'élévation du CO₂ atmosphérique sur le fonctionnement des plantes (Harley, 1995). L'élévation de la concentration atmosphérique en CO₂ provoque une acclimatation morphologique et physiologique de la végétation qui peut être bénéfique pour résister à la sécheresse. Dans une synthèse sur le sujet, Wullschlegel *et al.*, (2002) identifie quatre types de réponse à l'élévation du CO₂ qui peuvent être bénéfiques en période de sécheresse : (1) une augmentation de la production de fines racines, (2) une diminution de la conductance stomatique, (3) une augmentation de

l'efficacité d'utilisation de l'eau, et (4) un ajustement osmotique permettant une meilleure résistance à la déshydratation.

Plusieurs expériences d'enrichissement en CO₂ conduites sur des arbres décidus en condition naturelle ont montré une augmentation de la surface d'absorption racinaire par rapport à la surface foliaire transpirante (Norby *et al.*, 1999). Cela s'explique par la nécessité pour l'arbre de maintenir un équilibre entre l'absorption d'azote par les racines et l'assimilation de CO₂ par les feuilles dans une atmosphère enrichie (Hilbert et Canadell, 1995). Malgré l'augmentation de la surface d'absorption, le prélèvement racinaire et la transpiration diminuent généralement lorsque la concentration en CO₂ augmente (Wullschlegel et Norby, 2001). En effet, une diminution de la conductance stomatique réduit la transpiration et par conséquent augmente le potentiel hydrique et retarde la sécheresse (Morgan *et al.*, 2004). Une telle augmentation du potentiel hydrique causée par l'enrichissement en CO₂ a été observée en région méditerranéenne sur des chênes blancs (*Quercus pubescens*) mais pas sur des chênes verts, bien que la conductance stomatique et la transpiration aient diminué (Tognetti *et al.*, 1998 ; 1999). L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ augmente aussi l'efficacité d'utilisation de l'eau, ce qui rend les arbres moins vulnérables à un épuisement carboné. L'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) a été vérifiée sur de jeunes chênes décidus (*Quercus robur*), même si cette augmentation de WUE est moindre pour des arbres subissant un stress hydrique que pour des arbres non stressés (Picon *et al.*, 1996). Toujours chez *Quercus robur*, une diminution du potentiel osmotique à pleine turgescence a également été mise en évidence en réponse à l'enrichissement en CO₂, indiquant une meilleure résistance à la déshydratation (Vivin *et al.*, 1996).

1.3. Présentation et objectif de l'étude

Comme nous l'avons vu, le $\delta^{13}\text{C}$ des cernes est potentiellement un indicateur pertinent de la réponse des arbres aux changements climatiques. Cependant, à l'échelle saisonnière, des études réalisées sur des décidus tempérés montrent que la majeure partie des variations observées n'était pas due aux conditions climatiques (Helle & Schleser, 2004 ; Michelot *et al.*, 2011). D'autre part, en région méditerranéenne, Sarris *et al.*, (2013) notent une absence du signal isotopique dans les cernes lors de la sécheresse estivale. Il apparaît donc nécessaire pour améliorer notre compréhension du fonctionnement de l'arbre d'appréhender la

phénologie de l'espèce considérée et de déterminer la part effective d'influence climatique dans les variations en $\delta^{13}\text{C}$ du cerne.

Nous avons réalisé un suivi des variations saisonnières du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes sur 3 tiges de 2004 à 2012 et en parallèle du $\delta^{13}\text{C}$ foliaire annuelle de 6 tiges sur deux cohortes de feuilles de 2003 à 2011. Pour compléter notre étude un suivi interannuel sur le long terme du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes a été effectué sur 4 tiges de 1945 à 2008. Les données de $\delta^{13}\text{C}$ ont pu être mises en relation avec des données climatiques, phénologiques et de croissance de la tige acquises à plusieurs échelles de temps (jour, mois années). A partir de ces données, il s'agissait, d'analyser les liens entre le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire et celui des cernes et de mettre en évidence des relations entre $\delta^{13}\text{C}$, croissance et conditions climatiques aux échelles de temps à la fois saisonnières et interannuelles.

2. Matériel et Méthode

2.1. Echantillonnage pour analyse de la composition isotopique de la matière organique totale

a. Suivi annuel en $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles et phénologie foliaire

Sur 6 individus appartenant à la classe dominante de DBH (DBH>8 cm ; arbre du suivi par dendromètre automatique (LTM), cf. chapitre 1 du manuscrit) trois branches issues de la couche supérieure de la canopée ont été coupées chaque année en décembre de 2003 à 2011. Toutes les feuilles ont été prélevées branche par branche puis séparées par cohorte : les feuilles de l'année, appelées dans la suite du texte F0, et les feuilles produites l'année précédente, appelées dans la suite du texte F1. Ces échantillons ont ensuite été séchés à 60°C pendant 48h puis finement broyés (2000 Retsch, Haan, Germany). Les échantillons ont été envoyés pour analyse de leur teneur en carbone total (%) et ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$; en ‰) par spectromètre de masse : de 2003 à 2009 au service central d'analyse du CNRS (SCA, Solaize ; spectromètre de masse : Delta S, Finnigan, San Jose, CA, USA) et de 2010 à 2011 au laboratoire Cornell University – Stable Isotope Laboratory (USA ; spectromètre de masse : Thermo Delta V isotope ratio mass spectrometer –IRMS- interfaced to a NC2500 elemental analyser).

En parallèle, la phénologie foliaire est suivie depuis 2003. Durant la période d'activité (du mois de mars au mois d'août en moyenne) les stades de phénologie foliaire ont été relevés

chaque semaine sur 3 rameaux par arbre sur 6 arbres par parcelle. Au total six stades de phénologie foliaire sont décrits comme il suit : A = bourgeons bruns, B = extrémité des stipules visibles et allongement des stipules, C = stipules aussi longues que le bourgeon, D = jeunes feuilles visibles, E = allongement de l'axe foliaire, F = feuilles matures (Misson *et al.*, 2010). La date moyenne d'apparition du stade considéré est estimée en moyennant les dates de première observation de ce stade de chaque arbre.

Le protocole d'échantillonnage est identique pour toutes les années, cependant, en 2005 des chenilles (*Lymantria dispar*) en grand nombre ont complètement défolié les nouvelles pousses de l'année. Après un traitement de la canopée au Bkt (*Bacillus thuringiensis ssp. Kurstaki*) par hélicoptère le 24 mai 2005, de nouvelles pousses ont été formées. Pour la seconde pousse on observe en moyenne le débourrement foliaire (stade C) le 22 juin et un stade mature (F) le 18 août. Les périodes de formation des feuilles n'étant pas comparable, nous avons donc décidé d'exclure l'année 2005 des analyses.

b. Suivi saisonnier en ^{13}C et de la croissance de la tige

En janvier 2013, une carotte de bois a été prélevée à 1m30 au-dessus du sol sur 7 tiges sélectionnées parmi les classes dominantes de DBH (>8 cm). En raison de la dureté du bois, le prélèvement d'environ 10 cm de profondeur, a dû être effectué à l'aide d'une tarière de Pressler de diamètre 1cm (Haglof, 2 filets) montée sur une perceuse. Les carottes de bois ainsi recueillies ont ensuite été finement polies sur le plan transversal (grain de 80 à 400) pour améliorer la visibilité des cernes de croissance. Leur observation sous loupe binoculaire a permis l'identification et la datation des cernes de croissance de 2004 à 2012 pour 3 prélèvements uniquement (les caractéristiques des tiges identifiées sont données dans le Tableau 1). Après avoir mesuré précisément la largeur des cernes sous loupe (au 1/10mm), des coupes fines successives ont été réalisées au microtome (par Anaïs Bourra (Université Pierre et Marie Curie, Paris) et Chantal Fresneau (ESE-CNRS, Paris) au MNHN de Paris, France), l'épaisseur de chaque lamelle est déterminée en fonction de la largeur du cerne afin de maximiser la représentation de la variation saisonnière en $\delta^{13}\text{C}$ du cerne. Les lamelles ont été séchées à l'étuve (60°C) pendant 48h puis précisément pesées. Elles ont ensuite été découpées en petit fragment puis conditionnées dans des capsules d'étain (4x6 mm) et précisément pesées. Les échantillons ont été transmis au Laboratoire de Biochimie et Physiologie Moléculaire des Plantes (Montpellier) pour analyse de la teneur en carbone (%) et

composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$; en ‰) (autoanalyseur EA Eurovector ; spectromètre de masse Isoprime).

La dynamique temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes de 2004 à 2012 a pu être reconstituée à partir d'un suivi journalier des variations en diamètre du tronc. Ce suivi est obtenu à partir des mesures réalisées par des dendromètres automatiques (AD) positionnés à 1m30 au-dessus du sol sur 6 à 12 tiges sélectionnées parmi les DBH dominants (>8 cm). Les détails du suivi par AD sont donnés précisément au chapitre 1 de la thèse (Article I, expérimentation LTM). Connaissant l'épaisseur exacte de chaque lamelle de bois et le patron théorique de croissance journalière (via AD), il a pu être attribué à chaque lamelle une année de formation et un jour (en DOY) qui correspond au dernier jour de sa formation. Ainsi, au sein d'une année, la différence entre 2 dates attribuées à des lamelles successives (A et B) correspond à l'ensemble de la période de formation de la lamelle la plus récente (soit B). Une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ par période d'accroissement « printemps », « automne » et par année (indice « sp », « au » et « yr » respectivement) a été obtenue en effectuant une moyenne pondérée par l'épaisseur des lamelles considérées. Les périodes d'accroissement « printemps » et « automne » correspondent aux phases d'accroissement Δt_{t0-t1} et Δt_{t2-t3} déterminées au chapitre 1 de la thèse. Ces valeurs sont issues des patrons d'accroissement observés par dendromètres automatiques.

En parallèle de 2003 à 2012, un suivi annuel au mètre forestier a été réalisé sur 54 tiges sélectionnées parmi les DBH dominants (>8 cm). Ces arbres sont dénommés « témoin » dans la suite du texte. L'accroissement entre 2 mesures (l'année t-1 et l'année t) est calculé en surface terrière (ΔBA , mm²), tel que :

$$\Delta BA = \Pi \times \left[\left(\frac{DBH_t}{2} \right)^2 - \left(\frac{DBH_{t-1}}{2} \right)^2 \right] \quad (5)$$

Tableau 1. Caractéristiques des tiges échantillonnées pour l'analyse de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) saisonnière. Le DBH en janvier 2012 (DBH 2012), la hauteur en 2003 (Hauteur 2003), le nombre de tiges que contient la cépée dont est issu l'arbre considéré (Nb tige cépée) et la moyenne des épaisseurs de 2004 à 2012 (Moyenne épaisseur) sont donnés pour les 3 tiges échantillonnées 818/1, 835/6 et 835/7. Pour les moyennes, les écart-types sont renseignés entre parenthèse ($\pm$ SD).

Tige	818/1	835/6	835/7
DBH 2012 (cm)	12,25	10,9	14,2
Hauteur 2003 (m)	4,8	5,3	5,2
Nb tige cépée	3	7	7
Moyenne épaisseur (mm)	0,50 ($\pm$ 0,24)	0,47 ($\pm$ 0,16)	0,54 ($\pm$ 0,18)

c. Suivi annuelle en ^{13}C et de la croissance de la tige

L'échantillonnage a été réalisé sur 4 rondelles de bois issues de tiges dominantes du taillis (DBH > 8 cm ; choisi parmi les tiges de l'expérimentation RWS ; cf. chapitre 3 du manuscrit) dont les cernes de croissance ont été identifiés et inter-datés préalablement par Frédéric Guibal (IMBE-CNRS, Marseille ; Tableau 2). Les prélèvements de bois ont été réalisés le long d'axe sur les rayons les plus larges de la rondelle de 1945 à 2008. Chaque échantillon d'environ 50 g est prélevé à l'aide de petits ciseaux à bois de sculpteur puis placé dans des tubes eppendorf pour analyse au laboratoire Cornell University – Stable Isotope Laboratory (USA). Les échantillons ont alors été préalablement broyés à froid (Spex Certiprep 6750 Freezer/Mill) puis analysés au spectromètre de masse (Thermo Delta V isotope ratio mass spectrometer –IRMS- interfaced to a NC2500 elemental analyser). La teneur en carbone (%) ainsi que le $\delta^{13}\text{C}$ (en ‰) ont été fournis pour chaque échantillon.

En parallèle, une étude dendrochronologie a été réalisée par Frédéric Guibal (IMBE-CNRS, Marseille) sur 12 rondelles de bois issues de tiges dominantes du taillis. La largeur des cernes a pu être mesurée de 1942 à 2008 pour chaque rondelle. L'accroissement annuel est exprimé en mm^2 (selon la relation $A = \pi * R^2$, avec A, l'aire du disque et R, le rayon du cercle). De plus, de 1966 à 2008 la date t_1 d'arrêt de croissance estivale a été estimée, à partir du modèle simulant le potentiel hydrique de base (Ψ_{lpd}), comme étant le jour où le Ψ_{lpd} chute en dessous de -1,1 MPa (résultat du chapitre 1). Les détails de l'étude dendrochronologie et de l'estimation de la date t_1 sont donnés précisément au chapitre 3 de la thèse (Expérimentation RWS).

Tableau 2. Caractéristiques des tiges échantillonnées pour l'analyse de la composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) annuelle de 1945 à 2008. Le DBH en janvier 2008 (DBH 2008) et l'épaisseur de l'écorce en 2008 (Ep écorce 2008) sont indiqués. Pour la période de 1968 à 2008, il est renseigné : l'accroissement annuel moyen de 1968 à 2008 ($\Delta\text{BA}_{\text{yr}}$ en mm^2), la composition isotopique en ^{13}C moyenne des cernes ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et la valeur moyenne du rapport Ci/Ca (Ci/Ca). Pour l'ensemble des moyennes, les écart-types sont indiqués entre parenthèse ($\pm\text{SD}$). Les résultats des tests de corrélation entre le rapport Ci/Ca des différentes tiges (Po1, Po2, Po4, Po8) sont également renseignés (coefficient de corrélation de Pearson (r) et la significativité (P-value : <0,01 : ** ; <0,0001 :****).

	Po1	Po2	Po4	Po8
DBH 2008 (cm)	14,0	15,5	12,1	15,8
Ep Ecorce 2008 (cm)	0,70	0,74	0,65	0,75
$\Delta\text{BA}_{\text{yr}}$ (mm^2) moyen (1968-2008)	239,5 ($\pm 68,1$)	303,9 ($\pm 132,2$)	277,4 ($\pm 112,5$)	177,6 ($\pm 64,9$)
$\delta^{13}\text{C}$ (‰) moyen (1968-2008)	-25,34 ($\pm 0,36$)	-25,70 ($\pm 0,61$)	-25,09 ($\pm 0,40$)	-24,94 ($\pm 0,64$)
Ci/Ca (1968-2008)	0,58 ($\pm 0,021$)	0,60 ($\pm 0,019$)	0,57 ($\pm 0,017$)	0,57 ($\pm 0,023$)
Correlation				
vs.	Ci/Ca Po1	Ci/Ca Po2	Ci/Ca Po4	
Ci/Ca Po2	0,35 **			
Ci/Ca Po4	0,54 ****	0,59 ****		
Ci/Ca Po8	0,72 ****	0,48 ****	0,62 ****	

2.2. Mesure du $\delta^{13}C$ et calcul du ratio Ci/Ca

Pour chaque échantillon, feuilles et bois, le $\delta^{13}C$ (en ‰) est mesuré sur la matière organique totale selon l'équation (1) avec le rapport isotopique de référence PDB. Loader *et al.*, (2003) ont montré que les variations du $\delta^{13}C$ de la matière organique totale était comparable à celles de la cellulose (sur *Quercus robur* L., de 1946 à 2000). Sur la série annuelle de $\delta^{13}C$ des cernes (1945-2008) compte tenu de l'augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique, nous avons choisi pour s'affranchir de cet effet d'utiliser le rapport Ci/Ca tel que :

$$Ci / Ca = \frac{(\delta^{13}C_{atm} - \delta^{13}C_{plante}) - a}{(b - a)} \quad (6)$$

Avec $\delta^{13}C_{atm}$ et $\delta^{13}C_{plante}$ la composition isotopique en ^{13}C de l'atmosphère et de l'échantillon de plante respectivement. Les coefficients a (= 4,4‰) et b (= 27‰) représentent la discrimination isotopique lors de la diffusion au niveau des stomates et lors de la carboxylation de la rubisco respectivement. Le rapport $\delta^{13}C_{atm}$ permet de corriger la valeur de $\delta^{13}C_{plante}$ en tenant compte de la diminution de la teneur en ^{13}C atmosphérique dû à l'apport anthropique de CO_2 fossile appauvri en ^{13}C . Les valeurs de CO_2 et de $\delta^{13}C$ atmosphérique pour chaque année considérée sont issues de McCarroll & Loader *et al.*, 2004 jusqu'en 2003 puis des données issues de la NOAA (site de Mauna Loa, Hawaï, www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/).

2.3. Données climatiques et potentiel de base

Une station météorologique de référence située à 300 m au sud du site expérimental fournit des données quotidiennes depuis 1984. En janvier 2003, de nouveaux capteurs fonctionnant à la demi-heure ont été ajoutés à cette station (PAR, radiation globale, température et température de l'air, vitesse du vent, pluie, température du sol à 10 et 40 cm de profondeur).

Pour la période 1966-2008, les variables climatiques (précipitation, température minimale et maximale) ont été obtenues à partir de la station Météo-France de St Martin de Londres (43°47'06''N; 3°43'48''E, altitude 194 m, environ à 12 km du site de Puéchabon). Les températures journalières moyennes sont calculées comme la moyenne entre la température minimale et maximale du jour considéré. Toutes les données sont disponibles de 1966 à 2013 et ont été comparées aux données climatiques de la station météo de Puéchabon

sur la période commune de mesure de 1984 à 2013. Le rayonnement journalier a été calculé à partir d'une chaîne de traitement décrit dans Kumar *et al.*, (1997). Les détails supplémentaires sont donnés au chapitre 3 de la thèse (Article II).

Le potentiel hydrique de base du sol a été simulé par un modèle de bilan hydrique à partir des données journalières de précipitation, de température et de rayonnement. Les détails de la méthode sont donnés au chapitre 1 de la thèse (Article I). Nous avons utilisé l'intégrale sur la période d'intérêt (année, mois) du potentiel hydrique de base simulée (water stress intégral, WSI dans la suite du texte). Le WSI (*sensu* Myers (1988)) est un bon indicateur intégré de l'intensité et de la durée de la sécheresse annuelle ressentie par les arbres. Les valeurs WSI sont exprimées en MPa.jour⁻¹.

2.4. Analyse statistique

Des coefficients de corrélation simple de Pearson ont été calculés pour quantifier les corrélations entre les différentes variables testées (e.g. $\delta^{13}\text{C}$, précipitations, température, $\Delta\text{BA}_{\text{yr}}$). Pour les relations entre le $\delta^{13}\text{C}$ du cerne et les précipitations, les périodes ont été optimisées en tenant compte de la phénologie de la croissance de la tige. Le démarrage ou l'arrêt de la période de cumul des précipitations a été déterminé en sélectionnant, sur une plage allant de 15 jours avant et après la date t_1 , la date $t_{1\delta}$ pour laquelle on obtenait la meilleure corrélation avec le $\delta^{13}\text{C}$ du cerne (Figure 3).

Les tendances dans le temps des variables (température, précipitation, WSI, croissance, Ci/Ca) et leurs significativités ont été testées avec des tests de tendance de Mann-Kendall et des tests de tendance de Theil-Sen à l'aide du logiciel R (version 3.1.2) package « wq » (Jassby & Cloern, 2015). Sur la période 1945-2008, la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de l'année 1970 a été déterminée comme une donnée aberrante ($\delta^{13}\text{C}_{1970} > \delta^{13}\text{C}_{\text{moyen}} + 3 \text{ écart-types}$) et a par conséquent été exclue des tests de corrélation.

Pour l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ à l'interannuelle (4 tiges, de 1968 à 2008), la variabilité inter-tige du $\delta^{13}\text{C}$ a été calculée comme l'écart maximum de $\delta^{13}\text{C}$ mesuré entre individus chaque année puis moyennée sur $n = 41$ années (1968-2008). La variabilité interannuelle du $\delta^{13}\text{C}$ a également été calculée comme l'écart maximum de $\delta^{13}\text{C}$ mesuré entre années, pour chaque tige, moyennée sur $n = 4$ tiges. Le signal de population exprimé ou EPS (expressed population signal), a été calculé tel que :

$$EPS(t) = \frac{(t \times rbt)}{[(t \times rbt) + (1 - rbt)]} \quad (7)$$

où t est le nombre de tiges et rbt est la moyenne des coefficients de corrélations du $\delta^{13}C$ entre tiges. On estime qu'une valeur d'EPS supérieure à 0,85 permet d'obtenir un signal local de la population (Wigley *et al.*, 1984). Cependant, comme l'ont signalé McCarroll & Loader (2004) l'EPS prend uniquement en compte l'inter-corrélation entre arbres et pas les différences de valeurs du signal entre arbres. Ainsi, il ne peut pas indiquer l'intervalle de confiance autour de la chronologie moyenne du $\delta^{13}C$ des cernes.

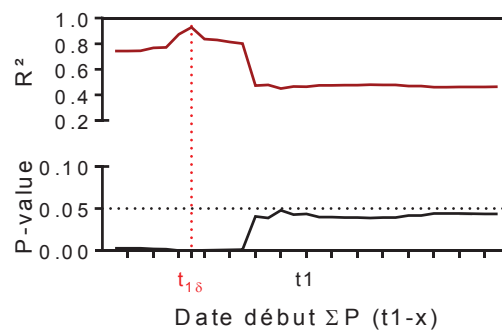


Figure 3. Valeur de la P-value et du R^2 de la relation entre le $\delta^{13}C_{au}$ des cernes et la somme des précipitations réalisée entre le jour t_1 plus ou moins 15 jours et le mois d'août. La date δt_1 retenue correspond pour chaque année à t_1 moins 9 jours ($R^2 = 0,93$; $P\text{-value} < 0,0001$).

3. Résultats

3.1. Variation du $\delta^{13}C$ foliaire de 2003 à 2011 chez deux cohortes de feuilles F0 et F1

Le $\delta^{13}C$ foliaire moyen, des feuilles de l'année (F0), sur la période 2003-2011 est de $-27,30 \pm 1,112\text{‰}$ avec un minimum de $-28,27 \pm 0,202\text{‰}$ en 2008 et un maximum de $-25,50 \pm 0,266\text{‰}$ en 2006. Les feuilles F1 issues de la cohorte formée l'année précédente, ont-elles un $\delta^{13}C$ moyen de $-27,56 \pm 0,902\text{‰}$.

Les feuilles F1 de l'année (t) ont été formées l'année ($t-1$) et sont donc issues de la même cohorte que les feuilles appelées F0 l'année ($t-1$). La Figure 4a présente le $\delta^{13}C$ des F1(t) en fonction du $\delta^{13}C$ des F0 ($t-1$) c'est-à-dire le $\delta^{13}C$ des « mêmes » feuilles à un an de décalage. Bien que la tendance générale soit conservée, on observe des écarts à la droite théorique 1/1. Ces différences observées entre le $\delta^{13}C$ des feuilles F1(t) et F0($t-1$) sont significativement reliées à la différence entre le WSI de l'année ($t-1$) et celui de l'année (t). Ainsi, si le $\delta^{13}C$ des

feuilles F1 à (t) est plus élevé que les feuilles F0 à (t-1) on observe que l'année (t) présente un déficit hydrique plus important que l'année précédente (t-1) et inversement (Figure 4b). En moyenne cette différence entre F1 (t) et F0 (t-1) est de $0,66 \pm 0,37\%$ avec un minimum de $0,07\%$ entre les années 2007 (F0) et 2008 (F1) et un maximum de $1,2\%$ entre les années 2006 (F0) et 2007 (F1).

Le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire des feuilles F0 montre une bonne corrélation avec la somme des précipitations du mois de mars à juin ($r = 0,83$; $P\text{-value} < 0,05$; Figure 5a). De la même façon une bonne corrélation a pu être mise en évidence avec le WSI des mois de mars à juillet ($r = 0,91$; $P\text{-value} < 0,01$; Figure 5b).

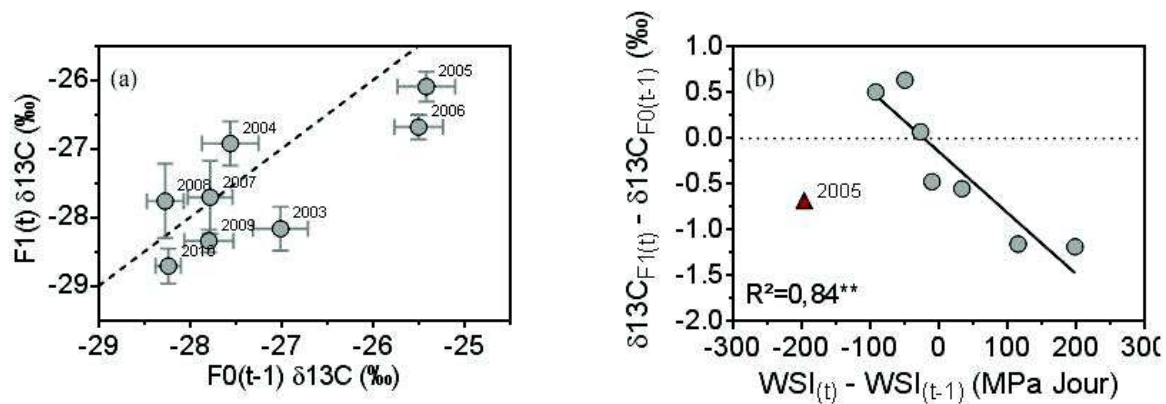


Figure 4. Effet de l'année (t) sur le $\delta^{13}\text{C}$ annuel des feuilles F1. a) comparaison entre le $\delta^{13}\text{C}$ des F0 de l'année (t-1) ($\delta^{13}\text{C}_{\text{F0}(t-1)}$) et des F1 l'année (t) ($\delta^{13}\text{C}_{\text{F1}(t)}$). Les valeurs sont données en ‰, les barres d'erreurs horizontales et verticales représentent les standards erreurs pour les axes respectifs (SE, pour les deux axes $n = 6$). b) Différence entre le $\delta^{13}\text{C}$ annuel des feuilles F1 l'année (t) ($\delta^{13}\text{C}_{\text{F1}(t)}$, ‰) et $\delta^{13}\text{C}$ annuel des feuilles F0 l'année (t-1) ($\delta^{13}\text{C}_{\text{F0}(t-1)}$, ‰) exprimée en fonction de la différence entre le WSI de l'année (t) et de l'année (t-1) (en MPa jour^{-1}). La relation est significative avec le coefficient de détermination $R^2 = 0,84$ et $P\text{-value} < 0,01$. L'année 2005 est exclue de la relation, elle est indiquée par un triangle rouge.

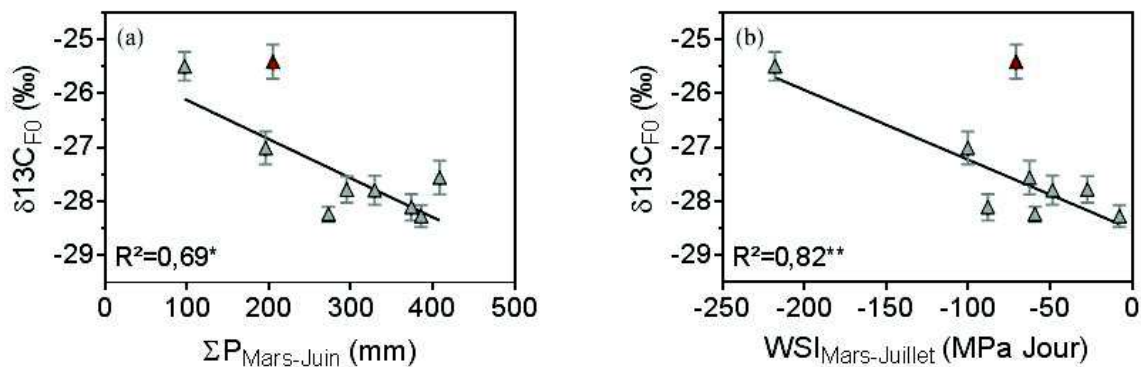


Figure 5. Composition isotopique en ^{13}C foliaire (feuille F0) annuelle ($\delta^{13}\text{C}_{\text{F0}}$, en ‰) exprimée en fonction de a) la somme des pluies (en mm) du mois de mars à juin et b) le WSI (en MPa jour^{-1}) intégré sur la période de mars à juillet. Les coefficients de détermination et la significativité de la relation ($P\text{-value} : < 0,05 : *$; $< 0,01 : **$) sont indiqués sur chaque graphique. La valeur de $\delta^{13}\text{C}_{\text{F0}}$ de l'année 2005 est exclue de la relation, elle est représentée par un triangle rouge. Les barres d'erreur indiquent les erreurs standards ($n = 6$).

3.2. *Variation de la croissance et du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes de 2004 à 2012*

La largeur et la variation saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes ont été mesurées de 2004 à 2012 sur 3 tiges : 818-1, 835-6 et 835-7 dont les caractéristiques sont données dans le Tableau 1. En moyenne les 3 tiges ont un accroissement moyen de $198,9 \pm 111,56 \text{ mm}^2$ par an (mesure au mètre forestier) ce qui est cohérent avec l'accroissement moyen de $121,8 (\pm 78.66) \text{ mm}^2$ par an des tiges témoins (54 tiges suivies au mètre forestier de $\text{DBH} > 8 \text{ cm}$). Les tiges témoins présentent une forte variation de leur accroissement annuel (coefficient de variation: $\text{CV} = 65\%$) avec un minimum de $24,3 (\pm 13.01) \text{ mm}^2$ en 2006 et un maximum de $268,4 (\pm 32.51) \text{ mm}^2$ en 2007 (Figure 6b). De la même façon, la tige 818-1 montre un CV de 49% avec une largeur de cerne minimale en 2006 et maximale en 2007 (Figure 6b). La série de largeur de cerne de la tige 818-1 montre une corrélation positive significative avec la série d'accroissement annuel des arbres témoins ($r = 0,70$; $P < 0,05$; Tableau 3). Cette corrélation n'est pas significative pour les tiges 835-6 et 835-7 qui présentent cependant une corrélation significative de leur série de largeur de cerne entre eux ($r = 0,87$; $P < 0,01$; Tableau 3). Les tiges 835-6 et 835-7 présentent un CV plus petit de 33% et 34% respectivement et la largeur de cerne minimale et maximale est observée en 2009 et 2012 respectivement (Figure 6b).

Les variations saisonnières de la teneur en isotope du ^{13}C présentent pour les 3 tiges un patron similaire sur l'ensemble de la période (Figure 6a). Pour les trois tiges les séries de $\delta^{13}\text{C}$ moyennées sur différentes périodes (année, printemps et automne) sont significativement corrélées entre elles (Tableau 3). Cependant, sur toute la période, la tige 818-1 montre un $\delta^{13}\text{C}$ plus élevée et une amplitude plus réduite (moyenne $\delta^{13}\text{C} = -25,93 \pm 0.220\text{‰}$; Amplitude = 1.06‰) que pour les deux autres tiges (moyenne $\delta^{13}\text{C}$: 835-6 = $-26,22 \pm 0.280\text{‰}$; 835-6 = $-26,66 \pm 0.353\text{‰}$; Amplitude : 835-6 = 1.32‰ ; 835-7 = 1.63‰ ; Figure 6a).

Tableau 3 Table de corrélation entre les tiges témoins, 818-1 ; 835-6 et 835-7 pour les suivis de 2004 à 2012 de l'accroissement annuel et des moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ annuel ($\delta^{13}\text{C}_{\text{yr}}$), printanier ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$) et automnal ($\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$). Les coefficients de corrélation de Pearson (r) et la significativité de la corrélation (P -value : $<0,05$: * ; $<0,01$: ** ; $<0,001$: *** ; $<0,0001$: ****) sont indiqués.

Arbres	Accroissement annuel			Moyenne $\delta^{13}\text{C}_{\text{yr}}$		Moyenne $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$		Moyenne $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$	
	Témoin	835-6	835-7	835-6	835-7	835-6	835-7	835-6	835-7
818-1	0,70*	0,53	0,51	0,90***	0,85**	0,75*	0,77*	0,95****	0,91***
835-6	0,49		0,87**		0,93***		0,89**		0,96****
835-7	0,49								

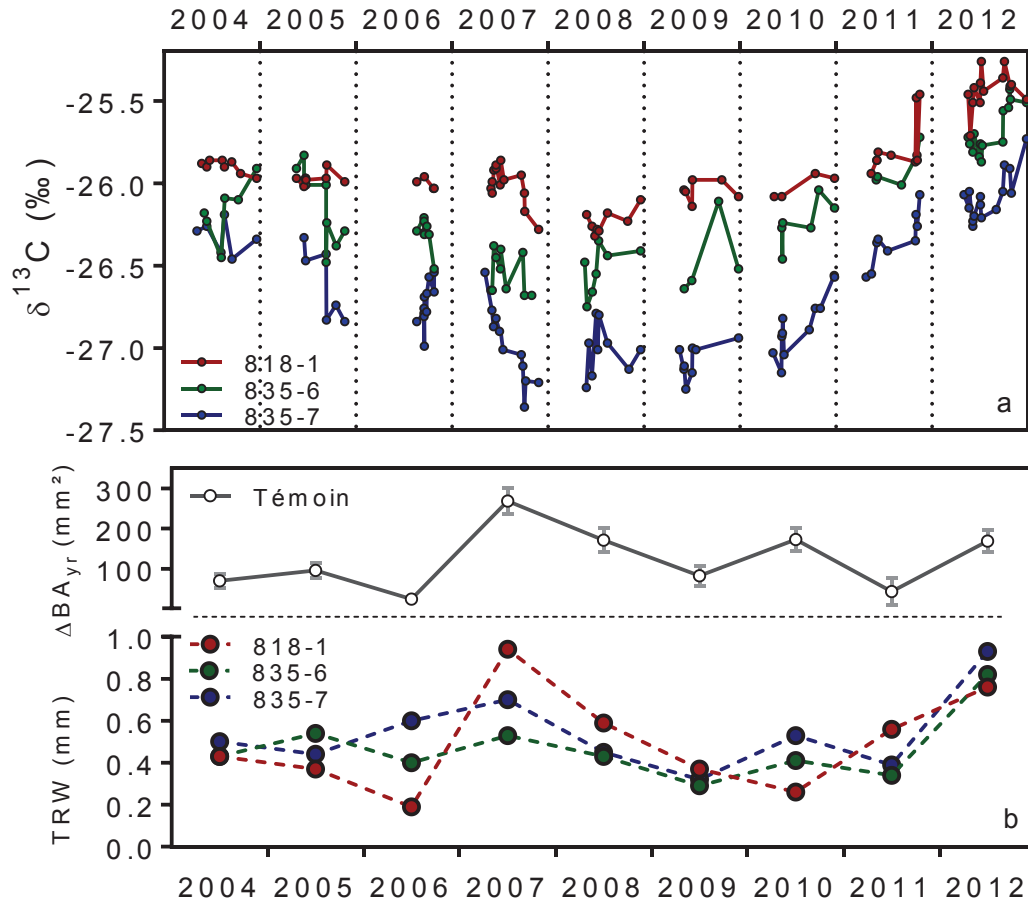


Figure 6. Chronique de $\delta^{13}C$ et d'accroissement sur la période 2004-2012. a) Chronique de $\delta^{13}C$ obtenue pour les tiges 818-1 (points rouges), 835-6 (points verts) et 835-7 (points bleus). Chaque point représente une valeur de $\delta^{13}C$ mesurée pour une lamelle de bois échantillonnée et recalée dans le temps à partir des patrons de croissance annuelle issus du suivi par dendromètres automatique. b) Accroissement annuel de la tige: panel haut, suivi de l'accroissement annuel (ΔBA_{yr} en mm²) des tiges témoins (points blancs) mesurées au mètre forestier, les barres horizontales représentent l'erreur-standard (SE avec n=54) ; panel du bas, accroissement annuel (TRW en mm) des tiges 818-1 (points rouges), 835-6 (points verts) et 835-7 (points bleus) réalisées à partir de la mesure de la largeur des cernes de croissance.

3.3. Comparaison entre la phénologie, $\delta^{13}C$ des feuilles (F0) et $\delta^{13}C$ des cernes de 2004-2011

En moyenne, le débourrement survient mi-avril (noté stade C ; DOY = 105±6,5) soit environ 30 jours avant le stade t_0 correspondant au début de l'augmentation en circonférence de la tige mesurée par les dendromètres automatiques. Aucune corrélation significative n'est mise en évidence entre le stade C et la date t_0 (P-value = 0,202). Le stade t_0 survient donc aux alentours de mi-mai (DOY = 135±9,6) et coïncide avec le stade E correspondant à l'allongement de l'axe foliaire (DOY = 136±6,2). Le stade mature (F) des feuilles est atteint en moyenne fin juin (DOY = 173±12,1) soit une dizaine de jours avant le stade t_1 correspondant à l'arrêt estival de la croissance de la tige (DOY = 184±15,1). Après l'arrêt

estival de l'accroissement de la tige, nous observons une deuxième phase d'augmentation en circonférence de la tige, dite automnale, allant en moyenne de fin septembre (t_2 ; DOY = $265 \pm 21,7$) jusque fin octobre (t_3 ; DOY = $296 \pm 8,6$).

La comparaison des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles et des cernes montre que les feuilles présentent une plus grande variabilité annuelle en $\delta^{13}\text{C}$ que le bois avec un CV de 4,33% contre 0,76% respectivement. Sur l'ensemble de la période 2004-2011, le bois présente majoritairement un enrichissement en ^{13}C par rapport aux feuilles (F0) de la même année (Figure 7). Ainsi, pour les années 2004 et de 2007 à 2011 on observe en moyenne un $\delta^{13}\text{C}$ du bois de $-26,36 \pm 0,230$ contre $-27,96 \pm 0,288$ pour les feuilles (soit une différence de 1,6‰). Cependant, pour l'année 2006, caractérisée par un déficit particulièrement précoce (dès mi-mai), à l'inverse le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire est enrichi par rapport à celui du bois ($25,50 \pm 0,266\text{‰}$ vs. $26,35 \pm 0,215\text{‰}$; Figure 7). Cette inversion est aussi observée pour l'année 2005 (Figure 7) pour laquelle les feuilles analysées font parties d'une seconde cohorte initiée mi-juin (stade C) et mature mi-août (stade F). Ces feuilles ont donc été particulièrement exposées au déficit hydrique estival.

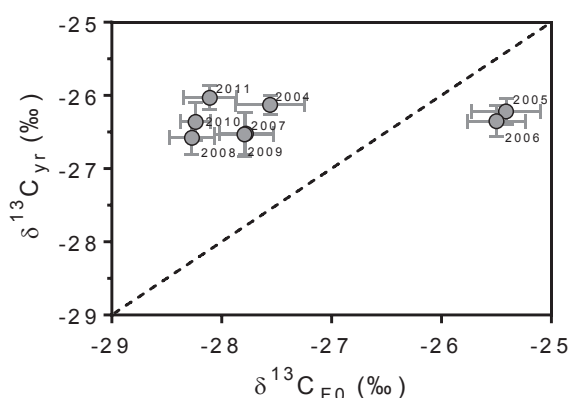


Figure 7. Comparaison du $\delta^{13}\text{C}$ annuel des feuilles F0 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{F0}}$) et des cernes ($\delta^{13}\text{C}_{\text{yr}}$). L'année considérée est indiquée pour chaque point. Les barres d'erreurs verticales et horizontales représentent les standards erreurs (SE, $\delta^{13}\text{C}_{\text{F0}}$: $n = 6$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{yr}}$: $n = 3$).

3.4. Variation saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes en relation avec le climat

Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des échantillons ont été moyennées pour les 3 tiges (818-1 ; 835-6 ; 835-7) par phase de croissance du tronc, au printemps ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$) et à l'automne ($\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$). Les valeurs minimales et maximales sont observées les années 2012 et 2009 respectivement pour le $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$ et en 2012 et 2007 respectivement pour le $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$.

La série de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$ montre une corrélation négative significative (au seuil $\alpha=0,1$) avec la somme des précipitations du mois de janvier au jour ($t_1\delta$) ($r = 0,69$; P-value = 0,0625 ; Figure 8a). Une corrélation entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$ et le WSI du mois de mars au mois de juin est également observée ($r = 0,84$; P-value < 0,01 ; Figure 8b). Une très bonne relation linéaire positive a pu aussi être mise en évidence entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$ et la somme des précipitations du jour ($t_1\delta$) au mois d'août ($r = 0,96$; P-value < 0,0001). Ainsi, par exemple, les années 2012, 2011 et 2004 montrent une valeur de $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$ plus élevée (en moyenne $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}} = -25.90 \pm 0.235\text{‰}$ vs. $-26.42 \pm 0.142\text{‰}$ les autres années) pour des sommes de précipitations estivales (du jour ($t_1\delta$) au mois d'août) plus importantes (en moyenne $\Sigma P_{(t_1\delta:\text{Août})} = 111,7 \pm 19,8 \text{ mm}$ vs. $41,7 \pm 15,8 \text{ mm}$ pour les autres années ; Tableau 4 ; Figure 9). Les années à fortes pluies estivales sont aussi caractérisées par une GPP estivale plus élevée, soit en moyenne une $\text{GPP}_{(t_1\delta:\text{Août})}$ journalière de $4,4 \pm 0,56 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ contre $3,1 \pm 0,52 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour les autres années (Tableau 4 ; Figure 9). De la même façon on observe plus de variations positives en surface du tronc durant la période estivale pour ces années, à raison de $1.82 \pm 0.32 \text{ mm}^2 \text{ j}^{-1}$ contre $1.21 \pm 0.42 \text{ mm}^2 \text{ j}^{-1}$ pour les autres années (Tableau 4 ; Figure 9). Dans le cas des années 2004 et 2012, on note une reprise de croissance automnale particulièrement précoce le 20 et 23 août respectivement contre en moyenne fin septembre (DOY = 270 ± 14) les autres années (Tableau 4 ; Figure 9b). L'année 2011 est caractérisée par plusieurs épisodes de pluie durant juillet et août (Figure 9d).

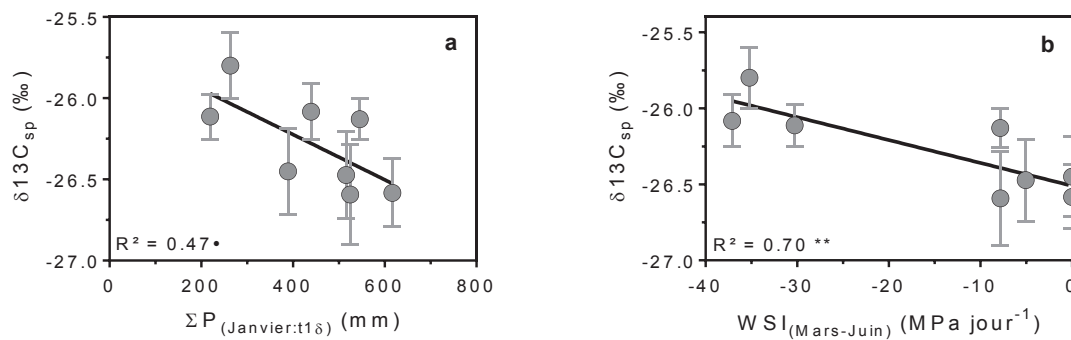


Figure 8. Composition isotopique en ^{13}C de la phase de croissance de la tige printanière ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$, en ‰) exprimée en fonction de a) la somme des pluies (en mm) du mois de janvier à la date ($t_1\delta$) et b) le WSI (en MPa jour⁻¹) intégré sur la période de mars à juin. Les coefficients de détermination et la significativité de la relation (P-value : < 0,05 : * ; < 0,01 : ** ; < 0,001 : *** ; < 0,0001 : ****) sont indiqués sur chaque graphique. Les barres d'erreurs indiquent les erreurs standards ($n = 3$).

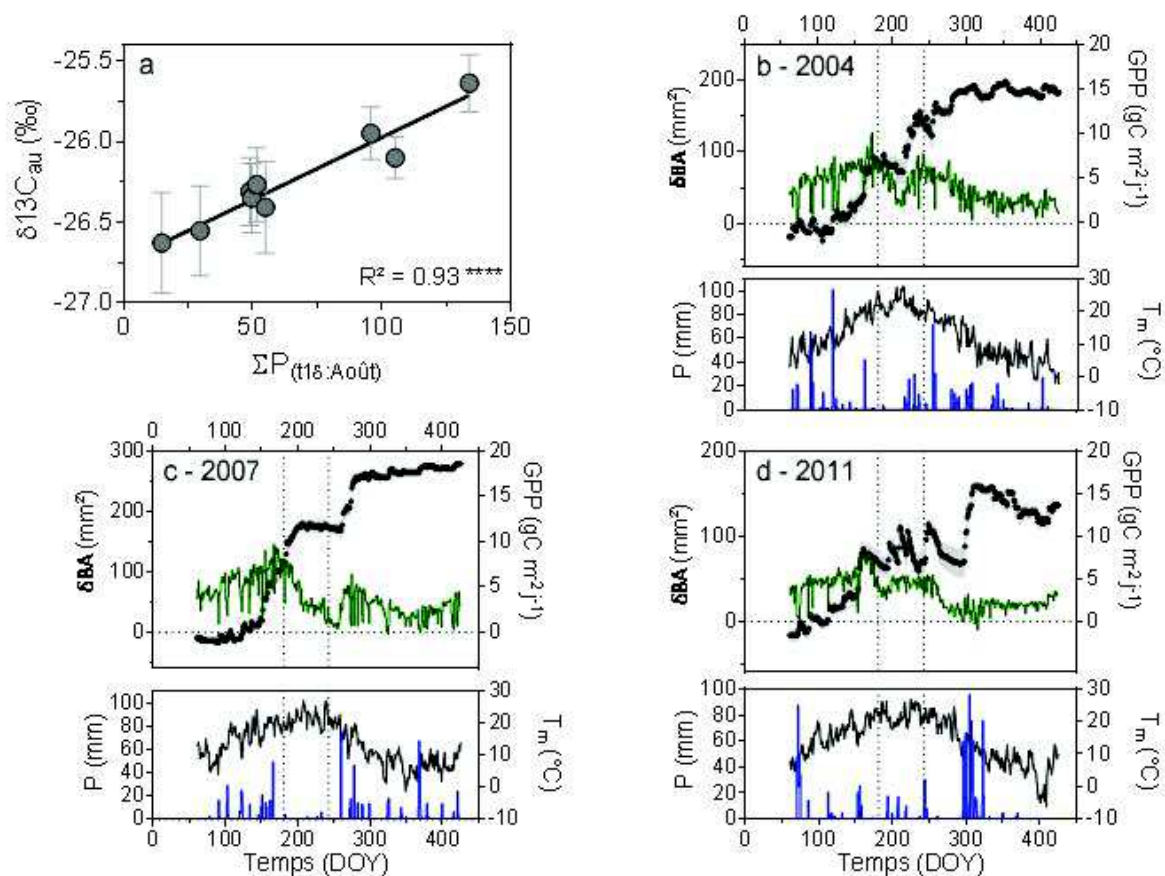


Figure 9.a) $\delta^{13}C$ de la phase de croissance de la tige automnale ($\delta^{13}C_{au}$, en ‰) exprimé en fonction de la somme des pluies (en mm) de la date ($t_{1\delta}$) au mois d'août. Le coefficient de détermination et la significativité de la relation (P-value : $<0,0001$:****) sont indiqués sur le graphique. Les barres d'erreurs indiquent les erreurs standards ($n=3$). b,c,d) Chronique journalière de variation en surface de la tige (δBA ; en mm^2 ; points gris foncé, les barres verticales sont des erreurs standards avec $n=6$), GPP (en $gC\ m^{-2}\ j^{-1}$; lignes vertes), précipitation (P ; en mm ; barres bleues) et température moyenne (T_m ; en $^{\circ}C$; lignes noires) pour les années b) 2007 ; c) 2004 et d) 2011.

Tableau 4. Caractéristiques des variables mesurées durant la période estivale de 2004 à 2012. Pour les mois de juillet et août de chaque année il est renseigné la somme des précipitations (P ; en mm), la moyenne des températures moyennes journalières (T_m ; en $^{\circ}C$) et le rayonnement moyen journalier (RG ; en $Mj\ m^{-2}\ j^{-1}$). La GPP moyenne journalière (GPP ; en $gC\ m^{-2}\ j^{-1}$) et les variations positives en surface de la tige ($+\delta BA$; en $mm^2\ j^{-1}$) sont données pour la période comprise entre la date $t_{1\delta}$ et le mois d'août. Les dates t_1 et t_2 (en DOY) de phénologie de la croissance déterminées à partir des mesures des dendromètres automatiques sont aussi renseignées. En 2006 la date t_1 est estimée (notifiée par une astérisque) à partir du modèle de simulation du potentiel de base journalier (Rambal *et al.*, 1984) comme la date à laquelle le potentiel de base chute en dessous de $-1,2MPa$.

Année	P (mm)	T_m ($^{\circ}C$)	RG ($Mj\ m^{-2}\ j$)	GPP ($gC\ m^{-2}\ j$)	$+\delta BA$ ($mm^2\ j$)	t_1 (DOY)	t_2 (DOY)
2004	105,3	21,87	21,92	4,49	1,98	192	232
2005	49,1	22,72	23,46	2,53	1,38	174	250
2006	49,7	22,25	24,13	2,55	0,74	*147	252
2007	15,0	22,09	20,56	3,14	0,70	205	262
2008	29,7	22,59	22,02	3,94	1,57	195	277
2009	55,0	24,01	22,73	3,12	1,71	189	286
2010	51,7	22,78	23,22	3,16	1,16	167	263
2011	95,9	21,42	23,74	4,92	1,44	165	300
2012	133,9	23,35	24,53	3,80	2,02	191	235

3.5. Evolution du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes, de la WUEi estimée et tendance climatique de 1945 à 2013

En moyenne sur la période 1945-2008, nous observons une augmentation du CO_2 atmosphérique de $1,26 \text{ ppm an}^{-1}$ et une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ atmosphérique de $0,026\text{‰ an}^{-1}$ (Figure 11a et b). En parallèle sur la même période, le $\delta^{13}\text{C}$ des cernes montre en moyenne une diminution significative de $0,015\text{‰ an}^{-1}$ (Test de Mann-Kendall ; $\tau = 0,42$; $P\text{-value} < 0,0001$; Figure 11a) et la WUEi (Efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque) des cernes une augmentation moyenne significative de $0.41 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Test de Mann-Kendall ; $\tau = 0,77$; $P\text{-value} < 0,0001$; Figure 11b). Dans la suite de l'étude, nous avons choisi de travailler avec le ratio Ci/Ca qui tient compte des effets de l'enrichissement et de l'appauvrissement en CO_2 et $\delta^{13}\text{C}$ atmosphérique respectivement sur le $\delta^{13}\text{C}$ et le WUEi des cernes. Le ratio Ci/Ca sur la période 1968-2008, montre une diminution significative de 0,01 tous les 10 ans en moyenne (Figure 10). Cependant, la dernière décade 1999-2008 semble montrer un ratio Ci/Ca plus élevé qu'attendu (ensemble des mesures au-dessus de la droite de tendance en rouge ; Figure 10) avec une moyenne de $0,58 \pm 0,006$ contre $0,57 \pm 0,008$ pour la précédente décade (1998-1989).

Sur la période 1966-2013, nous avons pu établir les tendances climatiques à partir des données de la station météo de St Martin de Londres. Nous observons une augmentation significative de la température annuelle moyenne de $0,5^\circ\text{C}$ par décade (Sen-test : $P\text{-value} < 0,0001$) ainsi qu'une augmentation du déficit hydrique annuel montrée par la diminution du WSI annuelle de $28,2 \text{ MPA jour}^{-1}$ par décade (Sen-test : $P\text{-value} < 0,05$). Cependant, aucune tendance de diminution des précipitations annuelles ou saisonnières n'a été mise en évidence.

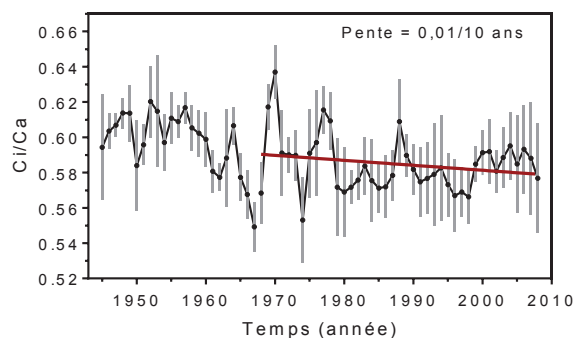


Figure 10. Chronique de 1945 à 2008 du ratio Ci/Ca. Il est représenté la droite de régression de 1968 à 2008 (ligne rouge ; test de Mann-Kendall, $\tau = -0,37$; Sen test, pente = 0,001 ; $P\text{-value} < 0,001$). Cette période est

définie par une moyenne stable de l'accroissance annuelle de la tige. Les barres horizontales représentent les écart-types.

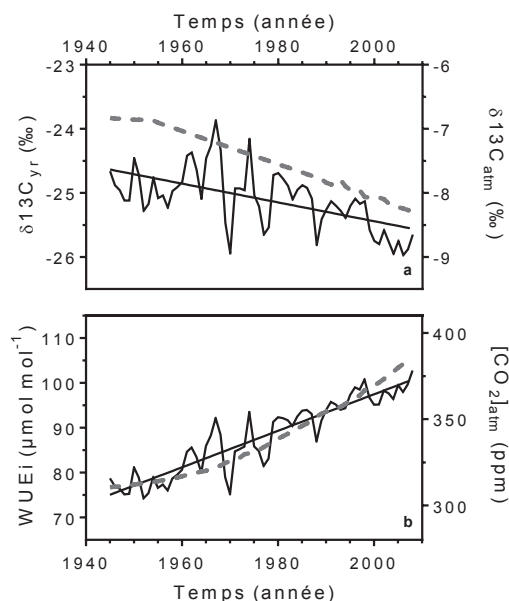


Figure 11. Chronique de 1945 à 2008. a) Evolution de la teneur isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des cernes ($\delta^{13}\text{C}_{yr}$; en ‰ ; ligne noire ; la droite de régression est représentée) et de l'atmosphère ($\delta^{13}\text{C}_{atm}$; en ‰ ; ligne pointillée grise) b) l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque estimée à partir du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes (WUEi ; en $\mu\text{mol mol}^{-1}$; ligne noire ; la droite de régression est représentée) et de la concentration en CO_2 atmosphérique (en ppm ; ligne pointillée grise).

3.6. Corrélation entre Croissance, Ci/Ca et précipitations

A partir de 1968, la croissance annuelle de la tige, des arbres du suivi en dendrochronologie auquel appartiennent les tiges suivies pour le $\delta^{13}\text{C}$ des cernes, atteint une valeur moyenne stable d'environ $203,8 (\pm 54,84) \text{ mm}^2$ (RWS ; Sen test sur la période 1968-2008 non significatif) et un DBH moyen égal à $12,6 \pm 1,75 \text{ cm}$. Cette période est déterminée par un test de point de rupture effectué sur la moyenne des séries d'accroissement annuel (ΔBA_{yr} ; année 1967, $F_{\text{stat}} = 81.96$; $P\text{-value} < 0.0001$). Pour cette même période, notre échantillon de 4 tiges (Po1, Po2, Po6 et Po8) présente une variabilité inter-arbres entre les séries de $\delta^{13}\text{C}$ de $0,98 \pm 0,34\text{‰}$ et une variabilité interannuelle de $2,12 \pm 0,66\text{‰}$. Les corrélations inter-arbres des variations interannuelles du $\delta^{13}\text{C}$ sont assez fortes (en moyenne $r = 0,65$; $P\text{-value} < 0,0001$) et l'EPS calculé à partir de ces valeurs est égal à 0,88 (équation 7). Les séries de ratio Ci/Ca de chaque tige sont significativement corrélées entre elles (Tableau 2), avec en moyenne un ratio Ci/Ca de $0,58 \pm 0,016$.

Pour la période de 1968 à 2008, la série d'accroissement de la tige (ΔBA_{yr}) et la série de ratio Ci/Ca montrent une corrélation positive significative avec la somme des

précipitations du mois de Janvier à la date $t_1\delta$ (date optimisée au saisonnier, Figure 3) avec un coefficient de corrélation de Pearson de 0,56 (P-value<0.001) et de 0,36 (P-value<0,05) respectivement (Figure 12a et b). Une corrélation positive significative est aussi observée entre ΔBA_{yr} et Ci/Ca avec $r = 0,35$ (P-value<0,05 ; Figure 12c).

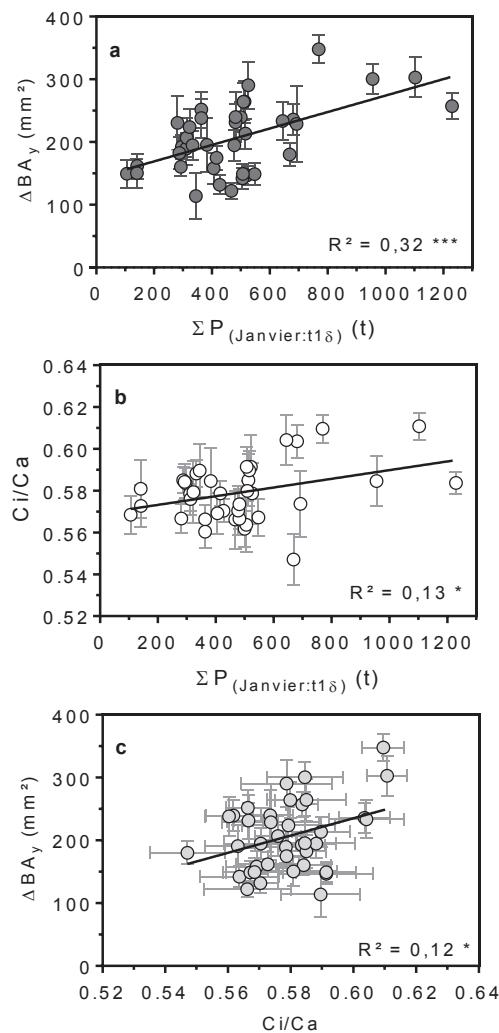


Figure 12. Relations entre le ratio Ci/Ca, la croissance annuelle de la tige (ΔBA_y ; en mm²) et la somme des précipitations de janvier à la date $t_1\delta$ ($\Sigma P_{(Janvier:t_1\delta)}$; en mm). a) ΔBA_y exprimé en fonction de $\Sigma P_{(Janvier:t_1\delta)}$, b) ratio Ci/Ca exprimé en fonction de $\Sigma P_{(Janvier:t_1\delta)}$ et c) ΔBA_y exprimé en fonction du ratio Ci/Ca. . Les coefficients de détermination (R^2) et la significativité de la relation (P-value : <0,05 : * ; <0,001 : ***) sont indiqués sur chaque graphique. Les barres d'erreurs indiquent les erreurs standards (n = 4)

4. Discussion

4.1. Comparaison de la phénologie avec le $\delta^{13}C$ des feuilles et des cernes

La date t_0 correspond au début de l'accroissement observable de la tige, celle-ci comparée au stade de débourrement foliaire (stade C) fournit des informations sur le fonctionnement de la réactivation cambiale de la tige (Ladefoged 1952, Kozlowski 1992, Catesson & Lachaud 1993, Pilcher 1995). Chez *Q.ilex*, le t_0 survient plus tardivement que le stade C. Ce patron est généralement observé chez les arbres à pores diffus (Lachaud *et al.*, 1999) pour lesquels le début de croissance survient dans le même temps ou environ 15 jours après le débourrement foliaire (Deslauriers *et al.*, 2009 : chez *Populus* ; Michelot *et al.*, 2012 : chez *Fagus sylvatica*; Zhai *et al.*, 2012 chez *Populus tremoides* et *Betula papyrifera*). Dans notre cas, nous observons un délai entre le stade C et la date t_0 d'environ 29 jours, ce qui peut paraître important. Cependant, il faut souligner que la date t_0 correspond au début de la croissance annuelle uniquement observée via la mesure réalisée par les dendromètres automatiques ce qui ne coïncide pas forcément avec la date de réactivation cambiale. Ainsi, une étude micro-anatomique réalisée sur le site de Puéchabon à une fréquence hebdomadaire au cours de l'année 2009 suggère un début d'activité cambiale qui serait concomitant avec le débourrement foliaire (résultats non publiés de Christine Heinz et Yves Caraglio, AMAP CIRAD Montpellier). La phénologie de *Q.ilex* contraste avec un autre chêne méditerranéen, *Q.pubescens* qui présente un bois à zone-poreuse avec une réactivation cambiale très rapide voire simultanée dans l'arbre entier (Lachaud *et al.*, 1999). Dans le cas des bois à zone-poreuse, la croissance de la tige précède le débourrement, ce qui permet la mise en place de nouveaux vaisseaux nécessaires pour fournir les nouvelles feuilles en eau (Montserrat-Martí 2009 chez *Quercus faginea* ; Michelot *et al.*, 2012 chez *Quercus petraea*).

Le chêne vert comme certaines espèces ligneuses méditerranéennes présente un patron de croissance en 2 phases avec un arrêt de croissance estivale (e.g. Montserrat-Martí *et al.*, 2009 pour *Quercus faginea* ; Sarris *et al.*, 2013 pour *Pinus halepensis*). L'arrêt de croissance (t_1) survient dès lors que le potentiel de base chute en dessous de -1,1 MPa ce qui est relativement faible sachant que la photosynthèse est très fortement réduite seulement à partir de -4 MPa. De la même façon, il est observé que les feuilles arrivent à maturité quelques jours avant ou dans le même temps que le jour t_1 , ce qui est cohérent avec les observations de Damesin, (1996) qui notait un stade mature pour des potentiels de base moyen de -1MPa. Ainsi, la formation des feuilles et du bois de printemps est réalisée sous les mêmes conditions

climatiques avec un arrêt correspondant au début du stress hydrique estival. Néanmoins, on observe tout de même un enrichissement en ^{13}C du bois de printemps par rapport aux feuilles. Cette différence est largement décrite dans la littérature sur de nombreuses espèces en C_3 (Badeck *et al.*, 2005). Les années 2005 et 2006 présentent à l'inverse un enrichissement ^{13}C des feuilles par rapport au bois. Or pour ces deux années on constate que la formation des feuilles s'est effectuée alors que l'arbre est soumis à un stress hydrique. En 2006, en raison d'un déficit hydrique dès le printemps et en 2005 à cause d'une attaque de chenilles qui a entraîné la formation d'une seconde cohorte de feuilles la même année durant la période estivale.

Le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire n'est pas fixe entre le stade bourgeon et le stade mature (Klein *et al.*, 2005 ; Helle & Schleser, 2004 ; Hu *et al.*, 2010). Les jeunes feuilles des plantes en C_3 sont généralement enrichies en ^{13}C par rapport aux feuilles matures ce qui serait dû à l'utilisation des réserves pour le début de la croissance des feuilles (Leavitt & Long, 1985 ; Damesin *et al.*, 1998 ; Cernusak *et al.*, 2005). Chez le chêne vert cet enrichissement n'est pas ou peu observé et il y aurait plutôt utilisation des assimilats issus de la photosynthèse des feuilles (F1) déjà en place (Damesin *et al.*, 1998). Cependant, une différence de $\delta^{13}\text{C}$ est observée entre les années pour une même cohorte de feuilles (durée de vie des feuilles de 23 mois en moyenne sur le site de Puéchabon ; Limousin *et al.*, 2012). En effet, les feuilles F1 présentent un $\delta^{13}\text{C}$ modifié par rapport au $\delta^{13}\text{C}$ de l'année de leur formation (Figure 4). La différence de $\delta^{13}\text{C}$ entre les feuilles d'une même cohorte d'une année sur l'autre (F0 à t-1 et F1 à t) est corrélée aux précipitations de janvier à juin de l'année (t), soit la deuxième année d'existence des feuilles. Elle est donc considérée comme l'effet climatique de l'année (t) sur les feuilles. Ces modifications pourraient être attribuées au renouvellement des composés de la feuille tel que les sucres solubles, l'amidon et les protéines représentant environ 21% des composés de la feuille (Damesin, 1996).

4.2. Variation saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes et relation avec le climat

Le patron de variation saisonnière en $\delta^{13}\text{C}$ est semblable entre les arbres étudiés pour l'ensemble de la période 2004-2012. Cependant, l'arbre 818-1 montre une amplitude réduite de sa variation en $\delta^{13}\text{C}$ et une forte variation interannuelle de sa croissance contrairement aux tiges 835-6 et 835-7 qui présentent des tendances inverses. Ce patron est observé par McDowell *et al.*, (2009) chez des arbres dépérissant qui présentent en réponse aux variations climatiques une sensibilité plus importante de la croissance alors que pour les arbres sains la

sensibilité du ratio Ci/Ca est plus forte. Dans notre cas, l'arbre 818-1 est d'un aspect sain. Par ailleurs, nous savons que le site de Puéchabon est caractérisé par un sol très caillouteux et rocheux ce qui crée des milieux hétérogènes en terme d'accessibilité à la ressource en eau (Rambal *et al.*, 2003). Ainsi, d'après le $\delta^{13}\text{C}$ moyen sur la période 2004-2012 plus élevé chez la tige 818-1 que chez les tiges 835-6 et 835-7, nous pouvons suggérer que la tige 818-1 est davantage soumise au stress hydrique.

Un patron saisonnier des variations du $\delta^{13}\text{C}$ intra-cerne en plusieurs phases a été observé notamment chez des arbres décidus (e.g. Helle & Schleser, 2004 : pour *Fagus sylvatica*, *Populus nigra*, *Quercus petraea* et *Morus alba* ; Michelot *et al.*, 2011 pour *Quercus petraea*) mais aussi pour des sempervirentes (Macfarlane & Adams, 1998 chez *Eucalyptus globulus* ; Battipaglia 2010 chez *Arbutus unedo*). Dans notre étude, nous n'avons pas identifié de patron isotopique saisonnier répétable entre les années. Une étude similaire, effectuée en Espagne sur les variations du $\delta^{13}\text{C}$ intra-cerne de *Q.ilex* sur 3 années (2005 à 2007), observe également un patron saisonnier erratique (Aguillera *et al.*, 2010). Néanmoins, nous observons une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ proche entre le début de printemps d'une année (t) et la fin de l'automne de l'année précédente (t-1). Ce type de patron suggère la participation des réserves carbonées issues du cerne précédent pour la mise en place du nouveau cerne ce qui est particulièrement observé chez des espèces décidus (Helle & Schleser, 2004 ; Michelot *et al.*, 2011). Cependant, dans notre cas, on note une variation souvent rapide du $\delta^{13}\text{C}$ initial qui pourrait être dû à l'utilisation des assimilats nouvellement synthétisés via la photosynthèse. Cette hypothèse est renforcée par la corrélation entre le $\delta^{13}\text{C}$ du bois formé durant le printemps et le water stress intégral (WSI) sur la période de mars à juin (Figure 8) qui montre que la valeur du $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$ du bois de printemps dépend notamment des conditions hydriques survenues durant sa formation.

Pour le bois formé en automne, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$ peut être par rapport au $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$ de valeur équivalente (2004 et 2008), ou plus élevée (2005 et 2007) ou plus basse (de 2009 à 2012). Sur ce principe, Livingston & Spittlehouse (1996) ont montré que la différence entre le $\delta^{13}\text{C}$ du bois initial et du bois tardif était liée à la différence d'évapotranspiration entre les deux périodes de formation du bois. Dans notre cas, nous avons trouvé une relation positive entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$ et la somme des précipitations survenue entre le jour $t_{1\delta}$ et le mois d'août (Figure 9a). Cette relation est à l'inverse de ce qui était attendu, en effet, une relation négative entre le $\delta^{13}\text{C}$ et la somme des précipitations est habituellement observée (Ferrio *et al.*, 2003 ; Schulze *et al.*, 2006 ; Cernusak *et al.*, 2013 ; Del Castillo *et al.*, 2015). Cependant, la quantité de la photosynthèse produite à une concentration en CO_2 intercellulaire donnée va pondérer d'autant la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ des tissus. Or, comme le souligne Miller *et al.*, (2001), les périodes

avec une disponibilité suffisante en eau avec une forte assimilation et un $\delta^{13}\text{C}$ élevé, peuvent dominer le signal qui est enregistré pendant les périodes sèches quant à la fois l'assimilation est faible et le $\delta^{13}\text{C}$ bas. Ainsi, pour qu'il y ait « marquage » dans le cerne des conditions climatiques survenues, il faut qu'il y ait une allocation substantielle du carbone nouvellement photosynthétisé pour la croissance de la tige. Sur notre site, pour les années avec peu ou pas de pluies en période estivale, il y a arrêt de la croissance durant toute cette période jusqu'aux 1^{ère} fortes pluies survenant en moyenne fin septembre (Figure 9b). Sarris *et al.*, (2013) montrent que l'arrêt de croissance lors de la sécheresse estivale entraîne bien sûr l'absence du signal isotopique dans le cerne. Au contraire, lorsqu'il y a des pluies estivales, on observe des pics d'augmentation en surface de la tige (e.g. 2011 ; Figure 9c) ou une reprise de la croissance de la tige (e.g. 2004 ou 2012 ; Figure 9d) qui coïncide avec une GPP journalière élevée. Les processus d'allocation de carbone pour la croissance du tronc s'effectuent dans ce cas sous des conditions abiotiques (température, rayonnement ; Tableau 4) plus contraignantes que pour une reprise de croissance fin septembre.

4.3. Variation interannuelle du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes en relation avec le climat

Une relation entre les variations de la composition isotopique en ^{13}C (ou du $\Delta^{13}\text{C}$, ou encore du rapport Ci/Ca) des cernes et la somme des précipitations annuelles est souvent observée dans la littérature pour des espèces et des milieux divers (Cernusak *et al.*, 2013 ; Del Castillo *et al.*, 2015). Pour *Q. ilex*, Ferrio *et al.*, (2003) montrent une relation significative entre le $\Delta^{13}\text{C}$ du bois et la somme des précipitations annuelles ($R^2 = 0,35$; $P\text{-value} < 0,01$) mais ils trouvent une meilleure corrélation avec le ratio de la somme des précipitations sur l'évapotranspiration annuelle (P/E : $R^2 = 0,42$; $P\text{-value} < 0,01$). Dans notre cas, la meilleure corrélation est obtenue entre le ratio Ci/Ca et la somme des précipitations de janvier à la date d'arrêt de croissance estivale (Figure 12), ce qui correspond au résultat que nous avons trouvé pour le $\delta^{13}\text{C}$ du bois de printemps (Figure 8). Cependant, bien que la relation soit significative, le coefficient de corrélation est très faible ($R^2 = 0,13$) et suggère l'implication d'autres variables explicatives du $\delta^{13}\text{C}$ du cerne, comme par exemple une participation des réserves du cerne précédent pour le début de croissance. De fait, pour les espèces à zone poreuse, il est conseillé de mesurer le $\delta^{13}\text{C}$ sur le bois final seulement afin d'augmenter les corrélations avec le climat de l'année (e.g. McCarroll et Loader, 2004). Les tests de corrélation entre le Ci/Ca et les précipitations estivales ne sont pas significatifs, ce qui n'est pas surprenant sachant que le bois de printemps représente environ 70% du cerne total (Gutiérrez *et al.*, 2011 ; Chapitre 1

de la thèse) et domine donc par conséquent le signal isotopique de l'année (Miller *et al.*, 2001).

L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique pourrait induire une stimulation de la croissance végétale, i) indirectement par une réduction de la consommation d'eau pour la plante et donc une utilisation plus lente des réserves en eau du sol et ii) directement par une amélioration de la photosynthèse (Morgan *et al.*, 2004). En réponse à l'augmentation globale du CO₂ atmosphérique, les plantes sont en mesure d'augmenter leur efficacité d'utilisation de l'eau (Morison *et al.*, 1993 ; Picon *et al.*, 1996 ; Morgan *et al.*, 2004). L'augmentation de la WUEi estimée à partir des cernes est également observée sur notre site de 1945 à 2008. Cependant, cette augmentation ne se traduit pas par une amélioration de la croissance secondaire dont la moyenne annuelle est stable depuis 1968. A l'inverse, quelques études réalisées en région méditerranéenne montrent une augmentation de la croissance en réponse à l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Martinez-Vilalta *et al.*, 2008 ; Koutavas 2013) mais ces résultats restent controversés et une synthèse de Peñuelas *et al.*, (2011) ne montre aucune augmentation de la croissance des arbres durant le 20^{ème} siècle dans les principaux biomes forestiers. Selon la plupart des études, l'augmentation de la WUE n'entraîne pas d'augmentation de la croissance (Peñuelas *et al.*, 2011 ; van der Sleen *et al.*, 2014 ; Andreu-Hayles *et al.*, 2011 ; Nock *et al.*, 2011). L'hypothèse avancée est que d'autres facteurs limitent l'effet fertilisant sur la croissance de l'augmentation du CO₂ atmosphérique. Sur notre site, le ratio Ci/Ca tend à diminuer sur la période 1968 à 2008 ce qui serait relié à une augmentation du stress hydrique pour l'arbre. Nous n'observons pas sur la période 1968-2013 de tendance à la diminution du cumul des précipitations (saisonnières ou annuelles), mais nous mettons en évidence, une augmentation du déficit hydrique annuelle (WSI) qui est dû à l'augmentation de la demande évaporatoire de l'atmosphère en lien avec la hausse des températures (voir chapitre 3). En effet, nous observons sur notre site une augmentation des températures annuelles moyennes d'environ 0,5°C par décade, ce qui est cohérent avec l'augmentation observée depuis 1975 pour la région de Montpellier de 0,44°C par décade. L'augmentation du déficit hydrique a également été montrée sur la dernière décade par Ruffault *et al.*, (2013) pour la région du Languedoc-Roussillon.

5. Conclusion et perspectives

En résumé, nous avons pu mettre en évidence deux effets climatiques distincts pour expliquer le patron saisonnier du $\delta^{13}\text{C}$ des cernes. Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{sp}}$ serait expliqué dans un premier temps par un apport de $\delta^{13}\text{C}$ issu des réserves du cerne (ou des cernes) précédent et dans un deuxième temps par une utilisation des assimilats foliaires issus de la photosynthèse dont le $\delta^{13}\text{C}$ dépend du déficit hydrique survenu durant la phase de croissance printanière. Les variations de $\delta^{13}\text{C}_{\text{au}}$, seraient, quant à elles, principalement déterminées par la présence (ou non) de précipitations estivales efficaces pouvant induire une reprise précoce des processus de croissance de la tige. L'ensemble de ces informations est synthétisé dans la Figure 13. Les variations de $\delta^{13}\text{C}$ du cerne étant très faible chez le chêne vert (environ 1‰), il serait intéressant d'échantillonner une gamme plus large d'individus afin d'augmenter les variations observées sur le $\delta^{13}\text{C}$. L'étape suivante de ce travail sera d'examiner, grâce aux données de flux de carbone et d'eau de la tour à flux de Puéchabon, si les variations intra-cerne de $\delta^{13}\text{C}$, que ce soit dans la partie printanière ou automnale, reflètent les variations saisonnières de WUEi.

Sur le long terme en interannuel, nous avons mis en évidence une diminution du rapport Ci/Ca qui traduit une augmentation du stress hydrique pour la plante. Celle-ci aurait pour origine la hausse des températures qui induit une augmentation de la demande évaporatoire de l'atmosphère. Cependant, malgré l'intensification du stress hydrique qui devrait entraîner une réduction de la période de croissance (cf. chapitre 1), nous n'observons pas de tendance à la diminution de l'accroissement annuelle de la tige ce qui pourrait être en lien avec l'augmentation de la WUEi annuelle. Toutefois, nous remarquons que le ratio Ci/Ca est plus élevé qu'attendu à partir des années 2000. Il y aurait donc une diminution du stress hydrique pour la plante. Nous pouvons faire l'hypothèse que la hausse des températures hivernales a entraîné un démarrage plus précoce de la croissance de la tige permettant ainsi d'éviter le stress hydrique estival tout en maintenant la croissance. Nous nous proposons d'étudier plus précisément ce hiatus des années 2000 dans les réponses du chêne vert aux conditions climatiques dans le chapitre suivant.

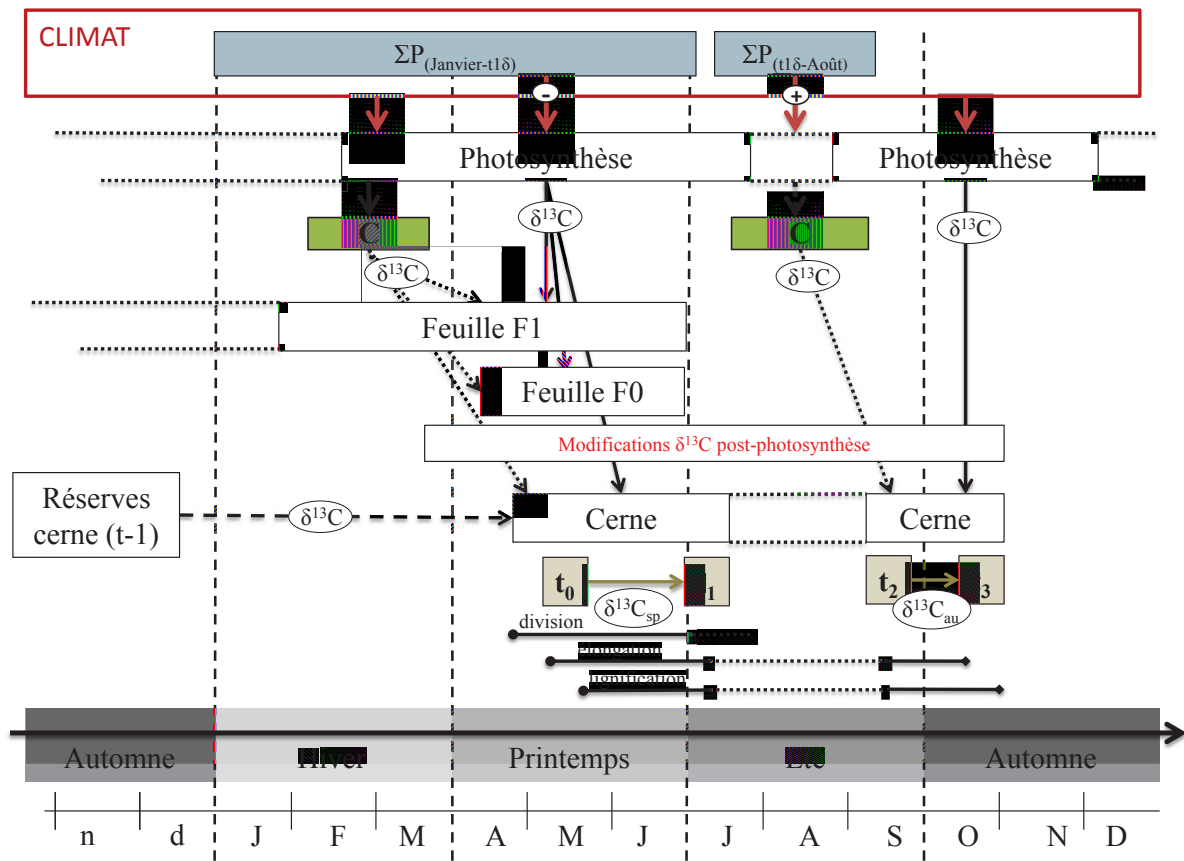


Figure 13. Schéma synthétique du fonctionnement saisonnier conduisant au $\delta^{13}\text{C}$ du cerne et des feuilles chez le chêne vert et leur phénologie. Description de l'allocation du carbone aux compartiments feuille et tige de l'arbre au cours d'une année et effet du climat sur la discrimination isotopique lors de la photosynthèse. Les effets du climat sur la photosynthèse sont représentés par une flèche rouge. Pour l'effet des précipitations ($\Sigma P_{(\text{Janvier-t1}\delta)}$ et $\Sigma P_{(\text{t1}\delta\text{-Août})}$) mis en évidence, il est indiqué un signe (-) si la discrimination isotopique est forte (appauvri en ^{13}C) et (+) si elle est faible (enrichi en ^{13}C) lors de la photosynthèse. L'allocation du carbone est représentée par des flèches noires (allocation directe : flèches pleines ; indirecte : flèches pointillées). Les pools de réserve carboné transitoires sont représentés tel que $\square$. Les différents stades de phénologie de la croissance de la tige (t_0 , t_1 , t_2 et t_3) ainsi que les étapes de la croissance (division, élongation et lignification cellulaire) sont également indiqués.

Partie 2

CROISSANCE A LONG TERME A L'ECHELLE DU PEUPLEMENT ET GESTION FORESTIERE

Partie 2 – Chapitre 1

EFFET DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET DE LA PHENOLOGIE SUR LA CROISSANCE ANNUELLE DE 1945 A 2013

1. Introduction

1.1. *Dendrochronologie chez le chêne vert*

Le chêne vert (*Quercus ilex* L.) est une espèce longévive représentative du bassin méditerranéen et a une valeur potentielle en dendrochronologie et dendroécologie. Cependant, l'étude des cernes de croissance du chêne vert et de leurs relations avec le climat constitue un sujet qui n'a été, jusqu'à présent, que partiellement abordé en raison de la faible largeur des cernes (1,5 à 0,5 mm) couplé à des difficultés de lecture anatomique, et notamment des difficultés à identifier avec précision les limites des cernes (Jacquiot *et al.*, 1973 ; Chakroun 1983 ; Schweingruber, 1990). Le chêne vert présente un bois dit à « pores diffus » c'est-à-dire que les vaisseaux sont de taille relativement constante et répartis de façon uniforme le long du cerne contrairement au bois dit « à zone poreuse » qui présente en zone initiale (début de la reprise de l'activité cambiale printanière) des vaisseaux de diamètre plus important que ceux du bois final (produit en fin de croissance annuelle). Ainsi, pour les bois à pores diffus la taille et la répartition des vaisseaux apportent peu d'information sur les limites de cerne. Néanmoins pour le chêne vert on observe un regroupement des vaisseaux en forme de « flamme » au sein du cerne et parfois la présence de bois final, de couleur plus foncée car il comporte moins de vaisseaux (Figure 1). De plus, la limite entre deux cernes peut être marquée par la présence de quelques couches (deux ou trois) de fibres aplaties tangentiellement à parois très épaisses (Chakroun, 1983 ; Figure 1).

Une synthèse bibliographique (Figure 2) sur des études en dendroclimatologie du chêne vert en région méditerranéenne (France, Espagne, Italie) montre qu'il existe très majoritairement une corrélation positive entre la largeur du cerne et la somme des précipitations des mois de mai, juin et juillet (Zhang and Roman, 1991 ; Campelo *et al.*, 2007, 2009, 2010 ; Nijland *et al.*, 2011 ; Gea-Izquierdo *et al.*, 2009, 2011 ; Corcuera *et al.*, 2001, 2004). On retrouve aussi dans une moindre mesure une corrélation positive avec la somme des précipitations des mois de novembre et décembre de l'année précédant la formation du cerne et de janvier pour l'année de son élaboration (Campelo *et al.*, 2009 ; Gea-Izquierdo *et al.*, 2009, 2011). Pour la température, on a des résultats contrastés avec des corrélations (positives ou négatives) différentes selon les mois et les études. Seule la corrélation négative entre les températures des mois de juin et juillet et la largeur des cernes de croissance est plus fréquemment observée (Zhang and Roman, 1991 ; Campelo *et al.*, 2007 ; Paton *et al.*, 2009 ; Nijland *et al.*, 2011 ; Gea-Izquierdo *et al.*, 2009 ; Corcuera *et al.*, 2001, 2004).

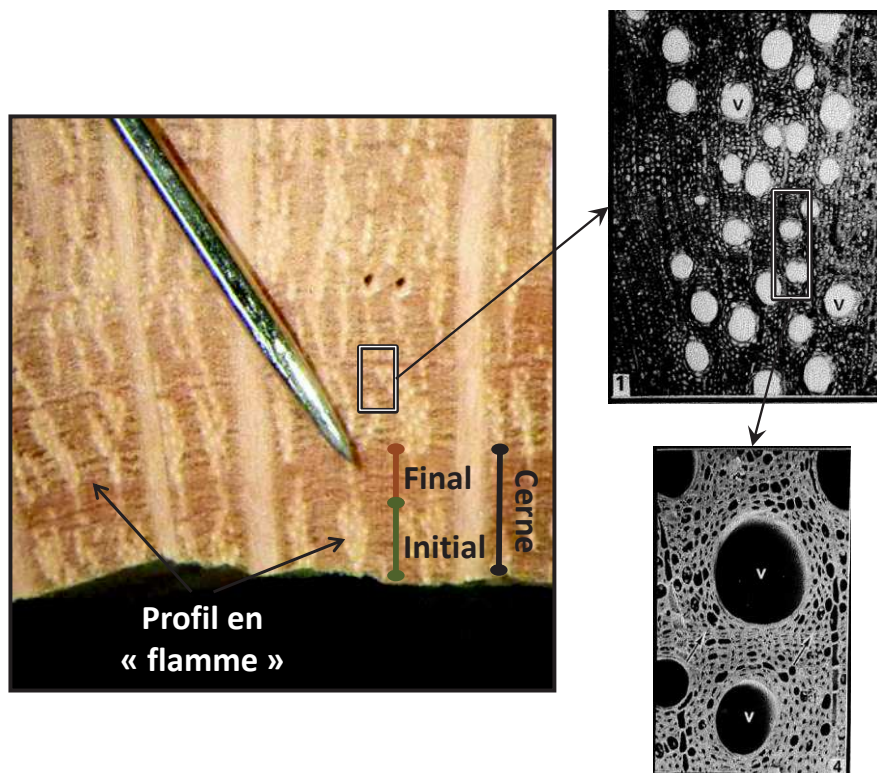


Figure 1. Caractéristiques du bois de chêne vert et limite de cerne. Photo de gauche : coupe transversale d'une rondelle de tige de chêne vert provenant du site de Puéchabon. Le bois initial, d'aspect plus clair, présente un grand nombre de vaisseaux regroupés en forme de flamme (indiqué par des flèches noires) et le bois final, plus foncé comporte moins de vaisseaux. L'ensemble de ces deux bois forme le cerne de croissance annuelle. La surface a été préparée à l'aide d'une polisseuse industrielle du grain 40 au grain 400 et la photo réalisée à travers une loupe binoculaire (x10). Les images à droite sont des agrandissements réalisés au niveau du bois, elles sont issues du travail de thèse de Saïda Chakroun (1983). La photo du haut (X 60) a été obtenue à partir d'une inclusion en résine colorée au Paragon. La photo du bas à droite a été réalisée au microscope électronique à balayage (X 250). Les 2 flèches noires indiquent la limite entre 2 anneaux de croissance (cellules aplaties aux parois épaissies).

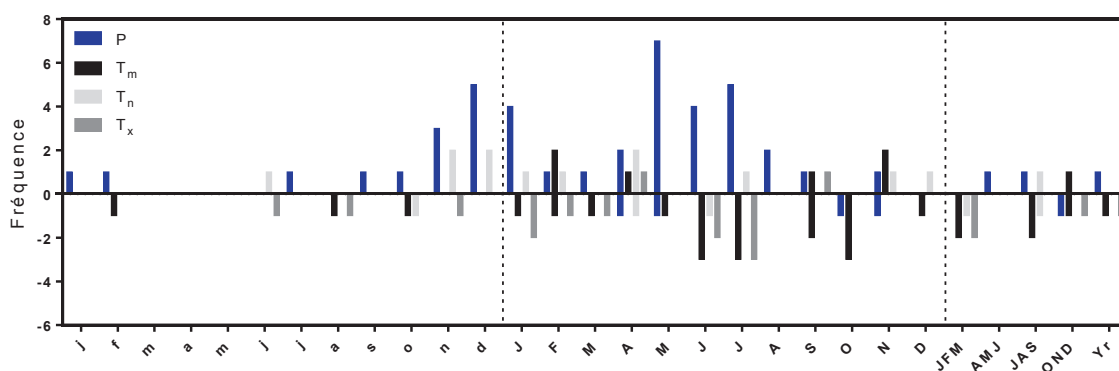


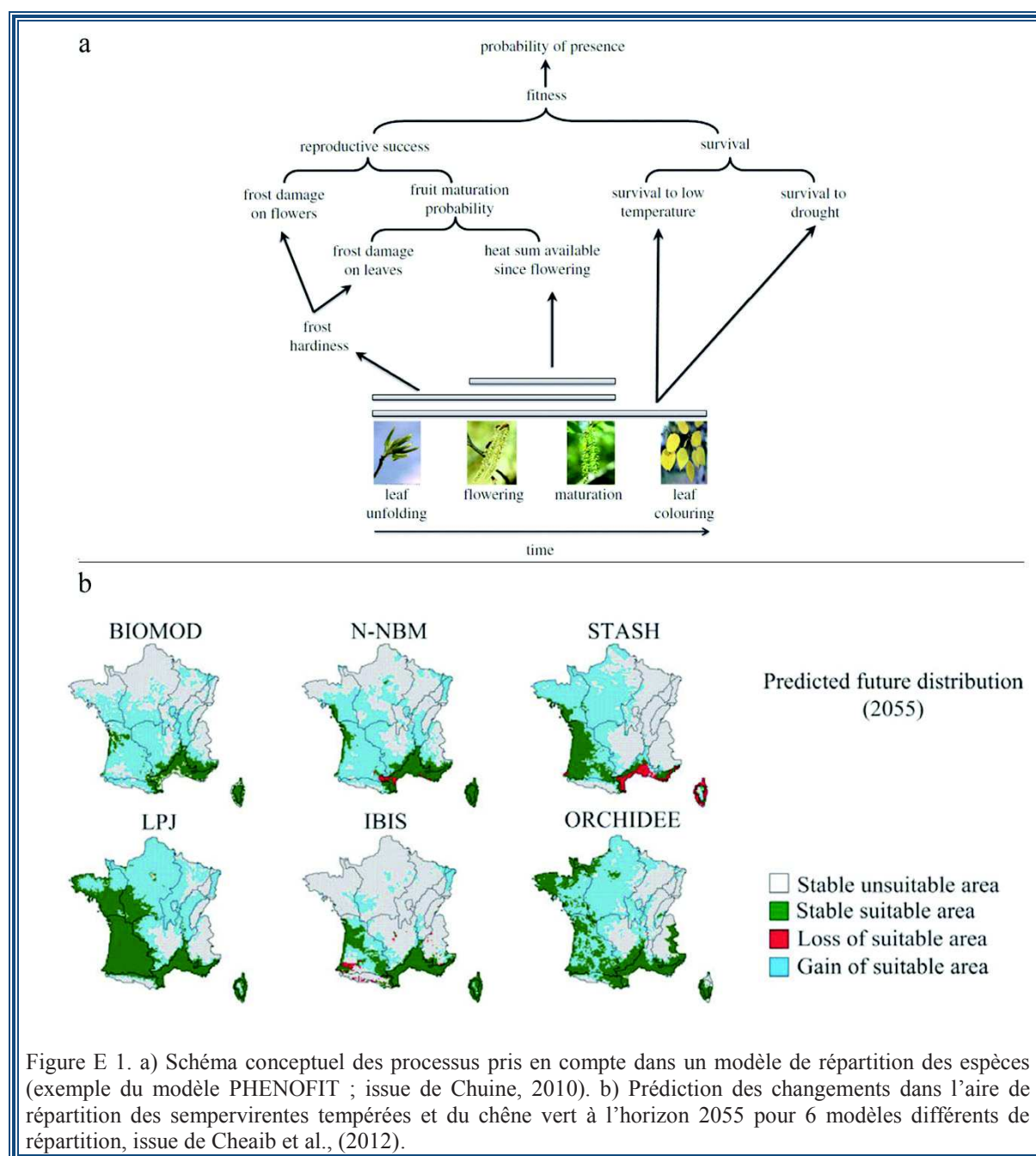
Figure 2. Résumé des relations croissance secondaire-climat pour *Q. ilex* basé sur 10 études publiées (Campelo *et al.*, 2007, 2009, 2010 ; Paton *et al.*, 2009 ; Nijland *et al.*, 2011 ; Gea-Izquierdo *et al.*, 2009, 2011 ; Corcuera *et al.*, 2001, 2004.). La fréquence des données correspond au nombre de fois où la relation a été trouvée significative (P-value<0,05) pour des données climatiques mensuelles ou saisonnières vs. la croissance secondaire. Les données climatiques représentées sont : la somme des précipitations (P ; barre bleue) , les moyennes des températures moyennes (T_m, barre noire), minimales (T_n, barre gris clair) et maximales (T_x, barre gris foncé). La fréquence des relations positives et négatives est indiquée par la direction de la barre vers le haut et le bas respectivement. Les mois abrégés par des lettres minuscules et majuscules correspondent à l'année précédente ou en cours (de la formation du cerne) respectivement.

Encadré E3 : Aire de répartition des espèces et phénologie

La répartition d'une espèce, et plus précisément de son habitat, est définie comme l'ensemble des sites géographiques pour lesquels les individus d'une espèce peuvent exister (Grinnell, 1917). Il s'agit donc d'une vision basée sur les ressources et conditions. Mais l'aire de répartition des espèces peut aussi être étudiée en caractérisant l'ensemble des traits permettant à l'espèce de se maintenir dans un environnement spécifique (approche traits, Rosenzweig 1987). Dans ce cas, l'objectif est d'identifier, pour une espèce donnée, l'ensemble des caractères les plus limitants le long de gradients environnementaux, ce qui permet par la suite d'établir des cartes de probabilité de présence de l'espèce en fonction des conditions environnementales.

La phénologie est un trait important pour comprendre la délimitation de l'aire de répartition des espèces, car elle permet de définir précisément la durée de la saison de croissance et de reproduction des espèces, et d'identifier les principaux facteurs limitants. En définissant le cycle de vie des individus, la phénologie détermine la capacité de l'espèce à profiter des périodes favorables et des ressources disponibles pour son développement (Schwartz, 2003). Autrement dit, pour qu'une espèce soit présente et se maintienne sur un site, il faut qu'elle soit capable de réaliser l'ensemble de son développement (*e.g.* pour les arbres : formation des feuilles, croissance, formation des fleurs et des fruits) jusqu'à la réussite de sa reproduction (*e.g.* maturation des fruits et formation de graines viables) en tenant compte des contraintes environnementales du milieu (Figure E 1a). Ainsi des modèles de répartition d'espèces basés sur les réponses phénologiques des individus aux conditions environnementales, en particulier climatiques, ont été développés et validés (Chuine & Beaubien 2001).

La phénologie est un des traits les plus sensibles aux variations des conditions climatiques, et de nombreux auteurs ont déjà mis en évidence des modifications des dates d'évènements phénologiques des espèces en réponse au changement climatique (Parmesan & Yohe, 2003; Walther *et al.*, 2005; Menzel *et al.*, 2008 ; Jeong *et al.*, 2011). Il a été montré que ces modifications peuvent entraîner un changement de l'aire de répartition des espèces (Morin and Chuine, 2008). Dans le cas des forêts dominées par des espèces sempervirentes, comme le chêne vert, les modèles basés sur la phénologie des espèces prédisent d'ici 2055, une expansion de leur aire de répartition possible vers le nord de la France en raison des changements climatiques (Figure E 1b, Cheaib et al. 2012).



1.2. Changements climatiques et hiatus climatique

Dans le passé, la terre a connu de nombreuses phases de fluctuation du climat avec une succession de périodes de glaciation et de réchauffement. Le 21^{ème} siècle est le témoin d'une nouvelle ère de réchauffement climatique, tel que la terre en a déjà connu, à ceci près que l'activité humaine a accéléré et amplifié le processus (IPCC, 2007 et 2014). Depuis 1950, l'augmentation de la température globale est sans équivoque et a été estimée à environ + 0,16°C par décennie (IPCC, 2014) et les scénarios climatiques prédisent le maintien de cette tendance à l'échelle planétaire (IPCC, 2014). Cependant, depuis les années 2000, une stabilisation et

parfois même une légère baisse des températures globales de surface a été constatée (Easterling & Wehner, 2009 ; Trenberth & Fasullo, 2013 ; Figure 3), contrairement à ce qui était attendu à partir des modèles climatiques. Cette pause dans le réchauffement est observée également en région Languedoc-Roussillon où se situe notre site d'étude. Le suivi des températures par Météo France sur sept stations météo réparties dans la région montre des profils homogènes avec une constance des températures moyennes sur environ 100 ans (1880-1980) suivis d'une augmentation sur vingt années (1980-2000) puis un palier à partir des années 2000 (rapport ADEME et Météo-France, 2013).

Ainsi, l'effet de serre induit par l'augmentation du CO₂ atmosphérique serait en partie compensé par i) une diminution de l'activité solaire, ii) la présence d'aérosols dû à l'activité volcanique et iii) les oscillations d'El Niño (Foster & Rahmstorf, 2011 ; Santer *et al.*, 2014). De plus, depuis 2002, l'augmentation des aérosols d'origine anthropique (composés soufrés) participerait également à contrebalancer les effets des gaz à effet de serre (Kaufman *et al.*, 2011). Cependant, ces effets ne suffiraient pas à expliquer totalement le hiatus observé entre les prévisions de réchauffement et le palier observé dans l'augmentation des températures, et plusieurs études font l'hypothèse d'une importante contribution du Pacifique tropical dans le ralentissement du réchauffement climatique. L'intensification récente des alizés aurait provoqué un transfert de chaleur de la surface vers la sub-surface de l'océan Pacifique tropical, via le renforcement des courants océaniques (Balmaseda *et al.*, 2013 ; England *et al.*, 2014). Les couches plus profondes de l'océan auraient ainsi emmagasiné une grande part de l'énergie additionnelle (Meehl *et al.*, 2011 ; Abraham *et al.*, 2013, Balmaseda *et al.*, 2013 ; England *et al.*, 2014 ; Figure 4).

La récente étude de Steinman *et al.* (2015), estime le rôle de la variabilité naturelle des mouvements océaniques de l'Atlantique et du Pacifique dans la modulation de l'évolution des températures au cours des 130 dernières années sur la base de simulations climatiques actuelles et des records de températures observés. Suivant la variabilité naturelle historique de ces phénomènes, ils annoncent une inversion de la tendance au refroidissement dans les prochaines décennies (Steinman *et al.*, 2015).

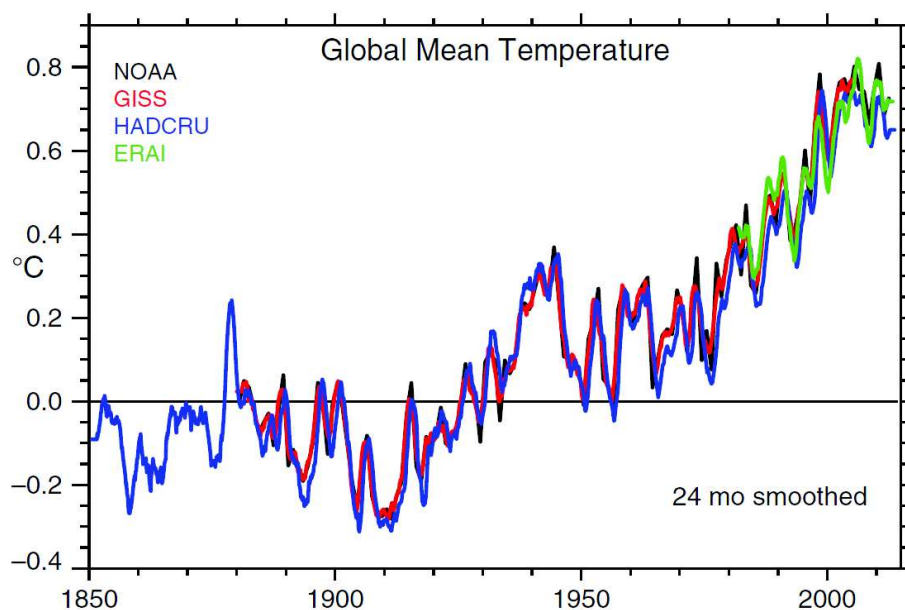


Figure 3. Chronologie des températures moyennes globales de surface provenant de différentes sources de données : NOAA-NCDC, GISS, HADCRU3, and ERA-I. Issue de Trenberth & Fasullo, (2013).

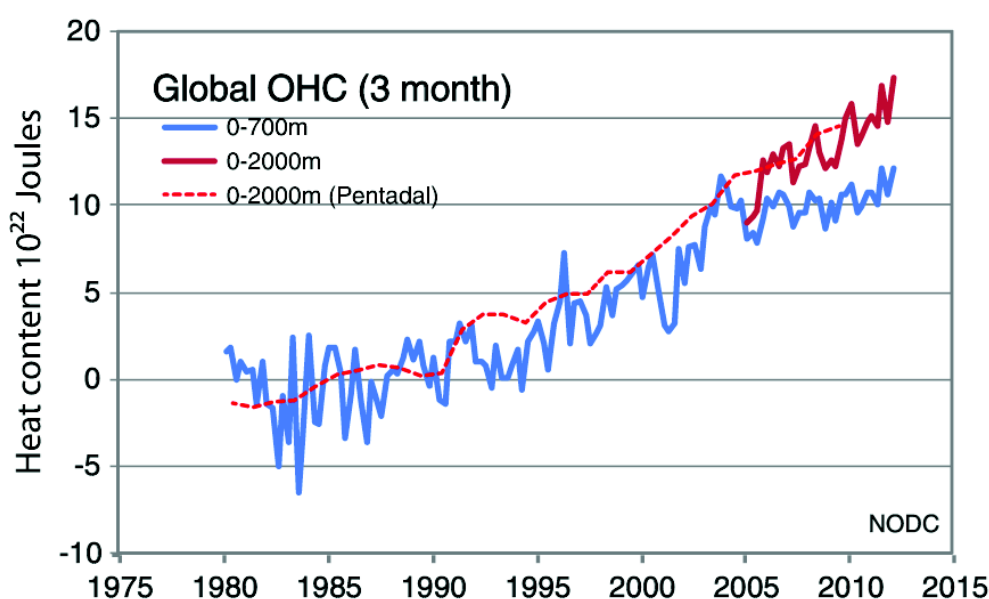


Figure 4. Contenu thermique des océans à l'échelle globale exprimé en 10^{22} J, issue des données de NODC (National Environmental Satellite, Data, et Information Service, NOAA), mis à jour par Levitus *et al.* (2012). Les estimations sur 3 mois pour des profondeurs de 0–700 m (ligne bleue) et 0–2000m (ligne continue rouge) sont représentées ainsi qu'une analyse de Pentadal (sur 5 ans) pour 0–2000m (ligne rouge en pointillée). La période de référence est 1955–2006. Issue de Abraham *et al.*, (2013).

1.3. Présentation et objectifs de l'étude

La compréhension de l'influence du climat sur la phénologie de croissance est essentielle pour pouvoir estimer l'impact des changements climatiques sur la productivité forestière. Nous avons vu au premier chapitre de la thèse que la durée de la période de croissance printanière

($\Delta t_{t_0 t_1}$) est le meilleur prédicteur de la croissance annuelle totale. $\Delta t_{t_0 t_1}$ est délimité par la date de début de croissance t_0 déterminée par les températures hivernales et par la date d'arrêt de croissance estivale t_1 déterminée par le déficit hydrique estival. Nous avons testé la façon dont ces facteurs climatiques ont influencé la croissance de *Q. ilex* sur une série dendrochronologique de 40 ans réalisée sur 12 arbres dominants du taillis de chêne vert de Puéchabon. Pour cela, la série de largeurs de cernes obtenue a été mise en relation avec les températures d'hiver, les précipitations de printemps, et les modèles de durée de croissance. L'objectif de cette étude était de : i) tester si les concepts mis en évidence au chapitre 1, à partir d'une série courte de croissance (2004-2011), pouvaient être étendus à une période plus longue de 1968-2008 ; ii) décrire l'influence des tendances climatiques de température et précipitation sur la phénologie de croissance et iii) évaluer l'évolution temporelle de la sensibilité de la croissance au climat.

Nous avons observé que le changement climatique récent a conduit à un décalage de la période de croissance avec des dates t_0 et t_1 plus précoces (-13 et -38 jours respectivement) en raison de températures hivernales plus chaudes et d'un stress hydrique plus précoce. Les tendances observées sur les dates de phénologie de la croissance montrent que les effets des changements climatiques sont partiellement compensés avec un maintien de la croissance secondaire sur l'ensemble de la période de 1968 à 2008. L'analyse des corrélations entre la croissance et les variables climatiques a permis de mettre en évidence que la croissance qui était dans le passé uniquement reliée au déficit hydrique était depuis les années 2000 aussi dépendante des températures hivernales. L'apparition soudaine d'un facteur lié à la température correspond au début de la récente pause du réchauffement global, également appelé «climate hiatus». Dans le futur, l'augmentation du déficit hydrique estival sans l'effet bénéfique de l'augmentation de températures hivernales pourrait conduire à un «pincement phénologique» de la durée de croissance ce qui pourrait réduire fortement la productivité forestière.

**STEM GROWTH OF THE DROUGHT-LIMITED MEDITERRANEAN
Q.ILEX SUDDENLY CONTROLLED BY TEMPERATURE IN RESPONSE TO
RECENT CLIMATE HIATUS**

Morine Lempereur, Jean-Marc Limousin, Serge Rambal, Frédéric Guibal, Jean-Marc
Ourcival, and Florent Mouillot

**STEM GROWTH OF THE DROUGHT-LIMITED MEDITERRANEAN
Q. ILEX SUDDENLY CONTROLLED BY TEMPERATURE IN RESPONSE TO
RECENT CLIMATE HIATUS**

Morine Lempereur^{1, 2*}, Jean-Marc Limousin¹, Serge Rambal^{1, 3}, Frédéric Guibal⁴, Jean-Marc Ourcival¹, AND Florent Mouillot⁵

*Author for correspondence: Morine Lempereur

Tel: +33(0)4676 13292

Email: morine.lempereur@cefe.cnrs.fr

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEFE, UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

² Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie, 20, avenue du Grésillé- BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France

³ Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, CP 3037, CEP 37200-000, Lavras, MG, Brazil

⁴ IMBE, CNRS/Aix-Marseille Université UMR7263, Europole de l'Arbois BP, 8013545 Aix-en-Provence cedex 4, France

⁵ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEFE, UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE - IRD, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

ABSTRACT

A better understanding of stem growth phenology and its climatic drivers would benefit for a better projection of climate change impact on future forest productivity. In Mediterranean climate, tree growth is primarily limited by soil water availability during summer drought, however cold temperatures also prevent stem growth to occur in winter in evergreen ecosystems. For widespread Mediterranean evergreen Holm oak *Quercus ilex*, stem growth duration has been shown to predict annual stem increment and to be limited on one hand by winter temperature and on the other hand by the summer drought onset. We tested how these climatic controls of *Q. ilex* growth varied with recent climate change by correlating a 50-year tree ring record series and a 30-year annual diameter inventory against winter temperature, spring precipitation, and modeled growth duration. Our results show that growth duration based on stem phenology was the best predictor of annual tree growth for the two growth estimation methods. We observed that recent climate changes have resulted in an earlier growth onset (-13 days) due to winter warming and an earlier growth cessation (-38 days) due to earlier drought onset. These trends partly compensated each other as we observed no trend of change in tree growth between 1968 and 2008. A moving window correlation analysis revealed that *Q. ilex* growth was solely controlled by water availability in the past, but became abruptly and additionally controlled by temperature since the 2000s. The sudden apparition of a temperature control, matches the start of the recent atmospheric warming pause also known as the ‘climate hiatus’. This recent co-occurrence of still increasing drought in the Mediterranean with the absence of compensation by warmer winter temperatures due to the current warming pause results in a phenological pinching of *Q. ilex* growth duration that may reduce future forest productivity, illustrating how a decoupled trends in precipitation and temperature, a neglected aspect of climate change, might have more consequences than climate warming alone.

KEYWORDS

Basal area increment, climate change, climate-growth response, climate hiatus, drought, growth duration, growth phenology, *Quercus ilex*, warming pause

INTRODUCTION

Tree growth, through basal area increment annually inscribed in tree rings, is a synthetic indicator of carbon assimilation in biomass (Babst *et al.*, 2014), a surrogate for tree vitality and fitness (Bigler and Bugmann 2003; Benito-Garzon *et al.*, 2013), and in turn the witness of the underscoring yearly climatic conditions which have led to trunk expansion over decades to centuries (Fritts 1976; Briffa *et al.*, 2002). Understanding the factors controlling tree growth is therefore crucial to assess the impact of past and future climate variability change on forest ecosystems; it remains, however, a major scientific challenge due to a series of currently unresolved uncertainties.

First, most process-based models simulate the climate sensitivity of tree growth through the climatic controls on photosynthesis and respiration fluxes (Davi *et al.*, 2006; Gaucherel *et al.*, 2008; Keenan *et al.*, 2011), thus considering that tree growth is carbon limited (source limitation). Carbon allocation to sapwood is thus a key process determining forest carbon sequestration, at the heart of tree growth simulations in most dynamic global vegetation models (DGVM; e.g. Sitch *et al.*, 2003; Friedlingstein *et al.*, 2006; Fisher *et al.*, 2010). Several allocation hypotheses exist (e.g. fixed allocation, pipe model, and hierarchical allocation between plant organs, Schippers *et al.*, 2015), but accumulating experimental evidence shows that cambial activity (sink limitation) is more sensitive to several environmental stressors than carbon assimilation (Körner 2003; Fatichi *et al.*, 2014; Guillemot *et al.*, 2015). Incorporating sink-limitation of forest growth into terrestrial ecosystem models is likely to improve our ability to simulate past and future forest productivity (Leuzinger *et al.*, 2013; Fatichi *et al.*, 2014), but a better characterization of the phenology and climatic sensitivity of wood formation is a needed prerequisite (Rossi *et al.*, 2011; Rossi *et al.*, 2014; Lempereur *et al.*, 2015).

Second, global climate change may simultaneously exercise opposing influences on forest ecosystem functioning, which counteracting impacts are difficult to disentangle. Increased water use efficiency due to atmospheric CO₂ enrichment, for example, is sometime reported to increase tree growth in spite of concurrently increasing aridity (Martinez-Vilalta *et al.*, 2008; Koutavas 2013), however the opposite finding appears far more common (Peñuelas *et al.*, 2011). Warming also exercises opposite impacts on tree growth: on one hand it increases the length of the growing season (Keeling *et al.*, 1996; Dragoni *et al.*, 2011) while on the other hand it exacerbates the atmospheric evaporative demand and hence the water stress (Angert *et al.*, 2005; Zhao and Running, 2010), which results in either positive (Rossi *et*

al., 2014) or negative (Brzostek *et al.*, 2014) effects on tree growth according to the studied ecosystem.

Third, although the underlying hypothesis of dendrochronology is that tree growth sensitivity to climate remains constant over time (Fritts 1976), temporal changes in tree growth to climate relationships under the influence of recent climate change have been observed in numerous studies (e.g. Briffa *et al.*, 1998; Büntgen *et al.*, 2006; Carrer and Urbinati 2006; D'Arrigo *et al.*, 2008). A classic example of this phenomenon is the so-called 'divergence problem' in northern forests, which is a weakening of the positive temperature response of tree growth in strongly temperature-limited ecosystems since the middle of the 20th century (D'Arrigo *et al.*, 2008). The consequence of such temporal variations in tree growth response to climate is that present empirical models deriving statistical links between tree growth and climate (e.g. Gea-Izquierdo *et al.*, 2013; Subedi and Sharma 2013) may not be extrapolated accurately to long-term historical and future climatic conditions.

Fourth, climate change itself is a complex phenomenon which may result in different changes in the mean climate (IPCC 2014), in the frequency of extreme climatic events (Meehl and Tebaldi 2004) and in the seasonality (Ruffault *et al.*, 2013), all of which may have different impacts on tree growth and physiology. In addition, climate change is not continuous and there is an increasing concern about the recent slowing down of the air temperature increase globally, early identified by Easterling and Wehner, (2009) and further called the 'climate hiatus' (Trenberth & Fasullo, 2013). Scientific studies have focused on explaining the causes and processes behind this 'climate hiatus' or warming pause (Meehl *et al.*, 2011; Balmaseda *et al.*, 2013; England *et al.*, 2014; Steinman *et al.*, 2015) but rarely attempted to assess the biological consequences, especially for biological processes highly sensitive to climate, such as tree growth.

When focusing on water limited ecosystems, forest productivity has been shown to be primarily limited by drought (Churkina and Running 1998; Zhao and Running 2010) so that the growing season rainfall amount appears as a key variable to explain tree growth (Babst *et al.*, 2013). More precisely for the drought-limited Mediterranean *Quercus ilex* species, dendrochronological studies converge toward the identification of winter and spring rainfall amounts as key drivers of stem growth while winter and spring temperature appears a poor predictor (Gutiérrez *et al.*, 2011). Using real time dendrometers for assessing daily basal area increment over 8 years (2004-2011) in a *Q. ilex* stand, Lempereur *et al.*, (2015) proposed a new hypothesis that tree basal area increment was controlled by growth duration, defined as

the timeframe between sufficient winter degree days for growth start and a water potential below -1.1 MPa for the end of growth. Annual basal area increment was thus identified to be significantly controlled by both winter temperature and spring rainfall as a surrogate for the start of the dry period, a double control that was not identified in previous statistical dendrochronological studies.

Within this contextual framework, we used tree ring records over a 50-year period and an annual stand diameter inventory over a 30-year period to test i) whether the stem growth phenology approach proposed by Lempereur *et al.*, (2015) based on dendrometers over the recent years remained valid over a long retrospective period and with different growth estimation methods, ii) the relative importance of drought limitation and temperature limitation in controlling *Q. ilex* growth in a Mediterranean climatic context, and iii) the temporal stability of the growth-climate relationships by performing a moving window correlation analysis. Based on this analysis, we aim at identifying whether the observed discrepancies over time in the climatic controls of *Q. ilex* growth (drought or temperature + drought) would be concomitant to, and the functional consequence of, the recent pause in climate warming.

MATERIALS AND METHODS

Site description

The study site is located 35 km north-west of Montpellier (southern France), on a flat plateau, in the Puéchabon State Forest (3°35'45"E, 43°44'29"N, 270 m a.s.l.). This forest has been managed as a coppice for centuries and the last clear cut was performed in 1942. Vegetation is largely dominated by a dense overstory of the evergreen oak *Quercus ilex*. In 2014, the top canopy height was 5.5 m on average and the stem density of was 4700 ($\pm$ 700) stems ha⁻¹. Stems diameters at breast height (DBH) were distributed as follow: 21% of stems were under 6 cm DBH, 44% were between 6 and 8.5 cm and 35% were over 8.5 cm. Understory evergreen species, *Buxus sempervirens*, *Phyllirea latifolia*, *Pistacia terebinthus* and *Juniperus oxycedrus*, compose a sparse shrubby layer (height < 2 m) with a percent cover lower than 25%. The climate is Mediterranean, with 80% of rainfall occurring between September and April. The mean annual precipitation for the 1984-2013 period is 916 mm ranging from 550 to 1549 mm. Mean annual temperature over the same period was 13.2°C with a minimum in January (5.5°C) and a maximum in July (22.9°C). The very shallow bed

rock has a hard Jurassic limestone origin. The volumetric fractional content of stones and rocks averages 0.75 for the top 0-50 cm and 0.90 below. The stone free fine fraction of the soil is a homogeneous silty clay loam (USDA texture triangle) within the top 0-50 cm layer (38.8% clay, 35.2% silt and 26% sand). The fine fraction of the soil that fills up the space between stones and rocks provides a source of water throughout the prolonged dry summers for the deep-rooted *Q. ilex*. The highly permeable soil prevents any surface runoff to occur even for high intensity rain events.

Annual stem growth and mortality monitoring

Annual stem growth and mortality was monitored on two different sampling sets. A clear-cut experiment (CCE hereafter) was conducted on two circular plots (radius = 10 m) in January 1984. The DBH and mortality of all stems in the plots were measured yearly from January 1985 to January 1997 (except in 1993) and then once in January 2011. In addition, a long-term DBH monitoring (LTD hereafter) was conducted from 1986 to 2013. In this experiment, the DBH and mortality was measured annually on 319 trees selected to include all the diameter size classes in the sample. Stems were distributed as follows in January 2008: 58% of stems were between 8 and 10 cm of DBH, 23% were between 10 and 12 cm and 19% were over 12 cm. For annual stem growth, we selected trees belonging to the higher classes of DBH (> 8 cm; 125 trees in 1986). We checked for the validity of the data with series of annual stem growth measured on the site by automatic dendrometers from 2004 to 2013 (see Supporting Information Methods S1 and Table S1; more details in Lempereur *et al.*, 2015).

Sampling and dendrochronological procedures

We selected and sampled 15 and 12 stems in 2005 and 2008, respectively, among the largest size classes of the LTD experiment ($10.1 \text{ cm} < \text{DBH} < 15.8 \text{ cm}$). Cross-sections were collected at stump height (basal section) and air-dried, sanded and polished (40 to 400 grit). For each cross-section the longest growth radius were selected and compared pairwise under binocular magnifier. Only 7 and 5 cross-sections in 2005 and 2008, respectively, could be cross-dated with confidence. The first ring was formed in 1942 after the cutting of winter 1941. The ring widths series (RWS hereafter) was reconstructed from 1942 to 2008.

Duration of spring BA increment: estimates of dates t_0 and t_1

For each year we estimated the main dates (day of the year: DOY) of stem phenology which bounded the spring growing period: the DOY of stem growth start (hereafter t_0) and the DOY of stem growth stop in summer (hereafter t_1). The details of stem growth phenology are provided in Fig. S1 (see also Lempereur *et al.*, 2015). The relationships between t_0 or t_1 and climatic data were calibrated on observations of t_0 and t_1 issued from automatic dendrometers from 2004 to 2011 (Supporting Information Methods S1, see also Lempereur *et al.*, 2015 for methodological details). These DOYs, t_0 and t_1 , were estimated using climatic data from Puéchabon over the period 1984-2013 and from St Martin-de-Londres over the period 1966-2012. The DOY t_0 was predicted by a nonlinear relationship with the mean temperature from January to March (T_{JFM}). The relationships were fitted between t_0 and T_{JFM} measured in Puéchabon ($t_0 = 849.2 \cdot \exp(-0.6436 T_{JFM}) + 121$; $R^2 = 0.95$; $RMSE = 2.6$; Lempereur *et al.*, 2015) and between t_0 and T_{JFM} measured in St Martin-de-Londres ($t_0 = 4300 \cdot \exp(-0.943 T_{JFM}) + 124.4$; $R^2 = 0.95$; $RMSE = 2.3$; Fig. S2). The DOY t_1 was predicted by the DOY when the plant water potential simulated using climatic data from Puéchabon reached a threshold of -1.1 MPa ($R^2 = 0.75$; $RMSE = 7$, Lempereur *et al.*, 2015) corresponding to a DOY when the plant water potential simulated using climatic data from St Martin-de-Londres reached a threshold of -1.2 MPa ($R^2 = 0.63$; $RMSE = 15$) due to the few differences in temperature and precipitation between two stations (see Fig. S3). The period $\Delta t_{t_0-t_1}$ corresponds to the duration between t_0 and t_1 computed for each set of simulated phenological thresholds.

Climatic variables

A weather station was located in a clearing 200 m from the study plot and provided daily on-site climatic data since 1984. Precipitation was measured with a tipping bucket rain gauge (ARG100; Environmental Measurements, Sunderland, UK) calibrated to 0.2 mm per tip and placed 1 m above the ground surface; air temperature was recorded with an MP100 sensor (Rotronic, Bassersdorf, Switzerland) at a 2 m height; and net radiation was measured with a pyranometer (SKS1110; Skye Instruments, UK) at 2 m above the ground surface.

To extend our analysis before 1984, we used climatic variables (daily rainfall, daily minimum and maximum temperature) from the St Martin-de-Londres station (43°47'06''N; 3°43'48''E, altitude 194 m, about 12 km away from the study site; source Meteo-France) over the 1966-2013 period. The mean daily temperature (T_M) was calculated as the average of the minimum and maximum daily temperature. The climatic data from St Martin-de-Londres

were compared to on-site climatic measurements for the overlapping period 1984-2013 (Table S2; Fig S3). The comparison shows a close agreement for temperature between the two stations but a higher rainfall amount in St Martin-de-Londres than in Puéchabon. No significant bias (slope not different from 1, and distance to origin not different from 0) were observed between the two meteorological stations for the mean temperature from January to March (T_{JFM}) and the sum of precipitations from April to June (P_{AMJ} ; Fig. S3), our two critical climatic variables for stem growth.

Daily solar radiation was calculated from the processing chain described in Kumar et al., (1997) for the clear sky solar radiation using R Cran Package 'RAtmosphere' and 'oce' for the daily timing of sunrise, sunset and the bi-hourly sun azimuthal angle for atmospheric transmittance and angle with flat terrain according to longitude. No topographical effects were considered. Actual solar radiation (R_s) was then deduced from the clear sky theoretical radiation and the Hargreaves equation: $R_s = k_{Rs} \sqrt{(T_{max} - T_{min})} R_a$ with $k_{Rs} = 0.16$ for interior location (Allen et al., 1998, FAO 56) and validated against solar radiation measured since 1998 on the site.

Predawn leaf water potential modelling and water deficit index

Soil water storage integrated over the rooting depth, c.a. 4.5 m (Rambal, 2011), has been measured during the vegetative periods of 1984-1986 and from July 1998 to August 2009 at approximately monthly intervals, using a neutron moisture gauge (503DR Hydroprobe, CPN, Concord, CA, USA). Discrete measurements were interpolated at a daily time step with a soil water balance model proposed in Rambal (1993) and further used in Rambal *et al.*, (2014). The drainage curve relating deep drainage to soil water storage depends on the stone content over the whole-soil profile (Rambal, 1990). The model was driven by daily values of incoming solar radiation, minimal and maximal temperature and rain amount. Soil water storage and soil water potential were related by a Campbell-type retention curve (Campbell, 1985) whose parameters are strongly dependent on soil texture (Saxton *et al.*, 1986; see details in Rambal *et al.*, 2003). Leaf water potential values used for model validation come from discrete measurements performed on the study site from 2003 to 2009 (see Limousin *et al.*, 2012). For soil water storage, reduced major axis (RMA) regressions between observations and simulations yielded an R^2 of 0.93, the slope was 0.94 ± 0.05 ($P < 0.0001$, $n = 91$) and the intercept not significantly different from 0. For water potential,

RMA regressions yielded an R^2 of 0.84, the slope was 0.93 ± 0.05 ($P < 0.0001$, $n = 54$), and the intercept not significantly different from 0. We used the simulations of predawn water potential rather than soil water content as it is much closely related to plant functioning (Rambal *et al.*, 2003). The daily simulations of predawn water potential were performed with the climatic data of the Puéchabon and St Martin-de-Londres stations for the periods 1984-2012 and 1966-2012, respectively. In order to characterize the variations of water limitation, we computed a drought severity index, the water stress integral (hereafter WSI) defined by Myers (1988) as the seasonally or yearly sum of predawn water potential.

Processing data and statistical analysis

The annual stem growth (DBH and rings widths in mm) were transformed into annual basal area increment (ΔBA_y , expressed in mm^2) for the two data series. Analyses and graphs were performed with averaged ΔBA_y values of 125 and 6-12 individual trees for LTD and RWS, respectively. The rings of the years 1985 and 1987 were excluded from our analysis because cells of the initial area were crushed and dislocated which skewed the measure of ring width. This profile is frequently observed for years with very cold winter temperatures. The years 1996, 2002 and 2010 also had to be excluded as outliers in our analyses.

We assessed the links between stem basal area (BA) variations and climate by testing the Pearson correlations between the climatic variables (temperature and precipitation) and the stem BA increment at the monthly, seasonal and annual time scales for both LTD and RWS methods. We also addressed the impact of stem phenology on stem increment by computing the correlations between main DOY of stem phenology (t_0 and t_1) and spring growth duration (Δt_{t0t1}). Coefficients of correlation (r), sign of the correlation, and p-values were extracted from the analysis.

To test for our hypothesis that temporal changes in the climate-tree growth relationship may have happened, we performed Pearson correlation analysis on a 10-year moving window along the whole time series, so we could extract yearly values of r and p-values representing the significance of the relationship between tree growth and climate variables for the 10 year time frame surrounding each year. Smooth temporal trends in time series (climate, phenological DOYs t_0 and t_1 , or statistical significance from the moving window analysis) were performed with the non-parametric Mann-Kendall trend test (Kendall 1975). We considered trends to be significant for p-values < 0.1 . When a significant trend was detected, its magnitude was then determined using the non-parametric Theil-Sen approach (Sen 1968) with

the ‘wq’ R package (Jassby & Cloern, 2015). We also tested for potential abrupt shifts and temporal break points for the same time series by computing yearly F-statistic (sequential F-test) and then used the *supF* statistic to test their significance with R cran (R Core Team, 2012) and the *strucchange* package (Zeileis *et al.*, 2003), a method successfully used for ecological thresholds and regime shifts (*e.g.* Andersen *et al.*, 2009). We considered shifts to be significant when p-values were lower than 0.05. These two tests were computed

RESULTS

Dynamic of stem growth and survival rate of Quercus ilex after a clear-cut

One year after clear-cutting, the new stump shoots were counted around 258400 (± 40100) stem.ha⁻¹. The mortality over 66 years of forest growth was 98.2% and the stem density dropped to 4700 (± 700) stem.ha⁻¹ by 2013 (Fig. 1). Meanwhile, the annual stem growth (ΔBA_y) from 1942 to 2008 showed a pattern with two main phases (Fig 1), which were identified by the breakpoint in the ΔBA_y series around 1967, or 25 years after the cut (Fstat = 81.96; P-value < 0.0001). The first phase (1942-1967) showed a linear increase of ΔBA_y of 5.5 (± 0.62) mm².year⁻¹ and a mortality rate of 94.4%. The second phase (1968-2008) showed a stabilization of ΔBA_y around a mean value of 203.8 (± 54.84) mm², and the mortality rate dropped to only 0.07% per year. The influence of climate on stem growth was henceforth only studied after 1967 to avoid the confounding effects caused by changes in competition, space-filling and self-thinning during the first phase.

Yearly variations of stem growth and phenology

The ΔBA_y of RWS and LTD were significantly correlated over the period 1987-2008, which corresponds to the overlap between the two data series (Pearson-correlation: $r = 0.55$ and P-Value < 0.05, Table 1). The two samplings exhibited important between-year variations of the mean basal area increment (ΔBA_y) (CV = 27% and 29% for RWS and LTD, respectively). The minimum value of ΔBA_y for both samplings was recorded in 2006: $\Delta BA_y = 114$ mm² (SE = 36.5) and 58 mm² (SE = 13.2) for RWS and LTD, respectively. The maximum ΔBA_y was recorded in 1977 for RWS ($\Delta BA_y = 348$ mm² (SE = 22.1)) and in 2001 for LTD ($\Delta BA_y = 246$ mm² (SE = 20.8) vs. $\Delta BA_y = 213$ mm² (SE = 24.2) in RWS the same year).

The start (t_0) and stop (t_1) DOY of the spring basal area increment were simulated for the period 1984-2013 using climatic data from the Puéchabon station: t_0 and t_1 occurred on average mid-May (day 133, SD = 9.9) and early July (day 184, SD = 23.5), respectively. The growth duration $\Delta t_{t_0-t_1}$ was highly variable among years with a coefficient of variation of 50% and values ranging from 2 days in 1995 to 95 days in 2008. For both stem growth series, $\Delta t_{t_0-t_1}$ was the best explanatory variable for the annual stem increment over the period 1984-2013 (Table 2), and ΔBA_y was linearly correlated to $\Delta t_{t_0-t_1}$ ($R^2 = 0.56$; P-value < 0.0001 and $R^2 = 0.35$; P-value < 0.01 for RWS and LTD respectively; Figure 2). When t_0 and t_1 were simulated using meteorological data from St Martin-de-Londres over the period 1968-2008, the difference $\Delta t_{t_0-t_1}$ was also strongly correlated to ΔBA_y over this longer period, although less than with t_1 alone (Table 2).

Climate influence on stem growth

The yearly stem growth variations of RWS in the longer period 1968-2008 were better explained by the sum of precipitation from April to June (P_{AMJ} ; $r = 0.74$; P-value < 0.0001) than by stem phenology as for the 1984-2008 period (Table 2, Table 3). We thus selected the climatic variables that best explain both ΔBA_y and $\Delta t_{t_0-t_1}$ in the period 1984-2008 as explanatory variables to study growth variations over the longer period 1968-2008. Good correlations were observed between ΔBA_y and the temperatures of January and February, and between $\Delta t_{t_0-t_1}$ and the temperatures of January and March (Table 3). We thus chose the mean temperature from January to March (T_{JFM}) because it encompasses the months of these correlations, was well correlated with ΔBA_y and $\Delta t_{t_0-t_1}$ ($r = 0.49$, P-value < 0.05 and $r = 0.46$, P-value < 0.05, respectively), and corresponds to the climatic variable used to predict t_0 in Lempereur *et al.*, (2015). . In the same way, we chose P_{AMJ} for precipitation because it was well correlated with ΔBA_y and $\Delta t_{t_0-t_1}$ ($r = 0.53$, P-value < 0.05 and $r = 0.78$, P-value < 0.0001, respectively) but also with t_1 ($r = 0.80$; P-value < 0.0001).

Over the period 1968 to 2008, the annual stem growth (ΔBA_y) was correlated to P_{AMJ} but not to T_{JFM} (P-value = 0.27; Table 3). We investigated whether this absence of temperature control over stem growth for the longer period was due to using meteorological data from a different weather station or to a temporal change in the climatic controls. The correlation between ΔBA_y and P_{AMJ} remained predominantly significant throughout the period when tested on a running time-window of 10 years, although it disappeared over a few time windows during the latter years (Fig. 3). The correlation between ΔBA_y and T_{JFM} , however,

was not significant during the earlier period and only becomes significant from the time window 1996-2005 onward (Fig. 3).

Influence of the temporal trends in climate

The phenological DOYs of stem growth start and stop t_0 and t_1 both smoothly shifted significantly toward earlier dates over the period 1966 to 2013 (Mann-Kendall test: MK: p -value < 0.05; Slope = -0.18 and p -value < 0.05; Slope = -0.69 respectively; Fig. 4) as a response to climate change in our study zone. Spring precipitation (P_{AMJ}) from 1966 to 2013 showed no temporal trend (MK: p -value = 0.31; Fig. 4), but the trend in WSI from April to June was significantly negative with a slope of about -0.5 MPa day per year (MK: test: p -value < 0.05; Fig. 4). Cumulated plant water stress thus increased significantly in spite of sustained precipitation. The yearly mean of temperature showed a significant increase of about $0.05^{\circ}\text{C}\cdot\text{year}^{-1}$ (MK: p -value < 0.0001; Fig. 4). This increasing trend was observed for all seasons when considered separately (Table S3). After 2002, however, we observed a hiatus between observed and expected temperatures if the historical trend line is extended (breakpoint in residuals of the trend line in 2002; $F_{\text{stat}} = 22.76$; $P < 0.0001$). Indeed, the temperatures measured from 2002 onwards, were cooler than projections by about $1.7 (\pm 0.9)^{\circ}\text{C}$, in accordance with the global observations that recent temperature are cooler than IPCC projections stated in the 1990's (and recently referenced as 'climate hiatus' or 'warming pause'; IPCC, 2014).

DISCUSSION

Growth duration as a predictor of annual stem growth

The spring stem growth duration ($\Delta t_{t_0-t_1}$) was the best explanatory variable of yearly basal area increment (ΔBA_y) for the period 1984 to 2013 for both LTD and RWS. This confirms earlier results obtained with automatic dendrometers at a high temporal resolution but on a small subset of trees (Lempereur *et al.*, 2015), and validates $\Delta t_{t_0-t_1}$ as a robust estimator of *Q. ilex* annual stem growth over long time scales and large samples. We used two independent samplings that differed markedly in the number of trees measured, the method and the measurement precision. LTD corresponds to a large number of trees (125 trees) representing a wider tree size distribution but measured with a lower precision (0.1 mm of

DBH), while RWS was measured on a small sample of large dominant trees (12 trees) but with a high precision (0.01 mm of radius). As a result, average stem growth was smaller for LTD than for RWS, but both responded linearly to $\Delta t_{t_0-t_1}$ (Fig. 2).

The spring stem growth duration $\Delta t_{t_0-t_1}$ is defined as the duration between the date of spring stem growth onset (t_0) and the date of summer drought-driven growth cessation (t_1). Lempereur *et al.*, (2015) observed that the date t_0 was well predicted by winter temperature, and that t_1 occurred when the leaf predawn water potential dropped below a threshold of -1.1 to -1.3 MPa. In the same way, Rossi *et al.*, (2011, 2014) related the stem growth in a black spruce boreal forest with the duration of xylem growth, which was delimited by cold temperatures in spring and autumn. These results suggest that for ecosystems with strong climatic constraints, the duration of the growing period is the main determinant of annual stem growth. The delimitation of tree growth duration by identifying the climatic limits to cell division and elongation is an innovative approach toward a better simulation of forest carbon sink strength and vulnerability to climate change (Fatichi *et al.*, 2014). Tree growth has generally been modelled by two types of model: statistical dendroclimatological models which are empirical and lead to potential important uncertainties when extrapolated to future climate scenarios (e.g. Gea-Izquierdo *et al.*, 2013; Babst *et al.*, 2014a), and process-based ecophysiological models or DGVM that represent tree growth as a function of carbon assimilation (e.g. Sitch *et al.*, 2003; Friedlingstein *et al.*, 2006; Gauchere *et al.*, 2008; Keenan *et al.*, 2011) ignoring that experimental evidence shows a direct, and generally more limiting, climatic control over plant growth (Körner, 2003; Muller *et al.*, 2011). Projecting tree growth based on growth phenology as in Rossi *et al.*, (2011) and Lempereur *et al.*, (2015) merges the convenience of the first approach, a direct link between climate and growth, with the mechanistic understanding of tree physiology of the process-based models. In particular, a critical threshold of soil water deficit below which tree growth is prevented is a unified concept under varying soil texture and depth while rainfall amounts is a weak proxy for drought onset under varying edaphic conditions. It is therefore an important finding to show that growth duration remains an adequate predictor of tree growth for long datasets (40 years in our study) and coarse temporal resolution (annual diameter measurements).

A dual limitation of growth by drought and cold

Summers in Mediterranean area are typically characterized by the concomitance of low rainfall, high temperature and high solar irradiation, while winters are mild and humid. These

climatic conditions lead to strong limitations for the vegetation, by water in summer and by cold in winter (Mitrakos, 1980; Terradas and Savé, 1992). A cessation of growth during cold and dry periods is frequently observed for the Mediterranean trees which show a bi-phasic growth pattern over the year (Cherubini *et al.*, 2002; Campelo *et al.*, 2007; Montserrat-Marti *et al.*, 2009; Camarero *et al.*, 2009, Gutiérrez *et al.*, 2011). The growth of *Q. ilex* on our site is thus constrained on the one hand by the winter cold temperatures and on the other hand by the water deficit in summer, a more complex and peculiar situation than in Rossi *et al.*, (2011).

The high sensitivity of growth processes to water deficit has been well established in the literature (Lockhart 1965; Hsiao & Xu, 2000; Muller *et al.*, 2011), and the negative impact of drought on ring width long recognized (Fritts, 1976). Previous dendroclimatological studies on the stem growth of *Q. ilex* in the Mediterranean area generally stated that spring and early-summer precipitation amount was the main driver of annual stem growth (Fig.5). Only one in ten studies (Gea-Izquierdo *et al.*, 2011) did not observe a correlation between spring and early-summer precipitation and stem growth at a site near Madrid, Spain. More accurately, it is the start of the dry season which was pointed as the main determinant of inter-annual growth variations (Maselli *et al.*, 2014; Lempereur *et al.*, 2015). The start of the dry season depends on the soil water holding capacity, the amount of precipitation and the evapotranspiration. At our study site, the amount of precipitation was stable over the period 1966-2013, but we observed an increase of water stress (Fig. 4c) due to increasing evapotranspiration with rising temperature (Fig. 4a). For the period 1968-2008, annual stem growth was better correlated to the sum of precipitation from April to June (P_{AMJ}) while for the period 1984-2008 the correlation with t_1 was better (Table 2 and 3), probably because t_1 takes into account the effect of warmer temperature, and hence higher evapotranspiration, during the latter period when P_{AMJ} does not.

Except for the tropical area, the vegetative activity pauses with low winter temperatures. A minimum temperature threshold ranging from 4 to 7°C, depending on species, is required for stem growth to occur (Körner, 2003; Rossi *et al.*, 2007; Deslauriers *et al.*, 2008; Gruber *et al.*, 2010; Swidrak *et al.*, 2011; Lempereur *et al.*, 2015). The onset of stem growth can be estimated from winter temperature (Delpierre *et al.*, 2015), so the mean winter temperature impacts directly the duration of the growth season and hence the annual stem growth (Rossi *et al.*, 2011). For the Mediterranean *Q. ilex*, however, there is no consensus that winter temperature is a good predictor of annual wood growth in most dendrochronological studies, and both negative correlations (Zhang & Romane 1990; Paton *et*

al., 2009; Gea-Izquierdo *et al.*, 2009) and positive correlations (Campelo *et al.*, 2009; Nijland *et al.*, 2011; Gea-Izquierdo *et al.*, 2011; Fig. 5) between annual stem growth and winter temperature were observed in the literature. The positive correlations had a coefficient of correlation between 0.2 and 0.4, which was consistent with our study for the period 1984-2008 ($r = 0.39 - 0.49$; Table 3). However, this correlation was not significant in our study for the period 1968-2008, both for t_0 and the mean temperature from January to March (T_{JFM}). Taken collectively, these results suggest that summer drought is the main limiting factor for *Q. ilex* growth in the Mediterranean and question the underlying reason for different growth responses to winter temperatures across studies.

Can warmer winter temperature compensate for earlier summer drought?

From 1968 to 2008, the annual stem growth and the duration of stem growth varied around a stable average or decreased non-significantly. Meanwhile, spring-summer water stress increased and so did winter temperature. The result of climate change over this period was an earlier occurrence of drought (t_1 , -38 days on average) and to a lesser extent an earlier growth onset (t_0 , -13 days; Fig. 4). Consequently, the rise of winter temperature partly mitigated the impact of earlier drought period on annual stem growth. The positive effect of warming on ecosystem functioning and tree growth through a longer vegetated season has been widely observed for boreal and temperate forests (Keeling *et al.*, 1996; Menzel *et al.*, 2006; D'Arrigo *et al.*, 2008; Dragoni *et al.*, 2011). In water limited regions, such as the Mediterranean, warming is however generally considered as an aggravating factor for drought, mainly because of increased evaporative demand (Angert *et al.*, 2005; Zhao and Running, 2010; Park *et al.*, 2012). Consequently, climate warming in the Mediterranean usually results in lower tree growth (Jump *et al.*, 2006; Sarris *et al.*, 2007; Peñuelas *et al.*, 2008; Piovesan *et al.*, 2008; Martin-Benito *et al.*, 2010), although a few studies observed a growth increase attributed to CO₂ fertilization (Martinez-Vilalta *et al.*, 2008; Koutavas 2013). Our results describe a particular situation where winter warming compensates for earlier summer drought, preventing any pinching or narrowing of the growth period, so that BA increment remained constant under the effects of these opposing pressures. This is especially surprising given that even in strongly temperature limited ecosystems, such as the boreal forest, climate warming has resulted in increased water limitation on tree growth (D'Arrigo *et al.*, 2008). It must be noted, however, that warming is also responsible for the increased water

deficit and subsequent earlier drying at our site, as no trend in precipitation was observed over the 1966-2013 period as previously identified for the region in Ruffault *et al.*, (2013).

It could thus be concluded that warming has a neutral impact on *Q. ilex* because precipitation is the main climatic driver of tree growth. Our analysis with moving correlations contradicts clearly this interpretation, however, as we observe an abrupt increase in the sensitivity of the growth response to temperature in the early 2000s, while the sensitivity of the response to precipitation decreases (Fig. 3). Temporal changes, over the recent decades, in the response of tree growth to climate have been observed in a large variety of climate and species (e.g. Briffa *et al.*, 1998; Büntgen *et al.*, 2006; Carrer and Urbinati 2006; Jump *et al.*, 2007; D'Arrigo *et al.*, 2008). As identified in the statement of hypothesis for the contextual framework of this study with the 'divergence problem' in northern forests (which is the tendency for tree growth at previously temperature-limited northern sites to demonstrate a weakening in temperature response concurrent with an increasing sensitivity to drought, D'Arrigo *et al.*, 2008), our results suggest a Mediterranean 'divergence problem' by which tree growth in water-limited Mediterranean ecosystems exhibit a weakening in precipitation response and an increasing sensitivity to temperature. Similar reports of temporal changes from water-driven to increasingly temperature-driven tree growth in water-limited ecosystems can be found in the literature. In northeast Spain, the variation over time of the climate growth response in beech forests demonstrated an increasing impact of summer temperature that exceeded the effect of precipitation over the second half of the 20th century (Jump *et al.*, 2007). In black pine forests in Spanish Mediterranean mountains, the increasing correlation between tree growth and summer temperature was concurrent with growth-precipitation relationships disappearing in summer and being progressively moved to earlier months in the year (Martin-Benito *et al.*, 2010). In Switzerland, the growth response of Scots pine, European larch and black pine to water availability in summer vanished after the 1980s and was partly replaced by a higher sensitivity to spring drought, due to an earlier budburst driven by increased spring temperatures (Feichtinger *et al.*, 2014). Although, these observations are not equivalent to ours of an increasing positive effect of winter temperature on tree growth and a decreasing sensitivity to spring drought, they collectively point out to an increasing influence of temperature on the growth of previously water-limited trees in response to climate change.

Another keystone result of our analysis is that the increase of the growth sensitivity to temperature occurred suddenly and only recently, from the 1996-2005 10-year window (Fig.

3). Interestingly, the temperatures at our site over that period were lower than the expected trend built on the long-term temperature series since 1966 (Fig 4), a similar regional pattern as the globally observed warming hiatus (Easterling and Wehner 2009; Trenberth and Fasullo 2013). This pause in warming was particularly sensible for winter temperatures with a shift of about 1.7°C (± 0.9) between observed and expected temperatures after 2002. Cool winter temperatures resulted in later growth onset and led to an increased temperature constraint on stem growth duration, while the constraint exerted by the water deficit increased constantly from 1968 without breakpoints nor changes in the trend line (Fig. 4). As a result, the stem growth of *Q. ilex*, which was mainly controlled by water deficit in the past, becomes controlled by both winter temperature and spring-summer water deficit after the 2000s. The pause in climate warming in turn disrupts the precarious balance between increased winter temperatures and increased spring –summer water deficit that temporarily allowed the maintenance of stem growth. This is, to our knowledge, the first example of a ‘divergence problem’ in the tree growth-climate relationship triggered not by continuous climate change but instead by a warming pause. This recent warming pause, which arises mainly from the variability in Atlantic and Pacific multidecadal oscillations, is likely to be reversed in the coming decades (Steinman *et al.*, 2015, Roberts *et al.*, 2015). Whether a future re-acceleration of the climate warming in the Mediterranean would resume the compensation of increasing water deficit on tree growth, or conversely exacerbate drought stress even more remains an open and important question. Climate projections for the Mediterranean region forecast an increase in potential evaporation due to higher temperature and a decrease in summer precipitation by the end of the 21st century (Gao and Giorgi 2008; Ruffault *et al.*, 2014) which is likely to advance the onset of drought more strongly than the spring growth onset (Lempereur *et al.*, 2015). These future trends in drought features together with the current growth-limiting winter temperatures could lead to a sharp reduction in forest productivity and an increase of tree mortality in Mediterranean *Q. ilex* forests in the near future.

TABLES

Table 1. Summary of the main characteristics of the two samplings used in the study, RWS and LTD: the method used to measure stem increment, the number of stem measured, the mean ΔB_{Ay} (mm²) and mean DBH (cm) in 2008, and the coefficient of correlation (r) between RWS and LTD sample over the period 1987-2008 (P-value < 0.05: *).

	Period	Method	Nb Stem	DBH 2008 (cm)	Mean ΔB_{Ay} (mm ²)	r (RWS vs. LTD)
RWS	1967-2008	Ring width	5-12	12,7 ($\pm 1,75$)	203,8 ($\pm 54,84$)	0,55 *
LTD	1987-2013	Diameter tape	125-114	10,5 ($\pm 1,85$)	154,4 ($\pm 44,47$)	

Table 2. Pearson's correlation coefficients between chronologies of annual stem growth (ΔBA_y) and the main phenology explanatory variables. The correlations are given for LTD and RWS over the period 1984-2013 when meteorological variables were measured on site, and over the period 1968-2008 for RWS using meteorological data from St Martin-de-Londres. The explanatory variables tested were the dates of growth start and stop (t_0 and t_1 , respectively) and the duration of stem growth ($\Delta t_{t_0-t_1}$). The coefficient of correlation (r), the sign of the correlation (+) and (-), and the level of statistical significance (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; **** $P < 0.0001$) are given. Significant correlations are indicated in bold.

	LTD	RWS	RWS
Period	1986-2013	1984-2008	1968-2008
t_0	-0.41*	-0.53*	0.17
t_1	0.55**	0.69***	0.66****
$\Delta t_{t_0-t_1}$	0.59**	0.75****	0.57***

Table 3. Pearson's correlation coefficients between annual stem growth (ΔBA_y) and monthly climatic data of precipitation and temperature for the period 1986-2013 and 1984-2008 using climatic data from Puéchabon for samples LTD and RWS, respectively. Correlations were tested from November in the previous year (t-1) to October in the current year (t). The coefficients of correlation (r), the sign of the correlation (+) and (-), and the level of statistical significance (*P < 0.05; **P < 0.01) are given. Significant correlations are indicated in bold.

	RWS				Δt_{t-1}			
	1984-2008		1966-2008		1984-2013		1966-2013	
	T	P	T	P	T	P	T	P
November (t-1)	0.11	-0.12	-0.19	0.00	0.12	0.19	-0.32 *	-0.09
December (t-1)	0.42 •	0.05	-0.06	-0.07	0.35 •	-0.07	-0.04	-0.14
Januaryr	0.49 *	-0.10	0.01	0.13	0.51 **	-0.05	0.17	0.12
February	0.39 •	-0.26	0.00	0.04	0.20	-0.08	0.24	0.16
March	0.34	-0.17	-0.09	0.25	0.43 *	-0.16	0.11	0.14
April	0.08	0.23	0.01	0.3 •	-0.02	0.41 *	0.02	0.14
May	0.10	0.47 *	-0.22	0.53 **	0.09	0.59 **	-0.31 •	0.61 ****
June	-0.46 *	0.22	-0.64	0.49 **	-0.22	0.35 •	-0.39 *	0.35 *
July	-0.59 **	0.32	-0.54 **	0.36 *	-0.40 *	0.17	-0.43 **	0.15
August	-0.10	0.01	-0.29 •	0.08	0.06	0.11	-0.36 *	0.06
September	-0.43 •	-0.41 •	-0.42 *	-0.24	-0.15	-0.56 **	-0.31 *	-0.19
October	-0.22	-0.13	-0.13	-0.06	-0.31	-0.38 •	-0.22	-0.13
JFM	0.49 *	-0.20	-0.04	0.19	0.46 *	-0.14	0.25	0.20
AMJ	-0.16	0.53 *	-0.36 *	0.74 ****	-0.07	0.78 ****	-0.28 •	0.61 ****
JAS	-0.45 *	-0.35	-0.5 **	-0.11	-0.19	-0.46 *	-0.44 **	-0.12
from Nov(t-1) to Oct	0.01	-0.15	-0.36 *	0.23	0.10	-0.10	-0.26	-0.14

FIGURES

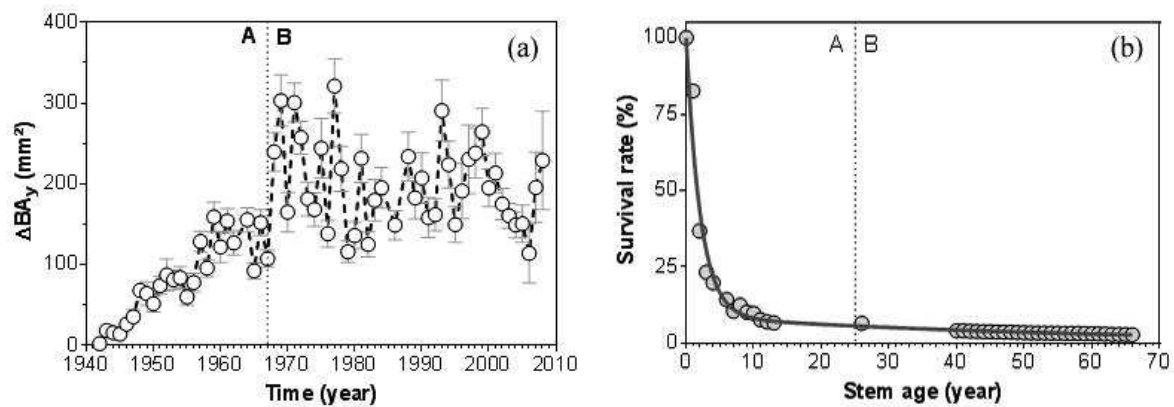


Figure 1. Stem growth dynamic and survival rate in a *Quercus ilex* coppice over 66 years after a clear-cut. a) Chronological series of annual basal area increment (ΔBA_y) from 1942 to 2008. Mean ΔBA_y is in mm^2 and error bar is standard error among sampled trees ($n=12$ or $n=5$). b) Survival rate of resprouts after a clear-cutting. The values for the age 0-26 years old are from the CCE and for the age 40-68 years old from the LTD. The nonlinear relationship between survival rate and stem age is represented (grey line; $R^2 = 0.97$; $\text{RMSE} = 3.28\%$). For both figures vertical lines delimit the transition period between period A (1942-1967) and period B (1967-2008). The breakpoint is around 1967.

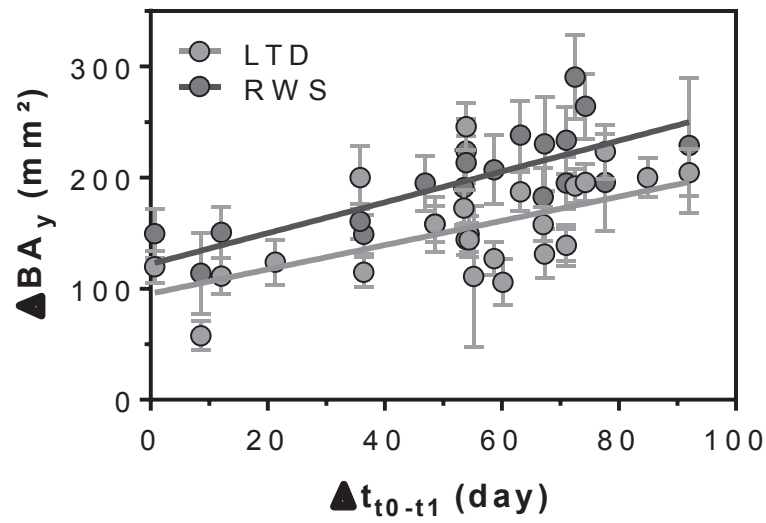


Figure 2. Relationship between yearly basal area increment (ΔBA_y) and the duration of the spring BA increment period (Δt_{t0-t1}). The mean ΔBA_y (mm²) of RWG (dark grey circle) and LTD (light grey circle) are represented for the periods 1984-2008 and 1986-2013, respectively. The linear relationships between ΔBA_y and Δt_{t0-t1} are represented for RWG ($\Delta BA_y = 1.26 * \Delta t_{t0-t1} + 125.0$; $R^2 = 0.52$; P-value < 0.001) and LTD ($\Delta BA_y = 1.05 * \Delta t_{t0-t1} + 96.52$; $R^2 = 0.35$; P-value < 0.01). The bars depict the standard errors between sampled trees.

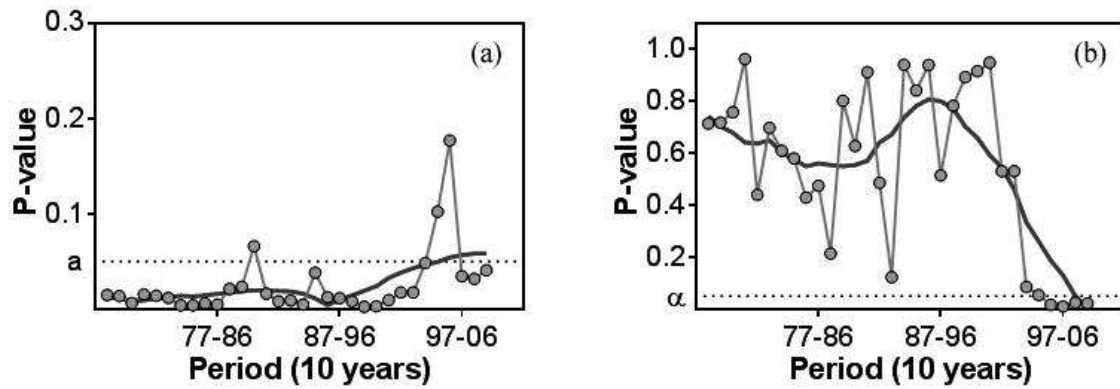


Figure 3. Temporal variations of the P-value of the relationships between annual basal area increment (ΔBA_y) of RWS data and the climatic variables T_{JFM} and P_{AMJ} . The P-value was obtained for running time windows of 10 years from 1967 to 2008. The red line is a running average represented to illustrate the tendency. The dotted horizontal line indicates the significance level $\alpha = 0.05$.

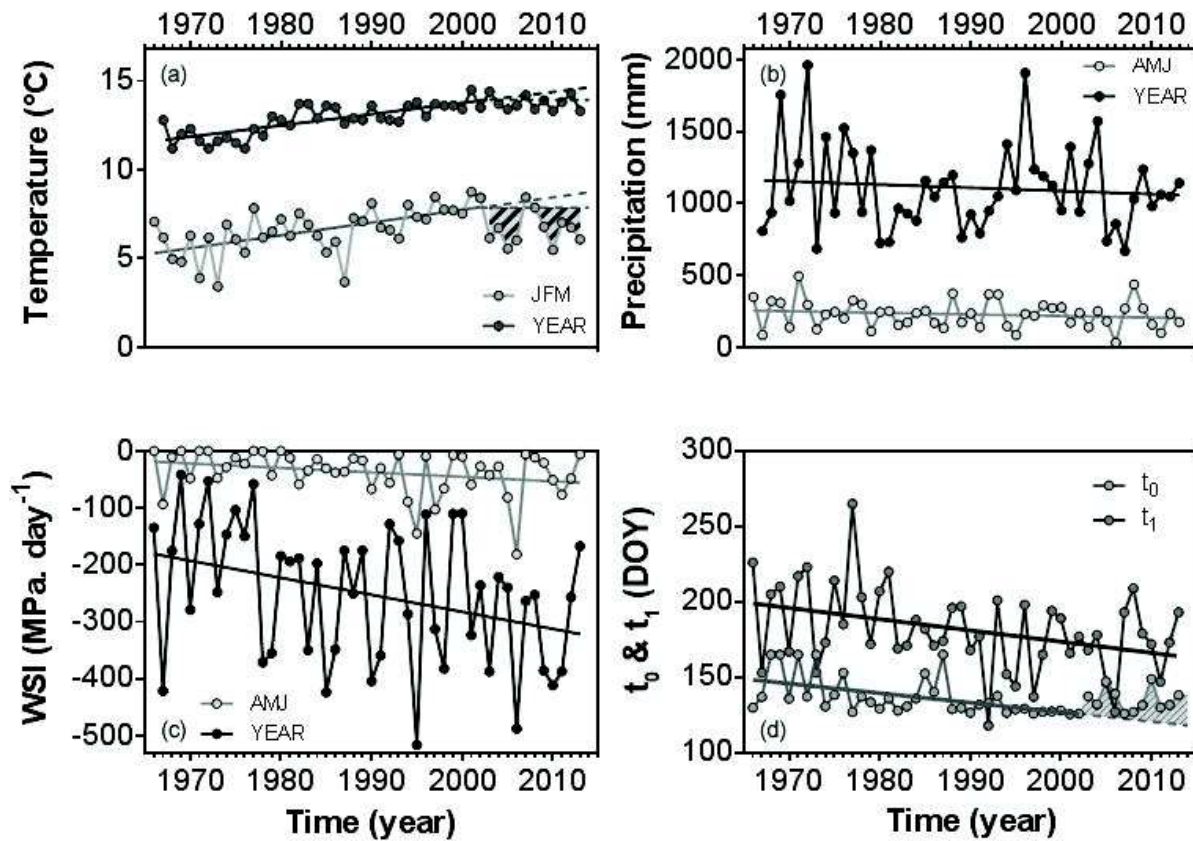


Figure 4. Temporal trends of (a) mean annual temperature (black) and JFM temperature (grey), (b) mean annual precipitation (black) and AMJ precipitation (grey), (c) annual WSI (black) and AMJ three months WSI (grey), and (d) phenological spring growth start DOY (t_0 , grey) and drought onset DOY (t_1 , black) from 1967 to 2013. The effect of the warming pause on the JFM temperature (panel a) and t_0 (panel d) is shown by the shaded area between the data and the regression line.

SUPPORTING INFORMATION

Supporting Information Methods S1. Stem circumference measurements by automatic dendrometers

We followed stem circumference variations on 6 trees in period 2004-2007 and on 12 trees in period 2004-2011. As the *Q. ilex* species exhibits very low wood growth at our site (Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011), we selected trees that belong to the higher classes of DBH (> 7 cm) in order to ensure a stronger BA signal. Stem circumference changes were recorded using automatic dendrometers (AD) (ELPA-98, University of Oulu, Finland). The outer layer of dead bark was removed on each selected tree prior setting up the AD at 1.3 m above ground. Band dendrometers are made of a potentiometer and a band of stainless steel (resolution < 27 μm , temperature sensitivity $1.65 \times 10^{-5} \text{ mm}^{-1} \text{ C}^{-1}$) connected to a data logger (model CR 1000, Campbell Scientific Ltd, Shepshed, UK). Measurements were recorded at a 30 min time step resolution. The maximum daily value of circumference was recorded daily (typically happening around midnight). The daily circumferences were transformed and expressed in mm^2 to obtain daily basal area (in $\text{mm}^2 \text{ day}^{-1}$). We summed the daily basal area on the year to obtain annual basal area increment (ΔBA_y).

Table S1. Sample characteristics of long term diameters at breast height (DBH) monitoring (LTD) and annual stem growth monitoring by automatic dendrometers (AD) : the period of measurement, the method used to measure, the number of stem sample, the mean of yearly stem growth (ΔBA_y ; mm^2) and the mean of DBH measured in 2008. The coefficient of correlation (r) between LTD and AD over the period 2004-2013 is given (P-value < 0.001: **).

	Period	Method	Nb Stem	DBH 2008 (cm)	Mean ΔBA_y (mm^2)	r (RWS vs. LTD)
LTD	1987-2013	Diameter tape	125-114	10.5 (± 1.85)	154.4 (± 44.47)	0.90 (**)
AD	2004-2013	Automatic Dendrometers	6 - 12	11.1 (± 2.45)	185.8 (± 70.00)	

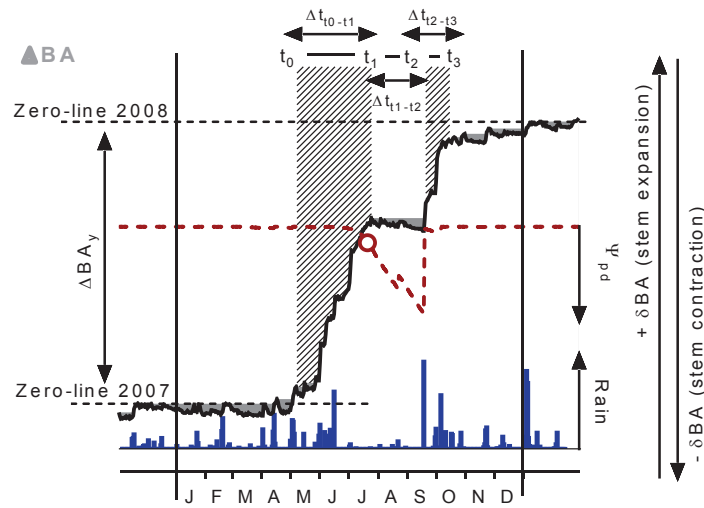


Figure S1. Illustration of the method used for the data processing of automatic dendrometers (AD), following the approach of Zweifel *et al.*, (2010). The year 2007 has been taken as a typical example of the pattern of cumulated daily basal area variations (δBA). The stem water deficit (area in grey), tree predawn water potential (Ψ_{pd} ; red dotted line) and rainfall (Rain; blue bar) are indicated. The different phases of BA variations (Δt_{0-t1} , Δt_{1-t2} , Δt_{2-t3}) are illustrated with the double arrows and the critical date for stem increment (t_0 , t_1 , t_2 , t_3) reported (see text for definitions). The zero-line of the current year is the culmination point of the past year. (Lempereur *et al.*, 2015)

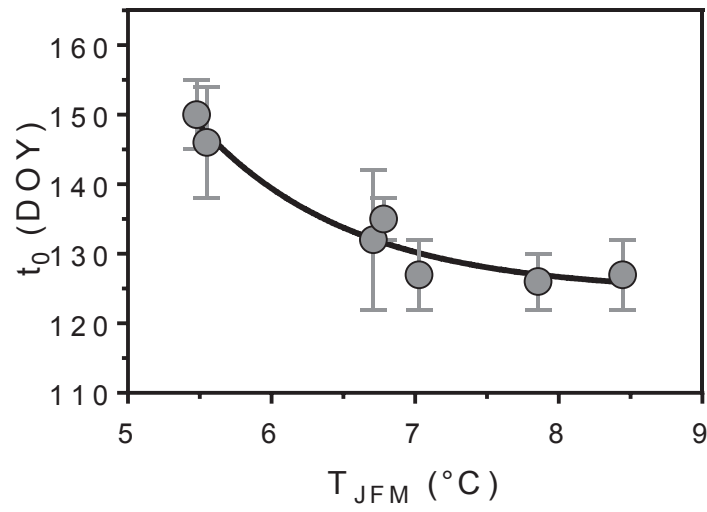


Fig S2. Relationship between the spring onset of growth (t_0) and the January to March temperature (T_{JFM}) for climatic station of St Martin-de-Londres. The following nonlinear relationship was fitted between t_0 and T_{JFM} : $t_0 = 4300 \cdot \exp(-0.953 T_{JFM}) + 124.4$. The R^2 and the RMSE of the observed t_0 versus the t_0 predicted by the relationship are 0.95 and 2.6 days respectively. The bars depict the standard errors between sampled trees ($n = 6$ or 12).

Table S2. Meteorological data for the station of Puéchabon (period 1984-2013) and St Martin-de-Londres (period 1984-2013 and 1965-2013). Sum of rainfall (P) and mean air temperature (T_M) are indicated for the four seasons and the whole year. The standard deviations are given in brackets.

			Puéchabon	St Martin de Londres
P (mm)	1984-2013	JFM	202.6 (± 153.18)	237.9 (± 168.4)
		AMJ	187.8 (± 73.09)	221.1 (± 91.44)
		JAS	159.3 (± 69.72)	205.4 (± 92.17)
		OND	365.9 (± 182.18)	426.2 (± 208.12)
		Year	915.6 (± 228.52)	1090.5 (± 305.75)
	1966-2013	JFM	X	290.0 (± 190.76)
		AMJ	X	228.8 (± 95.44)
		JAS	X	203.1 (± 101.84)
		OND	X	388.5 (± 195.19)
		Year	X	1110.5 (± 315.68)
T_M °(C)	1984-2013	JFM	7.1 (± 1.31)	6.9 (± 1.13)
		AMJ	15.4 (± 1.05)	15.8 (± 0.84)
		JAS	20.4 (± 1.24)	21.1 (± 0.95)
		OND	9.9 (± 0.82)	10.0 (± 0.53)
		Year	13.2 (± 0.67)	13.5 (± 0.53)
	1966-2013	JFM	X	6.6 (± 1.21)
		AMJ	X	15.3 (± 1.09)
		JAS	X	20.6 (± 1.29)
		OND	X	9.5 (± 1.13)
		Year	X	13.0 (± 0.89)

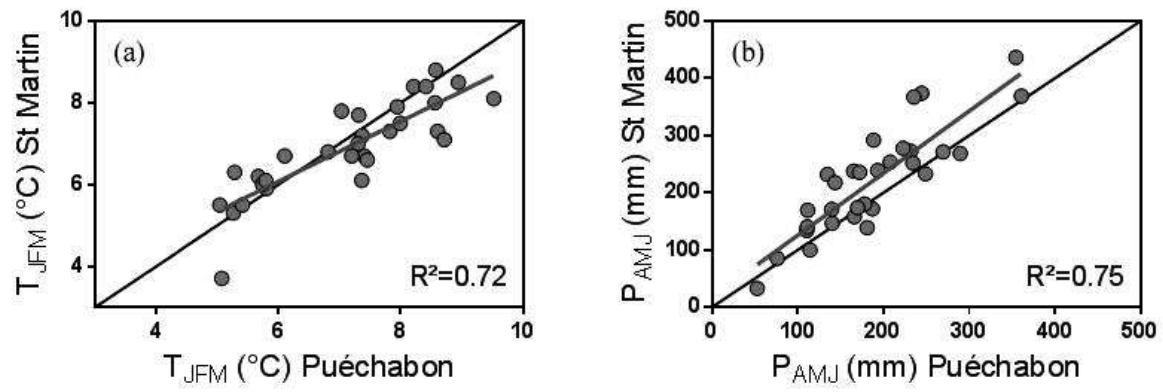


Figure S3. Relationships between the meteorological data of Puéchabon and St Martin-de-Londres for the overlap period 1984-2013. The figures represent the relationships for a) the mean temperature from January to March and b) the sum of precipitation from April to June. For both figures the linear regressions are represented (grey line; a) T_{JFM} (StMartin) = $0.74 \cdot T_{JFM}$ (Puéchabon) + 1.66; and b) P_{AMJ} (StMartin) = $1.09 \cdot P_{AMJ}$ (Puéchabon) + 17.27). The straight 1/1 line is presented in black.

Table S3. Results of the Mann-Kendall (τ and P-value) and Theil-Sen tests (Slope) for the trends in mean temperature (Tm), minimum temperature (Tn) and maximum temperature (Tx), precipitation (P), and water stress integral (WSI) from 1967 to 2013. Significant trends are indicated in bold (NS: non-significant; *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.0001).

	Tm			Tn			Tx			P			WSI		
	τ		Slope (S)	τ		Slope (S)	τ		Slope (S)	τ		Slope (S)	τ		Slope (S)
January	0.20	*	0.03	-0.01	NS	0.00	0.34	***	0.07	-0.18	NS	-1.49	0.03	NS	0.00
February	0.03	NS	0.01	-0.20	*	-0.05	0.30	**	0.06	-0.25	*	-1.85	0.00	NS	0.00
March	0.31	**	0.06	0.00	NS	0.00	0.43	****	0.10	-0.11	NS	-0.73	-0.06	NS	0.00
April	0.46	****	0.05	0.20	*	0.02	0.41	****	0.09	0.03	NS	0.10	-0.11	NS	0.00
May	0.49	****	0.06	0.17	NS	0.02	0.53	****	0.11	-0.12	NS	-0.64	-0.13	NS	0.00
June	0.43	****	0.06	0.20	*	0.02	0.45	****	0.10	-0.05	NS	-0.21	-0.21	*	-0.38
July	0.32	**	0.05	0.22	*	0.02	0.33	***	0.08	-0.03	NS	-0.06	-0.28	**	-0.89
August	0.42	****	0.06	0.15	NS	0.02	0.49	****	0.10	-0.17	NS	-0.74	-0.34	***	-1.26
September	0.18	NS	0.03	-0.03	NS	0.00	0.28	**	0.06	0.12	NS	1.15	-0.14	NS	-0.43
October	0.28	**	0.05	0.15	NS	0.03	0.30	**	0.05	0.12	NS	1.40	0.02	NS	0.00
November	0.25	*	0.04	0.13	NS	0.03	0.37	***	0.07	0.07	NS	0.55	0.20	*	0.00
December	0.23	*	0.03	0.05	NS	0.01	0.38	***	0.06	-0.01	NS	-0.08	0.03	NS	0.00
JFM	0.23	*	0.03	-0.11	NS	-0.02	0.49	****	0.08	-0.25	*	-4.18	-0.02	NS	0.00
AMJ	0.60	****	0.06	0.27	**	0.02	0.65	****	0.11	-0.10	NS	-1.18	-0.21	*	-0.54
JAS	0.37	***	0.05	0.15	NS	0.01	0.49	****	0.08	0.05	NS	0.51	-0.29	**	-2.48
OND	0.37	***	0.04	0.21	*	0.03	0.48	****	0.06	0.11	NS	2.21	0.03	NS	0.00
Year	0.56	****	0.05	0.18	NS	0.01	0.65	****	0.08	-0.07	NS	-2.25	-0.24	*	-2.82

Partie 2 – Chapitre 2

GESTION FORESTIERE : EFFET DES ECLAIRCIES SUR LA CROISSANCE D'UN TAILLIS DE CHENE VERT MEDITERRANEEN

1. Introduction

1.1. Les taillis méditerranéens de chênes verts

Les chênaies vertes (*Quercus ilex* L.) représentent 65 500 km² dans le bassin méditerranéen et 3 500 km² dans le sud de la France. L'exploitation de ces forêts a varié au cours du temps, mais la production de charbon de bois est restée la ressource prédominante des chênaies vertes. A la fin du XIX^{ème} siècle, cependant, la production d'écorces pour l'extraction du tannin était la principale ressource économique des forêts de chênes verts languedociennes. L'exploitation des forêts de chênes verts se faisait par des coupes à blanc avec une périodicité de 20 à 30 ans et des techniques particulières de régénération des souches (« saut du piquet ») (Regimbeau, 1879 ; Ducrey et Turrel, 1992). Ce façonnement de la forêt a conduit à une structure de type taillis avec un grand nombre de tiges de petit diamètre. Cette structure n'est donc pas liée à un quelconque déterminisme écologique mais est le résultat d'usages particuliers. Depuis les années 1950, les changements de la couverture paysagère dans la région sont les résultats de la cessation de l'exploitation forestière, de l'expansion des espèces arborées sur les terres cultivées, et de l'abandon de l'élevage de moutons (moins de pâturage). Ce système favorise le chêne vert qui devient une espèce majoritaire (Debussche *et al.*, 1987 ; Schaab *et al.*, 2000.) De nos jours ces taillis sont peu ou pas exploités, et ces formations végétales vieillissantes ne sont plus soumises qu'aux règles de l'auto-éclaircie. Cette situation est toutefois en train d'évoluer avec un regain récent de l'exploitation des taillis méditerranéens de chênes pour le bois énergie. La production de bois est actuellement en augmentation de 1% par an en région Languedoc-Roussillon et de 0.9% par an en région PACA, et la ressource est encore sous-exploitée par rapport à la moyenne nationale.

L'éclaircie des taillis de chênes verts âgés représente un mode de gestion sylvicole alternatif à l'exploitation par coupes à blanc, et qui allie potentiellement la production de bois avec une mitigation des effets du déficit hydrique et une meilleure protection contre les incendies. Ce mode de gestion, bien qu'ayant été proposé dès les années 1980 (Ducrey, 1988 ; Ducrey et Toth, 1992), n'a été que très peu mis en pratique par les gestionnaires forestiers. Mais les changements climatiques en cours, de meilleures connaissances scientifiques sur les mécanismes physiologiques de réponse des arbres à la sécheresse et l'augmentation de la demande en bois dans la région méditerranéenne appellent à une réévaluation des avantages et effets de cette pratique.

1.2. Les traitements par éclaircies

La capacité de *Q. ilex* à rejeter de souche lui confère un caractère adaptatif pour se régénérer facilement après des perturbations naturelles ou anthropiques, telles que le feu ou une coupe. Après une coupe à blanc, jusqu'à 260 000 rejets de souche à l'hectare peuvent être dénombrés (données issues de la forêt de Puéchabon ; cf partie 2 chapitre 3), la majorité des taillis de chênes verts a donc une très forte densité de tiges. Cette structure dense implique une très forte compétition pour les ressources et par conséquent un très faible taux de croissance de l'ordre de moins de 1 mm de diamètre par an (Gracia *et al.*, 1996 ; Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011b). Le taillis va naturellement s'auto-éclaircir par la mort des brins dominés, et la densité du peuplement se réduire au fur et à mesure.

Une gestion sylvicole par éclaircie peut être envisagée pour diminuer la compétition pour les ressources entre les arbres restants et ainsi augmenter la croissance. Ce traitement favorise la vigueur et la résistance des tiges sélectionnées qui bénéficient d'une plus importante ressource en eau du sol, en nutriments et en lumière laissée par les arbres coupés (Aussenac, 2000 ; Corcuera *et al.*, 2006 ; Gracia *et al.*, 1999 ; Misson *et al.*, 2003). L'éclaircie peut aussi avoir un fort intérêt pour les peuplements forestiers méditerranéens en atténuant le déficit hydrique lors de la période de sécheresse estivale (Aussenac et Granier, 1987 ; Bréda *et al.*, 1995 ; Canellas *et al.*, 2004 ; Dwyer *et al.*, 2007 ; McDowell *et al.*, 2003 ; Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011). La diminution de la compétition se traduit par un effet positif à court terme sur la physiologie de l'arbre (Bréda *et al.*, 1995 ; McDowell *et al.*, 2003), à plus long-terme les effets positifs de l'éclaircie se manifestent surtout par des ajustements structurels comme l'accroissement de la couronne et du volume d'exploration racinaire (Badeau *et al.*, 1995 ; McDowell *et al.*, 2006). Ces effets positifs sur la physiologie et la ressource en eau des arbres se traduisent par une plus forte croissance, mais aussi, généralement, par une meilleure résistance et résilience de la croissance aux sécheresses intenses (Misson *et al.*, 2003 ; McDowell *et al.*, 2006 ; Sohn *et al.*, 2013 ; Guillemot *et al.*, 2015). Les arbres les plus vigoureux, avec un meilleur statut en eau et de meilleures réserves carbonées, sont plus à même de résister et/ou de récupérer lorsque les conditions entraînent un stress hydrique ou carboné (Breshears *et al.*, 2009 ; Kohler *et al.*, 2010 ; McDowell *et al.*, 2008). Ceci suggère qu'un peuplement éclairci serait plus résistant au changement climatique prévu pour la région méditerranéenne qui induirait notamment une intensification du stress hydrique dans un futur proche (Guillemot *et al.*, 2014 ; Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011b).

L'éclaircie des taillis peut aussi représenter un mode de gestion efficace pour réduire la charge en combustible et donc le risque d'incendie (Moritz *et al.*, 2014), en particulier l'éclaircie par le bas qui élimine les arbres les plus petits au profit des arbres dominants (Agee et Skinner, 2005). L'éclaircie présente en outre l'avantage de réduire le stress hydrique et donc de limiter la combustibilité en améliorant la teneur en eau de la végétation. Cette pratique peut toutefois favoriser la croissance des espèces de sous-bois en diminuant la compétition pour la lumière (Letts *et al.*, 2012), ce qui risquerait, au contraire, de favoriser la propagation du feu. De même, l'éclaircie favorise la production de rejets de souche chez le chêne vert (Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011), ce qui en plus d'accroître la quantité de sous-bois induit également une continuité verticale du combustible et facilite encore la propagation des feux. Au contraire, un taux de recouvrement de la canopée inférieur à 60% limite fortement la propagation des incendies de couronnes (Abades *et al.*, 2014).

1.3. Présentation et objectifs de l'étude

L'éclaircie est un traitement sylvicole qui correspond à la coupe d'une partie de la surface terrière du peuplement au profit des tiges (troncs) restantes. Ce traitement est généralement utilisé dans le but d'accroître la production de bois par la suppression de compétiteurs. Il a aussi pour intérêt d'augmenter la qualité du bois en renforçant la vigueur de l'arbre et sa résistance aux insectes et aux maladies. En libérant les ressources en eau et en lumière pour les arbres restants les traitements par éclaircie sont potentiellement une gestion efficace dans des milieux soumis au déficit hydrique tel que les régions du pourtour méditerranéen.

Les études sur le long terme dans des peuplements ayant subi différentes intensités d'éclaircies peuvent apporter des informations quant aux structures forestières les mieux adaptées pour résister aux conditions climatiques plus sèches prévues dans le futur pour la région méditerranéenne (Gea-Izquierdo *et al.*, 2009 ; Kohler *et al.*, 2010 ; Misson *et al.*, 2003). Plusieurs études ont décrit certains effets à court terme des traitements par éclaircies dans des taillis de chênes verts (Ducrey et Toth, 1992 ; Cotillas *et al.*, 2009 ; Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011), mais les effets sur le long terme et leur potentiel à atténuer les effets des changements climatiques restent encore peu étudiés.

Deux expérimentations permettant d'étudier les effets de la gestion sylvicole par éclaircie ont été conduites dans la forêt de chênes verts de Puéchabon: la première est un suivi

sur 30 ans de 4 traitements d'éclaircies de différentes intensités, la seconde combine un traitement d'éclaircie et d'exclusion de 30% des pluies. Ces expérimentations permettent d'une part d'estimer l'impact des éclaircies sur l'accroissement du tronc et sur le maintien de cet effet dans le temps, et d'autre part de tester l'effet d'une diminution des précipitations sur l'accroissement du tronc dans un taillis éclairci et non éclairci. Nous avons fait l'hypothèse que l'éclaircie du taillis augmente la croissance des troncs et atténue les effets de la diminution de l'apport en eau en réduisant la compétition inter-tiges.

2. Matériel et Méthode

2.1. Site d'étude : historique

Le site d'étude est situé dans la forêt domaniale de Puéchabon (3°35'45''E, 43°44'29''N, 270 m a.s.l.) à 35 km au nord-ouest de Montpellier. Le descriptif complet du site est donné en introduction générale de la thèse. La forêt domaniale de Puéchabon, d'une superficie de 690 hectares a été achetée par l'Etat à la commune de Puéchabon le 7 mars 1923. Elle fait partie d'un massif forestier de plus de 2000 hectares. En 1923, cette forêt était constituée de 160 hectares entièrement boisés en plateau, 250 hectares boisés en pente (gorges de l'Hérault) et 28 hectares de vides et de clairières (qui ont été progressivement colonisés par le chêne vert en majorité). Elle a été aménagée (décret du 6 mai 1925) en taillis simple à la révolution de 30 ans et sans quart de réserve. L'exploitation de ce taillis a été interrompue au cours des années 1950. Pour les parcelles suivies dans notre étude (décrites ci-après), les deux dernières dates d'exploitation sont :

- 1905 et 1928 : pour le bloc A57
- 1917 et 1942 : pour les blocs A43a et A43b ainsi que pour les parcelles de l'expérimentation CT2E

2.2. Dispositifs expérimentaux

Nous disposons pour cette étude de deux expérimentations d'éclaircie, la première est un suivi de l'effet de l'éclaircie sur le long terme (appelé SELT, Suivi d'Eclaircie à Long-Terme, dans la suite du texte) qui a été réalisé par l'équipe de l'INRA d'Avignon de 1985 à 1991, la seconde est un traitement d'éclaircie combiné avec une exclusion de pluie (appelé

CT2E, Couplage des Traitements Eclaircie et Exclusion, dans la suite du texte). Le descriptif de ces deux dispositifs est donné ci-dessous.

Tableau 1. Caractéristiques des tiges échantillonnées dans les blocs (A43a, A43b et A57) en 1986 après le traitement éclairci. Sont données par bloc et par traitement (Trait. : témoin (T0%), éclaircies : faible (E26%), moyenne (E43%), forte (E58%) et très forte (E78%)) le nombre d'individus échantillonnés (Nb), le DBH (en cm ; moyenne (Mean) et écart-type (SD)) et la surface terrière (en mm² ; moyenne (Mean) et écart-type (SD)).

Bloc	Trait.	Nb	DBH (cm)		BA (mm ²)	
			Mean	SD	Mean	SD
A43a	T0%	61	7,6	0,28	4970,6	385,26
	E26%	42	6,6	0,24	3689,3	274,47
	E43%	41	6,6	0,22	3698,5	242,67
	E58%	44	6,9	0,22	3939,0	246,01
	E78%	43	8,6	0,23	6128,8	331,93
A43b	T0%	66	8,6	0,27	6198,4	376,66
	E26%	41	7,9	0,27	5317,6	355,84
	E43%	42	7,6	0,23	4767,5	284,40
	E58%	44	9,0	0,25	6651,4	370,85
	E78%	43	9,0	0,22	6682,6	325,66
A57	T0%	65	10,5	0,35	9385,6	642,84
	E26%	41	9,9	0,31	8146,1	535,06
	E43%	44	9,3	0,24	7111,5	372,06
	E58%	45	10,3	0,31	8797,4	547,21
	E78%	41	11,9	0,31	11751,8	678,14

a. Expérimentation SELT

L'expérimentation a débuté en 1985 sur deux populations de chênes verts âgées de 43 et 57 ans, avec 2 blocs sélectionnés dans le taillis de 43 ans (appelés A43a et A43b) et 1 bloc dans le taillis de 57 ans (appelé A57). Les 3 blocs sont formés de 5 parcelles: 4 intensités d'éclaircies : faible (E26%), moyenne (E43%), forte (E58%) et très forte (E78%) et un témoin (T0%). Les coupes d'éclaircie ont été effectuées en mars 1986 en supprimant en priorité les arbres de plus petit diamètre (éclaircie par le bas) tout en essayant de conserver une bonne homogénéité du peuplement ainsi que l'ensemble du sous-bois. Pour chaque parcelle éclaircie, un sous-échantillon d'environ 45 arbres a été sélectionné en répartissant le nombre d'arbres dans chaque classe de circonférence proportionnellement à la distribution de chaque classe dans le taillis. Un nombre d'arbres plus important a été suivi dans les parcelles témoins (environ 60) afin de bien représenter les homologues des arbres des traitements. Les caractéristiques des arbres échantillonnés en 1986 sont données dans le Tableau 1. Un suivi de la croissance a été réalisé au mètre forestier chaque année en janvier de 1986 à 1991 puis de

nouveau en 2012 et 2014. Nous avons regroupé l'accroissement en surface terrière en 3 périodes : de 1986 à 1990, de 1991 à 2012 et de 2013 à 2014.

b. Expérimentation CT2E

En mars 2003, un dispositif d'exclusion de pluie a été installé sur le site de Puéchabon (Figure 1) sur 3 répétitions distantes les unes des autres de 200 m environ et situées sur des surfaces planes de manière à limiter l'écoulement latéral de l'eau. Ces répétitions comportent chacune quatre parcelles de 100 m² (10 m × 10 m). Deux sont des témoins (contrôle, C) et deux sont soumises à une exclusion des précipitations incidentes (exclusion, E). Les parcelles du traitement sec sont équipées de gouttières en PVC (14 m x 0,19 m) suspendues sous la canopée. Ce système permet l'interception de 27% des précipitations en comparaison au traitement témoin (Limousin *et al.*, 2008), tandis que dans les parcelles témoins les gouttières sont placées à l'envers de façon à reproduire les modifications du microclimat et de l'albédo de la parcelle d'exclusion. Dans l'une des parcelles témoins et l'une des parcelles avec exclusion de pluie une éclaircie a été pratiquée en coupant 30% de la surface terrière des chênes verts ainsi que l'ensemble du sous-bois. Les arbres coupés ont été sélectionnés parmi les arbres dominés (éclaircie par le bas). Depuis 2003, une mesure du DBH au mètre forestier est réalisée chaque année en janvier ainsi qu'un relevé de la mortalité.

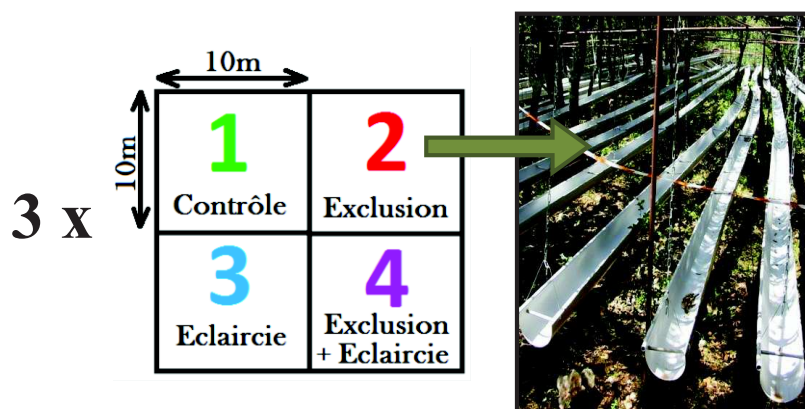


Figure 1. Dispositif de manipulation de l'écosystème CT2E. Photographie de la parcelle exclusion du dispositif (à droite).

2.3. Analyses statistiques

L'accroissement entre 2 mesures (l'année t et l'année t + x) est calculé en surface terrière (ΔBA , mm²), suivant l'équation 1 :

$$\Delta BA = \pi \times \left[\left(\frac{DBH_{t+x}}{2} \right)^2 - \left(\frac{DBH_t}{2} \right)^2 \right] \quad (1)$$

Avant éclaircie les parcelles d'un même bloc avaient des fréquences de diamètre homogènes, mais la suppression des arbres les plus petits dans les traitements éclaircies entraîne une différence de diamètre des arbres entre les parcelles après l'application du traitement. Afin de pouvoir comparer les croissances observées entre les différentes parcelles il est donc nécessaire de prendre en compte ces différences de diamètre, car la croissance des arbres est fortement influencée par la taille. Pour cela on ajuste un modèle linéaire qui relie croissance annuelle (ΔBA_{yr}) et diamètre (DBH) de l'individu i pour chaque traitement j suivant l'équation 2:

$$\Delta BA_{ij} = a + b_i + c \times DBH_j + d_i \times DBH_j + \varepsilon_{ij} \quad (2)$$

Grâce à ce modèle d'ANCOVA on calcule la croissance de chaque groupe pour le diamètre moyen des tiges en 1985 (87 mm et 78 mm pour les dispositifs SELT et CT2E respectivement). Par la suite ces moyennes ajustées sont comparées deux à deux par un test post-hoc corrigé par la procédure de Holm. Pour analyser les données de croissance de manière temporelle, la même structure de modèle mixte a été utilisée en ajoutant la variable année comme effet fixe et les individus comme effet aléatoire.

Pour étudier les données de mortalité, deux approches ont été utilisées. L'analyse a d'abord été faite sur l'ensemble de la période de suivi avec le modèle de survie de Cox. Dans un second temps un GLM a été ajusté pour chaque année pour évaluer la réponse de la mortalité annuelle, dont la distribution est supposée binomiale, au traitement et au DBH en utilisant le logit comme fonction de lien.

3. Résultats

3.1. Expérimentation SELT

a. Réponse de la croissance à l'éclaircie sur la période 1985-2015

Le suivi des parcelles étudiées s'étend sur 30 ans, de 1985 à 2015. A la fin de l'expérience les tiges étaient âgées de 73 ans pour les parcelles du bloc A43a et A43b et de 87 ans pour le bloc A57. Au cours des 30 ans du suivi, les parcelles témoins ont une maturation naturelle : dans le bloc A43a, par exemple, la surface terrière augmente de $20 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ à

28 m² ha⁻¹ alors que la densité de tiges diminue de 7600 tiges ha⁻¹ à 4800 tiges ha⁻¹. Avant le traitement d'éclaircie le diamètre des tiges était homogène au sein de chaque bloc mais hétérogène entre les blocs (Ducrey *et al.*, 1987) : le diamètre moyen dans les blocs A43a, A43b et A57 tous traitements confondus, était respectivement de 4,9 cm, 5,5 cm et 7,4 cm et la densité de 8800 tiges ha⁻¹, 7700 tiges ha⁻¹ et 6300 tiges ha⁻¹. Le diamètre a un fort effet sur la croissance ($F = 729,15$; $P\text{-value} < 0,0001$) et par conséquent la croissance absolue du traitement témoin est plus importante dans le bloc A57 qui a le plus grand diamètre moyen (1,9 cm an⁻¹) que dans le bloc A43a (1,3 cm an⁻¹) qui a le plus petit diamètre moyen ($t = 4,673$; $P\text{-value} < 0,0001$).

L'éclaircie du couvert a un effet positif sur la croissance des arbres dans les trois blocs, que ce soit sur la croissance absolue ou sur la croissance estimée pour le diamètre moyen. La sélection des plus grosses tiges dans les traitements d'éclaircie ($F = 8,59$; $P\text{-value} < 0,01$) entraîne une croissance plus forte dans ces traitements liées à la différence de taille des arbres. Cependant, l'éclaircie a également un effet positif sur la croissance estimée pour le diamètre moyen dans les trois blocs (dans l'ordre $F = 35,14$; $P\text{-value} < 0,0001$; $F = 59,14$; $P\text{-value} < 0,0001$ et $F = 48,13$; $P\text{-value} < 0,0001$; Figure 2). La croissance est significativement plus forte que dans la parcelle témoin à partir de l'intensité d'éclaircie moyenne dans les trois blocs A43a, A43b et A57. On remarque également que la croissance augmente significativement avec l'intensité d'éclaircie dans chacun des blocs.

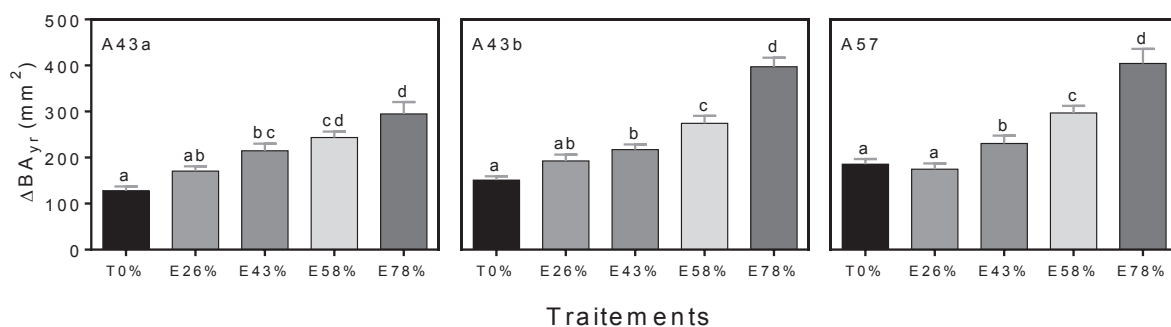


Figure 2. Moyenne sur la période 1986 – 2014 de la croissance annuelle de la surface terrière des tiges (moyenne $\pm$ SE – mm².an⁻¹, n = 41–66) estimée au diamètre moyen de chaque bloc. Statistiques issues de pairwise t-test au seuil 5%.

b. Effet du temps sur la réponse à l'éclaircie

La croissance des tiges du traitement témoin oscille autour de $1,6 \text{ cm}^2 \text{ an}^{-1}$ avec une importante variation interannuelle ($F = 34,71$; $P\text{-value} < 0,0001$). Pour la période de 1986-1987, seules les éclaircies fortes et très fortes ont une croissance significativement supérieure au témoin, alors qu'à partir de 1988 l'effet du traitement augmente significativement la croissance des tiges pour les intensités d'éclaircie moyenne, forte et très forte (Figure 3 ; Tableau 2).

Il y a une diminution significative de l'effet de l'éclaircie au cours du temps pour les éclaircies fortes et très fortes (respectivement pente = $-0,045 \text{ cm}^2 \text{ an}^{-2}$, $t = -5,19$; $P\text{-value} < 0,0001$ et pente = $-0,113$; $t = -12,13$; $P\text{-value} < 0,0001$; Figure 3), alors que l'effet de l'éclaircie moyenne est stable au cours du temps (pente = $-0,0068$, $t = -0,73$; $P\text{-value} = 0,84$). Ainsi pendant la période 2013-2014 la croissance des parcelles avec forte ou très forte éclaircie est similaire à celle des parcelles moyennement éclaircies (respectivement $t = -0,157$; $P\text{-value} = 0,99$ et $t = -0,723$; $P\text{-value} = 0,95$). Il en résulte cependant un effet toujours significatif de l'éclaircie du couvert sur la croissance 28 ans après l'application du traitement dans les parcelles moyennement, fortement et très fortement éclaircies.

Tableau 2 : Croissance annuelle (ΔBA_{yr}) estimée pour un diamètre moyen pour chaque intervalle de temps, les tests sont des comparaisons post-hoc des sorties d'ANCOVA au seuil de 5% (les tests portent sur les différents traitements à l'intérieur de chaque période). Les résultats sont donnés sous forme de moyenne $\pm$ SE, $n = 124\text{--}192$ pour la période 1986-1987. Expérimentation SELT.

	T0%	E26%	E43%	58%	E78%
1986-1987	173 $\pm$ 13 ^a	170 $\pm$ 16 ^a	211 $\pm$ 17 ^a	288 $\pm$ 16 ^b	476 $\pm$ 17 ^c
1988	127 $\pm$ 13 ^a	158 $\pm$ 17 ^a	221 $\pm$ 18 ^b	348 $\pm$ 16 ^b	547 $\pm$ 18 ^c
1989	182 $\pm$ 13 ^a	223 $\pm$ 16 ^b	270 $\pm$ 17 ^b	377 $\pm$ 15 ^c	541 $\pm$ 17 ^d
1990	92 $\pm$ 12 ^a	66 $\pm$ 15 ^a	169 $\pm$ 16 ^b	275 $\pm$ 15 ^c	426 $\pm$ 16 ^d
1991-2012	62 $\pm$ 8 ^a	186 $\pm$ 10 ^a	222 $\pm$ 10 ^b	271 $\pm$ 9 ^c	373 $\pm$ 10 ^d
2012-2014	84 $\pm$ 11 ^a	85 $\pm$ 14 ^a	134 $\pm$ 15 ^b	136 $\pm$ 13 ^b	146 $\pm$ 15 ^b

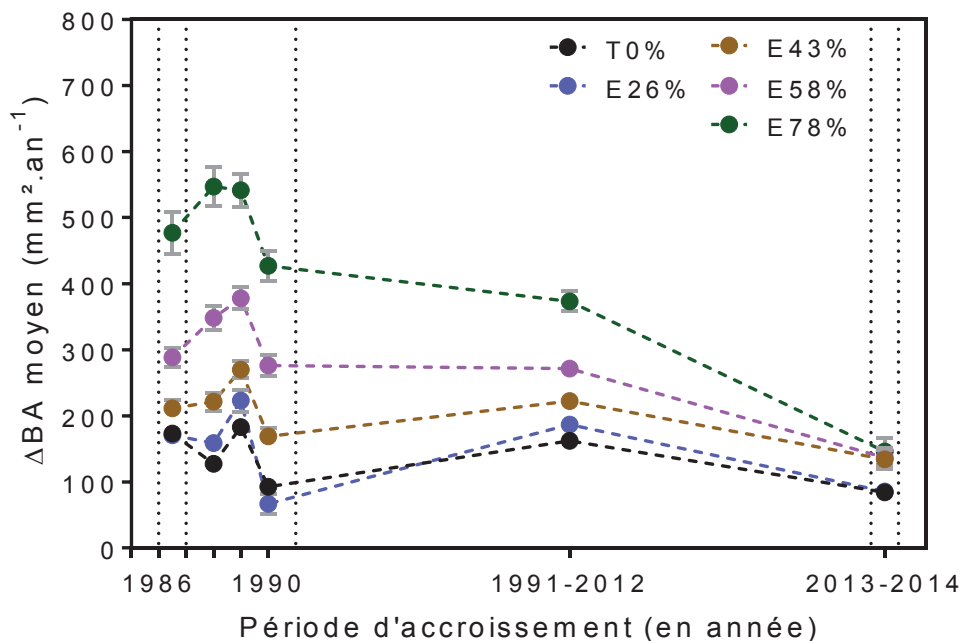


Figure 3. Croissance annuelle moyenne (ΔBA_{yr} ; $mm^2 an^{-1}$) pour chaque période d'accroissement. Les barres d'erreur représentent la SE ($n = 124-192$).

c. Effet de l'éclaircie sur la relation taille-croissance

La croissance des tiges du traitement témoin entre 1986 et 2014 est positivement liée au diamètre de l'arbre, avec une pente de $2,79 cm^2 cm^{-1} an^{-1}$ ($R^2 = 0,51$; $F = 200,01$; $P\text{-value} < 0,0001$). La relation diamètre-croissance est par ailleurs fortement dépendante du traitement d'éclaircie appliqué aux différentes parcelles ($F = 158,56$, $P\text{-value} < 0,0001$). La pente de la relation BAI-DBH est significativement plus forte pour les éclaircies fortes et très fortes que pour les traitements plus denses (respectivement pente = $4,2 cm an^{-1}$; $t = 3,21$; $p < 0,05$ et pente = $7,0 cm an^{-1}$; $t = 10,02$; $P\text{-value} < 0,0001$). En revanche, pour les éclaircies faibles et moyennes, la pente de la relation BAI-DBH est identique à celle du traitement témoin (Figure 4 ; Tableau 3).

Le traitement a également un effet significatif sur le diamètre minimum à partir duquel une croissance est prédite ($F = 314,83$; $P\text{-value} < 0,0001$; Tableau 3). Ce seuil minimal de croissance a tendance à diminuer par rapport au témoin pour toutes les éclaircies de faibles intensités jusqu'à l'éclaircie moyenne, et à ré-augmenter pour les éclaircies plus fortes (cf. tableau 2). Le diamètre seuil pour la croissance est significativement plus faible pour les éclaircies moyennes ($10,0 mm$; $SE = 0,7 mm$; $n = 127$) que pour les autres traitements.

Les mesures de LAI réalisées dans les parcelles en 2015 sont variables selon les différents traitements ($F = 8,23$; $P\text{-value} < 0,0001$) : les valeurs de LAI sont les plus fortes

pour le témoin ($\text{LAI} = 2,35$; $\text{SE} = 0,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$; $n = 2$) et la très forte éclaircie ($\text{LAI} = 2,36$; $\text{SE} = 0,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$; $n = 2$) alors que les éclaircies faibles ($\text{LAI} = 2,14$; $\text{SE} = 0,03 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$; $n = 2$) et forte ($\text{LAI} = 2,09$; $\text{SE} = 0,03 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$; $n = 2$) ont les valeurs de LAI les plus faibles (Figure 5).

Tableau 3 : Paramètres des droites de régression (moyenne $\pm$ SE, $n = 124\text{--}192$) entre croissance et diamètre estimées par ANCOVA et présentées en Figure 4, les tests sont des comparaisons post-hoc des sorties du modèle au seuil de 5%.

	T0%	E26%	E43%	58%	E78%
Pente (mm.an^{-1})	280 ± 26^a	246 ± 36^a	278 ± 42^a	420 ± 35^b	704 ± 33^c
Diamètre seuil (cm)	$3,2 \pm 0,4^a$	$1,8 \pm 0,8^a$	$1,0 \pm 0,7^b$	$2,3 \pm 0,5^a$	$3,3 \pm 0,3^a$

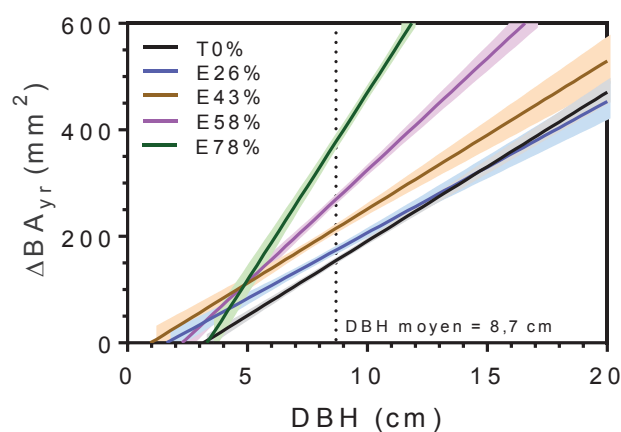


Figure 4. Droites de régression ($\pm$ l'intervalle de confiance à 68%, i.e. l'erreur standard en chaque point, $n = 124\text{--}192$) entre le $\Delta\text{BA}_{\text{yr}}$ annuel moyen des tiges de 1986 à 2014 et leur DBH initial (i.e. mesuré en 1985). Le modèle ANCOVA ($R^2 = 0,72$) montre un effet du traitement ($F = 181,06$, $P\text{-value} < 0,0001$), du diamètre ($F = 523,18$, $P\text{-value} < 0,0001$) et ainsi que des interactions ($F = 50,52$, $P\text{-value} < 0,0001$).

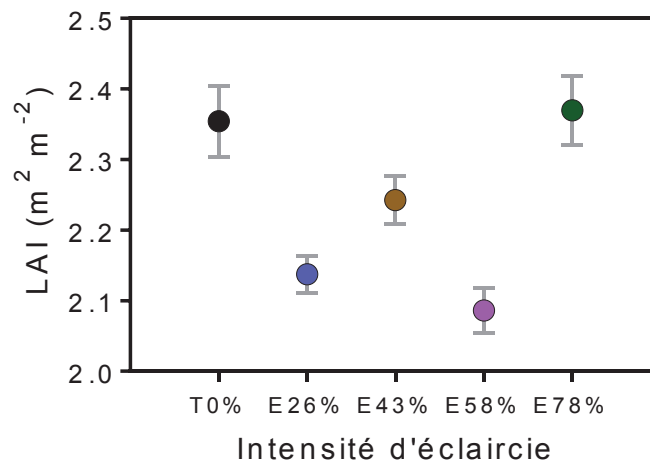


Figure 5. LAI mesuré 2015 pour les différents traitements (moyenne $\pm$ SE, $n = 2$) : les moyennes ne sont pas homogènes ($F = 8,23$, $p < .0001$).

3.2. Expérimentation CT2E

a. Effet des traitements d'éclaircie et d'exclusion sur la croissance

Au début de l'expérience (2003), le diamètre des tiges était différent entre les parcelles (données non présentées, $F = 7,35$; $P\text{-value} < 0,0001$) à cause d'une part de l'hétérogénéité naturelle du peuplement et d'autre part du biais introduit par le traitement éclaircie dans lequel les tiges les plus petites ont été coupées. Le diamètre des tiges ayant un effet fortement significatif sur la croissance ($F = 425,48$; $P\text{-value} < 0,0001$), les résultats de croissance sont présentés pour le diamètre moyen du couvert de 7,8 cm en 2004. Ainsi, sans correction la croissance moyenne était, respectivement, de $64 \text{ mm}^2 \text{ an}^{-1}$ ($SE = 0,13 \text{ mm}^2$; $n = 359$) et de $120 \text{ mm}^2 \text{ an}^{-1}$ ($SE = 0,13 \text{ mm}^2$; $n = 204$) pour les parcelles témoins et éclaircies, alors qu'après correction on obtient, respectivement, une croissance annuelle à DBH constant de $75 \text{ mm}^2 \text{ an}^{-1}$ ($SE = 0,13 \text{ mm}^2$; $n = 359$) et $102 \text{ mm}^2 \text{ an}^{-1}$ ($SE = 0,13 \text{ mm}^2$; $n = 204$) pour les parcelles témoins et éclaircies. À diamètre égal, la croissance en surface terrière sur la période 2003-2014 est plus forte dans les parcelles éclaircies que dans les parcelles non éclaircies ($F = 97,52$; $P\text{-value} < 0,0001$; Figure 6a). Au cours de la période 2003-2014, le traitement d'exclusion de pluie n'a pas eu d'effet significatif sur la croissance, à la fois pour les parcelles non-éclaircies ou les parcelles éclaircies (avec pour les témoins : $z = 0,30$, $P\text{-value} = 0,99$ et les éclaircies : $t = 1,03$; $P\text{-value} = 0,73$). On note toutefois une tendance à une plus forte croissance cumulée des parcelles éclaircies avec exclusion de pluie par rapport aux parcelles éclaircies témoins (Figure 6b).

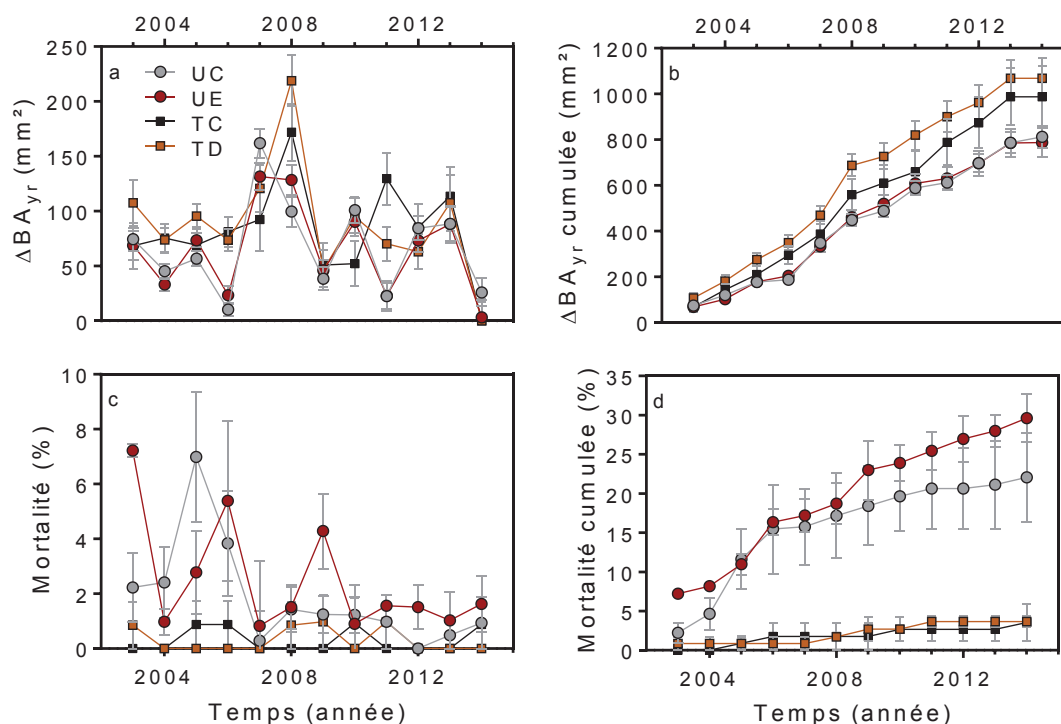


Figure 6. a) Croissance annuelle de la surface terrière des tiges (ΔBA_{yr} , $mm^2 \text{ an}^{-1}$), estimée pour le diamètre moyen (DBH = 7,8 cm), b). Croissance cumulée de la surface terrière des tiges estimée pour le diamètre moyen ($mm^2 \text{ an}^{-1}$), c). Mortalité annuelle des tiges (% du nombre de tiges), d). Mortalité cumulée des tiges (% du nombre de tiges). Les données sont représentées sous forme de moyenne $\pm$ SE ($n = 98-180$ pour les données de croissance, $n = 3$ pour les données de mortalité).

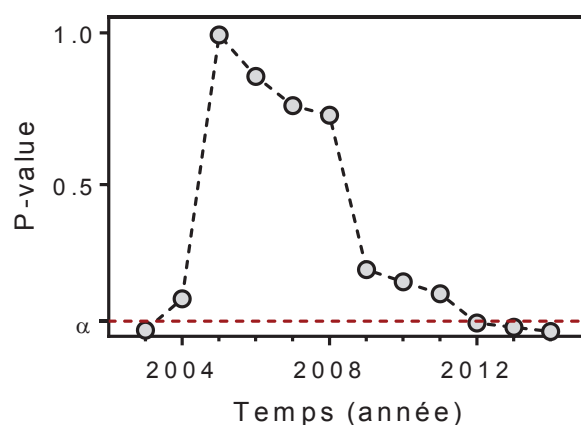


Figure 7. Evolution de la P-value du z-test sur les moyennes ajustées de la mortalité des parcelles non éclaircies ayant été soumises ou non à l'exclusion de pluie. Les moyennes ajustées sont estimées à partir de la régression de Cox incluant la variable traitement et le diamètre en tant que covariable.

b. Effet des traitements d'éclaircie et d'exclusion sur la mortalité

Entre 2003 et 2014 la mortalité a été plus forte pour les parcelles non éclaircies (Chisq = 57,66, P-value < 0,0001 ; Figure 6c). En 2014, on observe 22% (SE = 5,7% ; n=3) de mortalité cumulée des tiges pour les parcelles sans exclusion de pluie contre 29,6% (SE = 3,0% ; n=3) pour les parcelles sèches (Figure 6d). Dans les parcelles éclaircies on note en comparaison une mortalité cumulée faible de 3,55% (SE = 2,3% ; n=3) et de 3,67% (SE = 0,7% ; n=3) pour le traitement sans exclusion de pluie et sec, respectivement (Figure 6d). Dans le cas des parcelles non-éclaircies comme des parcelles éclaircies, il n'y a pas eu de différence significative de mortalité entre les parcelles avec et sans exclusion de pluie (respectivement $z = -1,30$, P-value = 0,54 et $z = 0,122$, P-value = 0,99).

Le diamètre a un effet important sur la mortalité pour l'ensemble des parcelles avec une plus grande probabilité de mortalité pour les arbres de plus petit diamètre ($z = -13,79$; P-value < 0,0001). Le DBH moyen des arbres morts dans les parcelles sèches et non-éclaircies était en moyenne plus grand que pour les parcelles témoins ($t = 2,8728$; P-value < 0,01) avec un DBH moyen respectif de 7,4 cm (SE = 0,20 cm ; n = 180) contre 6,9 cm (SE = 0,22 cm ; n = 179). Par conséquent, la perte de surface terrière due à la mortalité a été de 13,3% (SE = 0,1% ; n = 3) pour les parcelles sèches non éclaircies contre 7,1% (SE = 1,1% ; n = 3) pour les parcelles témoins non-éclaircies ($t = 2,08$; P-value = 0,17). Lorsque l'on prend en compte l'effet du diamètre sur la probabilité de mortalité des arbres, les différences de mortalité entre les traitements éclaircies et non-éclaircies s'atténuent et l'effet de l'éclaircie n'est alors significatif qu'entre les parcelles avec exclusion de pluie ($z = -2,93$; P-value < 0,05). A diamètre égal, la probabilité de mortalité est plus forte dans le traitement sec que dans le traitement témoin pour les parcelles non éclaircies ($z = -2,82$; P-value < 0,05). L'effet de l'exclusion de pluie sur la mortalité dans les parcelles non éclaircies n'est pas constant au cours du temps (Figure 7). En effet, en 2003, le traitement sec présente une plus grande mortalité (différence entre témoin et sec : $z = 2,82$, P-value < 0,05) qui va être compensée en 2005 puis en 2006 par une mortalité plus forte du traitement témoin (différence entre témoin et sec $z = 0,38$, P-value = 0,98). La mortalité cumulée du traitement sec augmente à nouveau par rapport au témoin à partir de 2009, et la différence devient significative à partir de 2012 (en 2012 : $z = 2,77$, P-value < 0,05).

4. Discussion

4.1. Effet d'une éclaircie sylvicole sur la croissance secondaire

Les éclaircies de différentes intensités et sous différents régimes de précipitation ont toutes entraîné une augmentation de la croissance secondaire annuelle, sauf pour la plus faible intensité d'éclaircie (24-27%). Ces résultats sont comparables à ceux d'études plus anciennes mais moins longues réalisées dans des taillis de chênes verts (Mayor et Rodà, 1993 ; Ducrey et Toth, 1992). L'effet bénéfique des éclaircies sur la croissance secondaire annuelle est dû à la diminution de la compétition proportionnellement au nombre de tiges coupées, les tiges restantes ont ainsi accès à une plus grande quantité de ressources (lumière, eau et nutriment ; Bréda *et al.*, 1995 ; Moreno et Cubera, 2008). La réduction de la surface foliaire consécutive à la suppression de tiges entraîne une diminution de la transpiration à l'échelle de la parcelle. La réserve en eau du sol s'épuise donc plus lentement, ce qui permet d'augmenter l'assimilation nette de carbone des arbres restants (Bréda *et al.*, 1995; Corcuera *et al.*, 2006; Gracia *et al.*, 1999; Moreno et Cubera, 2008). De plus, l'accès à la lumière et aux éléments nutritifs du sol est également favorisé. Dans le cas des taillis, lorsque seules certaines tiges d'une cépée sont abattues, les tiges restantes disposent également d'un réseau racinaire et de réserves carbonées racinaires qui sont plus importants, au moins dans un premier temps (Dickmann, 1993). De façon générale, le traitement par éclaircie augmente la vigueur des arbres et leur résistance aux aléas environnementaux, ce qui est peut être bénéfique dans les écosystèmes fortement contraints.

4.2. Intensité de l'éclaircie, durée des effets, et relations de compétition

La croissance des gros arbres est plus forte que celle des arbres de plus petites sections, et cet effet de la taille sur la croissance a tendance à augmenter dans les traitements éclaircies (Mayor et Rodà, 1993). Par conséquent, les arbres de plus gros diamètre vont être d'autant plus favorisés que l'éclaircie est forte, ce qui met en évidence une asymétrie de la compétition en faveur des plus gros arbres (Weiner et Thomas, 1986 ; Weiner, 1990). Cette asymétrie de la compétition indique que les gros arbres sont proportionnellement plus compétitifs que les petits pour exploiter les ressources libérées par l'éclaircie. L'asymétrie de la compétition se manifeste aussi dans la réponse des arbres à la durée de la période de croissance printanière en fonction de leur DBH (Figure 8). On observe que la réponse des arbres à la durée de la

croissance printanière (Δt_{0-t1}) est plus forte pour les gros arbres, qui profitent mieux des années avec une longue période de croissance, que pour les plus petits arbres. Les gros arbres profitent donc plus des conditions favorables de croissance, quelles soient dues à des densités d'arbres différentes ou à des conditions climatiques différentes.

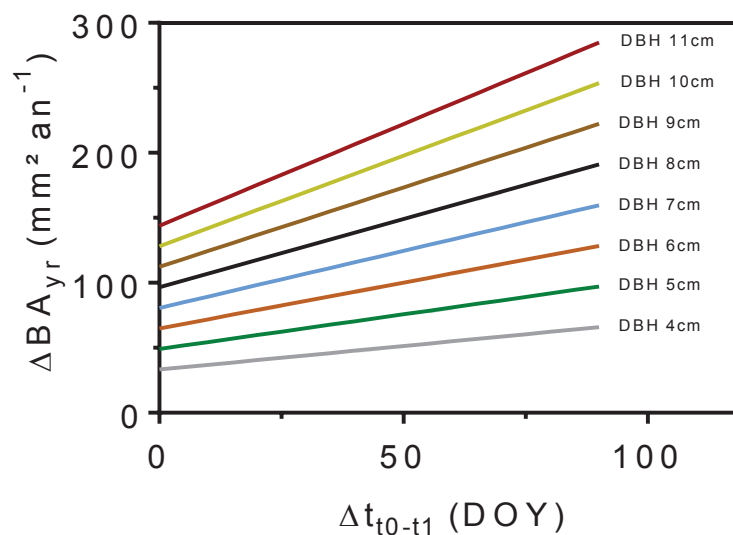


Figure 8. Relation simulée entre le BAI annuel et la durée de la période de croissance printanière Δt_{0-t1} pour différents diamètres allant de DBH= 4 cm jusqu'à DBH= 11 cm. La relation entre le BAI et Δt_{0-t1} pour un diamètre moyen de 8 cm est la relation empirique observée sur les données d'accroissement à Puéchabon de 1986 à 2013: $BAI = 1,05 * \Delta t_{0-t1} + 96,52$; $R^2 = 0,35$; P-value < 0,01 (voir article Partie 2 – Chapitre 1). La relation entre le BAI et le DBH est la relation empirique observée dans le traitement témoin de l'expérience d'éclaircie (SELT): $BAI = 1,238 * DBH - 23,438$; $R^2 = 0,51$; P-value < 0.01. La combinaison de ces deux équations simule le BAI en fonction de la taille de l'arbre et de la phénologie de croissance printanière, ce qui montre que les gros arbres ont non seulement une croissance plus importante, mais également une réponse plus forte aux variations interannuelles de la durée de croissance printanière.

L'effet de l'éclaircie sur la croissance augmente généralement avec l'intensité d'éclaircie (Ducrey et Toth, 1992 ; Misson *et al.*, 2003 ; Figure 2). Dans nos parcelles, nous n'observons pas de saturation de cet effet alors que nos traitements vont jusqu'à 78% de surface terrière en moins. L'éclaircie n'entraînant pas de modification de la température ou de la concentration en CO₂, son effet bénéfique sur la croissance semble être attribuable à l'augmentation de la disponibilité en eau. Nous pouvons donc suggérer deux hypothèses non-exclusives pour expliquer l'augmentation de la croissance secondaire en réponse à l'éclaircie : i) un déficit hydrique plus tardif ce qui repousse l'arrêt estival de la croissance (t_1) et entraîne une période de croissance printanière (Δt_{0-t1}) plus longue dans les traitements éclaircies (cf. chapitre 1) et/ou ii) un taux de croissance journalier plus important durant la période de

végétation. Cependant, un effet lié à une plus grande disponibilité en nutriments du sol dans les traitements éclaircies n'est pas non plus à négliger. En effet, les règles de stœchiométrie pour la production de biomasse entraînent des limitations de la croissance par la disponibilité en nutriments, notamment en azote (Leuzinger et Hättenschwiler, 2013).

L'effet des éclaircies s'est maintenu dans le temps, pendant 30 ans, pour l'ensemble des intensités d'éclaircies testées, sauf pour l'éclaircie faible (E26% : Figure 3) qui présente un accroissement annuel similaire au témoin dès les premières années après l'application du traitement. La durée des effets des éclaircies semble dépendre de l'intensité de l'éclaircie mais aussi de l'espèce considérée. En forêt tempérée de conifères, Misson *et al.*, (2003) montrent un effet positif des éclaircies de 10 à 15 ans pour *Picea abies*, alors que McDowell *et al.*, (2003) trouvent un effet des éclaircies sur la croissance de *Pinus ponderosa* jusqu'à 20 ans après le traitement. En région méditerranéenne pour le chêne vert, Mayor et Rodà (1993) montrent que l'effet de l'éclaircie diminue avec le temps à raison de +83% d'accroissement par rapport au témoin 6 à 9 ans après l'éclaircie puis seulement +48% entre 9 et 12 ans après le traitement. Dans notre cas, on observe également une diminution de l'effet éclaircie dans le temps qui est plus rapide pour les éclaircies fortes (E78%) que pour les éclaircies de moindre intensité (Figure 3). En 2015, nous observons que les parcelles ayant subi une éclaircie de 78% de leur surface terrière présentent un sous-bois beaucoup plus dense que les parcelles avec des éclaircies moins fortes. Ducrey et Boisserie (1992) ont mis en évidence un effet des éclaircies sur la croissance des rejets de chênes verts, les rejets étant beaucoup plus nombreux et leur croissance plus vigoureuse dans les éclaircies fortes. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que la diminution dans le temps de l'effet de l'éclaircie sur la croissance secondaire dans les éclaircies les plus fortes est due au recouvrement plus rapide du sous-bois par les rejets et les espèces arbustives. De ce cas, la compétition pour les ressources exercées par le sous-bois ré-augmente petit à petit au détriment des tiges restantes. Les parcelles ayant été trop fortement éclaircies présenteraient à nouveau une dynamique de taillis avec la présence des nouveaux rejets de souche. Au contraire, dans les éclaircies moyennes on observe que la croissance est relativement stable sur l'ensemble de la période (Figure 3). La continuité de la canopée dans ces éclaircies a réduit la formation de sous-bois et les tiges restantes présentent plutôt une dynamique d'arbres en futaie (Ducrey et Toth, 1992).

4.3. Effet d'une exclusion de 27% des pluies sur la croissance

Une synthèse bibliographique de Wu *et al.*, (2011) regroupant 14 expérimentations d'exclusion de pluie à travers le monde, montre une réduction de la production de biomasse aérienne dans les parcelles soumises à l'exclusion de pluie pour l'ensemble des études sélectionnées. Contrairement à ces résultats, nous observons que la croissance secondaire dans les parcelles avec exclusion de 27% des pluies est équivalente à celle des parcelles témoins (Figure 6a et b). La réponse de la croissance secondaire à des exclusions de pluie comparable à la nôtre, est contrastée suivant le biome et l'espèce considérée. L'étude de Hanson *et al.*, (2003) réalisée sur une forêt tempérée du Tennessee aux Etats-Unis montre qu'il n'y a pas d'effet significatif de l'exclusion de pluie sur la croissance après six années de traitement. L'étude de Brando *et al.*, (2008) réalisée sur sept années d'exclusion de pluies sur des arbres tropicaux en forêt Amazonienne montre au contraire un effet négatif sur la croissance secondaire. En région méditerranéenne, l'étude de Rosas *et al.*, (2013) montre après 14 ans d'exclusion de pluie des effets différents sur la croissance secondaire suivant les espèces : la croissance est réduite pour *Arbustus unedo*, maintenue pour *Phillyrea latifolia* et réduite pour *Quercus ilex* uniquement les quatre premières années et comparable au traitement témoin ensuite. Dans l'ensemble, les effets des exclusions de pluie sur la croissance secondaire des arbres sont plus limités que pour la productivité primaire nette, et même souvent inexistants.

L'exclusion de pluie du site de Puéchabon induit une augmentation du déficit hydrique uniquement durant les mois d'été, lorsque les potentiels hydriques sont plus faibles que pour le traitement témoin (Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011). Or nous avons montré au chapitre 1 que la croissance secondaire des arbres est contrainte par la précocité du déficit hydrique et non par son intensité. Ainsi, l'exclusion de 27% des pluies n'aurait que très peu d'influence sur la date de fin de croissance estivale (t_1), en particulier en raison de la réduction de 18% de la surface foliaire qui est intervenue en réponse au traitement (Limousin *et al.*, 2009). Le maintien de la croissance secondaire et la diminution de la surface foliaire entraînent une diminution du ratio surface foliaire / surface d'aubier dans le traitement sec, ce qui réduit la surface transpirante et augmente le risque de cavitation du xylème (Corcuera *et al.* 2006; Mencuccini et Grace, 1995 ; Limousin *et al.*, 2010). Le maintien de la croissance secondaire dans le traitement sec pourrait avoir deux origines : i) un changement des règles d'allocation du carbone avec une allocation préférentielle à la tige en réponse à la contrainte hydrique, bien que la croissance de la tige occupe généralement une position basse dans la hiérarchie de l'allocation de carbone (Eilmann *et al.*, 2009; Hoff *et al.*, 2002; Waring et Pitman, 1985) ou ii)

une absence d'effet négatif sur la croissance du tronc car l'augmentation du déficit hydrique n'interviendrait qu'après l'arrêt de la croissance secondaire (cf chapitre 1). Au contraire, la production de feuilles étant dépendante des conditions de stress hydrique survenues l'année précédente, celle-ci est plus fortement impactée par une diminution de la disponibilité en eau (Limousin *et al.*, 2012).

Cependant, suivant ces hypothèses, le maintien de la croissance secondaire ne devrait être qu'un effet transitoire (Martin St-Paul *et al.*, 2013). En effet, la diminution de la surface foliaire induit une diminution de la surface transpirante mais aussi une diminution de la surface d'assimilation en carbone (Limousin *et al.*, 2010). L'étude de Barbeta *et al.*, (2013) montre que sur le long terme il y aurait un second ajustement du taillis par l'augmentation de la mortalité des tiges dans les traitements secs. Dans notre étude nous observons un effet similaire qui se décompose en deux temps. Dans un premier temps, on observe une plus forte mortalité la première année de l'exclusion de pluie, qui correspond à la mort prématurée des tiges les plus faibles sous l'effet de l'augmentation du stress. En libérant ainsi des ressources pour les tiges restantes (Brando *et al.*, 2008; Millar *et al.*, 2007), la mortalité est réduite les années suivantes jusqu'à ce que la mortalité cumulée soit la même avec ou sans exclusion. Dans un second temps, on constate que la mortalité est légèrement plus forte dans les parcelles sèches avec une mortalité cumulée qui devient significativement plus importante que pour le témoin à partir de l'année 2012. La mortalité dans les parcelles sèches concerne un plus grand nombre de tiges mais également des tiges de plus gros diamètre. La mortalité des parcelles sèches est particulièrement forte par rapport aux parcelles témoins les années présentant un fort déficit hydrique (2006 et 2009, avec un WSI de -359 et -279 MPa an, respectivement) ce qui a été également observé dans l'étude de Barbeta *et al.* (2013).

4.4. La gestion par éclaircie : Une solution à l'augmentation de la contrainte hydrique ?

L'éclaircie sélective des tiges de plus petites sections a eu un effet positif sur la croissance secondaire des tiges restantes (Figure 6a et b) à la fois pour les arbres en condition témoin et en condition plus sèche avec 22% à 33% d'augmentation moyenne de la croissance en surface terrière. De plus, l'abattage des tiges dominées qui présentent une plus forte probabilité de mortalité permet i) d'accélérer le processus d'auto-éclaircie naturelle et ii) de renforcer les tiges restantes en augmentant la quantité ressource disponible ce qui a pour effet

global de réduire la mortalité à la fois pour le traitement témoin et d'exclusion de pluie. Le traitement par éclaircie serait donc une mesure adaptée pour mitiger les effets de l'augmentation du déficit hydrique sur les écosystèmes forestiers (Cotillas *et al.*, 2009; Misson *et al.*, 2003; Spittlehouse and Stewart, 2003 ; Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2011). Nous avons également mis en évidence une augmentation de la probabilité de survie des tiges du traitement sec grâce au traitement d'éclaircie. En effet, alors que pour le traitement témoin la réduction de la mortalité dans l'éclaircie n'est due qu'à un effet de la taille des arbres (les arbres dominés sont déjà coupés) dans les parcelles sèches l'éclaircie améliore la résistance des tiges au déficit hydrique et augmente donc leur probabilité de survie.

Les traitements par éclaircie sont un mode de gestion qui présente également un intérêt en réduisant les risques d'incendie et d'infection par des agents pathogènes. En effet, la suppression des arbres susceptibles de mourir à plus ou moins long terme permet de diminuer l'accumulation de biomasse morte et donc réduire la probabilité d'occurrence des deux perturbations (González *et al.*, 2006; Waring et Pitman, 1985). Ce bénéfice est pertinent pour les écosystèmes méditerranéens qui sont particulièrement sensibles aux risques de feux avec en moyenne de 70000 à 1 million d'hectares brûlés chaque année dans le bassin méditerranéen.

5. Conclusion et perspectives

Nous avons mis en évidence un effet positif de l'éclaircie sur la croissance secondaire à court et à long terme pour des éclaircies d'intensités différentes et sous deux régimes de précipitations différents. L'éclaircie permet un meilleur accès à la lumière et une plus grande disponibilité en eau et en nutriment du sol pour les tiges restantes en diminuant la pression de compétition. La suppression des tiges dominées permet la réduction de la surface foliaire et donc de la surface transpirante à l'échelle de la parcelle mais aussi une diminution de la mortalité. La gestion par éclaircie apparaît donc comme une pratique sylvicole adaptée pour diminuer la vulnérabilité des taillis de chênes verts méditerranéens à l'augmentation du déficit hydrique prévu pour la région à l'horizon 2050 (Giorgi, 2008).

Le déficit hydrique est la principale contrainte sur la végétation en région méditerranéenne (Joffre *et al.*, 1999 ; Rambal, 2001 ; Reichstein *et al.*, 2002). Les éclaircies permettent de lever partiellement cette contrainte en augmentant la disponibilité en eau pour les tiges restantes. La pratique d'éclaircies de différentes intensités montre que les effets

bénéfiques des éclaircies sur la croissance secondaire ne semblent pas saturer. Or, l'expérimentation d'exclusion de pluie ne montre pas d'impact de la diminution des ressources en eau sur la croissance secondaire. Deux hypothèses sont envisageables pour expliquer ce qui peut apparaître comme une contradiction : i) les ajustements éco-hydrologiques rapides permettent un maintien de la croissance ou ii) une autre ressource que la disponibilité en eau est co-limitante pour la croissance. La disponibilité en nutriments, notamment l'azote et le phosphore, serait dans ce cas de bons candidats pour expliquer une limitation de la croissance qui puisse être levée par l'éclaircie.

BILAN DE CARBONE A L'ECHELLE DE L'ECOSYSTEME

Partie 3 – Chapitre 1

EFFET DU STRESS HYDRIQUE SUR LE BILAN DE CARBONE D'UN TAILLIS DE CHENES VERTS MEDITERRANEENS

Introduction

1.1. De l'entrée de carbone à la productivité des forêts

Les arbres jouent un rôle majeur dans le cycle mondial du carbone : ils représentent près de 90% de la biomasse de carbone des écosystèmes terrestres et la moitié de la productivité primaire brute (GPP) mondiale (Körner, 2003; Beer *et al.*, 2010). Le bilan de carbone d'un écosystème se décompose en deux principaux flux correspondant, pour le premier, à l'assimilation de CO₂ atmosphérique par la photosynthèse des végétaux et, pour le second, à l'émission de CO₂ dans l'atmosphère par la respiration des compartiments végétaux, microbiens (bactéries et champignons) et animaux. Lors de la photosynthèse, le carbone du CO₂ atmosphérique est converti en glucides (sucres et amidon) qui peuvent être stockés pour le maintien des tissus existants et la croissance future, ou être immédiatement utilisés pour former de nouvelles feuilles, tissus ligneux (tiges et racines), fleurs et fruits. Le développement des techniques de mesure des échanges de carbone entre les écosystèmes terrestres et l'atmosphère par corrélation des turbulences (eddy-covariance ou EC) a permis une quantification précise des flux nets de carbone (NEP) et de leurs composantes (la photosynthèse brute, GPP et la respiration de l'écosystème, Reco), et de comprendre comment ces flux sont contrôlés par l'environnement abiotique et biotique (Baldocchi 2003 ; 2008). En revanche, les processus régissant le devenir du carbone dans l'écosystème une fois assimilé restent encore mal représentés (Lacointe 2000 ; Litton *et al.* 2007 ; Brüggemann *et al.*, 2011 ; Wolf *et al.*, 2011 ; Babst *et al.*, 2014a).

Certaines règles d'équilibre entre l'acquisition des ressources par les racines et leur acheminement vers les feuilles permettent de dresser un schéma général de l'allocation du carbone aux différents organes de l'arbre. La théorie du « PIPE model » (Shinozaki *et al.* 1964) décrit l'idée qu'une masse de feuilles de la couronne d'un arbre doit être alimentée en eau par une surface d'aubier conducteur proportionnelle. Ce modèle s'est montré très efficace pour prédire les surfaces foliaires (Waring, Schroeder & Oren. 1982) et a justifié l'utilisation de tarifs de cubage allométriques par les forestiers (Dixon *et al.*, 1971 ; Whitehead 1978). Cependant, si ces modèles semi-empiriques fonctionnent une fois calibrés pour une espèce dans des conditions d'âges et de sites spécifiques, ils sont peu informatifs sur les processus et ont montré leurs limites dans des conditions changeantes de climat, de disponibilité en ressources et d'évolution du peuplement. Certains modèles considèrent une allocation constante de la productivité primaire nette (NPP) parmi les différents compartiments de la

plante avec un effet de l'environnement uniquement sur l'assimilation en carbone (limitation par la source ; Franklin *et al.*, 2012). D'autres modèles de végétation se réfèrent à l'idée de Tilman (1988) que la compétition pour la lumière et les ressources sont des facteurs prépondérants pour déterminer l'allocation du carbone entre les compartiments. Sur ce principe, ces modèles intègrent des facteurs environnementaux tels que la compétition, le stress hydrique ou l'augmentation du CO₂ atmosphérique qui vont contrôler directement l'allocation entre les compartiments (Friedlingstein *et al.*, 1999 ; Magnani *et al.*, 2000 ; Wolf *et al.*, 2011 ; Figure 1). Les modèles de végétation ont donc besoin d'informations sur l'allocation du carbone aux différents compartiments de l'arbre pour estimer des coefficients de partage de la biomasse en fonction des conditions environnementales (Litton *et al.*, 2007).

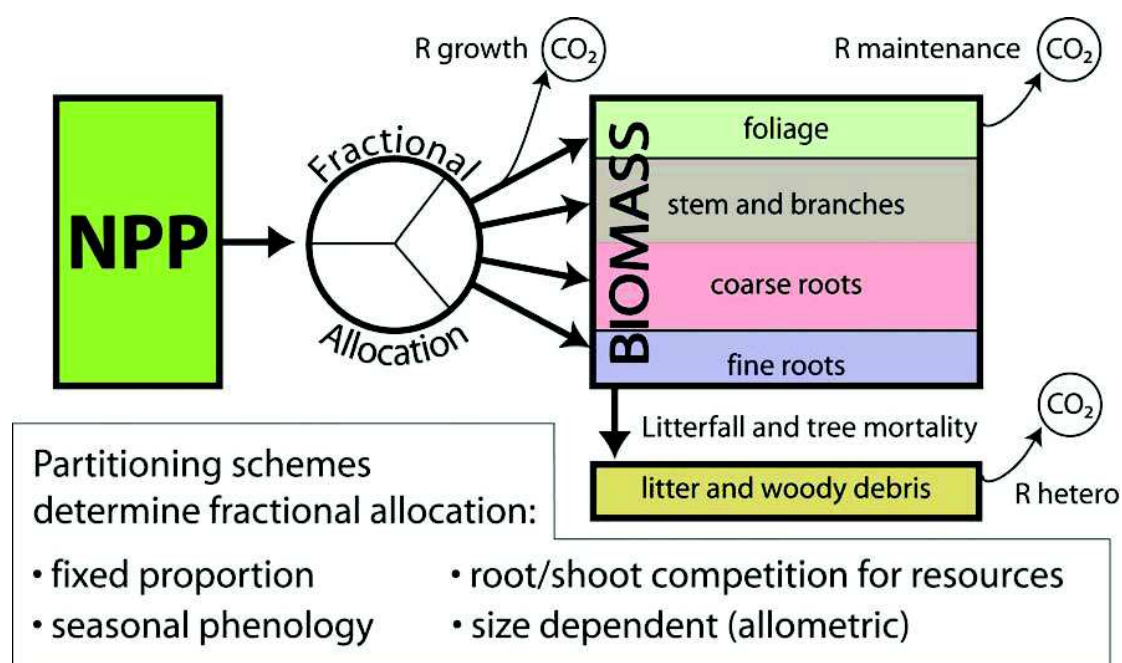


Figure 1. Schématisation du fractionnement utilisé dans les modèles de végétation pour modéliser, à partir de la productivité primaire nette (NPP), la production de biomasse des différents compartiments. La lettre "R" correspond à la respiration et le mot "hetero" est utilisé pour hétérotrophe. Les schémas de partitionnement permettent de déterminer le fractionnement de l'allocation incluant (i) la proportion fixée, (ii) root/shoot compétition pour les ressources, (iii) la saison de la phénologie, et (iv) la taille dépendante (allométrie). Issue de Wolf *et al.*, (2011).

Encadré E4. Effet du déficit hydrique sur le taux de respiration autotrophe

L'effet à court terme du déficit hydrique sur la respiration mitochondriale (R_d) est généralement une diminution des taux de R_d dans les feuilles, les tiges et les racines. Bien que les causes de cette diminution soient encore incertaines, une explication probable tient au fait que le déficit hydrique réduit le métabolisme cellulaire, de sorte que la R_d devient limitée

par le renouvellement de l'ATP (Adénosine Triphosphate ; Atkin & Macherel, 2009). Les études portant sur les effets à long terme du déficit hydrique sur R_d sont rares, et le changement de R_d en réponse à une augmentation chronique du déficit hydrique n'est pas facile à anticiper car cela dépend à la fois de l'acclimatation de la capacité photosynthétique, de changements dans l'allocation du carbone et de l'absorption des nutriments. Une diminution de la surface foliaire (LAI) améliore le statut en eau et en nutriments des feuilles restantes, ce qui peut entraîner une augmentation de la respiration. Cela a été observé dans une expérience de réduction des précipitations en forêt amazonienne (Metcalf *et al.*, 2010) mais pas dans une expérience similaire réalisée sur un taillis méditerranéen de chênes verts (Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2011). Deux études menées dans les forêts tempérées sur des peuplements présentant des disponibilités en eau du sol différentes ont constaté une augmentation de la R_d des feuilles sur les sites les plus secs ce qui serait dû en grande partie à l'augmentations du LMA (masse surfacique foliaire) et de la concentration en azote (N) de la feuille (Xu & Griffin, 2006). La réduction du LAI et de la croissance du tronc peut aussi entraîner une augmentation de la concentration en azote dans l'aubier. Les études portant sur les effets de la sécheresse à long terme sur la R_d de la tige n'ont cependant pas mis en évidence une différence de flux de CO_2 entre les tiges des traitements témoins et des traitements secs (Nepstad *et al.*, 2002; Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2014). Pour les racines, le stress hydrique à court terme réduit presque invariablement la croissance racinaire et la R_d . Les effets du déficit hydrique sur le long terme restent toutefois peu connus. Un travail récent a rapporté que la R_d des fines racines ne s'acclimate pas après deux ans d'augmentation de la disponibilité en eau par une irrigation expérimentale (Jarvi & Burton, 2013). Outre des modifications du taux de R_d suivant le tissu considéré, des changements de la R_d peuvent aussi intervenir à l'échelle de la plante en raison de changements de l'allocation du carbone entre les différents compartiments et organes. Une meilleure compréhension de l'effet du déficit hydrique à long terme sur l'allocation du carbone et le taux de R_d des différents compartiments de l'arbre est donc nécessaire afin de mieux appréhender les impacts des changements climatiques sur les flux respiratoires des plantes et le bilan de carbone de l'écosystème.

1.2. Présentation et objectif de l'étude

La compréhension des effets des conditions environnementales sur les flux de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère et sur les règles d'allocation aux différents compartiments de l'arbre apparaît comme indispensable pour évaluer l'impact des changements climatiques sur le cycle du carbone terrestre.

Dans cette étude, nous avons analysé l'effet du déficit hydrique annuel sur i) les flux de carbone (GPP et Reco) et ii) l'allocation du carbone entre les différents compartiments de l'arbre (feuilles, organes ligneux (tiges et racines), fleurs et fruits). Les flux de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère ont été mesurés par eddy-covariance (tour à flux). En parallèle, des mesures discrètes de la quantité de chute de litière, de la croissance secondaire et de l'interception du rayonnement par le couvert (fAPAR) nous ont permis d'estimer les productions annuelles de feuilles, de bois, de fleurs et de glands. La biomasse souterraine (grosses et fines racines) a été estimée à partir d'une relation isométrique avec la biomasse aérienne. En combinant les mesures de flux avec les productions primaires nettes annuelles (NPP), nous avons réussi à estimer un bilan complet du budget de carbone de l'écosystème et notamment les respirations autotrophes, hétérotrophes et l'efficacité d'utilisation du carbone de l'écosystème (CUE, rapport entre la NPP et la GPP). Les valeurs moyennes de NEP, GPP et Reco étaient de 282, 1 259 et 977 g C m⁻². La proportion de carbone allouée à la production de biomasse aérienne était de 142,5, 26,4 et 69,6 g C m⁻² pour les feuilles, l'effort de reproduction (fleurs et fruits) et les tiges, respectivement (Figure 2). La NEP, la GPP et la Reco sont toutes affectées par le déficit hydrique annuel. De la même façon nous avons mis en évidence un effet du déficit hydrique sur l'allocation du carbone aux différents compartiments de l'arbre, avec une hiérarchie de réponses interannuelles au déficit hydrique allant de la plus touchée- la croissance de la tige – à la moins touchée – la production de feuilles. La CUE moyenne était de 0,40 ; ce qui correspond aux valeurs généralement obtenues pour des écosystèmes forestiers méditerranéens. La CUE tend à diminuer en réponse à la sécheresse mais moins que la GPP et la NPP, en raison probablement de l'acclimatation à la sécheresse de la respiration autotrophe. Dans l'ensemble, nos résultats fournissent une base de référence pour la modélisation des variations interannuelles des flux de carbone et leurs répartitions dans les taillis méditerranéens de chênes verts, et ils mettent en évidence l'importance de maintenir des mesures expérimentales continues sur le long terme.

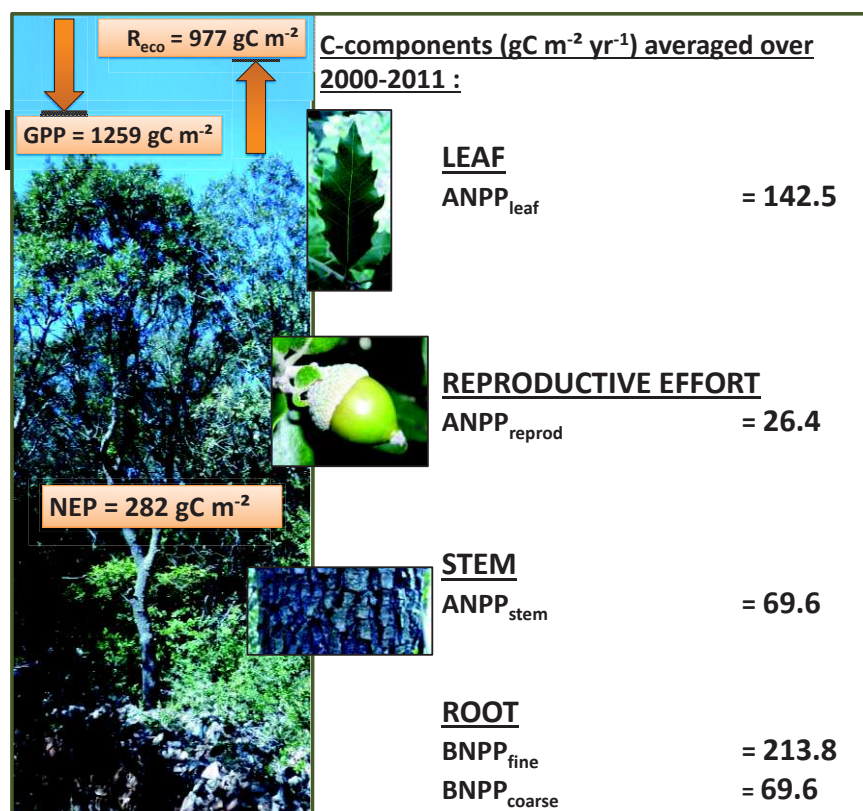


Figure 2. Représentation et valeurs moyennes des principaux flux de carbone de l'écosystème (GPP et Reco) et de la répartition de la NEP entre les différents compartiments de l'arbre : feuilles, effort reproducteur (fleurs et fruits), tiges et racines (fines et grosses) sur le site de Puéchabon. Les données sont obtenues à partir de mesures continues (flux) ou discrètes (accroissement en biomasse) sauf pour le compartiment racine. Nous faisons l'hypothèse que ; la production des grosses racines est équivalente à celle des tiges (relation d'allométrie) et que la production des racines fines correspond à 1,5 fois celle des feuilles (Lopez *et al.*, 2001).

**HOW DROUGHT SEVERITY CONSTRAINS GROSS PRIMARY
PRODUCTION(GPP) AND ITS PARTITIONING AMONG CARBON POOLS
IN A QUERCUS ILEX COPPICE?**

S. Rambal, M. Lempereur, J. M. Limousin, N. K. Martin-StPaul, J. M. Ourcival and J.
Rodríguez-Calcerrada.

Biogeosciences (2014)
doi: 10.5194/bg-11-6855-2014



How drought severity constrains gross primary production(GPP) and its partitioning among carbon pools in a *Quercus ilex* coppice?

S. Rambal^{1,5}, M. Lempereur^{1,6}, J. M. Limousin², N. K. Martin-StPaul^{1,3,7}, J. M. Ourcival¹, and J. Rodríguez-Calcerrada⁴

¹Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEFE, UMR5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, Cedex 5, France

²Department of Biology, University of New Mexico, MSC03 2020, Albuquerque, New Mexico 87131-0001, USA

³Laboratoire Ecologie Systématique et Evolution CNRS, Orsay, 91405, France

⁴Grupo de Investigación en Genética y Fisiología Forestal, E.T.S.I. Montes, Universidad Politécnica de Madrid, Ciudad Universitaria S/N., 28040 Madrid, Spain

⁵Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, CP 3037, CEP 37200-000, Lavras, MG, Brazil

⁶Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie 20, avenue du Grésillé, BP 90406, 49004 Angers, Cedex 01, France

⁷INRA, URFM, Ecologie des Forêts Méditerranéennes, UR629, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon, Cedex 9, France

Correspondence to: S. Rambal (serge.rambal@cefe.cnrs.fr)

Received: 15 May 2014 – Published in Biogeosciences Discuss.: 11 June 2014

Revised: 22 October 2014 – Accepted: 30 October 2014 – Published: 9 December 2014

Abstract. The partitioning of photosynthates toward biomass compartments plays a crucial role in the carbon (C) sink function of forests. Few studies have examined how carbon is allocated toward plant compartments in drought-prone forests. We analyzed the fate of gross primary production (GPP) in relation to yearly water deficit in an old evergreen Mediterranean *Quercus ilex* coppice severely affected by water limitations. Carbon fluxes between the ecosystem and the atmosphere were measured with an eddy covariance flux tower running continuously since 2001. Discrete measurements of litterfall, stem growth and f_{APAR} allowed us to derive annual productions of leaves, wood, flowers and acorns, and an isometric relationship between stem and belowground biomass has been used to estimate perennial belowground growth. By combining eddy covariance fluxes with annual net primary productions (NPP), we managed to close a C budget and derive values of autotrophic, heterotrophic respirations and carbon-use efficiency (CUE; the ratio between NPP and GPP). Average values of yearly net ecosystem production (NEP), GPP and R_{eco} were 282, 1259 and 977 g C m⁻². The corresponding aboveground net primary production (ANPP) components were 142.5, 26.4

and 69.6 g C m⁻² for leaves, reproductive effort (flowers and fruits) and stems, respectively. NEP, GPP and R_{eco} were affected by annual water deficit. Partitioning to the different plant compartments was also impacted by drought, with a hierarchy of responses going from the most affected – the stem growth – to the least affected – the leaf production. The average CUE was 0.40, which is well in the range for Mediterranean-type forest ecosystems. CUE tended to decrease less drastically in response to drought than GPP and NPP did, probably due to drought acclimation of autotrophic respiration. Overall, our results provide a baseline for modeling the inter-annual variations of carbon fluxes and allocation in this widespread Mediterranean ecosystem, and they highlight the value of maintaining continuous experimental measurements over the long term.

1 Introduction

Forest ecosystems exert a strong influence on the global carbon (C) cycle (Bonan, 2008) as forests may contribute up to 60 % of the total land carbon uptake (Beer et al.,

2010). Estimations and simulations of carbon uptake by forest ecosystems have been greatly improved in recent decades, but, unfortunately, how this assimilated C is transferred from the atmosphere to the terrestrial biomass remains a challenging issue. Luo et al. (2011) highlighted a lack of mechanistic understanding on this question and suggested developing “generalizable models of C allocation to biomass growth of plant parts, respiration, nonstructural C reserve, reproduction and defense”. A recent synthesis has demonstrated that the partitioning of gross primary production (GPP), among aboveground and belowground production and respiration, can vary greatly across biomes, according to climate and fertility (Litton and Giardina, 2008). However, a more detailed understanding of how environmental factors affect the distribution of C among the different tree parts at the ecosystem scale remains a crucial step to improving the accuracy of local and global vegetation models (Fatichi et al., 2013; Leuzinger and Quinn Thomas, 2011).

Understanding C allocation patterns appears particularly important in drought-prone areas, such as those with a Mediterranean-type climate, which are particularly vulnerable to ongoing climate change (Giorgi, 2006). According to global and regional climate models, Mediterranean-type ecosystems (MTEs) will suffer longer and more intense droughts as a result of (1) increasing temperature and decreasing rainfall (Hoerling et al., 2011), (2) a change in large-scale circulation conditions (Kjellström et al., 2013), and (3) the persistence of heat wave anomalies (Jaeger and Seneviratne, 2011). In MTEs, drought is already the prevailing constraint on the net ecosystem productivity (NEP) (Allard et al., 2008; Grünzweig et al., 2003). This sink strength is likely modified by the differential sensitivity to water limitation of leaf photosynthesis and whole-tree respiration, and of the C allocation to short- and long-lived pools. The representation of C use in models currently lacks consensus and is achieved by a plethora of concurrent approaches (Franklin et al., 2012). This modeling deficiency seems to be due to the difficulty in interpreting this information in generic schemes that are valid under a wide range of conditions, particularly water limitation.

So far, studies addressing the question of C use in MTEs have relied on the coupling of field data of standing biomass and growth compartments with simulation models. Pioneering works started in the 1970s onwards (Eckardt et al., 1975). Oechel and Lawrence (1981) applied the process-based model MEDECS to eight woody Mediterranean species growing in California chaparral and Chilean matorral. The model scaled up leaf level respiration and assimilation, together with stem respiration to yield yearly C budgets using a radiation transfer scheme. The hierarchy of C allocation to leaves, stems and roots followed species-specific rules and a phenological calendar. From this modeling exercise, the authors deduced changes in C use that deeply modified the respiratory costs in response to changes in air temperature. Yet,

the effect of drought on C use remains more difficult to understand and simulate.

Forests and woodlands dominated by the evergreen oak *Quercus ilex* L. (hereafter *Q. ilex*) occupy large areas in the surrounding area of the Mediterranean Sea (Quézel and Médail, 2003) and are emblematic of the MTEs. Due to its resprouting nature, *Q. ilex* can remain in the same place for hundreds of years, and populations display minimal changes in stool number per area. Very high survival rates and fast recovery of its foliage after complete dieback (Lloret et al., 2004) reflect its high ability to survive in damping climate extremes (Misson et al., 2011). In contrast, co-occurring obligate seeders are subjected to all the vicissitudes of regeneration, and are particularly affected by drought mortality at the seedling stages and by wildfires (Ackerly, 2004; Zavala, 1999). The growing interest in resprouting ability as a major plant functional trait is reflected in a number of recent contributions aimed at understanding the biogeography at developing functional models of resprouting species (Clarke et al., 2010; Vesk and Westoby, 2004; Vilagrosa et al., 2014). Resprouters have the particularity to store considerable amounts of C belowground at the cost of high maintenance respiration (Iwasa and Kubo, 1997). Characterizing the ecosystem C use for such species is important for managing and predicting the response of Mediterranean forests to the ongoing climate changes.

The functioning of *Quercus ilex* stands in the south of France was simulated by Hoff et al. (2002) and Hoff and Rambal (2003) using the Forest-BGC model. C use rules in this simple model are implemented so as to follow an optimal trajectory: trees use C first into leaves and fine roots for maximizing productivity, while minimizing water limitation; finally, stems appear as an end product built with the remaining C. Other modeling exercises with *Q. ilex* ecosystems also retained water-related constraints for their C use rules. Gracia et al. (1999) developed a dynamic growth model, where the partitioning of growth between leaves and perennial wood compartments is performed so as to fulfill the assumptions of the pipe model theory (Shinozaki et al., 1964; see also Mäkelä, 1986 for substantial accounts; Valentine, 1985); i.e., so as to maintain the sap area/ foliage area ratio constant. Gracia et al. (1999) also constrain growth to fine roots to follow the functional balance hypothesis (Brouwer, 1962). Both of the abovementioned modeling exercises yielded credible results when validated against yearly variations of radial growth. Fortunately, the increasing availability of long-term field measurements of productivity and eddy covariance fluxes can now help to refine these previous modeling hypotheses.

In this study, our main objectives were: (1) to evaluate the fraction of GPP partitioned to aboveground and belowground parts in a *Quercus ilex* forest by comparing different ecosystems across a range of climate, management and drought resistance of dominant species, and (2) to assess how year-to-year variation in drought severity impacts the partitioning of

GPP between production and respiration, and among above-ground and belowground C pools. For these purposes, we used long-term data of eddy covariance fluxes and primary productivity of aboveground components (leaves, flowers, fruits and stems), plus punctual data of root biomass taken from literature and our own excavation of four *Q. ilex* trees.

2 Material and methods

2.1 Site description

The study site is located 35 km northwest of Montpellier (south of France), on a flat plateau in the Puéchabon State forest (3°35'45" E, 43°44'29" N; 270 m a.s.l.). This forest has been managed as a coppice for centuries, and the last clear cut was performed in 1942. Vegetation is largely dominated by a dense overstorey of the evergreen oak *Quercus ilex*. The top canopy height is about 5.5 m. In 2010, stem density was 4900 stems $\times$ ha⁻¹. Stems with diameter at breast height (DBH) < 4 cm represented 6 % of total stems, whereas those with DBH > 10 cm represented 20.6 %. Understorey species *Buxus sempervirens*, *Phyllirea latifolia*, *Pistacia terebinthus* and *Juniperus oxycedrus* compose a sparse shrubby layer with a percentage cover lower than 25 % and a height less than 2 m.

The area has a Mediterranean-type climate. Rainfall mainly occurs during autumn and winter, with about 80 % taking place between September and April. The mean annual precipitation is 916 mm, with a range of 556–1549 mm recorded over the 1984–2011 period. Mean annual temperature over the same period was 13.0 °C, with a minimum in January (5.5 °C) and a maximum in July (22.9 °C). The rocky soil is formed on Jurassic limestone; on average, the volumetric fractional content of stones and rocks is about 0.75 for the top 0–50 cm and 0.90 below. The stone-free fine fraction of the soil is a homogeneous silty clay loam (USDA texture triangle) within the top 0–50 cm layer (38.8 % clay, 35.2 % silt and 26 % sand). The fine fraction fills up the space between stones and rocks, and provides a source of water throughout the long dry summers for the deep-rooted *Q. ilex* (Rambal, 2011). The highly permeable soil prevents any surface runoff to occur even for high intensity rain events.

2.2 Water limitation: soil water balance model and drought index

Soil water storage integrated over the rooting depth, that is ca. 4.5 m (Rambal, 2011), has been measured during the vegetative periods of 1984–1986 and since July 1998 onwards, at approximately monthly intervals, using a neutron moisture gauge (see Hoff et al., 2002). Discrete measurements were interpolated at a daily time step with a soil water balance model proposed in Rambal (1993) and further used in Grote et al. (2009). The drainage curve relating deep drainage to soil water storage depends on

the stone content over the whole-soil profile (Rambal, 1990). The model was driven by daily values of incoming solar radiation, minimal and maximal temperature and rain amount. Soil water storage and soil water potential were related by a Campbell-type retention curve (Campbell, 1985) whose parameters are strongly dependent on soil texture (see details in Rambal et al., 2003). Comparison of measured against simulated values of soil water storage (in mm) and predawn leaf water potential (in MPa) displayed very good agreement. Leaf water potential values came from discrete measurements performed on the study site (see Limousin et al., 2012 for a substantial account). For soil water storage, reduced major axis (RMA) regressions yielded $SWS_{sim} = \alpha_{rma} SWC_{obs} + \beta_{rma}$ with $\alpha_{rma} \pm$ standard error (SE) = 0.94 ± 0.03 , $\beta_{rma} \pm$ SE = 6.0 ± 4.4 , $R^2 = 0.93$, $F = 1137$, $p < 0.0001$ and $n = 91$; for the predawn potential, $\psi_{pdsim} = \alpha_{rma} \psi_{pdobs} + \beta_{rma}$ with $\alpha_{rma} \pm$ SE = 0.93 ± 0.05 , $\beta_{rma} \pm$ SE = -0.09 ± 0.09 , $R^2 = 0.840$, $F = 273.3$, $p < 0.0001$ and $n = 54$. The continuous daily course of relative water content, RWC, was derived from SWS_{sim} divided by the soil water storage at a field capacity that we chose to fix at 205 mm. This value corresponds to that observed after 2 days of free drainage in a cool, wet period after a substantial rain event. For characterizing the whole-year water limitation, we calculated the water stress integral (WSI) as the yearly sum of ψ_{pdsim} . For days with RWC ≥ 1 , ψ_{pdsim} is fixed to -0.03 MPa. The WSI is expressed in MPa day.

2.3 Drought frequency analysis

The return periods for drought events were calculated using a monthly 239-year precipitation historical data set (1762–2011) for downtown Montpellier. This data set was scaled to our experimental site using overlapping precipitation data from 1984 to 2011. As shown by Rambal and Debussche (1995) and López-Moreno et al. (2009), the coefficient of variation for precipitation is regionally conserved and was used to fit theoretical lognormal distribution functions for extreme precipitation events at our site. Return periods were calculated as $1/p$, where p is the probability of occurrence (Rambal and Debussche, 1995).

2.4 Carbon fluxes and ancillary data

Daily climate data, further used as model inputs for a water budget model, came from a weather station located 200 m away from the flux tower.

Eddy covariance fluxes of CO₂, sensible heat, latent heat and momentum were measured continuously since 2001 at the top of a 12 m high tower that was approximately 6 m above the canopy. Our eddy covariance facility included a three-dimensional sonic anemometer (Solent R3, Gill Instruments, Lymington, England) and a closed path infrared gas analyzer (IRGA; model LI 6262) (Li-Cor Inc.,

Lincoln, Nebraska, USA), both sampling at a rate of 21 Hz. Flux data were processed with protocols defined within the Carbo-Europe network (www.carboeurope.org, Aubinet et al., 2000). Processing schemes of FLUXNET have been used for filling data gaps and partitioning NEP into GPP and ecosystem respiration R_{eco} (Papale, 2006; Reichstein et al., 2005). The half-hourly fluxes were summed at yearly time steps for further analysis. Photosynthetically active radiation PAR_{top} was recorded at the top of the flux tower. Photosynthetically active radiation (PAR) was recorded at the top of the flux tower, PAR_{top} . The fraction of PAR absorbed by the canopy (f_{APAR}) was derived from 14 PAR sensors randomly set up in understorey locations and measuring $\text{PAR}_{\text{below}}$:

$$f_{\text{APAR}} = 1 - \text{PAR}_{\text{below}} / \text{PAR}_{\text{top}}. \quad (1)$$

2.5 Leaf production and other growth components

$\text{ANPP}_{\text{stem}}$ was estimated from yearly measurements of stem DBH and the allometric relationship between stem biomass and stem DBH. $\text{ANPP}_{\text{leaf}}$ and $\text{ANPP}_{\text{reprod}}$ were derived from monthly litter falls measured on 26 litter traps of 0.141 m² area. $\text{ANPP}_{\text{reprod}}$ comprised flowers and acorns. $\text{ANPP}_{\text{leaf}}$ was derived by estimating yearly changes of leaf mass at peak leaf area index plus the amount of leaves lost as litter. Leaf production in year t occurred from May to June, and $M_{\text{leaflitter}}$ was calculated as the sum of monthly values of leaf litter fallen from August $t-1$ to July t . $M_{\text{leaflitter}}$ was corrected for mass loss at abscission, using the results of Cherbuy et al. (2001):

$$\begin{aligned} \text{ANPP}_{\text{leaf}} &= M_{\text{leaf}}(t) - M_{\text{leaf}}(t-1) + M_{\text{leaflitter}} \\ &= \Delta M_{\text{leaf}} + M_{\text{leaflitter}}. \end{aligned} \quad (2)$$

Peak LAI = PAI – SAI was estimated from continuous measurements of half-hourly f_{APAR} between 11.00 a.m. and 1.00 p.m. from day of year (DOY) 205 to 225. We first derived the plant area index (PAI) by using Beer's law with an extinction parameter equal to $k/\sin\beta$. The parameter k was set to 0.72 as in Rambal et al. (2003), and β is the solar elevation angle. The stem area index (SAI) was estimated by image processing of hemispheric photography. It was assumed constant for the whole period and equal to 0.5 (Poncelet's unpublished data). LAI was converted to leaf mass with a canopy-averaged leaf mass per area of 215 g m⁻² (see Rambal et al., 1996). The below-canopy PAR sensor network was set up in 2001, so the leaf production for 2001 was not available. Even though *Q. ilex* is a strong emitter of terpenoids (Staudt et al., 2002), biogenic volatile compound emissions are relatively minor C sources and they were neglected here. So, the aboveground net production was computed as

$$\text{ANPP} = \text{ANPP}_{\text{leaf}} + \text{ANPP}_{\text{stem}} + \text{ANPP}_{\text{reprod}}. \quad (3)$$

In 2005, we observed a massive outburst of *Lymantria dispar*. Grazing from caterpillars drastically impacted the

leaves, so we decided to exclude data from 2005 in our calculations. Data for the belowground perennial components were obtained by excavating four stumps at our site and from literature values published by Canadell and Roda (1991) and Djema (1995) for *Q. ilex* coppices growing in northeast Spain under similar climate conditions. We compiled 19 biomass values for root crown, roots greater than 5 cm, and roots ranging from 1 to 5 cm diameter. The whole perennial belowground compartment is the sum of root crown and large roots. We obtained an isometric relationship between stem and belowground biomass, with a slope equal to 1.068 ± 0.1235 ($s_{x,y} = 62.2$, $n = 19$, $p < 0.001$) (Appendix Fig. A1). All these data came from excavations in very stony soils and only concerned the top 0–1 m layer. A significant part of the root system was not extracted, because we observed that tap roots are able to uptake soil water at depths ranging between 4 and 5 m (Rambal, 2011). We thus applied a conservative correction factor of 10 % to account for the missing root part. Our belowground/aboveground ratio could be considered constant whatever the stool size, so we propose an isometric partition of C between these two perennial compartments. We postulate that the error we made in estimating $\text{BNPP}_{\text{coarse}}$ is equivalent to the one we made in evaluating the change in stem biomass:

$$\alpha \text{ANPP}_{\text{stem}} = \text{BNPP}_{\text{coarse}}, \quad (4)$$

with BNPP representing belowground net primary production. Fine root production was taken from literature values. López et al. (2001a) extensively monitored fine root productivity in a *Q. ilex* coppice. They found annual fine root production over the 0–60 cm soil layer to be quasi identical to leaf production (average fine root/leaf production ratio over 2 years was 1.04). We correct this value for the whole profile using a ratio of 1.25, based on the distribution of fine roots over the soil profile proposed by Jackson et al. (1997) for sclerophyllous shrubs and trees, and the increase in fine root turnover rate with depth (López et al., 2001b):

$$\text{BNPP} = \text{BNPP}_{\text{coarse}} + \text{BNPP}_{\text{fine}}. \quad (5)$$

Biomasses were converted to C using tissue-specific C contents whenever available; otherwise, 0.48 was used as a default.

2.6 Carbon budget estimate

The different components of the carbon budget were related to each other according to three identities considered here as yearly sums (Fig. 1):

$$\text{NPP} = \text{ANPP} + \text{BNPP} = \text{GPP} - R_a, \quad (6)$$

$$\text{NEP} = \text{NPP} - R_h = \text{GPP} - R_{\text{eco}}, \quad (7)$$

$$R_{\text{eco}} = R_a + R_h. \quad (8)$$

R_a is the autotrophic respiration, including both growth and maintenance components, with R_{aa} and R_{ab} standing for

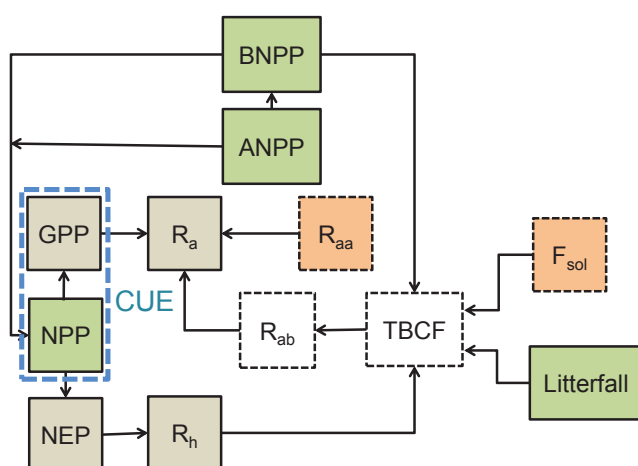


Figure 1. Method used in closing the whole-ecosystem carbon balance. Arrows are the information lines. The grey boxes surrounded by a continuous line are the ecosystem scale flux measurements yielding NEP, GPP and R_{eco} values. The green boxes are the continuous biometric measurements of the growth components. The boxes surrounded by a dashed line mean discrete measurements. The brown boxes are discrete measurements of fluxes (from leaf, stem and soil) upscaled in time and space.

the aboveground and belowground parts, respectively. R_h is the heterotrophic respiration. Uncertainty estimation of fluxes were around $20 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, $30 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ and $40 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for NEE, GPP and R_{eco} , respectively (Misson et al., 2010; see also Stauch et al., 2008).

$$\text{GPP} = \text{ANPP} + R_{aa} + \text{TBCF} \quad (9)$$

Total belowground carbon flux (TBCF) was defined as carbon allocated belowground by plants to coarse and fine roots production, root respiration and root exudates and mycorrhizae. TBCF is either respired by microbes or roots (measured as soil-surface CO_2 efflux) or stored in soil as organic matter in the litter layer or in living and dead roots. Growth respiration was calculated using the yield of growth processes Y (Thornley, 1970). This yield is the amount of biomass increment per unit of C substrate used in growth processes. It was expressed in g C of new biomass (g C of substrate used in the growth processes) $^{-1}$. For *Q. ilex* in Puéchabon, the Y parameter has been estimated to 0.8 g C appearing in new biomass per g of C substrate utilized (Rambal et al., 2004). In Eqs. (6), (7) and (9), we neglect nonstructural C storage above or belowground. In the carbon budget, we wrote an equation in which C balance is 0, independently of the water limitation, and consequently the storage of nonstructural C pool remains constant (see Ryan, 2011; Sala et al., 2010; Wiley and Helliker, 2012 for the role of nonstructural carbohydrates in coping with drought).

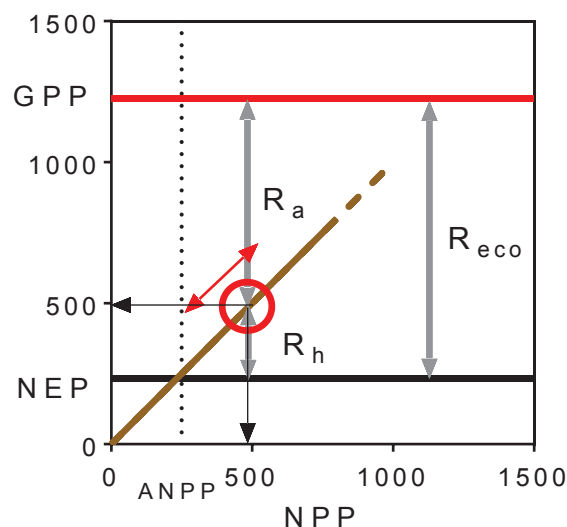


Figure 2. Scheme showing how the biometric estimate of NPP determines the partition of R_{eco} in its components R_a and R_h . In this figure, we plot GPP, NEP and NPP at their average values. The red arrow shows how errors in estimating NPP propagate in R_a and R_h . All variables are expressed in $\text{g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$.

3 Results

3.1 Environmental conditions and exceptional years

Over the study period (2001–2011), annual rain amounts ranged from 638.2 mm in 2007 to 1310 mm in 2003. The average value over this period (976.8 mm) was slightly greater than the longer term mean (1984–2011; 916 mm). WSI ranged from -112.6 MPa day in the wettest year (2004) to -358.6 MPa day in the driest year (2006). There was no relationship between the annual rainfall amount and the annual WSI that the vegetation underwent. Lower WSI occurred in years when the dry period began early in the spring season. In the driest year (2006), the rain deficit began in February, and from February to June the rainfall amount reached only 109.8 mm. We calculated a probability of 0.015 for the 2006 drought, corresponding to a return period of 67 yr. Other years with dry spring seasons in the historical series were 1779, 1780, 1817, 1929, 1945 and 1995, but all these years displayed less severe droughts than 2006. So, over the 2001–2011 period, we observed a very large range of water limitation from well-watered conditions to severe drought. There was no significant covariation between mean annual temperature and WSI.

3.2 C fluxes and production

The mean gross C input (GPP) was $1259 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ and its coefficient of variation (CV), or between-year variation, was 13.3%. For NEP, the mean value was

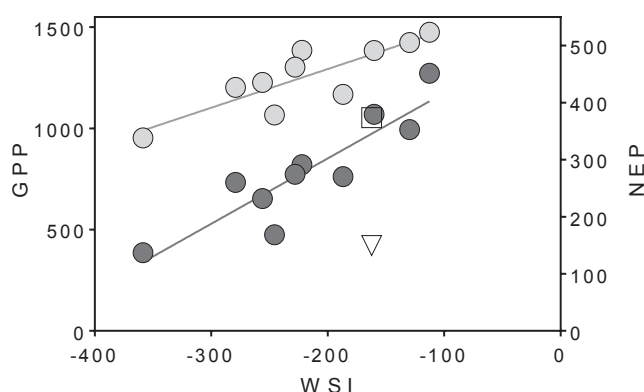


Figure 3. Ordinary least-square regression lines between the WSI and gross primary production GPP (light grey circle) and NEP (dark grey circle). WSI is expressed in MPa day, and both GPP and NEP are expressed in $\text{g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Data from 2005 that were not used in the analysis were also plotted (empty square for GPP and empty triangle for NEP).

$281.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ with a larger CV of 33.5 %, and for R_{eco} , it was $977.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, with a CV = 8.9 % (Fig. 2).

The average LAI was 2.25 ± 0.2 , which corresponds to a supported leaf mass of 231.7 g C m^{-2} ($n = 10$) with a coefficient of variation of CV = 9 % (Fig. A2.). Our calculation of the leaf production yields an average value of $142.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ($n = 9$) with a large CV of 28.5 %. The leaf production ranged from $202.8 \pm 77.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ in 2006, the year after the *Lymantria dispar* outburst and heavy grazing, to $69.6 \pm 58.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ the following year in 2007. The reproductive effort, $\text{ANPP}_{\text{reprod}}$, evaluated in pooling flowers and acorns, displayed the greater between-year variation, with a 42.5 % CV, and a mean value of 26.4 g C m^{-2} . The components of $\text{ANPP}_{\text{reprod}}$ were, on average, $11.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for flowers (CV = 48.5 %) and $15.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for acorns, which displayed the largest variation (CV = 87.8 %). Summing leaves plus flowers and acorns, we obtained an average $169.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, which accounted only for 16.9 % of the yearly GPP.

3.3 Relationships between production components and water limitation

Significant linear declines of GPP, NEP and R_{eco} with increasing drought severity were observed across years (Table 1; Fig. 3). Respectively, 72 and 80 % of the variance in GPP and NEP was explained by the WSI. The slopes of the GPP and NEP vs. WSI lines were 1.91 ± 0.43 and 1.15 ± 0.20 , respectively, which means that we project a decline of GPP of $191 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ and of NEP of $115 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for an increase in drought severity of 100 MPa day, expressed in terms of WSI. The sensitivity to drought of R_{eco} was lower than that for the two other components of the whole-ecosystem C budget, with a lower slope

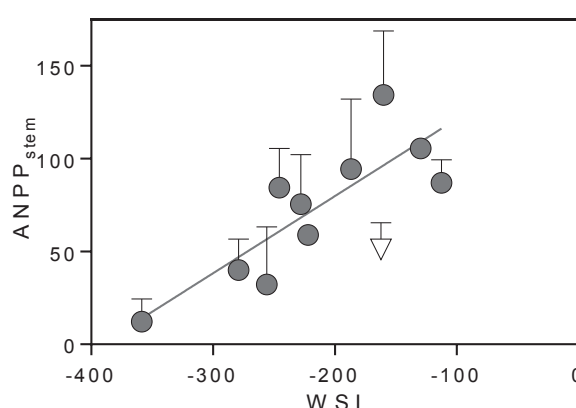


Figure 4. Ordinary least-square regression line between the WSI and the net production of stems (error bars are standard deviation). WSI is expressed in MPa day and $\text{ANPP}_{\text{stem}}$ in $\text{g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Data from 2005 that were not used in the analysis were also plotted (empty triangle).

of 0.77 ± 0.32 associated with a lower explained variance of 42 %.

Among the aboveground tree compartments, the most affected by drought was the stem (Fig. 4), with $\text{dANPP}_{\text{stem}} / \text{dWSI} = 0.42 \pm 0.10$ (Table 1; Fig. 4). According to the linear equation fitted between $\text{ANPP}_{\text{stem}}$ and WSI, the predicted allocation of C to the stem ranged from 120.9 g C m^{-2} for a hypothetical wet year that underwent a WSI of -100 MPa day (WSI in 2004 equaled -112.6 MPa day), to 0 in a severely dry year with a WSI of -390 MPa day . Reproduction was also affected by water stress, with $\text{dANPP}_{\text{reprod}} / \text{dWSI} = 0.10 \pm 0.04$ (Fig. 5). In contrast, no significant relationship was found between WSI and $\text{ANPP}_{\text{leaf}}$ ($p = 0.54$; Table 1, Fig. 6b). $\text{ANPP}_{\text{leaf}}$ was, however, significantly related to the WSI of the previous year, with a slope of 0.41 ± 0.15 and an explained variance of 52 % (Fig. 6a).

3.4 Relationship between carbon-use efficiency (CUE) and water limitation

By combining the latter results with Eqs. (6) to (9), a model of C use changes not in drought severity can be proposed. Figure 7a depicts the changes of GPP and NPP, and of the above and belowground compartments with WSI. Carbon-use efficiency ($\text{CUE} = \text{NPP} / \text{GPP}$) is also presented. For WSI declining from -100 MPa day in a wet year to -400 MPa day in a particularly dry year, NPP and CUE decline from 621.4 to $339.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ and from 0.419 to 0.373 , respectively.

Figure 7b depicts the declines of R_{eco} and NEP with WSI and the corresponding changes of the ratios of autotrophic respiration to GPP (R_a / GPP) and heterotrophic respiration to whole-ecosystem respiration (R_h / R_{eco}). The R_a / GPP ratio increased from 0.581 to 0.627 for a change of WSI from

Table 1. Parameters of the linear ordinary least-square regression lines between the WSI in MPa day and components of the ecosystem yearly C budget and aboveground components of the productivity. α_{OLS} is the slope of the Y vs. X relationship. GPP, R_{eco} and NEP are gross primary productivity, ecosystem respiration and net ecosystem productivity, respectively, in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. The components of the aboveground productivity for leaves, reproductive effort and stem $\text{ANPP}_{\text{leaf}}$, $\text{ANPP}_{\text{reprod}}$ and $\text{ANPP}_{\text{stem}}$ are also expressed in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$.

Y vs. X	$\alpha_{OLS} \pm \text{SE}$	$\beta_{OLS} \pm \text{SE}$	r^2	F	p	n
GPP vs. WSI	1.91 ± 0.43	1675 ± 97.5	0.72	20.1	0.0021**	10
R_{eco} vs. WSI	0.77 ± 0.32	1144 ± 72.5	0.42	5.8	0.042*	10
NEP vs. WSI	1.15 ± 0.20	531.3 ± 46.2	0.80	32.2	0.0005**	10
$\text{ANPP}_{\text{leaf}}(t)^{\circ}$ vs. $\text{WSI}(t-1)$	0.41 ± 0.15	233.0 ± 34.6	0.52	7.5	0.03*	9
$\text{ANPP}_{\text{leaf}}(t)^{\circ}$ vs. $\text{WSI}(t)$	-0.12 ± 0.19	116.1 ± 43.6	0.05	0.41	0.54ns	9
$\text{ANPP}_{\text{reprod}}$ vs. WSI	0.10 ± 0.04	49.1 ± 8.8	0.48	7.2	0.027*	10
$\text{ANPP}_{\text{stem}}$ vs. WSI	0.42 ± 0.10	162.9 ± 22.5	0.69	17.9	0.0029**	10

* significant; ** highly significant.

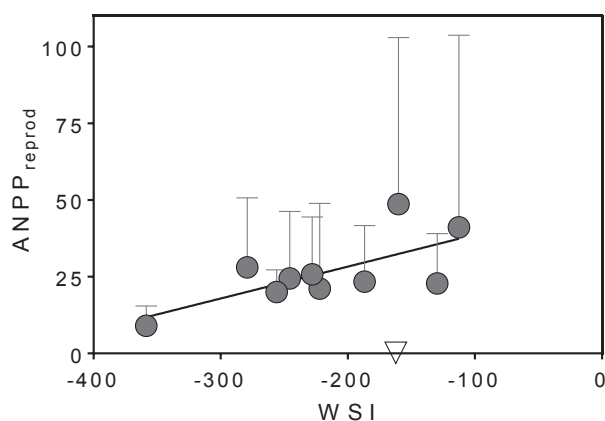


Figure 5. Ordinary least-square regression line between the WSI and the net productivity of the reproductive effort (flowers and fruits; error bars are standard deviation). WSI is expressed in MPa day and $\text{ANPP}_{\text{reprod}}$ in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. Data from 2005 that were not used in the analysis were also plotted (empty triangle).

–100 to –400 MPa day. For the same decline in WSI, the ratio of R_h/R_{eco} increased from 0.192 to 0.321, with R_h slightly increasing from 205.1 to 268.1 $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$.

4 Discussion

4.1 Carbon-use efficiency in a Mediterranean coppice – management and drought-adaptation constraints on carbon allocation rules

CUE, the ratio of net primary production (NPP) to gross primary production (GPP), describes the capacity of forests to assimilate C from the atmosphere into terrestrial biomass. CUE of forests has been assumed, by some authors, to be a constant value of 0.47 ± 0.04 (Gifford, 2003; Waring et al., 1998), which supposes that tree respiration is a constant fraction of GPP. Contrary to this assumption of con-

stancy, substantial variations in CUE have been reported in forest ecosystems. Medlyn and Dewar (1999) demonstrated that CUE likely ranges between 0.31 and 0.59, and a more recent synthesis by DeLucia et al. (2007) showed that the slope of the relationship between NPP and GPP (CUE) was 0.53, ranging from 0.23 to 0.83 among forest types. CUE decreased with increasing age, and a substantial portion of the variation among forest types was caused by the ratio of leaf mass/total mass. For a ratio of leaf mass/total mass of 0.03, corresponding to our *Q. ilex* forest, DeLucia et al. (2007) predicted a CUE of 0.38, similar to the mean of 0.40 obtained here, and the same value that Oechel and Lawrence (1981) obtained for Californian and Chilean shrub and tree species. With the process-based simulation model Gotilwa applied to a *Q. ilex* coppice in northeastern Spain, Gracia et al. (1999) predicted a CUE of 0.41. In contrast, Luyssaert et al. (2007) derived a surprisingly high value of 0.54 from a global database for their so-called “Mediterranean warm evergreen” biome (Table 2).

The low ecosystem CUE observed at our site (around 0.40) could be due to the ancient management of the ecosystem as a coppice. The large belowground biomass and respiratory maintenance costs associated with this management system may alter C use rules and constrain CUE compared to more productive high forests (Salomón et al., 2013). Furthermore, relatively high R_{aa} (see below) could be associated with the role of aboveground organs in storing nitrogen and nonstructural carbohydrates. 1-year old leaves act as reservoirs contributing to spring shoot growth (Cherbuy et al., 2001), while stumps and stems contain a large amount of parenchyma, helping the tree to resprout after perturbations. Accurately quantifying the relative importance of respiratory sources is an important step towards understanding the whole C budget. Under the steady-state assumption of Eq. (9) (Raich and Nadelhoffer, 1989), our values of GPP, ANPP and R_{aa} resulted in $\text{TBCF} = 670 \text{ g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. R_{aa} was $460 \text{ g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, a value estimated from leaf respiration and stem CO_2 efflux measurements made at our

Table 2. Literature values of carbon use efficiencies (CUE) for a broad range of forests.

Reference	Vegetation	CUE
This work	<i>Quercus ilex</i> coppice	0.40 (0.37–0.42)
Oechel and Lawrence (1981)	MTE spp.	0.38
Waring et al. (1998)	Broad range of forests (BRFs)	0.47 ± 0.04
Medlyn and Dewar (1999)	BRFs	0.31–0.59
Gracia et al. (1999)	<i>Quercus ilex</i> coppice	0.41
De Lucia et al. (2007)	BRFs	0.53(0.23–0.83)
Luyssaert et al. (2007)	Mediterranean warm evergreen	0.54
Litton and Giardina (2008)	BRFs	0.43
Luyssaert et al. (2009)	Temp. and boreal forests	0.51 ± 0.02
Piao et al. (2010)	BRFs (MAT = 13 °C)	0.475
Vica et al. (2012)	BRFs with low-nutrient availability	0.42 ± 0.02

site and upscaled to the stand (Rodríguez-Calcerrada et al., 2011, 2014). Applying the same TBCF approach to the Misson et al. (2010) data of soil respiration for the wet 2004 year yielded a TBCF of $630 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. With our estimate of $\text{BNPP} = 270 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, the R_{ab} ranged between 360 and $400 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Finally, we could deduct an R_{h} ranging between 210 and $230 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ by summing the three respiration components to reach the whole-ecosystem respiration R_{eco} . For comparison, the meta-analysis of Litton and Giardina (2008) report a TBCF of $705 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ and a BNPP of $334 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, and Rodeghiero and Cescatti (2006) measured, in a more mesic *Quercus ilex* coppice in which the soil respiration is very high ($1079 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), a TBCF of $564 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ with the two belowground respiration components R_{ab} and R_{h} being equal.

4.2 Sensitivity of carbon use and partitioning to between-year variation in water limitation

To characterize year-to-year variations in drought severity, we used a long-term cumulated water stress index: the WSI. This concept likely originated in Schulze et al. (1980a, b), who related changes in normalized maximal assimilation rates and daily carbon gain with the sum of water stress obtained by cumulating daily pre-dawn water potentials from the day of the last rainfall to the day under consideration. Later, Wullschlegel and Hanson (2006) did the same with transpiration rates from trees growing in a through-fall displacement experiment. This cumulated water stress, called water-stress integral, or WSI by Myers (1988), has been applied to predict growth processes occurring at longer timescales, such as canopy development, litter fall dynamic and tree radial growth (Benson et al., 1992; Raison et al., 1992a, b). In our study, we demonstrated that WSI was significantly related to the current year reproductive effort, secondary growth and all ecosystem C fluxes (see also Arneth et al., 1998), and that it was useful in explaining how the previ-

ous year's drought limitation affected the leaf production in the subsequent year.

GPP, R_{eco} and NEP were largely impacted by water limitation. The decline of GPP with drought has been observed in our site at different time and space scales. At a seasonal timescale, Limousin et al. (2010) intensively discussed how leaf photosynthetic limitations were related to predawn water potential. At a daily timescale, GPP estimated from eddy correlation fluxes was related to predawn water potential (Rambal et al., 2003). The ANPP components have also been shown to be impacted by drought severity, with a hierarchy of responses going from the more affected – the stem – to the less affected – the leaves (Table 1). The larger sensitivity of stem growth validates the hypothesis of the Forest-BGC model (Hoff et al., 2002) in which trees allocate C first to leaves and fine roots, for maximizing productivity while minimizing water stress, and then to stems; and then to stems which appear as an end product built with the remaining C. The reproductive effort also declined significantly with increasing drought, although it represented a smaller C use. Acorn production – the larger component of reproduction – has been shown to be influenced by water availability during the fruiting process, in particular during the initial (spring) and advanced (summer) stages of the maturation cycle (Pérez-Ramos et al., 2010).

The leaf production was not related to the current year's WSI but to the previous year's WSI. Limousin et al. (2012) observed that, in *Q. ilex*, the leaf litterfall was also positively correlated with the previous year's WSI so that more leaves were shed and replaced following wet years than following dry years. This phenomenon might be explained by the cost-benefit hypothesis (Chabot and Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991): if the leaf carbon assimilation is reduced by water limitation during a dry year, the leaf life span should increase for the leaf lifetime carbon gain to pay back the leaf construction cost, and thus fewer new leaves need to be produced to maintain the LAI. This results in an alternation of years with high leaf production/shedding following wet years and years of opposite characteristics, as commonly observed in

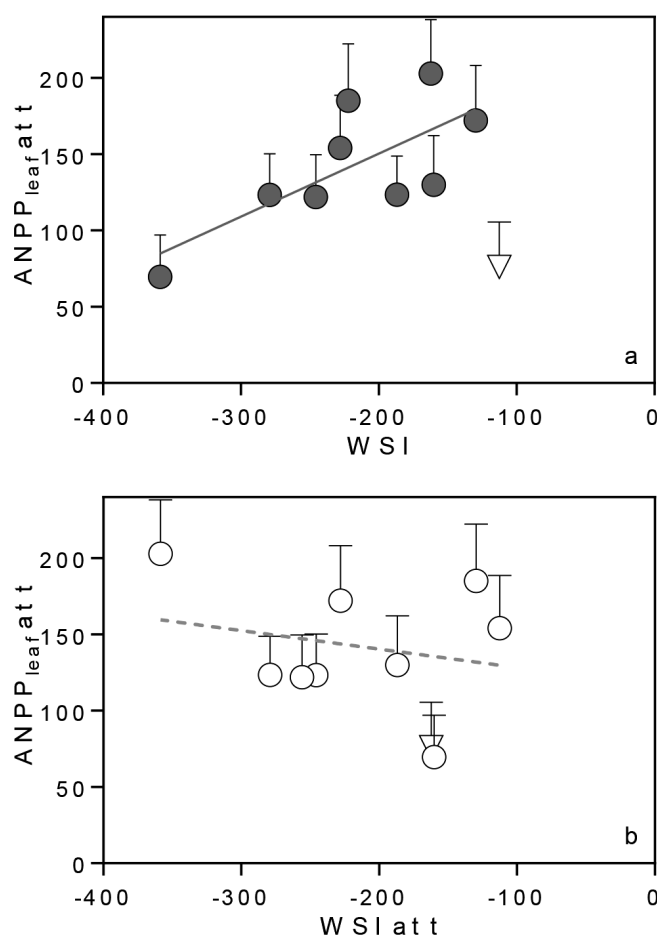


Figure 6. Ordinary least-square regression lines between the above-ground net primary productivity of leaves of the current year and (a) the WSI of the previous year (dark grey circle and standard deviation), and (b) the WSI of the current year (empty circle and standard deviation). WSI is expressed in MPa day and $\text{ANPP}_{\text{leaf}}$ in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. Data from 2005 that were not used in the analysis were also plotted (empty triangle).

evergreen species and, in particular, *Q. ilex* (Montserrat-Martí et al., 2009; Ogaya and Penuelas, 2006; Rapp, 1969). Such a mechanism may also contribute to maintain the water transport capacity of *Q. ilex* under long-lasting drought, as proposed by Martin-StPaul et al. (2013). Current-year drought causes GPP and, less so, NPP to decline, so that CUE declines slightly. In a wet year following a drier one, CUE could decline because $\text{ANPP}_{\text{stem}}$ would be ruled by current climate and would be high, corresponding to a wet year, while leaves would be produced in fewer amounts due to the 1-year-lag effect of drought on leaf production, and CUE could decline. Further research could be necessary to quantify such a carry-over effect on CUE. Perhaps the strategy of *Q. ilex* to buffer the hydraulic system from climatic extremes has a penalty on CUE.

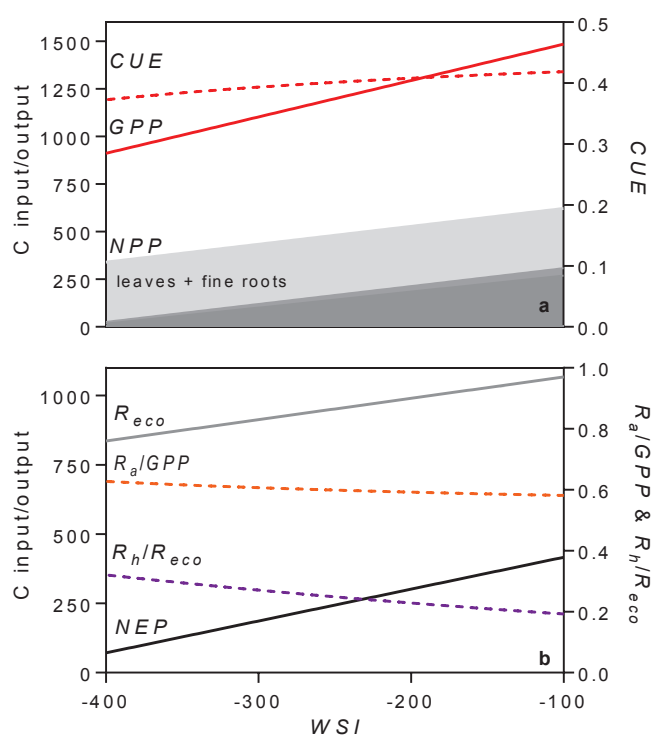


Figure 7. (a) Change in the partition of gross primary productivity (GPP), expressed in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, with increasing drought intensity quantified by the WSI in MPa day. The red line displays the decline of GPP with decreasing WSI. The net primary productivity (NPP) components are perennial aboveground + belowground parts (dark grey), reproductive effort (flowers and fruits; medium grey) and leaves and fine roots (light grey), all expressed in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. The dashed red curve is for the CUE. (b) Change in ecosystem respiration (R_{eco} , grey line) and net ecosystem productivity (NEP) (dark line), both in $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, with increasing drought intensity (WSI). The dashed orange line is for the R_a / GPP ratio and the dashed purple line for the R_h / R_{eco} ratio.

Based on the responses to drought of the different compartments and on the assumptions stated above (see Sect. 2), we calculated the yearly CUE response to drought (Fig. 7a). CUE slightly decreased with drought from 0.419 at $\text{WSI} = -100$ MPa day to 0.373 at $\text{WSI} = -400$ MPa day. Interestingly, CUE declined at a slower rate than GPP and NPP in response to water deficit (Fig. 7a). Maseyk et al. (2008) reported a constant CUE of 0.4 in a *Pinus halepensis* forest growing in a semi-arid Mediterranean-type climate and proposed that acclimation of maintenance respiration to dry conditions could help in maintaining CUE and keeping productivity relatively high under such water limited climate. Recent studies at our site showed that respiration rates declined exponentially in both leaves and stems as tree water availability decreased through summer months (Rodríguez-Calcerrada et al., 2011, 2014). Based on the relationships between leaf/shoot predawn water potential and leaf/stem respiration, we calculated that stem and foliage CO_2 efflux

declined by 4.7 and 7.1 %, respectively, for an increase of drought severity of $WSI = 100 \text{ MPa day}$. Altogether, acclimation of leaf, stem and root respiration to plant water deficit buffers NPP sensitivity to drought and contributes to keeping CUE relatively constant across years of widely different rainfall and vegetation stress. The ultimate reasons for such reduction in respiration rates are still unclear, but it appears that reduced demand of respiratory products from growth and maintenance processes may cause a down-regulation of mitochondrial activity (Atkin and Macherel, 2009).

Besides reductions in autotrophic respiration, changes in R_h contribute to complicating our understanding of the impact of drought on the whole-ecosystem C sink strength. In trees, acclimation refers to strictly physiological processes, while soils changes in R_h refer to ecosystem-level phenomenon potentially driven by multiple mechanisms, including substrate depletion, changing microbial community composition and physiological changes. Substantial questions remain about its response to soil water status, the interactions with substrate quality, and the role of the top soil drying–rewetting cycles (Wei et al., 2010). The course of soil water content at timescales shorter than the season is not necessarily correlated to the WSI. In Mediterranean-type ecosystems, R_h is likely more influenced by an unpredictable supply of substrate to the rhizosphere than by changes in the microbial community or its efficiency (Curiel Yuste et al., 2014). Finally, we suggest, as Hopkins et al. (2013) did, that substrate availability *sensu lato*, including GPP and storage of nonstructural C pool (neglected here), may be the ultimate driver of the two respiration fluxes.

5 Conclusions

Comparative measures of ecosystem fluxes and production components across 11 yr of contrasting water limitations in a *Q. ilex* coppice help to better understand how Mediterranean-type forest ecosystems will respond to the ongoing climate change and to better project future C sequestration capacity.

We observed a clear effect of water availability in limiting all the ecosystem fluxes GPP, R_{eco} and NEP, and that the drought-induced decline in R_{eco} dampens the decline of the ecosystem C sequestration under drought conditions. In parallel, all the growth components were found to be affected by water limitation, with a partition of GPP into tissues that tends to minimize the negative impacts of drought on growth. An important result is that all the changes followed the same trajectory as water stress varied over a large range of conditions, from a wet year to a dry year occurring only once every 67 yr. We did not observe any tipping point or discontinuity in the C partitioning pattern. On average, only 40 % of the carbon assimilated as gross photosynthesis was used to construct new tissues, with the remaining 60 % being respired back to the atmosphere as autotrophic respiration. This low ecosystem CUE could be inherited from the ancient manage-

ment of the ecosystem as a coppice and its large amount of standing belowground biomass.

There are several ecological issues that question the values of the estimated C fluxes and their changes in increasing drought severity. It appeared, in our case, that autotrophic respiration by trees and heterotrophic respiration by soil microorganisms are primarily responsible for mediating the larger part of the carbon exchanges between the biosphere and atmosphere. Climate changes and projected increasing dryness have the potential to influence the activity of trees regulating exchanges among the carbon pools. Functional “down-regulation” or acclimation of plant respiration could reduce the respiratory autotrophic loss of ecosystems, but, unlike plant components, the existence of this phenomenon in heterotrophic respiration remains more controversial (Harmon et al., 2011; Wieder et al., 2013). Current models can simulate GPP relationships with autotrophic fluxes in a warmer environment (Piao et al., 2010; Wythers et al., 2013), yet the parameterization of models able to capture the apparent respiratory acclimation of both R_a and R_h to water limitation of ecosystems is an emerging challenge for the modeling and flux research communities. We suggest that both communities adopt a bottom-up approach to advance our understanding at tissue, tree and ecosystem scales to increasingly larger timescales and space scales.

Appendix A

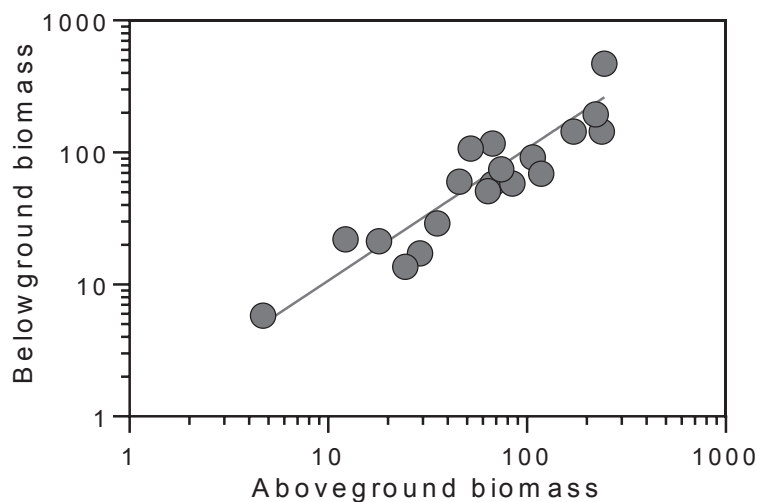


Figure A1. Relationship between aboveground perennial biomass (g Dry Matter) and the corresponding belowground biomass (g Dry Matter). The belowground biomass is the sum of biomass values for root crown, roots greater than 5 cm and roots ranging from 1 to 5 cm in diameter.

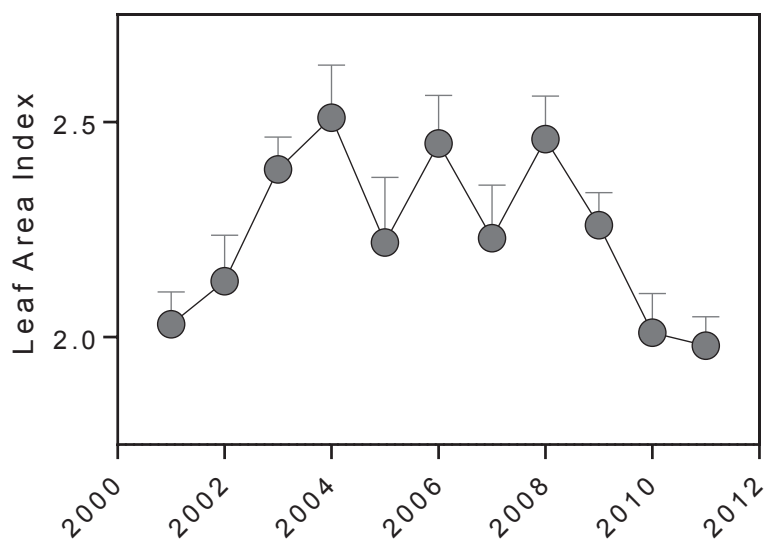


Figure A2. Time course of the peak LAI derived from continuous measurements of half-hourly f_{APAR} between 11.00 a.m. and 1.00 p.m. from DOY 205 to 225. The stem area index (SAI) was estimated by image processing of hemispheric photography and assumed constant for the whole period and equal to 0.5. The relationship between leaf area index and water stress integral (WSI) is statistically non-significant.

Acknowledgements. A doctoral research grant was provided by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME) to M. Lempereur. The projects MIND (no. EVK2-CT-2002-000158), DROUGHT+ (no. ANR-06-VULN-003-01) and CARBO-Extreme (no. FP7-ENV-2008-1-226701) contributed in partly funding this research. The authors declare no conflict of interest in relation with this work.

Edited by: K. Guan

References

- Ackerly, D.: Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance, *Ecol. Monogr.*, 74, 25–44, 2004.
- Allard, V., Ourcival, J. M., Rambal, S., Joffre, R., and Rocheteau, A.: Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France, *Glob. Change Biol.*, 14, 714–725, 2008.
- Arnth, A., Kelliher, F., McSeveny, T., and Byers, J.: Net ecosystem productivity, net primary productivity and ecosystem carbon sequestration in a *Pinus radiata* plantation subject to soil water deficit, *Tree Physiol.*, 18, 785–793, 1998.
- Atkin, O. K. and Macherel, D.: The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance, *Ann. Botany*, 103, 581–597, 2009.
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Noncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A. S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grunwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R., and Vesala, T.: Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology, *Adv. Ecol. Res.*, 30, 113–175, 2000.
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rödenbeck, C., Arain, M. A., Baldocchi, D., Bonan, G. B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Oleson, K. W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F. I., and Papale, D.: Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate, *Science*, 329, 834–838, 2010.
- Benson, M., Myers, B., and Raison, R.: Dynamics of stem growth of *Pinus radiata* as affected by water and nitrogen supply, *For. Ecol. Manage.*, 52, 117–137, 1992.
- Bonan, G. B.: Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests, *Science*, 320, 1444–1449, 2008.
- Brouwer, R.: Distribution of dry matter in the plant, *Neth. J. Agric. Sci.*, 10, 361–376, 1962.
- Campbell, G. S.: Soil physics with basic: Transport models for soil-plant systems, Elsevier, 1985.
- Canadell, J. and Roda, F.: Root biomass of *Quercus ilex* in a montane Mediterranean forest, *Can. J. For. Res.*, 21, 1771–1778, 1991.
- Chabot, B. F. and Hicks, D. J.: The ecology of leaf life spans, *Ann. Rev. Ecol. System.*, 13, 229–259, 1982.
- Cherbuy, B., Joffre, R., Gillon, D., and Rambal, S.: Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex*, *Tree Physiol.*, 21, 9–17, 2001.
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., and Midgley, J. J.: Resprouting as a key functional trait in woody plants—challenges to developing new organizing principles, *New Phytol.*, 188, 651–654, 2010.
- Curiel Yuste, J., Fernandez-Gonzalez, A., Fernandez-Lopez, M., Ogaya, R., Penuelas, J., Sardans, J., and Lloret, F.: Strong functional stability of soil microbial communities under semiarid Mediterranean conditions and subjected to long-term shifts in baseline precipitation, *Soil Biol. Biochem.*, 69, 223–233, 2014.
- DeLucia, E. H., Drake, J. E., Thomas, R. B., and Gonzalez-Meler, M.: Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production?, *Glob. Change Biol.*, 13, 1157–1167, 2007.
- Djema, A.: Cuantificación de la biomasa y mineralomasa subterránea de un bosque de *Quercus ilex* L., MSc thesis, Instituto Agronómico Mediterráneo, Zaragoza, España, 78 pp., 1995.
- Eckardt, F., Heim, G., Methy, M., and Sauvezon, R.: Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*), *Photosynthetica*, 9, 145–156, 1975.
- Fatichi, S., Leuzinger, S., and Körner, C.: Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling, *New Phytol.*, 2013.
- Franklin, O., Johansson, J., Dewar, R. C., Dieckmann, U., McMurtrie, R. E., Brännström, Å., and Dybzinski, R.: Modeling carbon allocation in trees: a search for principles, *Tree Physiol.*, 32, 648–666, 2012.
- Gifford, R. M.: Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research, *Functional Plant Biology*, 30, 171–186, 2003.
- Giorgi, F.: Climate change hot-spots, *Geophys. Res. Lett.*, 33, L08707, doi:10.1029/2006GL025734, 2006.
- Gracia, C. A., Tello, E., Sabaté, S., and Bellot, J.: GOTILWA: An integrated model of water dynamics and forest growth, in: *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, 163–179, 1999.
- Grote, R., Lavoie, A.-V., Rambal, S., Staudt, M., Zimmer, I., and Schnitzler, J.-P.: Modelling the drought impact on monoterpene fluxes from an evergreen Mediterranean forest canopy, *Oecologia*, 160, 213–223, 2009.
- Grünzweig, J., Lin, T., Rotenberg, E., Schwartz, A., and Yakir, D.: Carbon sequestration in arid-land forest, *Glob. Change Biol.*, 9, 791–799, 2003.
- Harmon, M. E., Bond-Lamberty, B., Tang, J., and Vargas, R.: Heterotrophic respiration in disturbed forests: A review with examples from North America, *J. Geophys. Res. Biogeosci.* (2005–2012), 116, G00K04, doi:10.1029/2010JG001495, 2011.
- Hoerling, M., Eischeid, J., Perlwitz, J., Quan, X., Zhang, T., and Pegion, P.: On the increased frequency of Mediterranean drought, *J. Climate*, 25, 2146–2161, 2011.
- Hoff, C. and Rambal, S.: An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem, *Ann. For. Sci.*, 60, 153–161, 2003.
- Hoff, C., Rambal, S., and Joffre, R.: Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* copice using the FOREST-BGC model, *For. Ecol. Manage.*, 164, 121–136, 2002.

- Hopkins, F., Gonzalez-Meler, M. A., Flower, C. E., Lynch, D. J., Czimczik, C., Tang, J., and Subke, J. A.: Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration, *New Phytol.*, 199, 339–351, 2013.
- Iwasa, Y. and Kubo, T.: Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances, *Evolut. Ecol.*, 11, 41–65, 1997.
- Jackson, R. B., Mooney, H., and Schulze, E.-D.: A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 94, 7362–7366, 1997.
- Jaeger, E. B. and Seneviratne, S. I.: Impact of soil moisture–atmosphere coupling on European climate extremes and trends in a regional climate model, *Clim. Dynam.*, 36, 1919–1939, 2011.
- Kikuzawa, K.: A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern, *American Naturalist*, 138, 1250–1263, 1991.
- Kjellström, E., Thejll, P., Rummukainen, M., Christensen, J. H., Boberg, F., Christensen, O. B., and Maule, C. F.: Emerging regional climate change signals for Europe under varying large-scale circulation conditions, *Clim. Res.*, 56, 103–119, 2013.
- Leuzinger, S. and Quinn Thomas, R.: How do we improve Earth system models? Integrating Earth system models, ecosystem models, experiments and long-term data, *New Phytol.*, 191, 15–18, 2011.
- Limousin, J.-M., Longepierre, D., Huc, R., and Rambal, S.: Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion, *Tree Physiol.*, 30, 1026–1036, 2010.
- Limousin, J. M., Rambal, S., Ourcival, J. M., Rodriguez-Calcerrada, J., Perez-Ramos, I. M., Rodriguez-Cortina, R., Misson, L., and Joffre, R.: Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought, *Oecologia*, 169, 565–577, 2012.
- Litton, C. and Giardina, C.: Below-ground carbon flux and partitioning: Global patterns and response to temperature, *Funct. Ecol.*, 22, 941–954, 2008.
- Lloret, F., Siscart, D., and Dalmases, C.: Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain), *Glob. Change Biol.*, 10, 2092–2099, 2004.
- López, B., Sabaté, S., and Gracia, C.: Annual and seasonal changes in fine root biomass of a *Quercus ilex* L. forest, *Plant Soil*, 230, 125–134, 2001a.
- López, B., Sabaté, S., and Gracia, C. A.: Vertical distribution of fine root density, length density, area index and mean diameter in a *Quercus ilex* forest, *Tree Physiol.*, 21, 555–560, 2001b.
- López-Moreno, J. I., Vicente-Serrano, S. M., Gimeno, L., and Nieto, R.: Stability of the seasonal distribution of precipitation in the Mediterranean region: Observations since 1950 and projections for the 21st century, *Geophys. Res. Lett.*, 36, L10703, 10.1029/2009GL037956, 2009.
- Luo, Y., Melillo, J., Niu, S., Beier, C., Clark, J. S., Classen, A. T., Davidson, E., Dukes, J. S., Evans, R. D., Field, C. B., Czimczik, C. I., Keller, M., Kimball, B. A., Kueppers, L. M., Norby, R. J., Pelini, S. L., Pendall, E., Rastetter, E., Six, J., Smith, M., Tjoelker, M. G., and Torn, M. S.: Coordinated approaches to quantify long-term ecosystem dynamics in response to global change, *Glob. Change Biol.*, 17, 843–854, 2011.
- Luyssaert, S., Inglima, I., Jung, M., Richardson, A. D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S. L., Schulze, E. D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K. G., Bonal, D., Bonnefond, J. M., Chambers, J., Ciais, P., Cook, B., Davis, K. J., Dolman, A. J., Gielen, B., Goulden, M., Grace, J., Granier, A., Grelle, A., Griffis, T., GrÜNWald, T., Guidolotti, G., Hanson, P. J., Harding, R., Hollinger, D. Y., Hutrya, L. R., Kolari, P., Kruijt, B., Kutsch, W., Lagergren, F., Laurila, T., Law, B. E., Le Maire, G., Lindroth, A., Loustau, D., Malhi, Y., Mateus, J., Migliavacca, M., Misson, L., Montagnani, L., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J. W., Nikinmaa, E., Ollinger, S. V., Pita, G., Rebmann, C., Rouspard, O., Saigusa, N., Sanz, M. J., Seufert, G., Sierra, C., Smith, M. L., Tang, J., Valentini, R., Vesala, T., and Janssens, I. A.: CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database, *Glob. Change Biol.*, 13, 2509–2537, 2007.
- Mäkelä, A.: Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees, *J. Theoret. Biol.*, 123, 103–120, 1986.
- Martin-StPaul, N. K., Limousin, J. M., Vogt-Schilb, H., Rodríguez-Calcerrada, J., Rambal, S., Longepierre, D., and Misson, L.: The temporal response to drought in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment, *Glob. Change Biol.*, 19, 2413–2426, 2013.
- Maseyk, K., Grünzweig, J. M., Rotenberg, E., and Yakir, D.: Respiration acclimation contributes to high carbon-use efficiency in a seasonally dry pine forest, *Glob. Change Biol.*, 14, 1553–1567, 2008.
- Medlyn, B. and Dewar, R.: Comment on the article by RH Waring, JJ Landsberg and M. Williams relating net primary production to gross primary production, *Tree Physiol.*, 19, 137–138, 1999.
- Misson, L., Rocheteau, A., Rambal, S., Ourcival, J.-M., Limousin, J.-M., and Rodriguez, R.: Functional changes in the control of carbon fluxes after 3 years of increased drought in a Mediterranean evergreen forest?, *Glob. Change Biol.*, 16, 2461–2475, 2010.
- Misson, L., Degueldre, D., Collin, C., Rodriguez, R., Rocheteau, A., Ourcival, J.-M., and Rambal, S.: Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest, *Glob. Change Biol.*, 17, 1036–1048, 2011.
- Montserrat-Martí, G., Camarero, J. J., Palacio, S., Perez-Rontome, C., Milla, R., Albuixech, J., and Maestro, M.: Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction, *Trees-Struct. Funct.*, 23, 787–799, 2009.
- Myers, B. J.: Water stress integral – a link between short-term stress and long-term growth, *Tree Physiol.*, 4, 315–323, 1988.
- Oechel, W. and Lawrence, W.: Carbon allocation and utilization, in: *Resource Use by Chaparral and Matorral*, edited by: Miller, P. C., Ecological Studies, Springer New York, 185–235, 1981.
- Ogaya, R. and Penuelas, J.: Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*, *Biol. Plant.*, 50, 373–382, 2006.
- Papale, D.: Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation, *Biogeosciences*, 3, 571–583, doi:10.5194/bg-3-571-2006, 2006.
- Pérez-Ramos, I. M., Ourcival, J. M., Limousin, J. M., and Rambal, S.: Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment, *Ecology*, 91, 3057–3068, 10.1890/09-2313.1, 2010.

- Piao, S., Luyssaert, S., Ciais, P., Janssens, I. A., Chen, A., Cao, C., Fang, J., Friedlingstein, P., Luo, Y., and Wang, S.: Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration, *Ecology*, 91, 652–661, 2010.
- Qu  zel, P. and M  dail, F.: *Ecologie et biog  ographie des for  ts du bassin m  diterran  en*, Elsevier, Paris, France, 571 pp., 2003.
- Raich, J. and Nadelhoffer, K.: Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends, *Ecology*, 70, 1346–1354, 1989.
- Raison, R., Khanna, P., Benson, M., Myers, B., McMurtrie, R., and Lang, A.: Dynamics of *Pinus radiata* foliage in relation to water and nitrogen stress: II. Needle loss and temporal changes in total foliage mass, *For. Ecol. Manage.*, 52, 159–178, 1992a.
- Raison, R., Myers, B., and Benson, M.: Dynamics of *Pinus radiata* foliage in relation to water and nitrogen stress: I. Needle production and properties, *For. Ecol. Manage.*, 52, 139–158, 1992b.
- Rambal, S.: Les transferts d’eau dans le syst  me sol-plante en r  gion m  diterran  enne karstique: une approche hi  rarchique, Paris 11, 1990.
- Rambal, S.: The differential role of mechanisms for drought resistance in a Mediterranean evergreen shrub: a simulation approach, *Plant, Cell & Environment*, 16, 35–44, 1993.
- Rambal, S.: Le paradoxe hydrologique des   cosyst  mes m  diterran  ens, *Annales de la Soci  t   d’Horticulture et d’Histoire Naturelle de l’H  rault*, 61–67, 2011.
- Rambal, S. and Debussche, G.: Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate, in: *Global change and Mediterranean-type ecosystems*, Springer, 386–407, 1995.
- Rambal, S., Damesin, C., Joffre, R., M  thy, M., and Seen, D. L.: Optimization of carbon gain in canopies of Mediterranean evergreen oaks, *Annales des sciences foresti  res*, 547–560, 1996.
- Rambal, S., Ourcival, J. M., Joffre, R., Mouillot, F., Nouvellon, Y., Reichstein, M., and Rocheteau, A.: Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy, *Glob. Change Biol.*, 9, 1813–1824, 2003.
- Rambal, S., Joffre, R., Ourcival, J., Cavender-Bares, J., and Rocheteau, A.: The growth respiration component in eddy CO₂ flux from a *Quercus ilex* mediterranean forest, *Glob. Change Biol.*, 10, 1460–1469, 2004.
- Rapp, M.: Production de liti  re et apport au sol d’  l  ments min  raux dans deux   cosyst  mes m  diterran  ens: la for  t de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L., *Oecol. Plant.*, 4, 377–410, 1969.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Gilmanov, T., and Granier, A.: On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm, *Glob. Change Biol.*, 11, 1424–1439, 2005.
- Rodeghiero, M. and Cescatti, A.: Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems, *Plant Soil*, 284, 7–22, 2006.
- Rodr  guez-Calcerrada, J., Jaeger, C., Limousin, J. M., Ourcival, J. M., Joffre, R., and Rambal, S.: Leaf CO₂ efflux is attenuated by acclimation of respiration to heat and drought in a Mediterranean tree, *Functional Ecology*, 25, 983–995, 2011.
- Rodr  guez-Calcerrada, J., Martin-StPaul, N. K., Lempereur, M., Ourcival, J.-M., Rey, M.-d.-C., Joffre, R., and Rambal, S.: Stem CO₂ efflux and its contribution to ecosystem CO₂ efflux decrease with drought in a Mediterranean forest stand, *Agric. For. Meteorol.*, 195/196, 61–72, 2014.
- Ryan, M. G.: Tree responses to drought, *Tree Physiol.*, 31, 237–239, 2011.
- Sala, A., Piper, F., and Hoch, G.: Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved, *New Phytol.*, 186, 274–281, 2010.
- Salom  n, R., Valbuena-Caraba  a, M., Gil, L., and Gonz  lez-Doncel, I.: Clonal structure influences stem growth in *Quercus pyrenaica* Willd. coppices: Bigger is less vigorous, *Forest Ecology and Management*, 296, 108–118, 2013.
- Schulze, E. D., Hall, A. E., Lange, O. L., Evenari, M., Kappen, L., and Buschbom, U.: Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negev desert. I Maximal rates of net photosynthesis, *Oecologia*, 45, 11–18, 1980a.
- Schulze, E. D., Lange, O. L., Evenari, M., Kappen, L., and Buschbom, U.: Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negev desert. II Diurnal patterns of net photosynthesis and daily carbon gain, *Oecologia*, 45, 19–25, 1980b.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., and Kira, T.: A quantitative analysis of plant form; the pipe model theory, I, *Japan. J. Ecol.*, 14, 97–105, 1964.
- Stauch, V. J., Jarvis, A. J., and Schulz, K.: Estimation of net carbon exchange using eddy covariance CO₂ flux observations and a stochastic model, *J. Geophys. Res. Atmos.*, 113, D03101, 10.1029/2007JD008603, 2008.
- Staudt, M., Rambal, S., Joffre, R., and Kesselmeier, J.: Impact of drought on seasonal monoterpene emissions from *Quercus ilex* in southern France, *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984–2012), 107, ACH 15-11-ACH 15–19, 2002.
- Thornley, J.: *Respiration, growth and maintenance in plants*, 1970.
- Valentine, H. T.: Tree-growth models: derivations employing the pipe-model theory, *Journal of theoretical biology*, 117, 579–585, 1985.
- Vesk, P. A. and Westoby, M.: Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide, *J. Ecol.*, 92, 310–320, 2004.
- Vilagrosa, A., Hern  ndez, E. I., Luis, V. C., Cochard, H., and Pausas, J. G.: Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems, *New Phytol.*, 201, 1277–1288, 2014.
- Waring, R. H., Landsberg, J. J., and Williams, M.: Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production?, *Tree Physiol.*, 18, 129–134, 1998.
- Wei, W., Weile, C., and Shaopeng, W.: Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: Global patterns and responses to temperature and precipitation, *Soil Biol. Biochem.*, 42, 1236–1244, 2010.
- Wieder, W. R., Bonan, G. B., and Allison, S. D.: Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes, *Nature Climate Change*, 3, 909–912, 2013.
- Wiley, E. and Helliker, B.: A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth, *New Phytol.*, 195, 285–289, 2012.
- Wullschlegel, S. D. and Hanson, P. J.: Sensitivity of canopy transpiration to altered precipitation in an upland oak forest: evidence from a long-term field manipulation study, *Glob. Change Biol.*, 12, 97–109, 2006.

Wythers, K. R., Reich, P. B., and Bradford, J. B.: Incorporating temperature-sensitive Q10 and foliar respiration acclimation algorithms modifies modeled ecosystem responses to global change, *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 118, 77–90, 2013.

Zavala, M.: A model of stand dynamics for holm oak-aleppo pine forests, in: *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*, edited by: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C., and Bellot, J., *Ecological Studies*, Springer Berlin Heidelberg, 105–117, 1999.

Conclusion

L'utilisation de différentes approches expérimentales, à des échelles spatiales allant du cerne à l'écosystème et à des échelles temporelles allant de la journée à plusieurs dizaines d'années, a permis de mettre en évidence l'effet de différentes contraintes environnementales (disponibilité en eau, réchauffement de la température, et densité du peuplement) sur la croissance secondaire et la composition isotopique du cerne.

L'étude de la croissance au pas de temps journalier pendant huit ans grâce à des dendromètres automatiques a permis d'identifier et d'expliquer la phénologie de la croissance secondaire du chêne vert. La croissance du chêne vert en région méditerranéenne présente un patron bimodal avec 2 phases de croissance : au printemps (Δt_{t0t1}) et à l'automne (Δt_{t2t3}), et deux périodes d'arrêt d'activité de croissance : en hiver et en été (Δt_{t1t2}). Une double contrainte climatique s'exerce donc sur la croissance secondaire, par la température en hiver et par le déficit hydrique en été, ce qui est caractéristique pour les ligneux méditerranéens (Montserrat-Martí *et al.*, 2009 ; Camarero *et al.*, 2009 ; Campelo *et al.*, 2007). La durée de la phase de croissance secondaire printanière (Δt_{t0t1}) se révèle être un bon estimateur de la croissance annuelle et peut être prédite facilement à partir de données climatiques et d'un modèle simulant le bilan hydrique. En effet, Δt_{t0t1} est borné par la date de début de croissance t_0 , qui est fortement corrélée à la température moyenne des mois de Janvier à Mars, et par la date t_1 , qui marque l'arrêt de croissance estivale lorsque le potentiel hydrique de base chute en dessous du seuil de -1,1MPa. L'approche par la phénologie de la croissance met en évidence un contrôle direct de la croissance par la température et le déficit hydrique qui est plus limitant que la disponibilité en éléments carbonés issus de la photosynthèse. En effet, la photosynthèse ($GPP > 0$) est maintenue pour des conditions de température et de déficit hydrique trop contraignantes pour la croissance secondaire. La disponibilité en éléments carbonés ne serait donc pas le principal facteur limitant de la croissance du chêne vert méditerranéen (Guillemot *et al.*, 2015).

La disponibilité en eau via les précipitations est généralement considérée comme la principale contrainte sur la végétation en région méditerranéenne, et les modèles climatiques régionaux qui prévoient une diminution des précipitations printanières et estivales d'environ 30% d'ici 2050 (Gao & Giorgi, 2008) suggèrent une forte vulnérabilité des forêts méditerranéennes au cours du 21^{ème} siècle. Les dendroclimatologues montrent effectivement un rôle majeur des précipitations printanières (AMJ) sur la croissance secondaire annuelle du

chêne vert et l'effet des températures hivernales est rarement mis en évidence (Campelo *et al.*, 2007, 2009, 2010 ; Paton *et al.*, 2009 ; Nijland *et al.*, 2011 ; Gea-Izquierdo *et al.*, 2009, 2011 ; Corcuera *et al.*, 2001, 2004). L'étude de l'impact des changements climatiques récents au cours de la période 1968-2008, montre une évolution temporelle des contraintes climatiques sur la croissance, avec dans un premier temps une limitation uniquement par les précipitations, puis plus récemment une limitation par la température. La température va jouer un rôle important à la fois sur la date t_0 , des températures hivernales plus chaudes entraînant un t_0 plus précoce, mais aussi sur la date t_1 , avec une augmentation de la demande évaporatoire de l'atmosphère pour des températures plus élevées et par conséquent un déficit hydrique plus précoce. Les changements climatiques en cours induisent donc une modification de la hiérarchie des facteurs limitant la croissance, ce qui provoque des divergences entre la croissance prédite et celle observée à l'aide de modèles dendroclimatiques empiriques : le « divergence problem » (D'Arrigo *et al.*, 2008). Dans notre cas, l'approche par la phénologie a permis de mettre en évidence une atténuation de l'effet de l'augmentation du déficit hydrique sur la croissance (t_1 plus précoce) par l'augmentation des températures hivernales (t_0 plus précoce). Ainsi, on observe une tendance à la diminution de la période Δt_{0t1} mais celle-ci est non-significative et la croissance secondaire est pour le moment maintenue (Figure 1).

Cependant, les modèles climatiques prédisent la poursuite des changements climatiques avec l'augmentation des températures et la diminution des précipitations pour la région méditerranéenne (Gao & Giorgi, 2008 ; IPCC, 2014). Les prédictions 2070-2100 (ALADIN de météo France) montrent une réduction de la durée de croissance printanière (Δt_{0t1}) principalement par une date d'arrêt de croissance estivale (t_1) de plus en plus précoce. L'expérimentation sur notre site de Puéchabon d'une réduction de -27% des précipitations simule les précipitations prédites par les modèles climatiques pour la fin du siècle. Les arbres soumis à cette réduction des apports en eau ont montré un maintien de leur croissance secondaire contrairement à ce qui était attendu. Ce résultat pourrait s'expliquer par l'ajustement éco-hydrologique mis en évidence dans le traitement d'exclusion de pluie qui consiste en une diminution de la surface transpirante et de la dépense en eau par deux mécanismes : i) la réduction de la surface foliaire et ii) l'augmentation de la mortalité (auto-éclaircie du taillis).

La gestion des écosystèmes forestiers par l'éclaircie du taillis permet de modifier artificiellement l'équilibre éco-hydrologique pour préparer le taillis à une diminution des

précipitations. En effet, l'éclaircie entraîne une diminution de la surface transpirante ce qui diminue la consommation d'eau de l'écosystème et augmente la ressource en eau pour les tiges restantes (Bréda *et al.*, 2006). De plus, l'éclaircie diminue la pression de compétition pour l'accès à la lumière et aux nutriments. Dans ces conditions plus favorables, le taillis reprend de la vigueur et les tiges restantes présentent une croissance secondaire annuelle plus forte et une probabilité de mortalité plus faible. Un autre intérêt des éclaircies est de réduire la quantité de sous-bois et de biomasse morte ce qui diminue les risques de feux et d'infection par des agents pathogènes (González et al 2006; Waring et Pitman, 1985).

L'effet de l'éclaircie sur la stimulation de la croissance secondaire ne sature pas avec l'intensité d'éclaircie (de 26% à 78%) dans notre étude, c'est-à-dire, qu'une éclaircie plus importante entraîne toujours une croissance plus forte. Ce résultat montre que la limitation de la croissance est liée à l'accès aux ressources. Notre approche par la phénologie de croissance et la mise en évidence du contrôle de la croissance secondaire par la précocité de la sécheresse (t_1) suggèrent que l'effet de l'éclaircie s'explique principalement par l'amélioration de la disponibilité en eau. Cependant, à l'inverse lorsque l'on diminue la quantité d'eau par exclusion de pluie, la croissance secondaire est maintenue à la fois dans le taillis dense et dans le taillis éclairci. Ce dernier point laisse supposer que la croissance n'est pas seulement limitée par la ressource en eau. Une limitation de la croissance par la ressource en nutriments, principalement en azote et en phosphore pourrait aussi être levée par la pratique de coupes d'éclaircie.

L'étude de la composition en isotope du carbone des cernes du bois a également été réalisée sur des chronologies de croissance du chêne vert de 1945 à 2008. Cette approche a permis de montrer une augmentation de la WUE_i (efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau) au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle. Cette augmentation est liée à la hausse de la concentration en CO_2 atmosphérique mais aussi à l'augmentation du déficit hydrique car elle s'accompagne d'une diminution du rapport C_i/C_a . Au cours de la période 1968-1945, la croissance secondaire annuelle du chêne vert reste stable ce qui suggère qu'il n'y aurait pas d'effet « fertilisant » de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 . Ce résultat confirme les conclusions du chapitre 1 qui montre que la croissance secondaire n'est pas limitée par une disponibilité en carbone. Cependant, l'augmentation du déficit hydrique et la diminution de la période Δt_{t0t1} devraient avoir un effet négatif sur la croissance secondaire, ce qui n'est pas observé non plus. Trois hypothèses non-exclusives peuvent être suggérées pour

expliquer le maintien de la croissance : i) une date de début de croissance t_0 plus précoce avec l'augmentation des températures, ii) un ajustement éco-hydrologique du taillis par une diminution de la surface foliaire transpirante, et iii) un effet positif de l'augmentation de la WUEi avec la concentration en CO_2 atmosphérique, c'est à dire, moins de perte en eau pour une même quantité de carbone assimilé (Figure 1).

A une échelle plus fine, les variations saisonnières de la teneur en isotope du ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) du cerne ne présentent pas le « marquage » attendu du déficit hydrique estival. En effet, la croissance secondaire s'arrête avant le déficit hydrique estival (t_1 à environ -1,1MPa). Le carbone assimilé durant la sécheresse estivale n'est donc pas alloué à la croissance de la tige mais peut être retrouvé dans d'autres compartiments de l'arbre tels que les feuilles, les fruits ou les racines fines. Les mesures, par la tour à flux, des échanges d'eau et de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère permettent de calculer l'efficacité de l'utilisation de l'eau au pas de temps journalier, ce qui pourrait être utilisé pour établir le lien temporel entre l'assimilation du carbone et son allocation aux différents compartiments.

L'allocation du carbone dans les différents compartiments de l'arbre va donc dépendre largement de la phénologie de croissance propre à chaque organe. Ainsi, pour la croissance secondaire, nous avons montré que le déficit hydrique a un effet immédiat qui s'exerce par la date de début du stress (t_1) et non par son intensité. Au contraire, pour le compartiment feuilles, la production de biomasse foliaire dépend fortement du déficit hydrique cumulé de l'année précédente (Limousin *et al.*, 2012 ; voir aussi chapitre 5). La production foliaire est donc impactée par une diminution de la disponibilité en eau avec une année de décalage, ce qui permet notamment la réalisation d'un ajustement éco-hydrologique d'une année sur l'autre en cas de stress hydrique prolongé. Une étude plus précise des limitations climatiques sur la phénologie foliaire serait toutefois nécessaire pour affiner notre compréhension de la réponse de l'écosystème aux changements climatiques. De la même façon, Perez-Ramos *et al.*, (2010) montrent que l'augmentation du déficit hydrique n'a pas d'impact sur l'initiation de la production de fleurs et de glands qui intervient avant le début de stress hydrique estival mais sur le développement des glands. En effet, la formation des fruits se poursuit durant toute la période estivale et la proportion de glands avortés est plus importante dans le traitement d'exclusion de pluie. Une meilleure connaissance des déterminants climatiques de la phénologie de la reproduction sexuée et de la formation des fruits permettrait d'estimer de façon plus précise l'effet des changements climatiques sur les capacités de régénération et de dissémination des taillis de chênes verts. La phénologie des racines fines est aussi très peu

étudiée en raison de la difficulté d'accès au compartiment souterrain. Celle-ci joue pourtant un rôle primordial dans le contrôle de la conductance hydraulique du continuum sol-plante (Sperry *et al.*, 1998). En effet, le déficit hydrique entraîne soit une rupture du contact racines fines-sol, ce qui est réversible au retour des précipitations, soit la mort des racines fines qui devront être produites à nouveau pour que l'arbre récupère ses capacités d'absorption racinaire (Joslin *et al.*, 2000 ; Bréda *et al.*, 2006). La situation des racines sous la terre les protège aussi des fortes variations de température et la phénologie de leur croissance peut donc être fortement décalée par rapport aux organes aériens (McCormack *et al.*, 2014 ; Delpierre *et al.*, 2015). Ainsi, les modifications des conditions climatiques pourraient donc induire des changements de la phénologie et de la vulnérabilité des racines fines et impacter ainsi de façon non-négligeable le bilan carboné de l'écosystème.

Actuellement, la croissance secondaire du chêne vert semble être stable face au changement climatique en cours. Les effets négatifs sur la croissance provoqués par l'augmentation du déficit hydrique étant pour le moment probablement compensés par l'ajustement éco-hydrologique du taillis (diminution de la surface transpirante), l'augmentation des températures hivernales et l'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau avec la concentration en CO₂ atmosphérique. La réponse transitoire des écosystèmes à chêne vert méditerranéen illustrerait donc la phrase tirée du *Guépard* de di Lampedusa (1958) : « Se vogliamo che tutto rimanga come è, bisogna che tutto cambi ! ¹ », reste à savoir pour combien de temps ?

¹ traduction en français : « Si nous voulons que tout reste tel que c'est, il faut que tout change »

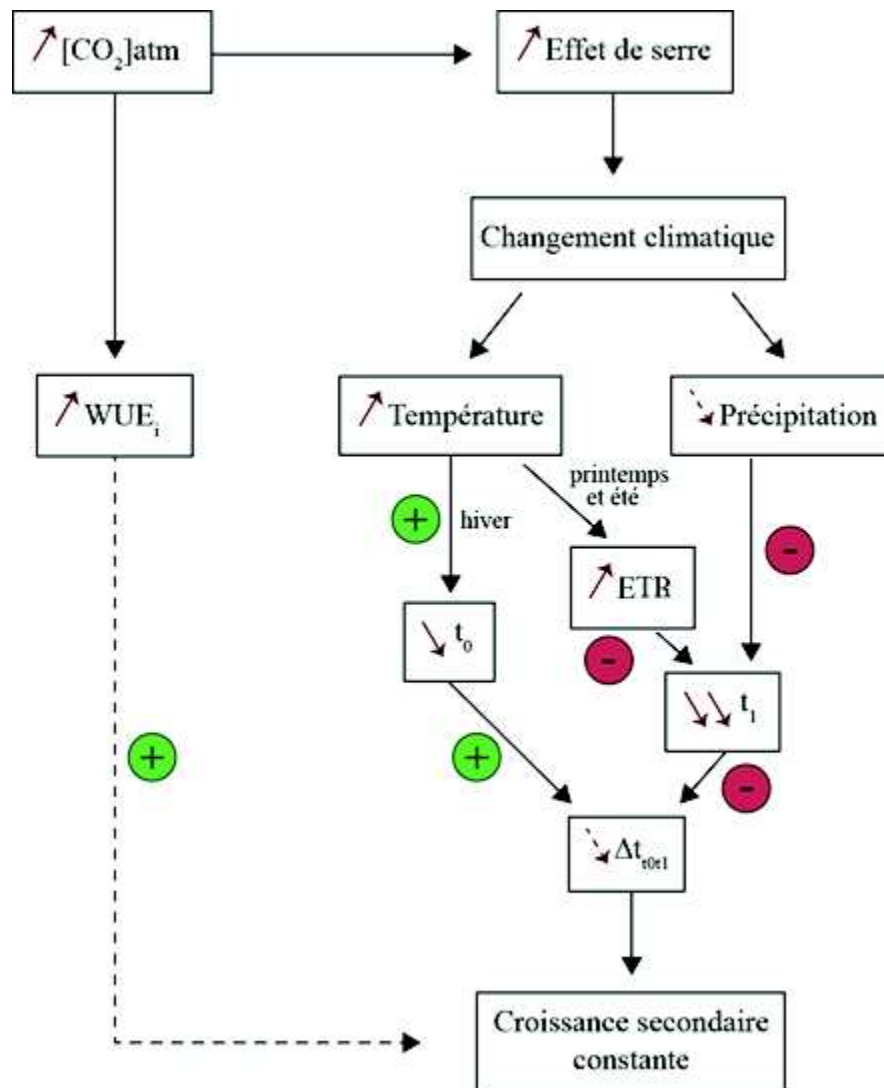


Figure 1. Schéma de synthèse des principaux effets environnementaux (concentration en CO₂ atmosphérique, température et précipitation) mis en évidence dans la thèse sur les caractéristiques de fonctionnement (WUE_i) et de phénologie (t_0 , t_1 et Δt_{0t1}) à l'origine de la croissance secondaire pour la période 1968-2013. La qualité des flèches : pleines ou pointillées, représentent respectivement un effet significatif ou une tendance non significative.

Références bibliographiques

- Abades SR, Gaxiola A, Marquet PA. 2014.** Fire, percolation thresholds and the savanna forest transition: a neutral model approach. *Journal of Ecology* **102**(6): 1386-1393.
- Abraham J, Baringer M, Bindoff N, Boyer T, Cheng L, Church J, Conroy J, Domingues C, Fasullo J, Gilson J. 2013.** A review of global ocean temperature observations: Implications for ocean heat content estimates and climate change. *Reviews of Geophysics* **51**(3): 450-483.
- Ackerly D. 2004.** Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**(1): 25-44.
- Agee JK, Skinner CN. 2005.** Basic principles of forest fuel reduction treatments. *Forest Ecology and Management* **211**(1-2): 83-96.
- Aguilera M, Voltas J, Ferrio JP, Serrano L. 2010.** Evolución estacional de $\delta^{13}\text{C}$ en hojas y madera de dos quercíneas mediterráneas concurrentes (*Quercus ilex subsp. ballota* L. y *Quercus faginea* Lam.): dinámica de la eficiencia en uso del agua. *Ecosystemas* **19**(3) : 6-13.
- Allard V, Ourcival JM, Rambal S, Joffre R, Rocheteau A. 2008.** Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Global Change Biology* **14**(4): 714-725.
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. 1998.** Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. *FAO, Rome* **300**(9). ISBN 92-5-104219-5.
- Andersen T, Carstensen J, Hernandez-Garcia E, and Duarte C. M. 2009.** Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution* **24**(1): 49-57.
- Andreu-Hayles L, Planells O, Gutiérrez E, Muntan E, Helle G, Anchukaitis KJ, Schleser GH. 2011.** Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biology* **17**(6): 2095-2112.
- Angert A, Biraud S, Bonfils C, Henning CC, Buermann W, Pinzon J, Tucker CJ, Fung I. 2005.** Drier summers cancel out the CO₂ uptake enhancement induced by warmer springs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**(31): 10823-10827.
- Arneth A, Kelliher F, McSeveny T, Byers J. 1998.** Net ecosystem productivity, net primary productivity and ecosystem carbon sequestration in a *Pinus radiata* plantation subject to soil water deficit. *Tree Physiology* **18**(12): 785-793.
- Atkin OK, Macherel D. 2009.** The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Annals of Botany* **103**(4): 581-597.
- Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, Rannik U, Noncrieff J, Foken T, Kowalski AS, Martin PH, Berbigier P, Bernhofer C, et al. 2000.** Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Adv. Ecol. Res* **30**: 113-175.
- Aussenac G. 2000.** Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* **57**(3): 287-301.
- Aussenac G, Granier A. 1987.** Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* **18**(1): 100-105.
- Babst F, Poulter B, Trouet V, Tan K, Neuwirth B, Wilson R, Carrer M, Grabner M, Tegel W, Levanic T, et al. 2013.** Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography* **22**(6): 706-717.
- Babst F, Alexander MR, Szejner P, Bouriaud O, Klesse S, Roden J, Ciais P, Poulter B, Frank D, Moore DP, Trouet V. 2014a.** A tree-ring perspective on the terrestrial carbon cycle. *Oecologia* **176**(2): 307-322.
- Babst F, Bouriaud O, Papale D, Gielen B, Janssens IA, Nikinmaa E, Ibrom A, Wu J, Bernhofer C, Köstner B. 2014b.** Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytologist* **201**(4): 1289-1303.
- Badeau V. 1995.** Etude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole (Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré (Nancy 1), Nancy, FRA). <http://prodinra.inra.fr/record/113192>.
- Badeck F-W, Tcherkez G, Nogués S, Piel C, Ghashghaie J. 2005.** Post-photosynthetic fractionation of stable carbon isotopes between plant organs—a widespread phenomenon. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **19**(11): 1381-1391.
- Baldocchi DD. 2003.** Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology* **9**(4): 479-492.
- Balmaseda MA, Trenberth KE, Källén E. 2013.** Distinctive climate signals in reanalysis of global ocean heat content. *Geophysical Research Letters* **40**(9): 1754-1759.
- Barbaroux C, Bréda N. 2002.** Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology* **22**(17): 1201-1210.

- Barbeta A, Mejía-Chang M, Ogaya R, Voltas J, Dawson TE, Peñuelas J. 2015.** The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* **21**(3): 1213-1225.
- Barbero M, Loisel R. 1980.** Le chêne vert en région méditerranéenne. *Revue Forestière Française* **XXXII**(6): 531-543.
- Barbeta A, Ogaya R, Peñuelas J. 2013.** Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global Change Biology* **19**(10): 3133-3144.
- Barbour MM, Walcroft AS, Farquhar GD. 2002.** Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of cellulose from growth rings of *Pinus radiata*. *Plant, cell & environment* **25**(11): 1483-1499.
- Battipaglia G, De Micco V, Brand WA, Linke P, Aronne G, Saurer M, Cherubini P. 2010.** Variations of vessel diameter and $\delta^{13}\text{C}$ in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions. *New Phytologist* **188**(4): 1099-1112.
- Beedlow PA, Tingey DT, Phillips DL, Hogsett WE, Olszyk DM. 2004.** Rising atmospheric CO_2 and carbon sequestration in forests. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**(6): 315-322.
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain MA, Baldocchi D, Bonan GB, et al. 2010.** Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *science* **329**(5993): 834-838.
- Benito-Garzón M, Ruiz-Benito P, Zavala MA. 2013.** Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential species distributional limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* **22**(10): 1141-1151.
- Benson M, Myers B, Raison R. 1992.** Dynamics of stem growth of *Pinus radiata* as affected by water and nitrogen supply. *Forest Ecology and Management* **52**(1): 117-137.
- Bigler C, Bugmann H. 2003.** Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* **33**(2): 210-221.
- Bonan GB. 2008.** Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *science* **320**(5882): 1444-1449.
- Bouriaud O, Bréda N, Dupouey J-L, Granier A. 2005.** Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research* **35**(12): 2920-2933.
- Boyer WD. 1970.** Shoot growth patterns of young Loblolly pine. *Forest Science* **16**(4): 472-482.
- Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P. 2008.** Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* **363**(1498): 1839-1848.
- Bréda N, Granier A, Aussenac G. 1995.** Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* **15**(5): 295-306.
- 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. *Annals of Forest Science* **63**(6): 625-644.
- Breitenmoser P, Brönnimann S, Frank D. 2014.** Forward modelling of tree-ring width and comparison with a global network of tree-ring chronologies. *Clim. Past* **10**(2): 437-449.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes FJ, Zou CB, Allen CD, McDowell NG, Pockman WT. 2009.** Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**(4): 185-189.
- Briffa KR, Osborn TJ, Schweingruber FH, Jones PD, Shiyatov SG, Vaganov EA. 2002.** Tree-ring width and density data around the northern hemisphere: Part 1, local and regional climate signals. *The Holocene* **12**(6): 737-757.
- Briffa KR, Schweingruber FH, Jones PD, Osborn TJ, Shiyatov SG, Vaganov EA. 1998.** Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature* **391**(6668): 678-682.
- Brodribb TJ, Bowman DMJSMS, Nichols S, Delzon S, Burlett R. 2010.** Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* **188**(2): 533-542.
- Brouwer R. 1962.** Distribution of dry matter in the plant, *Neth. J. Agric. Sci.* **10**: 361-376.
- Brüggemann N, Gessler A, Kayler Z, Keel S, Badeck F, Barthel M, Boeckx P, Buchmann N, Brugnoli E, Esperschütz J. 2011.** Carbon allocation and carbon isotope fluxes in the plant-soil-atmosphere continuum: a review. *Biogeosciences* **8**: 3457-3489.
- Brugnoli E, Hubick KT, von Caemmerer S, Wong SC, Farquhar GD. 1988.** Correlation between the carbon isotope discrimination in leaf starch and sugars of C_3 plants and the ratio of intercellular and atmospheric partial pressures of carbon dioxide. *Plant Physiology* **88**(4): 1418-1424.
- Brzostek ER, Dragoni D, Schmid HP, Rahman AF, Sims D, Wayson CA, Johnson DJ, Phillips RP. 2014.** Chronic water stress reduces tree growth and the carbon sink of deciduous hardwood forests. *Global Change Biology* **20**(8): 2531-2539.

- Büntgen U, Frank DC, Nievergelt D, Esper J. 2006.** Summer temperature variations in the European Alps, a.d. 755–2004. *Journal of Climate* **19**(21): 5606–5623.
- Camarero JJ, Olano JM, Parras A. 2010.** Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytologist* **185**(2): 471–480.
- Campbell GS. 1985.** *Soil physics with basic: Transport models for soil-plant systems*: Elsevier.
- Campelo F, Nabais C, Freitas H, Gutiérrez E. 2007.** Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science* **64**(2): 229–238.
- Campelo FC, Nabais CN, García-González IG-G, Cherubini PC, Gutiérrez EG, Freitas HF. 2009.** Dendrochronology of *Quercus ilex* L. and its potential use for climate reconstruction in the Mediterranean region. *Canadian Journal of Forest Research* **39**(12): 2486–2493.
- Campelo F, Nabais C, Gutierrez E, Freitas H, Garcia-Gonzalez I. 2010.** Vessel features of *Quercus ilex* L. growing under Mediterranean climate have a better climatic signal than tree-ring width. *Trees-Structure and Function* **24**(3): 463–470.
- Canadell J, Roda F. 1991.** Root biomass of *Quercus ilex* in a montane Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* **21**(12): 1771–1778.
- Canellas I, Del Rio M, Roig S, Montero G. 2004.** Growth response to thinning in *Quercus pyrenaica* Willd. coppice stands in Spanish central mountain. *Annals of Forest Science* **61**(3): 243–250.
- Carrer M, Urbinati C. 2006.** Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. *New Phytologist* **170**(4): 861–872.
- Catesson A-M, Lachaud S. 1993.** Le cambium, structure, fonctionnement et contrôle de l'activité saisonnière. *Acta Botanica Gallica* **140**(4): 337–350.
- Cernusak LA, Farquhar GD, Pate JS. 2005.** Environmental and physiological controls over oxygen and carbon isotope composition of Tasmanian blue gum, *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* **25**(2): 129–146.
- Cernusak LA, Tcherkez G, Keitel C, Cornwell WK, Santiago LS, Knohl A, Barbour MM, Williams DG, Reich PB, Ellsworth DS, et al. 2009.** Why are non-photosynthetic tissues generally ¹³C enriched compared with leaves in C3 plants? Review and synthesis of current hypotheses. *Functional Plant Biology* **36**(3): 199–213.
- Cernusak LA, Ubierna N, Winter K, Holtum JAM, Marshall JD, Farquhar GD. 2013.** Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytologist* **200**(4): 950–965.
- Chabot B. F and Hicks D. J. 1982.** The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **13** : 229–259.
- Chakroun S. 1983.** Les variations saisonnières des formations secondaires (bois, liber, cambium) du tronc de trois espèces méditerranéennes, le chêne vert, l'olivier, et le micocoulier. *Evol biosyst., Montpellier.: Thesis*.
- Cheaib A, Badeau V, Boe J, Chuine I, Delire C, Dufrêne E, François C, Gritti ES, Legay M, Pagé C. 2012.** Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology letters* **15**(6): 533–544.
- Cherbuy B, Joffre R, Gillon D, Rambal S. 2001.** Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex*. *Tree Physiology* **21**(1): 9–17.
- Cherubini P, Fontana G, Rigling D, Dobbervin M, Brang P, Innes JL. 2002.** Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology* **90**(5): 839–850.
- Chuine I. 2010.** Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**(1555): 3149–3160.
- Chuine I and Beaubien E. 2001.** Phenology is a major determinant of temperate tree distributions. *Ecology Letters* **4**: 500–510.
- Churkina G, Running SW. 1998.** Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems* **1**(2): 206–215.
- Churkina G, Schimel D, Braswell BH, Xiao X. 2005.** Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Global Change Biology* **11**(10): 1777–1787.
- Clark DB, Mercado LM, Sitch S, Jones CD, Gedney N, Best MJ, Pryor M, Rooney GG, Essery RLH, Blyth E, et al. 2011.** The Joint UK land environment simulator (JULES), model description – Part 2: Carbon fluxes and vegetation dynamics. *Geosci. Model Dev.* **4**(3): 701–722.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ. 2010.** Resprouting as a key functional trait in woody plants—challenges to developing new organizing principles. *New Phytologist* **188**(3): 651–654.
- Colin J, Déqué M, Radu R, Somot S. 2010.** Sensitivity study of heavy precipitation in Limited Area Model climate simulations: influence of the size of the domain and the use of the spectral nudging technique. *Tellus A* **62**(5): 591–604.
- Corcuera L, Camarero JJ, Gil-Pelegrin E. 2004.** Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees-Structure and Function* **18**(1): 83–92.

- Corcuera L, Camarero JJ, Sisó S, Gil-Pelegrín E. 2006.** Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees* **20**(1): 91-98.
- Cotillas M, Sabaté S, Gracia C, Espelta JM. 2009.** Growth response of mixed mediterranean oak coppices to rainfall reduction could selective thinning have any influence on it? *Forest Ecology and Management* **258**(7): 1677-1683.
- Cowling RM, Rundel PW, Lamont BB, Kalin Arroyo M, Arianoutsou M. 1996.** Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution* **11**(9): 362-366.
- Craig H. 1953.** The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geoch. Cosmoch. Acta* **3**:53-92.
- Craig H. 1957.** Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **12**(1-2): 133-149.
- Curiel Yuste J, Fernandez-Gonzalez A, Fernandez-Lopez M, Ogaya R, Penuelas J, Sardans J, Lloret F. 2014.** Strong functional stability of soil microbial communities under semiarid Mediterranean conditions and subjected to long-term shifts in baseline precipitation. *Soil Biology and Biochemistry* **69**: 223-233.
- D'Arrigo R, Wilson R, Liepert B, Cherubini P. 2008.** On the 'divergence problem' in northern forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. *Global and Planetary Change* **60**(3-4): 289-305.
- Daget P. 1977.** Le bioclimat méditerranéen: Caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio* **34**(1): 1-20.
- Damesin C. 1996.** Relations hydriques, photosynthèse et efficacité d'utilisation de l'eau chez deux chênes méditerranéens caduc et sempervirent cooccurrents. Université de Paris 11, Orsay (FR). Thèse de doctorat. 282 p. N: 96 PA11 2110.
- Damesin C, Lelarge C. 2003.** Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant, cell & environment* **26**(2): 207-219.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1998.** Seasonal and annual changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ in two co-occurring mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. *Functional Ecology* **12**(5): 778-785.
- Daudet F-A, Améglio T, Cochard H, Archilla O, Lacoïnte A. 2005.** Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* **56**(409): 135-144.
- Davi H, Dufrêne E, Francois C, Le Maire G, 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. *Agricultural and Forest Meteorology* **141**(1): 35-56.
- David TS, Ferreira MI, Cohen S, Pereira JS, David JS. 2004.** Constraints on transpiration from an evergreen oak tree in southern Portugal. *Agricultural and Forest Meteorology* **122**(3-4): 193-205.
- Debussche M, Cortez J, Rimbault I. 1987.** Variation in fleshy fruit composition in the Mediterranean region: the importance of ripening deason, life-form, fruit type and geographical distribution. *Oikos* **49**(3): 244-252.
- De Kauwe MG, Medlyn BE, Zaehle S, Walker AP, Dietze MC, Wang Y-P, Luo Y, Jain AK, El-Masri B, Hickler T, et al. 2014.** Where does the carbon go? A model-data intercomparison of vegetation carbon allocation and turnover processes at two temperate forest free-air CO_2 enrichment sites. *New Phytologist* **203**(3): 883-899.
- del Castillo J, Voltas J, Ferrio J. 2015.** Carbon isotope discrimination, radial growth, and NDVI share spatiotemporal responses to precipitation in Aleppo pine. *Trees* **29**(1): 223-233.
- Delbart N, Picard G, Le Toan T, Kergoat L, Quegan S, Woodward IAN, Dye D, Fedotova V. 2008.** Spring phenology in boreal Eurasia over a nearly century time scale. *Global Change Biology* **14**(3): 603-614.
- Delpierre N, Vitasse Y, Chuine I, Guillemot J, Bazot S, Rutishauser T, Rathgeber CK. 2015.** Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*: 1-21.
- DeLucia EH, Drake JE, Thomas RB, Gonzalez-Meler M. 2007.** Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology* **13**(6): 1157-1167.
- Delzon S, Cochard H. 2014.** Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist* **203**(2): 355-358.
- Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S, Castro G, Fragnelli G, Traversi L. 2009.** Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar. *Tree Physiology* **29**(10): 1223-1235.
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A. 2008.** Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. *Tree Physiology* **28**(6): 863-871.
- di Castri F. 1973.** Climatographical Comparisons between Chile and the Western Coast of North America. In: di Castri F, Mooney H eds. *Mediterranean Type Ecosystems*: Springer Berlin Heidelberg, 21-36.
- Dickmann DI, Nguyen PV, Pregitzer KS. 1996.** Effects of irrigation and coppicing on above-ground growth, physiology, and fine-root dynamics of two field-grown hybrid poplar clones. *Forest Ecology and Management* **80**(1-3): 163-174.

- Diffenbaugh NS, Giorgi F. 2012.** Climate change hotspots in the CMIP5 global climate model ensemble. *Climatic Change* **114**(3-4): 813-822.
- Dixon AFG. 1971.** The role of aphids in wood formation. II. The effect of the lime aphid, *eucallipterus tiliae* L. (Aphididae), on the growth of lime, *Tilia x vulgaris* hayne. *Journal of Applied Ecology* **8**(2): 393-399.
- Djema A. 1995.** Cuantificación de la biomasa y mineralomasa subterránea de un bosque de *Quercus ilex* L. MSc thesis, Instituto Agronómico Mediterráneo, Zaragoza, España. 78 p.
- Dobbertin M. 2005.** Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* **124**(4): 319-333.
- Doblas-Miranda E, Martínez-Vilalta J, Lloret F, Álvarez A, Ávila A, Bonet FJ, Brotons L, Castro J, Curiel Yuste J, Díaz M, Ferrandis P, García-Hurtado E, Iriondo JM, Keenan TF, Latron J, Llusà J, Loepfe L, Mayol M, Moré G, Moya D, Peñuelas J, Pons X, Poyatos R, Sardans J, Sus O, Vallejo VR, Vayreda J, Retana J. 2015.** Reassessing global change research priorities in mediterranean terrestrial ecosystems: how far have we come and where do we go from here? *Global Ecology and Biogeography* **24**(1): 25-43.
- Dore MHI. 2005.** Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International* **31**(8): 1167-1181.
- Douglass AE. 1920.** Evidence of climatic effects in the annual rings of trees. *Ecology* **1**(1): 24-32.
- Dragoni D, Schmid HP, Wayson CA, Potter H, Grimmond CSB, Randolph JC. 2011.** Evidence of increased net ecosystem productivity associated with a longer vegetated season in a deciduous forest in south-central Indiana, USA. *Global Change Biology* **17**(2): 886-897.
- Ducrey M. 1988.** Sylviculture des taillis de Chêne vert pratiques traditionnelles et problématique des recherches récentes. ENGREF, Nancy (FRA). DOI : 10.4267/2042/25895.
- Ducrey M, Boisserie M 1992.** Recrû naturel dans des taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) à la suite d. *Annales des Sciences forestières*: EDP Sciences. 91-109.
- Ducrey M, Toth J. 1992.** Effect of cleaning and thinning on height growth and girth increment in holm oak coppices (*Quercus ilex* L.). *Vegetatio* **100**: 365-376.
- Ducrey M, Toth J, Turrel M. 1987.** Protocole d'étude des éclaircies dans des taillis de chêne vert âgés de 43 et 57 ans, en vue de leur conversion en futaie sur souche (Forêt domaniale de Puéchabon, Hérault). *INRA Avignon, Stn Sylvic Méditerr Doc Int*(4-87): 23.
- Ducrey M, Turrel M. 1992.** Influence of cutting methods and dates on stump sprouting in holm oak (*Quercus ilex* L.) coppice. *Annales Des Sciences Forestieres* **49**(5): 449-464.
- Dufrêne E, Davi H, François C, Maire GI, Dantec VL, Granier A. 2005.** Modelling carbon and water cycles in a beech forest: part I: model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* **185**(2-4): 407-436.
- Duranceau M, Ghashghaie J, Badeck F, Deleens E, Cornic G. 1999.** $\delta^{13}\text{C}$ of CO_2 respired in the dark in relation to $\delta^{13}\text{C}$ of leaf carbohydrates in *Phaseolus vulgaris* L. under progressive drought. *Plant, cell & environment* **22**(5): 515-523.
- Dwyer JP, Kabrick JM, Wetteroff J. 2007.** Do improvement harvests mitigate oak decline in Missouri ozark forests? *Northern Journal of Applied Forestry* **24**(2): 123-128.
- Easterling DR, Wehner MF. 2009.** Is the climate warming or cooling? *Geophysical Research Letters* **36**(8).
- Eckardt F, Heim G, Methy M, and Sauvezon R. 1975.** Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica* **9** : 145-156.
- Eglin T, Francois C, Michelot A, Delpierre N, Damesin C. 2010.** Linking intra-seasonal variations in climate and tree-ring $\delta^{13}\text{C}$: A functional modelling approach. *Ecological Modelling* **221**(15): 1779-1797.
- Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, Fonti P, Rigling A. 2009.** Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiology* **29**(8): 1011-1020.
- England MH, McGregor S, Spence P, Meehl GA, Timmermann A, Cai W, Gupta AS, McPhaden MJ, Purich A, Santoso A. 2014.** Recent intensification of wind-driven circulation in the Pacific and the ongoing warming hiatus. *Nature Clim. Change* **4**(3): 222-227.
- FAO. 2007.** State of the World's Forests 2007. Food and Agriculture Organization of the United Nations. pp. 144.
- Farquhar G, Richards R. 1984.** Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Functional Plant Biology* **11**(6): 539-552.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. 1989.** Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **40**(1): 503-537.
- Fatichi S, Leuzinger S, Körner C. 2014.** Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist* **201**(4): 1086-1095.
- Feichtinger LM, Eilmann B, Buchmann N, Rigling A. 2014.** Growth adjustments of conifers to drought and to century-long irrigation. *Forest Ecology and Management* **334**(0): 96-105.

- Feng X, Cui H, Tang K, Conkey LE. 1999. Tree-ring δD as an indicator of Asian monsoon intensity. *Quaternary Research* 51(3): 262-266.
- Ferrio JP, Florit A, Vega A, Serrano L, Voltas J. 2003. $\delta^{13}C$ and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 137(4): 512-518.
- Fisher R, McDowell N, Purves D, Moorcroft P, Sitch S, Cox P, Huntingford C, Meir P, Ian Woodward F. 2010. Assessing uncertainties in a second-generation dynamic vegetation model caused by ecological scale limitations. *New Phytologist* 187(3): 666-681.
- Fischer C, Höll W. 1992. Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees* 6(3): 147-155.
- Foster G, Rahmstorf S. 2011. Global temperature evolution 1979–2010. *Environmental Research Letters* 6(4).
- Franklin O, Johansson J, Dewar RC, Dieckmann U, McMurtrie RE, Brännström Å, Dybzinski R. 2012. Modeling carbon allocation in trees: a search for principles. *Tree Physiology* 32(6): 648-666.
- Friedlingstein P, Cox P, Betts R, Bopp L, von Bloh W, Brovkin V, Cadule P, Doney S, Eby M, Fung I, Bala G, John J, Jones C, Joos F, Kato T, Kawamiya M, Knorr W, Lindsay K, Matthews H. D, Raddatz T, Rayner P, Reick C, Roeckner E, Schnitzler K-G, Schnur R, Strassmann K, Weaver A. J, Yoshikawa C, and Zeng N. 2006. Climate–carbon cycle feedback analysis: Results from the C4MIP model intercomparison. *Journal of Climate* 19: 3337–3353. DOI: <http://dx.doi.org/10.1175/JCLI3800.1>
- Friedlingstein P, Joel G, Field CB, Fung IY. 1999. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology* 5(7): 755-770.
- Fritts HC. 1976. Tree rings and climate. Thesis. Academic, Dan Diego, Calif. 567 pp.
- Gao X, Giorgi F. 2008. Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change* 62(3): 195-209.
- Gao X, Pal JS, Giorgi F. 2006. Projected changes in mean and extreme precipitation over the Mediterranean region from a high resolution double nested RCM simulation. *Geophysical Research Letters* 33(3).
- Gaucherel C, Guiot J, Misson L. 2008. Changes of the potential distribution area of French Mediterranean forests under global warming. *Biogeosciences* 5(6): 1493-1504.
- Gea-Izquierdo G, Cherubini P, Cañellas I. 2011. Tree-rings reflect the impact of climate change on *Quercus ilex* L. along a temperature gradient in Spain over the last 100years. *Forest Ecology and Management* 262(9): 1807-1816.
- Gea-Izquierdo G, Fernández-de-Uña L, Cañellas I. 2013. Growth projections reveal local vulnerability of Mediterranean oaks with rising temperatures. *Forest Ecology and Management* 305: 282-293.
- Gea-Izquierdo G, Martín-Benito D, Cherubini P, Isabel C. 2009. Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Annals of Forest Science* 66(8): 802.
- Gessler A, Ferrio JP, Hommel R, Treydte K, Werner RA, Monson RK. 2014. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology* 34(8): 796-818.
- Gessler A, Rennenberg H, Keitel C. 2004. Stable isotope composition of organic compounds transported in the phloem of european beech - evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology* 6(6): 721-729.
- Gibelin AL, Déqué M. 2003. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Climate dynamics* 20(4): 327-339.
- Gifford RM. 2003. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology* 30(2): 171-186.
- Giorgi F. 2006. Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters* 33(8). DOI: 10.1029/2006GL025734.
- Giorgi F, Lionello P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63(2–3): 90-104.
- Göckede M, Foken T, Aubinet M, Aurela M, Banza J, Bernhofer C, Bonnefond J-M, Brunet Y, Carrara A, Clement R. 2008. Quality control of CarboEurope flux data--Part 1: Coupling footprint analyses with flux data quality assessment to evaluate sites in forest ecosystems. *Biogeosciences* 5(2): 433-450.
- González JR, Palahí M, Trasobares A, Pukkala T. 2006. A fire probability model for forest stands in Catalonia (north-east Spain). *Annals of Forest Science* 63(2): 169-176.
- Gordo O, Sanz JJ. 2009. Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Global Change Biology* 15(8): 1930-1948.
- Gordo O, Sanz JJ. 2010. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology* 16(3): 1082-1106.
- Gracia CA, Tello E, Sabaté S, Bellot J 1999. GOTILWA: An integrated model of water dynamics and forest growth. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*: Springer, 163-179.
- Gracia M, Retana J. 1996. Effect of site quality and thinning management on the structure of holm oak forests in northeast Spain. *Annals of Forest Science* 53(2-3): 571-584.

- Granda E, Rossatto D, Camarero JJ, Voltas J, Valladares F. 2014.** Growth and carbon isotopes of Mediterranean trees reveal contrasting responses to increased carbon dioxide and drought. *Oecologia* **174**(1): 307-317.
- Granier A, Bréda N, Longdoz B, Gross P, Ngao J. 2008.** Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Annals of Forest Science* **65**(7): 1.
- Griffiths H. 1992.** Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants. *Plant, cell & environment* **15**(9): 1051-1062.
- Grinnell J. 1917.** Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* **51**(602):115-128.
- Grote R, Lavoie A-V, Rambal S, Staudt M, Zimmer I, Schnitzler J-P. 2009.** Modelling the drought impact on monoterpene fluxes from an evergreen Mediterranean forest canopy. *Oecologia* **160**(2): 213-223.
- Gruber A, Stroh S, Veit B, Oberhuber W. 2010.** Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*. DOI: 10.1093/treephys/tpq003.
- Grünzweig J, Lin T, Rotenberg E, Schwartz A, Yakir D. 2003.** Carbon sequestration in arid-land forest. *Global Change Biology* **9**(5): 791-799.
- Guillemot J, Delpierre N, Vallet P, François C, Martin-StPaul NK, Soudani K, Nicolas M, Badeau V, Dufrêne E. 2014.** Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a new functional–structural model. *Annals of Botany* **114**(4): 779-793.
- Guillemot J, Martin-StPaul N, Dufrêne E, François C, Soudani K, Ourcival J, Delpierre N. 2015.** The dynamic of annual carbon allocation to wood in European forests is consistent with a combined source-sink limitation of growth: implications for modelling. *Biogeosciences Discussions* **12**(3): 2213-2255.
- Gutiérrez E, Campelo F, Camarero JJ, Ribas M, Muntán E, Nabais C, Freitas H. 2011.** Climate controls act at different scales on the seasonal pattern of *Quercus ilex* L. stem radial increments in NE Spain. *Trees* **25**(4): 637-646.
- Hanson PJ, Todd DE, West DC, Edwards NT, Tharp ML, Simpson Jr WA. 2003.** Tree and sapling growth and mortality. *North American Temperate Deciduous Forest Responses to Changing Precipitation Regimes*: Springer, 255-273.
- Harley P. 1995.** Modeling leaf level effects of elevated CO₂ on mediterranean sclerophylls. In: Moreno J, Oechel W eds. *Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems*: Springer New York, 35-57.
- Harmon ME, Bond-Lamberty B, Tang J, Vargas R. 2011.** Heterotrophic respiration in disturbed forests: A review with examples from North America. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* (2005–2012) **116**(G4). DOI: 10.1029/2010JG001495.
- Helle G, Schleser GH. 2004.** Beyond CO₂-fixation by Rubisco – an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant, cell & environment* **27**(3): 367-380.
- Hilbert D, Canadell J. 1995.** Biomass partitioning and resource allocation of plants from mediterranean-type ecosystems: possible responses to elevated atmospheric CO₂. In: Moreno J, Oechel W eds. *Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems*: Springer New York, 76-101.
- Hoch G, Richter A, KÖrner C. 2003.** Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, cell & environment* **26**(7): 1067-1081.
- Hoerling M, Eischeid J, Perlwitz J, Quan X, Zhang T, Pegion P. 2011.** On the increased frequency of Mediterranean drought. *Journal of Climate* **25**(6): 2146-2161.
- Hoff C, Rambal S. 2003.** An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem. *Annals of Forest Science* **60**(2): 153-161.
- Hoff C, Rambal S, Joffre R. 2002.** Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BGC model. *Forest Ecology and Management* **164**(1-3): 121-136.
- Hölttä T, Mäkinen H, Nöjd P, Mäkelä A, Nikinmaa E. 2010.** A physiological model of softwood cambial growth. *Tree Physiology* **30**(10): 1235-1252.
- Hopkins F, Gonzalez-Meler MA, Flower CE, Lynch DJ, Czimczik C, Tang J, Subke JA. 2013.** Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration. *New Phytologist* **199**(2): 339-351.
- Hsiao TC, Acevedo E. 1974.** Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. *Agricultural Meteorology* **14**(1–2): 59-84.
- Hsiao TC, Xu LK. 2000.** Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany* **51**(350): 1595-1616.
- Hu JIA, Moore DJP, Monson RK. 2010.** Weather and climate controls over the seasonal carbon isotope dynamics of sugars from subalpine forest trees. *Plant, cell & environment* **33**(1): 35-47.
- Hubbard RM, Ryan MG, Stiller V, Sperry JS. 2001.** Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, cell & environment* **24**(1): 113-121.
- IPCC, 2007:** Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K. and Reisinger, A. (Eds.)] IPCC, Geneva, Switzerland. pp 104

- IPCC, 2014:** Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (Eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Iwasa Y, Kubo T. 1997.** Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary ecology* **11**(1): 41-65.
- Jackson RB, Mooney H, Schulze E-D. 1997.** A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**(14): 7362-7366.
- Jacquot C, Robin A-M, Bedeneau M. 1973.** Reconstitution d'un ancien peuplement forestier en forêt de Fontainebleau par l'étude anatomique de charbons de bois et leur datation par le ¹⁴C. *Bulletin de la Société Botanique de France* **120**(5-6): 231-233.
- Jaeger EB, Seneviratne SI. 2011.** Impact of soil moisture-atmosphere coupling on European climate extremes and trends in a regional climate model. *Climate dynamics* **36**(9-10): 1919-1939.
- Jarvi MP, Burton AJ. 2013.** Acclimation and soil moisture constrain sugar maple root respiration in experimentally warmed soil. *Tree Physiology* **33**(9): 949-959.
- Jassby A. D., Cloern J. E. 2015.** Exploring Water Quality Monitoring Data. Package 'wq'. CRANS R.
- Jeong S-J, Ho C-H, Gim H-J, Brown ME. 2011.** Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982–2008. *Global Change Biology* **17**(7): 2385-2399.
- Joffre R, Rambal S, Damesin C. 1999.** Functional attributes in Mediterranean-type ecosystems. *Handbook of functional plant ecology*: 347-380.
- Joslin JD, Wolfe MH, Hanson PJ. 2000.** Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytologist* **147**(1): 117-129.
- Jump AS, Hunt JM, Peñuelas J. 2006.** Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* **12**(11): 2163-2174.
- Jump AS, Hunt JM, Peñuelas J. 2007.** Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *Fagus sylvatica* in the Montseny Mountains, northeast Spain. *Ecoscience* **14**(4): 507-518.
- Kagawa A, Sugimoto A, Maximov TC. 2006.** Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ¹³C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings. *New Phytologist* **171**(4): 793-804.
- Kaufmann RK, Kauppi H, Mann ML, Stock JH. 2011.** Reconciling anthropogenic climate change with observed temperature 1998–2008. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**(29): 11790-11793.
- Keeling CD, Chin J, Whorf T. 1996.** Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* **382**(6587): 146-149.
- Keenan T, Maria Serra J, Lloret F, Ninyerola M, Sabate S. 2011.** Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche-and process-based models: CO₂ matters! *Global Change Biology* **17**(1): 565-579.
- Kikuzawa K. 1991.** A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist*. **138**(5): 1250-1263.
- Kjellström E, Thejll P, Rummukainen M, Christensen JH, Boberg F, Christensen OB, Maule CF. 2013.** Emerging regional climate change signals for Europe under varying large-scale circulation conditions. *Climate Research* **56**(2): 103-119.
- Klein T, Hemming D, Lin T, Grünzweig J, Maseyk K, Rotenberg E, Yakir D. 2005.** Association between tree-ring and needle $\delta^{13}\text{C}$ and leaf gas exchange in *Pinus halepensis* under semi-arid conditions. *Oecologia* **144**(1): 45-54.
- Kohler M, Sohn J, Nägele G, Bauhus J. 2010.** Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? *European Journal of Forest Research* **129**(6): 1109-1118.
- Körner C. 2003.** Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* **91**(1): 4-17.
- Körner C. 2006.** *Significance of temperature in plant life*: in *Plant growth and climate change*. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. 48-69 pp
- Körner C. 2008.** Winter crop growth at low temperature may hold the answer for alpine treeline formation. *Plant Ecology & Diversity* **1**(1): 3-11.
- Koutavas A. 2013.** CO₂ fertilization and enhanced drought resistance in greek firs from Cephalonia Island, Greece. *Global Change Biology* **19**(2): 529-539.
- Kozłowski TT. 1992.** Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review* **58**(2): 107-222.
- Krinner G, Viovy N, de Noblet-Ducoudré N, Ogée J, Polcher J, Friedlingstein P, Ciais P, Sitch S, Prentice IC. 2005.** A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles* **19**(1): 1-4.
- Kumar L, Skidmore AK, Knowles E. 1997.** Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science* **11**(5): 475-497.

- Lachaud S, Catesson AM, Bonnemain JL. 1999. Structure and functions of the vascular cambium. *Comptes Rendus De L Academie Des Sciences Serie Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* **322**(8): 633-650.
- Lacointe A. 2000. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57**(5): 521-533.
- Ladefoged K. 1952. The periodicity of wood formation. *Biologiske Skrifter, Kgl. Dansk Videnskabernes Selskab, Kobenhavn* **7**(3): 1-98.
- Laube J, Sparks TH, Estrella N, Höfler J, Ankerst DP, Menzel A. 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology* **20**(1): 170-182.
- Lavorel S, Canadell J, Rambal S, Terradas J. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology & Biogeography Letters* **7**(3): 157-166.
- Le Quéré C, Peters GP, Andres RJ, Andrew R, Boden T, Ciais P, Friedlingstein P, Houghton R, Marland G, Moriarty R. 2014. Global carbon budget 2013. *Earth System Science Data* **6**: 235-263.
- Leavitt SW, Long A. 1985. Stable-Carbon isotopic composition of maple sap and foliage. *Plant Physiology* **78**(2): 427-429.
- Leavitt SW, Long A. 1991. Seasonal stable-carbon isotope variability in tree rings: possible paleoenvironmental signals. *Chemical Geology: Isotope Geoscience section* **87**(1): 59-70.
- Lempereur M, Martin-StPaul NK, Damesin C, Joffre R, Ourcival J-M, Rocheteau A, Rambal S. 2015. Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change. *New Phytologist* **207**(3): 579-590..
- Letts M, Rodríguez-Calcerrada J, Rolo V, Rambal S. 2012. Long-term physiological and morphological acclimation by the evergreen shrub *Buxus sempervirens* L. to understory and canopy gap light intensities. *Trees* **26**(2): 479-491.
- Leuzinger S, Quinn Thomas R. 2011. How do we improve Earth system models? Integrating Earth system models, ecosystem models, experiments and long-term data. *New Phytologist* **191**(1): 15-18.
- Leuzinger S, Hättenschwiler S. 2013. Beyond global change: lessons from 25 years of CO₂ research. *Oecologia* **171**(3): 639-651.
- Leuzinger S, Manusch C, Bugmann H, Wolf A. 2013. A sink-limited growth model improves biomass estimation along boreal and alpine tree lines. *Global Ecology and Biogeography* **22**(8): 924-932.
- Lévesque M, Saurer M, Siegwolf R, Eilmann B, Brang P, Bugmann H, Rigling A. 2013. Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology* **19**(10): 3184-3199.
- Lévesque M, Siegwolf R, Saurer M, Eilmann B, Rigling A. 2014. Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytologist* **203**(1): 94-109.
- Levitus S, Antonov JI, Boyer TP, Baranova OK, Garcia HE, Locarnini RA, Mishonov AV, Reagan J, Seidov D, Yarosh ES. 2012. World ocean heat content and thermosteric sea level change (0–2000 m), 1955–2010. *Geophysical Research Letters* **39**(10).
- Limousin J-M, Rambal S, Ourcival J-M, Joffre R. 2008. Modelling rainfall interception in a mediterranean *Quercus ilex* ecosystem: Lesson from a throughfall exclusion experiment. *Journal of Hydrology* **357**(1): 57-66.
- Limousin JM, Misson L, Lavoit AV, Martin NK, Rambal S. 2010. Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? *Plant Cell and Environment* **33**(5): 863-875.
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, Joffre R, Rodriguez-Cortina R. 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology* **15**(9): 2163-2175.
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rodriguez-Calcerrada J, Perez-Ramos IM, Rodriguez-Cortina R, Misson L, Joffre R. 2012. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. *Oecologia* **169**(2): 565-577.
- Litton C, Giardina C. 2008. Below-ground carbon flux and partitioning: Global patterns and response to temperature. *Functional Ecology* **22**(6): 941-954.
- Litton CM, Giardina CP, Albano JK, Long MS, Asner GP. 2011. The magnitude and variability of soil-surface CO₂ efflux increase with mean annual temperature in Hawaiian tropical montane wet forests. *Soil Biology and Biochemistry* **43**(11): 2315-2323.
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* **13**(10): 2089-2109.
- Livingston NJ, Spittlehouse DL. 1996. Carbon isotope fractionation in tree ring early and late wood in relation to intra-growing season water balance. *Plant, cell & environment* **19**(6): 768-774.
- Lloret F, Siscart D, Dalmases C. 2004. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology* **10**(12): 2092-2099.

- Loader NJ, Robertson I, McCarroll D. 2003.** Comparison of stable carbon isotope ratios in the whole wood, cellulose and lignin of oak tree-rings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **196**(3–4): 395–407.
- Lockhart J. 1964.** Physiological studies on light sensitive stem growth. *Planta* **62**(2): 97–115.
- Lockhart JA. 1965.** An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology* **8**(2): 264–275.
- López-Moreno JI, Vicente-Serrano SM, Gimeno L, Nieto R. 2009.** Stability of the seasonal distribution of precipitation in the Mediterranean region: Observations since 1950 and projections for the 21st century. *Geophysical Research Letters* **36**(10).
- López B, Sabaté S, Gracia C. 2001a.** Annual and seasonal changes in fine root biomass of a *Quercus ilex* L. forest. *Plant and Soil* **230**(1): 125–134.
- López B, Sabaté S, Gracia C. 2001b.** Fine-root longevity of *Quercus ilex*. *New Phytologist* **151**(2): 437–441.
- Lubczynski M. W and Gurwin J. 2005.** Integration of various data sources for transient groundwater modeling with spatio-temporally variable fluxes—Sardon study case, Spain. *Journal of Hydrology* **306**(1–4): 71–96.
- Luo Y, Melillo J, Niu S, Beier C, Clark JS, Classen AT, Davidson E, Dukes JS, Evans RD, Field CB, et al. 2011.** Coordinated approaches to quantify long-term ecosystem dynamics in response to global change. *Global Change Biology* **17**(2): 843–854.
- Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S. 2010.** Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma. *Plant, cell & environment* **33**(10): 1721–1730.
- Luyssaert S, Inglima I, Jung M, Richardson AD, Reichstein M, Papale D, Piao SL, Schulze ED, Wingate L, Matteucci G, et al. 2007.** CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* **13**(12): 2509–2537.
- Macfarlane C, Adams MA. 1998.** $\delta^{13}\text{C}$ of wood in growth-rings indicates cambial activity of drought-stressed trees of *Eucalyptus globulus*. *Functional Ecology* **12**(4): 655–664.
- Magnani F, Grace J, Borghetti M. 2002.** Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Functional Ecology* **16**(3): 385–393.
- Magnani F, Mencuccini M, Grace J. 2000.** Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, cell & environment* **23**(3): 251–263.
- Mäkelä A. 1986.** Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology* **123**(1): 103–120.
- Martín-Benito D, Del Río M, Heinrich I, Helle G, Cañellas I. 2010.** Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *Forest Ecology and Management* **259**(5): 967–975.
- Martin-StPaul NK, Longepierre D, Huc R, Delzon S, Burlett R, Joffre R, Rambal S, Cochard H. 2014.** How reliable are methods to assess xylem vulnerability to cavitation? The issue of ‘open vessel’ artifact in oaks. *Tree Physiology*. DOI: 10.1093/treephys/tpu059.
- Martin-StPaul NK, Limousin JM, Vogt-Schilb H, Rodríguez-Calcerrada J, Rambal S, Longepierre D, Misson L. 2013.** The temporal response to drought in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology* **19**(8): 2413–2426.
- Martínez-Vilalta J, López BC, Adell N, Badiella L, Ninyerola M. 2008.** Twentieth century increase of scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* **14**(12): 2868–2881.
- Maselli F, Cherubini P, Chiesi M, Gilabert MA, Lombardi F, Moreno A, Teobaldelli M, Tognetti R. 2014.** Start of the dry season as a main determinant of inter-annual Mediterranean forest production variations. *Agricultural and Forest Meteorology* **194**(0): 197–206.
- Maseyk K, Grünzweig JM, Rotenberg E, Yakir D. 2008.** Respiration acclimation contributes to high carbon-use efficiency in a seasonally dry pine forest. *Global Change Biology* **14**(7): 1553–1567.
- Mayor X, Roda F. 1993.** Growth-response of holm oak (*Quercus ilex* L.) to commercial thinning in the Montseny mountains (NE Spain). *Annales Des Sciences Forestieres* **50**(3): 247–256.
- McCormack ML, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM. 2014.** Variability in root production, phenology, and turnover rate among 12 temperate tree species. *Ecology* **95**(8): 2224–2235.
- McCarroll D, Loader NJ. 2004.** Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* **23**(7–8): 771–801.
- McDowell N, Brooks JR, Fitzgerald SA, Bond BJ. 2003.** Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Plant, cell & environment* **26**(4): 631–644.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, et al. 2008.** Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**(4): 719–739.

- McDowell NG, Adams HD, Bailey JD, Hess M, Kolb TE. 2006. Homeostatic maintenance of *Ponderosa Pine* gas exchange in response to stand density changes. *Ecological Applications* **16**(3): 1164-1182.
- McDowell NG, Allen CD, Marshall L. 2009. Growth, carbon-isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *pinus ponderosa* elevational transect. *Global Change Biology* **16**(1): 399-415.
- Mediavilla S, Escudero A. 2003. Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology* **17**(4): 541-548.
- Medlyn B and Dewar R. 1999. Comment on the article by RH Waring, JJ Landsberg and M. Williams relating net primar production to gross primary production. *Tree Physiology* **19**(2): 137-138
- Meehl GA, Arblaster JM, Fasullo JT, Hu A, Trenberth KE. 2011. Model-based evidence of deep-ocean heat uptake during surface-temperature hiatus periods. *Nature Clim. Change* **1**(7): 360-364.
- Meehl GA, Tebaldi C. 2004. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *science* **305**(5686): 994-997.
- Mencuccini M, Grace J. 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* **15**(1): 1-10.
- Menzel A, Estrella N, Heitland W, Susnik A, Schleip C, Dose V. 2008. Bayesian analysis of the species-specific lengthening of the growing season in two European countries and the influence of an insect pest. *International Journal of Biometeorology* **52**(3): 209-218.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-KÜbler K, Bissolli P, Braslavská OG, Briede A, et al. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**(10): 1969-1976.
- Metcalf DB, Meir P, Aragão LEOC, Lobo-do-Vale R, Galbraith D, Fisher RA, Chaves MM, Maroco JP, da Costa ACL, de Almeida SS, et al. 2010. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist* **187**(3): 608-621.
- Michaud H, Toumi L, Lumaret R, Li TX, Romane F, Di Giusto F. 1995. Effect of geographical discontinuity on genetic variation in *Quercus ilex* L. (holm oak). Evidence from enzyme polymorphism. *Heredity* **74**(6): 590-606.
- Michelot A, Eglin T, Dufrêne E, Lelarge-Trouverie C, Damesin C. 2011. Comparison of seasonal variations in water-use efficiency calculated from the carbon isotope composition of tree rings and flux data in a temperate forest. *Plant, cell & environment* **34**(2): 230-244.
- Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufrene E, Damesin C. 2012. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology* **32**(8): 1033-1045.
- Millar CI, Stephenson NL, Stephens SL. 2007. Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications* **17**(8): 2145-2151.
- Miller JM, Williams RJ, Farquhar GD. 2001. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional Ecology* **15**(2): 222-232.
- Misson L, Degueldre D, Collin C, Rodriguez R, Rocheteau A, Ourcival J-M, Rambal S. 2011. Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* **17**(2): 1036-1048.
- Misson L, Limousin J-M, Rodriguez R, Letts MG. 2010a. Leaf physiological responses to extreme droughts in Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Plant, cell & environment* **33**(11): 1898-1910.
- Misson L, Rocheteau A, Rambal S, Ourcival J-M, Limousin J-M, Rodriguez R. 2010b. Functional changes in the control of carbon fluxes after 3 years of increased drought in a Mediterranean evergreen forest? *Global Change Biology* **16**(9): 2461-2475.
- Misson L, Vincke C, Devillez F. 2003. Frequency responses of radial growth series after different thinning intensities in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands. *Forest Ecology and Management* **177**(1-3): 51-63.
- Mitrakos K. 1980. Plant life under Mediterranean climatic conditions. *Port. Acta Biol. Ser. A* **16**: 33-44.
- Montserrat-Marti G, Camarero JJ, Palacio S, Perez-Rontome C, Milla R, Albuixech J, Maestro M. 2009. Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees-Structure and Function* **23**(4): 787-799.
- Moreno G, Cubera E. 2008. Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*. *Forest Ecology and Management* **254**(1): 74-84.
- Morgan JA, Pataki DE, Körner C, Clark H, Del Grosso SJ, Grünzweig JM, Knapp AK, Mosier AR, Newton PCD, Niklaus PA, et al. 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia* **140**(1): 11-25.
- Morin X, Roy J, Sonié L, Chuine I. 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytologist* **186**(4): 900-910.
- Morin X, Viner D, and Chuine I. 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* **96**: 784-794.

- Morison JIL. 1993.** Response of plants to CO₂ under water limited conditions. *Vegetatio* **104-105**(1): 193-209.
- Moritz MA, Batllori E, Bradstock RA, Gill AM, Handmer J, Hessburg PF, Leonard J, McCaffrey S, Odion DC, Schoennagel T, et al. 2014.** Learning to coexist with wildfire. *Nature* **515**(7525): 58-66.
- Muller B, Pantin F, Génard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y. 2011.** Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany* **62**(6): 1715-1729.
- Mund M, Kutsch W, Wirth C, Kahl T, Knohl A, Skomarkova M, Schulze E-D. 2010.** The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiology* **30**(6): 689-704.
- Myers BJ. 1988.** Water stress integral—a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiology* **4**(4): 315-323.
- Nepstad DC, Moutinho P, Dias-Filho MB, Davidson E, Cardinot G, Markewitz D, Figueiredo R, Vianna N, Chambers J, Ray D, et al. 2002.** The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* **107**(D20): 8085.
- Newberry T. 2010.** Effect of climatic variability on $\delta^{13}\text{C}$ and tree-ring growth in piñon pine (*Pinus edulis*). *Trees* **24**(3): 551-559.
- Nijland W, Jansma E, Addink EA, Delmas MD, De Jong SM. 2011.** Relating ring width of Mediterranean evergreen species to seasonal and annual variations of precipitation and temperature. *Biogeosciences* **8**(5): 1141-1152.
- Nock CA, Baker PJ, Wanek W, Leis A, Grabner M, Bunyavejchewin S, Hietz P. 2011.** Long-term increases in intrinsic water-use efficiency do not lead to increased stem growth in a tropical monsoon forest in western Thailand. *Global Change Biology* **17**(2): 1049-1063.
- Norby RJ, Wullschlegel SD, Gunderson CA, Johnson DW, Ceulemans R. 1999.** Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, cell & environment* **22**(6): 683-714.
- Nordli Ø, Wielgolaski FE, Bakken AK, Hjeltne SH, Måge F, Sivle A, Skre O. 2008.** Regional trends for bud burst and flowering of woody plants in Norway as related to climate change. *International Journal of Biometeorology* **52**(7): 625-639.
- O'Leary MH. 1981.** Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* **20**(4): 553-567.
- O'Leary MH, Madhavan S, Paneth P. 1992.** Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. *Plant, cell & environment* **15**(9): 1099-1104.
- Oechel W, Lawrence W 1981.** Carbon allocation and utilization. In: Miller PC ed. *Resource Use by Chaparral and Matorral*: Springer New York, 185-235.
- Ogaya R and Penuelas J. 2006.** Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*, *Biologia Plantarum* **50**(3): 373-382.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, et al. 2011.** A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *science* **333**(6045): 988-993.
- Papale D, Reichstein M, Aubinet M, Canfora E, Bernhofer C, Kutsch W, Longdoz B, Rambal S, Valentini R, Vesala T. 2006.** Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences* **3**: 571-583.
- Park Williams A, Allen CD, Macalady AK, Griffin D, Woodhouse CA, Meko DM, Swetnam TW, Rauscher SA, Seager R, Grissino-Mayer HD, et al. 2012.** Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Clim. Change* **3**(3): 292-297.
- Parmesan C, and Yohe G. 2003.** A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**(6918): 37-42.
- Pate J, Arthur D. 1998.** $\delta^{13}\text{C}$ analysis of phloem sap carbon: novel means of evaluating seasonal water stress and interpreting carbon isotope signatures of foliage and trunk wood of *Eucalyptus globulus*. *Oecologia* **117**(3): 301-311.
- Patón D, Garcia-Herrera R, Guenca J, Galavis M, Roig FA. 2009.** Influence of climate on radial growth of holm oaks (*Quercus ilex* subsp. *ballota* Desf) from SW Spain *Geochronometria* **34**: 49-56.
- Peñuelas J, Canadell JG, Ogaya R. 2011.** Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography* **20**(4): 597-608.
- Peñuelas J, Filella I, Llusà J, Siscart D, Piñol J. 1998.** Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* **49**(319): 229-238.
- Peñuelas J, Hunt JM, Ogaya R, Jump AS. 2008.** Twentieth century changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology* **14**(5): 1076-1088.

- Pérez-Ramos IM, Ourcival JM, Limousin JM, Rambal S. 2010.** Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology* **91**(10): 3057-3068.
- Petit JR, Jouzel J, Raynaud D, Barkov NI, Barnola JM, Basile I, Bender M, Chappellaz J, Davis M, Delaygue G, et al. 1999.** Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* **399**(6735): 429-436.
- Piao S, Luyssaert S, Ciais P, Janssens I. A., Chen A, Cao C, Fang J, Friedlingstein P, Luo Y and Wang S. 2010.** Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology* **91**(3) 652-661.
- Picon C, Guehl J, Aussenac G. 1996.** Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO₂ and drought. *Annals of Forest Science* **53**(2-3): 431-446.
- Pilcher JR. 1995.** Biological considerations in the interpretation of stable isotope ratios in oak tree-rings. *Paläoklimaforschung* **15**: 157-161.
- Piovesan G, Biondi F, Filippo AD, Alessandrini A, Maugeri M. 2008.** Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* **14**(6): 1265-1281.
- Polgar CA, Primack RB. 2011.** Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytologist* **191**(4): 926-941.
- Quézel P and Médail F. 2003.** Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. *Elsevier, Paris, France*, 571 p.
- Raich J and Nadelhoffer K. 1989.** Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology* **70**(5): 1346-1354.
- Raison R, Khanna P, Benson M, Myers B, McMurtrie R, Lang A. 1992a.** Dynamics of *Pinus radiata* foliage in relation to water and nitrogen stress: II. Needle loss and temporal changes in total foliage mass. *Forest Ecology and Management* **52**(1): 159-178.
- Raison R, Myers B, Benson M. 1992b.** Dynamics of *Pinus radiata* foliage in relation to water and nitrogen stress: I. Needle production and properties. *Forest Ecology and Management* **52**(1): 139-158.
- Rambal S. 1984.** Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen shrub. *Oecologia* **62**(1): 18-25.
- Rambal S. 1990.** *Les transferts d'eau dans le système sol-plante en région méditerranéenne karstique: une approche hiérarchique*. Paris 11.
- Rambal S. 1993.** The differential role of mechanisms for drought resistance in a Mediterranean evergreen shrub: a simulation approach. *Plant, cell & environment* **16**(1): 35-44.
- Rambal S. 2001.** Hierarchy and productivity of mediterranean-type. *Terrestrial global productivity*: 315-344.
- Rambal S. 2011.** Le paradoxe hydrologique des écosystèmes méditerranéens. *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault*: 61-67.
- Rambal S, Damesin C, Joffre R, Méthy M, and Seen D. L. 1996.** Optimization of carbon gain in canopies of Mediterranean evergreen oaks. *Annales des sciences forestières*. **59**(2-3): 547-560,
- Rambal S, Debussche G 1995.** Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. *Global change and Mediterranean-type ecosystems*: Springer, 386-407.
- Rambal S, Joffre R, Ourcival J, Cavender-Bares J, Rocheteau A. 2004.** The growth respiration component in eddy CO₂ flux from a *Quercus ilex* mediterranean forest. *Global Change Biology* **10**(9): 1460-1469.
- Rambal S, Lempereur M, Limousin JM, Martin-StPaul NK, Ourcival JM, Rodríguez-Calcerrada J. 2014.** How drought severity constrains gross primary production(GPP) and its partitioning among carbon pools in a *Quercus ilex* coppice? *Biogeosciences* **11**(23): 6855-6869.
- Rambal S, Ourcival J-M, Joffre R, Mouillot F, Nouvellon Y, Reichstein M, Rocheteau A. 2003.** Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology* **9**(12): 1813-1824.
- Rapp M. 1969.** Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.* **4**, 377-410.
- Regimbeau M. 1879.** *Le chêne yeuse ou chêne vert dans le Gard*: Jouve.
- Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, Papale D, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Gilmanov T, Granier A. 2005.** On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* **11**(9): 1424-1439.
- Reichstein M, Tenhunen JD, Rouspard O, Ourcival J-m, Rambal S, Miglietta F, Peressotti A, Pecchiari M, Tirone G, Valentini R. 2002.** Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* **8**(10): 999-1017.
- Reille M, Pons A 1992.** The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. In: Romane F, Terradas J eds. *Quercus ilex L. ecosystems: function, dynamics and management*: Springer Netherlands, 13-17.

- Richardson AD, Carbone MS, Keenan TF, Czimczik CI, Hollinger DY, Murakami P, Schaberg PG, Xu X. 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist* **197**(3): 850-861.
- Rocha AV, Goulden ML, Dunn AL, Wofsy SC. 2006. On linking interannual tree ring variability with observations of whole-forest CO₂ flux. *Global Change Biology* **12**(8): 1378-1389.
- Rodeghiero M and Cescatti A. 2006. Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems. *Plant and soil*. **284**(1): 7-22.
- Rodríguez-Calcerrada J, Jaeger C, Limousin JM, Ourcival JM, Joffre R, Rambal S. 2011. Leaf CO₂ efflux is attenuated by acclimation of respiration to heat and drought in a Mediterranean tree. *Functional Ecology* **25**(5): 983-995.
- Rodríguez-Calcerrada J, Martin-StPaul NK, Lempereur M, Ourcival J-M, Rey MdCd, Joffre R, Rambal S. 2014. Stem CO₂ efflux and its contribution to ecosystem CO₂ efflux decrease with drought in a Mediterranean forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology* **195-196**(0): 61-72.
- Rodríguez-Calcerrada J, Perez-Ramos IM, Ourcival JM, Limousin JM, Joffre R, Rambal S. 2011. Is selective thinning an adequate practice for adapting *Quercus ilex* coppices to climate change? *Annals of Forest Science* **68**(3): 575-585.
- Rosas T, Galiano L, Ogaya R, Penuelas J, Martinez-Vilalta J. 2013. Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. *Frontiers in Plant Science*. DOI: 10.3389/fpls.2013.00400.
- Rosenzweig M. L. 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. *Evolutionary Ecology*, **1**(4): 315-330.
- Rossi S, Anfodillo T, Čufar K, Cuny HE, Deslauriers A, Fonti P, Frank D, Gričar J, Gruber A, King GM, et al. 2013. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. *Annals of Botany* **112**(9): 1911-1920.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carraro V. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* **152**(1): 1-12.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M. 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist* **170**(2): 301-310.
- Rossi S, Deslauriers A, Gričar J, Seo JW, Rathgeber CB, Anfodillo T, Morin H, Levanić T, Oven P, Jalkanen R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* **17**(6): 696-707.
- Rossi S, Girard M-J, Morin H. 2014. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global Change Biology* **20**(7): 2261-2271.
- Rossi S, Morin H, Deslauriers A, Ploude PY. 2011. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biology* **17**(1): 614-625.
- Roy J, Mooney HA, Saugier B. 2001. *Terrestrial global productivity*: Academic Press.
- Ruffault J, Martin-StPaul N, Duffet C, Goge F, Mouillot F. 2014. Projecting future drought in Mediterranean forests: bias correction of climate models matters! *Theoretical and Applied Climatology* **117**(1-2): 113-122.
- Ruffault J, Martin-StPaul NK, Rambal S, Mouillot F. 2013. Differential regional responses in drought length, intensity and timing to recent climate changes in a Mediterranean forested ecosystem. *Climatic Change* **117**(1-2): 103-117.
- Ryan MG. 2011. Tree responses to drought. *Tree Physiology* **31**(3): 237-239.
- Sabine C, Heimann M, Artaxo P, Bakker D, Chen C, Field C, Gruber N, Le Quéré C, Prinn R, Richey J. 2004. Current status and past trends of the global carbon cycle. *The global carbon cycle*: Island Press, 17-44.
- Sala A, Piper F, Hoch G. 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* **186**(2): 274-281.
- Salomón R, Valbuena-Carabaña M, Gil L, González-Doncel I. 2013. Clonal structure influences stem growth in *Quercus pyrenaica* Willd. coppices: Bigger is less vigorous. *Forest Ecology and Management* **296**: 108-118.
- Santer BD, Bonfils C, Painter JF, Zelinka MD, Mears C, Solomon S, Schmidt GA, Fyfe JC, Cole JNS, Nazarenko L, et al. 2014. Volcanic contribution to decadal changes in tropospheric temperature. *Nature Geosci* **7**(3): 185-189.
- Sarris D, Christodoulakis D, KÖRner C. 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology* **13**(6): 1187-1200.
- Sarris D, Siegwolf R, KÖrner C. 2013. Inter- and intra-annual stable carbon and oxygen isotope signals in response to drought in Mediterranean pines. *Agricultural and Forest Meteorology* **168**(0): 59-68.

- Saxton K, Rawls WJ, Romberger J, Papendick R. 1986.** Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal* **50**(4): 1031-1036.
- Schaab G, Steinbrecher R, Lacaze B, Lenz R. 2000.** Assessment of long-term vegetation changes on potential isoprenoid emission for a Mediterranean-type ecosystem in France. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres (1984–2012)* **105**(D23): 28863-28873.
- Schippers P, Sterck F, Vlam M, Zuidema PA. 2015.** Tree growth variation in the tropical forest: understanding effects of temperature, rainfall and CO₂. *Global Change Biology* **21**(7): 2749-2761.
- Schleser G. 1995.** Parameters determining carbon isotope ratios in plants. *Paläoklimaforschung* **15**: 71-96.
- Schleser GH. 1992.** $\delta^{13}\text{C}$ pattern in a forest tree as an indicator of carbon transfer in trees. *Ecology* **73**(5): 1922-1925.
- Schulze E-D, Turner NC, Nicolle D, Schumacher J. 2006.** Leaf and wood carbon isotope ratios, specific leaf areas and wood growth of *eucalyptus* species across a rainfall gradient in Australia. *Tree Physiology* **26**(4): 479-492.
- Schulze ED, Hall AE, Lange OL, Evenari M, Kappen L, Buschbom U. 1980a.** Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negev desert. I Maximal rates of net photosynthesis. *Oecologia* **45**(1): 11-18.
- Schulze ED, Lange OL, Evenari M, Kappen L, Buschbom U. 1980b.** Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negev deser. II Diurnal patterns of net photosynthesis and daily carbon gain. *Oecologia* **45**(1): 19-25.
- Sheffield J, Wood E. 2008.** Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate dynamics* **31**(1): 79-105.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T. 1964.** A quantitative analysis of plant form; the pipe model theory, 1. *Japanese Journal of Ecology* **14**(3): 97-105.
- Schwartz M. D. (Ed.). 2003.** Phenology: an integrative environmental science. *Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers*. Vol. 346. ISBN: 978-94-007-6924-3.
- Schweingruber F, Eckstein D, Serre-Bachet F, Bräker O. 1990.** Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* **8**: 9-38.
- Sitch S, Smith B, Prentice IC, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, Kaplan JO, Levis S, Lucht W, Sykes MT, et al. 2003.** Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* **9**(2): 161-185.
- Skomarkova MV, Vaganov EA, Mund M, Knohl A, Linke P, Boerner A, Schulze ED. 2006.** Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees* **20**(5): 571-586.
- Sohn JA, Gebhardt T, Ammer C, Bauhus J, Häberle K-H, Matyssek R, Grams TEE. 2013.** Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management* **308**(0): 188-197.
- 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 and Planetary Change* **63**(2–3): 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 & environment* **21**(4): 347-359.
- Spittlehouse DL, Stewart RB. 2003.** Adaptation to climate change in forest management. *Journal of Ecosystems and Management* **4**(1).
- St. George S, Ault TR. 2014.** The imprint of climate within northern hemisphere trees. *Quaternary Science Reviews* **89**(0): 1-4.
- Stauch VJ, Jarvis AJ, Schulz K. 2008.** Estimation of net carbon exchange using eddy covariance CO₂ flux observations and a stochastic model. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* **113**(D3): D03101.
- Staudt M, Rambal S, Joffre R, Kesselmeier J. 2002.** Impact of drought on seasonal monoterpene emissions from *Quercus ilex* in southern France. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres (1984–2012)* **107**(D21): 15-19.
- Steinman BA, Mann ME, Miller SK. 2015.** Atlantic and Pacific multidecadal oscillations and Northern hemisphere temperatures. *science* **347**(6225): 988-991.
- Steppe K, De Pauw DJ, Lemeur R, Vanrolleghem PA. 2006.** A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiology* **26**(3): 257-273.
- Subedi N, Sharma M. 2013.** Climate-diameter growth relationships of black spruce and jack pine trees in boreal Ontario, Canada. *Global Change Biology* **19**(2): 505-516.
- Swidrak I, Gruber A, Kofler W, Oberhuber W. 2011.** Effects of environmental conditions on onset of xylem growth in *Pinus sylvestris* under drought. *Tree Physiology* **31**(5): 483-493.
- Tardieu F, Granier C, Muller B. 2011.** Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Current Opinion in Plant Biology* **14**(3): 283-289.

- Terradas J, Savé R 1992.** The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. In: Romane F, Terradas J eds. *Quercus ilex* L. *ecosystems: function, dynamics and management*: Springer Netherlands, 137-145.
- Tilman D. 1988.** *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*: Princeton University Press.
- Thornley J. 1970.** Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*. **227**: 304-305
- Tognetti R, Longobucco A, Miglietta F, Raschi A. 1998.** Transpiration and stomatal behaviour of *Quercus ilex* plants during the summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Plant, cell & environment* **21**(6): 613-622.
- Tognetti R, Longobucco A, Miglietta F, Raschi A. 1999.** Water relations, stomatal response and transpiration of *Quercus pubescens* trees during summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Tree Physiology* **19**(4-5): 261-270.
- Tolwinski-Ward S, Evans M, Hughes M, Anchukaitis K. 2011.** An efficient forward model of the climate controls on interannual variation in tree-ring width. *Climate dynamics* **36**(11-12): 2419-2439.
- Trenberth KE, Fasullo JT. 2013.** An apparent hiatus in global warming? *Earth's Future* **1**(1): 19-32.
- Tyree M, Cochard H. 1996.** Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annals of Forest Science* **53**(2-3): 173-180.
- Ugla C, Moritz T, Sandberg G, Sundberg B. 1996.** Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **93**(17): 9282-9286.
- Vaganov E, Schulze E-D, Skomarkova M, Knohl A, Brand W, Roscher C. 2009.** Intra-annual variability of anatomical structure and $\delta^{13}\text{C}$ values within tree rings of spruce and pine in alpine, temperate and boreal Europe. *Oecologia* **161**(4): 729-745.
- Vaganov EA, Hughes MK, Shashkin AV. 2006.** Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments: *Springer Science & Business Media*. Book. Vol. 183.
- Valentine HT. 1985.** Tree-growth models: derivations employing the pipe-model theory. *Journal of Theoretical Biology* **117**(4): 579-585.
- van der Sleen P, Groenendijk P, Vlam M, Anten NPR, Boom A, Bongers F, Pons TL, Terburg G, Zuidema PA. 2014.** No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nature Geosci* **8**(1): 24-28.
- Vesk PA, Westoby M. 2004.** Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology* **92**(2): 310-320.
- Vilagrosa A, Hernández EI, Luis VC, Cochard H, Pausas JG. 2014.** Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist* **201**(4): 1277-1288.
- Vivin P, Guehl J, Clément A, Aussenac G. 1996.** The effects of elevated CO₂ and water stress on whole plant CO₂ exchange, carbon allocation and osmoregulation in oak seedlings. *Annals of Forest Science* **53**(2-3): 447-459.
- Walcroft A, Silvester W, Whitehead D, Kelliher F. 1997.** Seasonal changes in stable carbon isotope ratios within annual rings of *Pinus radiata* reflect environmental regulation of growth processes. *Functional Plant Biology* **24**(1): 57-68.
- Walther G. R, Berger S, and Sykes M. T. 2005.** An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **272**(1571): 1427-1432.
- Waring RH, Landsberg JJ, Williams M. 1998.** Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology* **18**(2): 129-134.
- Waring RH, Pitman GB. 1985.** Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. *Ecology* **66**(3): 889-897.
- Waring RH, Schroeder PE, Oren R. 1982.** Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forest Research* **12**(3): 556-560.
- Warren C, McGrath J, Adams M. 2001.** Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia* **127**(4): 476-486.
- Warren CR, Adams MA. 2004.** Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science* **9**(6): 270-274.
- Wei W, Weile C, Shaopeng W. 2010.** Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: Global patterns and responses to temperature and precipitation. *Soil Biology and Biochemistry* **42**(8): 1236-1244.
- Weiner J. 1990.** Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* **5**(11): 360-364.
- Weiner J, Berntson GM, Thomas SC. 1990.** Competition and growth Form in a woodland annual. *Journal of Ecology* **78**(2): 459-469.
- Weiner J, Thomas SC. 1986.** Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* **47**(2): 211-222.
- Whitehead D. 1978.** Estimation of foliage area from sapwood basal area in scots pine. *Forestry* **51**(2): 137-149.

- Wieder WR, Bonan GB, Allison SD. 2013.** Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change* **3**(10): 909-912.
- Wigley TML, Briffa KR, Jones PD. 1984.** On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology* **23**(2): 201-213.
- Wolf A, Field CB, Berry JA. 2011.** Allometric growth and allocation in forests: a perspective from FLUXNET. *Ecological Applications* **21**(5): 1546-1556.
- Woodruff D, Meinzer F. 2011.** Size-dependent changes in biophysical control of tree growth: the role of turgor. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE eds. *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*: Springer Netherlands, 363-384.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, Penuelas J, Hungate BA. 2011.** Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology* **17**(2): 927-942.
- Wullschleger SD, Hanson PJ. 2006.** Sensitivity of canopy transpiration to altered precipitation in an upland oak forest: evidence from a long-term field manipulation study. *Global Change Biology* **12**(1): 97-109.
- Wullschleger SD, Norby RJ. 2001.** Sap velocity and canopy transpiration in a sweetgum stand exposed to free-air CO₂ enrichment (FACE). *New Phytologist* **150**(2): 489-498.
- Wullschleger SD, Tschaplinski TJ, Norby RJ. 2002.** Plant water relations at elevated CO₂— implications for water-limited environments. *Plant, cell & environment* **25**(2): 319-331.
- Wythers KR, Reich PB, Bradford JB. 2013.** Incorporating temperature-sensitive Q₁₀ and foliar respiration acclimation algorithms modifies modeled ecosystem responses to global change. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **118**(1): 77-90.
- Xu CY, Griffin KL. 2006.** Seasonal variation in the temperature response of leaf respiration in *Quercus rubra*: foliage respiration and leaf properties. *Functional Ecology* **20**(5): 778-789.
- Zavala M. 1999.** A model of stand dynamics for holm oak-aleppo pine forests. In: Rodà F, Retana J, Gracia C, Bellot J eds. *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*: Springer Berlin Heidelberg, 105-117.
- Zeileis A, Kleiber C, Krämer W, and Hornik K. 2003.** Testing and dating of structural changes in practice. *Computational Statistics & Data Analysis* **44**(1): 109-123.
- Zha TS, Barr AG, Bernier PY, Lavigne MB, Trofymow JA, Amiro BD, Arain MA, Bhatti JS, Black TA, Margolis HA, et al. 2013.** Gross and aboveground net primary production at Canadian forest carbon flux sites. *Agricultural and Forest Meteorology* **174–175**(0): 54-64.
- Zhai LH, Bergeron Y, Huang JG, Berninger F. 2012.** Variation in intra-annual wood formation, and foliage and shoot development of three major Canadian boreal tree species. *American Journal of Botany* **99**(5): 827-837.
- Zhang S, Romane F. 1990.** Variations de la croissance radiale de *Quercus ilex* L en fonction du climat. *Annals of Forest Science* **48**(2): 225-234.
- Zhang S, Romane F. 1991.** Variations de la croissance radiale de *Quercus ilex* L en fonction du climat. *Annals of Forest Science* **48**(2): 225-234.
- Zhang SH. 1987.** Contribution à l'étude de la croissance en diamètre du chêne vert (*Quercus ilex* L.) en relation avec le climat. Montpellier 2.
- Zhao M, Running SW. 2010.** Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *science* **329**(5994): 940-943.
- Zweifel R, Eugster W, Etzold S, Dobbertin M, Buchmann N, Hasler R. 2010.** Link between continuous stem radius changes and net ecosystem productivity of a subalpine Norway spruce forest in the Swiss Alps. *New Phytologist* **187**(3): 819-830.
- Zweifel R, Item H, Hasler R. 2001.** Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiology* **21**(12-13): 869-877.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM. 2006.** Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* **57**(6): 1445-1459.



DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER

Spécialité : ESA- Ecosystemes et sciences agronomiques

RAPPORT DE SOUTENANCE

Candidate Morine LEMPEREUR

Date de la soutenance : 22 juillet 2015

Président du Jury : *Christian Jay-Allemand*

Mme Morine Lempereur a défendu ses travaux de thèse portant sur « la croissance radiale du chêne vert face aux changements climatiques », thèse soutenue par l'ADEME, au cours d'une présentation orale d'une 40^{aine} de min qui s'est déroulée le 22 juillet 2015 au CEFE CNRS de Montpellier. Son exposé très clair, très bien construit et très didactique a suscité une discussion d'un grand intérêt tant sur le plan scientifique que sur les aspects concernant les retombées en sylviculture. Le jury a unanimement reconnu le sérieux et l'implication forte de M. Lempereur au cours de sa thèse, mais aussi la qualité rédactionnelle de son manuscrit marqué par une densité et une qualité des résultats assez exceptionnelles (cas de l'article en premier auteur publié dans la revue « New Phytologist »). Le jury a notamment noté une aptitude pédagogique remarquable, en particulier sa capacité à présenter lors de sa soutenance une synthèse très convaincante de son travail de très bon niveau. Il a aussi noté son effort pour toujours replacer ses travaux dans la littérature, très riche dans ce domaine. M. Lempereur a su faire face aux questions avec beaucoup de recul et a montré une très bonne connaissance de son sujet mais aussi des concepts ou modèles qui y sont associés. Elle a aussi démontré qu'elle était capable d'exercer un regard critique sur ses résultats et d'initier de nouveaux concepts sur les déterminants adaptatifs des végétaux à prendre en compte et ceci à des échelles très différentes.

Cette soutenance a convaincu l'ensemble du Jury que M. Lempereur possède les qualités que l'on recherche chez un docteur en Ecologie Fonctionnelle : Sérieux, rigueur scientifique, capacité à transmettre ses connaissances. Le Jury, à l'unanimité, l'a félicité pour l'ensemble de son travail écrit, oral et scientifique.

Le diplôme national de Docteur est délivré par l'Université de Montpellier sans aucune mention.

Les membres du jury :

Nom	Signature	Nom	Signature
Richard JOFFRE		Claire DAMESIN	
Christian JAY-ALLEMAND		Thierry GAUQUELIN	
Thierry AMÉGLIO		Hendrik DAVI	

VARIABILITE SAISONNIERE ET INTERANNUELLE DE LA CROISSANCE DU CHENE VERT MEDITERRANEEN ET VULNERABILITE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

RESUME

La croissance secondaire est à l'origine de l'accumulation de biomasse pérenne par les arbres et détermine en partie la capacité des écosystèmes forestiers à stocker du carbone. Cependant, les contraintes environnementales sur la croissance en milieu méditerranéen sont encore mal décrites et nous ne savons pas comment les changements climatiques futurs vont les modifier. L'objectif de la thèse est de déterminer, principalement à partir de l'étude de l'allocation du carbone à la croissance secondaire, les réponses fonctionnelles saisonnières et interannuelles du chêne vert (*Quercus ilex* L.) aux variations climatiques en région méditerranéenne. L'utilisation de différentes approches expérimentales, à des échelles spatiales allant du cerne à l'écosystème et à des échelles temporelles allant de la journée à plusieurs dizaines d'années, a permis de mettre en évidence l'effet de différentes contraintes environnementales (disponibilité en eau, réchauffement de la température, et densité du peuplement) sur la croissance secondaire et la composition isotopique du cerne. L'étude de la phénologie de la croissance montre que celle-ci est contrôlée directement par les températures hivernales et le déficit hydrique, plus que par la disponibilité en éléments carbonés issus de la photosynthèse. De 1968 à 2013, les changements climatiques ont entraîné une contrainte hydrique de plus en plus précoce qui s'est trouvée compensée par un début de croissance initié plus tôt dans l'année, sous l'effet du réchauffement des températures hivernales, et une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau, sous l'effet de l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique. La réduction de la mortalité et l'augmentation de la croissance observée dans des parcelles éclaircies montrent que cette pratique sylvicole permet de préparer les taillis de chênes verts à l'intensification de la sécheresse prévue pour la région méditerranéenne.

MOTS-CLEFS : croissance secondaire, *Quercus ilex*, phénologie, déficit hydrique, changement climatique, isotope du carbone, flux de carbone, éclaircie

ABSTRACT

Tree secondary growth is responsible for woody biomass accumulation and is a major component of carbon storage in forest ecosystems. Environmental constraints on secondary growth in Mediterranean ecosystems must, however, be described in more to details to better understand how they will be modified by climate change. This dissertation aims at studying the functional responses of Mediterranean holm oak (*Quercus ilex*) to seasonal and inter-annual climate variations through the study of carbon allocation to secondary growth. Different experimental approaches, at spatial scales ranging from tree rings to the ecosystem and at temporal scales from the day to several decades, were used to identify the main environmental constraints (water availability, temperature warming, competition) to secondary growth and carbon isotopic composition of tree rings. The phenology of stem growth shows evidence for a direct environmental control on annual growth by winter temperature and summer drought that is more limiting than the carbon supply from photosynthesis. Climate change from 1968 to 2013 resulted in earlier water limitation on secondary growth, which was compensated by earlier growth onset, due to warmer winter temperature, and higher water use efficiency, due to increased atmospheric CO₂ concentration. Thinning reduced tree mortality and increased stem growth, so thinning management in old holm oak coppices could prepare the ecosystem to better withstand the increasing drought forecasted for the Mediterranean region.

KEYWORDS : secondary growth, *Quercus ilex*, phenology, water limitation, climate change, carbon isotope, carbon flux, thinning