



HAL
open science

Téledétection appliquée à l'étude de l'effet de la variabilité climatique et de la gestion pastorale sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières

Monica Cecilia Corona Lozada

► To cite this version:

Monica Cecilia Corona Lozada. Téledétection appliquée à l'étude de l'effet de la variabilité climatique et de la gestion pastorale sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières. Biodiversité et Ecologie. Université Grenoble Alpes, 2018. Français. NNT : 2018GREAV049 . tel-02065391

HAL Id: tel-02065391

<https://theses.hal.science/tel-02065391>

Submitted on 12 Mar 2019

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

Spécialité : **Biodiversité - Écologie - Environnement**

Arrêté ministériel : 25 mai 2016

Présentée par

Mónica Cecilia CORONA LOZADA

Thèse dirigée par **Philippe CHOLER**, DR CNRS, LECA, et
codirigée par **Jean-Paul LAURENT**, IR CNRS, IGE

préparée au sein du **Laboratoire d'Écologie Alpine**
dans **l'École Doctorale de Chimie et Sciences du Vivant**

**Téledétection appliquée à l'étude de l'effet
de la variabilité climatique et de la gestion pastorale
sur la productivité et la phénologie végétale
des prairies supra-forestières**

**Remote sensing applied to the study
of climate variability and pastoral land management
on vegetation phenology and productivity
of mountain grasslands**

Thèse soutenue publiquement le **10 décembre 2018**,
devant le jury composé de :

M. Fabien ANTHELME

Directeur de recherche, CIRAD, Montpellier, Rapporteur

M. Emmanuel CORCKET

Maître de conférences, BioGeCO, Bordeaux, Rapporteur

M. Julien POTTIER

Chargé de recherche, UREP, Clermont-Ferrand, Examineur

M. Thomas SPIEGELBERGER

Directeur de recherche, LESSEM, Grenoble, Examineur

Mme. Christiane GALLET

Professeur, LECA, Chambéry, Président



« Bientôt il prit le rythme et se mit à jouer au petit jeu mental des quantités auquel tout le monde se livre dans de telles circonstances. Voyons voir, songea-t-il, j'en ai enlevé presque un quart, disons même un tiers, donc une fois passé ce coin-là, près du râtelier a foin, j'en aurai fait plus de la moitié, disons les cinq huitièmes, ce que veut dire trois autres brouettées... Tout ça ne prouve pas grand-chose, sauf qu'on aborde plus facilement la splendeur impressionnante de l'univers quand on la débite en morceaux. »

“Pronto agarró ritmo y se puso a jugar mentalmente al juego de las cantidades al que todo el mundo se libra en tales circunstancias. Vamos a ver, se dijo, si he levantado casi un cuarto, podríamos decir un tercio, entonces una vez pasado el rincón aquél, cerca del estante de heno, habré recogido más de la mitad, digamos cinco octavos, lo que significa que otras tres carretillas más... Todo eso no prueba gran cosa, sino que se concibe más fácilmente el esplendor impresionante del universo cuando se le trata por pedazos.”

Terry Pratchett (*Mortimer*, 1987)

Remerciements

Le chemin pour arriver au sommet de la Malintzi a été long et fatigant mais cet environnement m'a conquis pour toujours. Comprendre les montagnes, notamment la vie qui y habite, est devenu depuis ma principale motivation. J'ai donc choisi d'étudier la Biologie - certes, je n'ai pas pris le chemin le plus direct, mais vous savez l'orientation n'a jamais été mon point fort - puis un master et un doctorat en « Biodiversité Écologie Environnement ». C'est aussi pour les montagnes que je suis venue en France, au LECA en particulier. Étudier l'écologie des prairies supra-forestières en utilisant des images satellites et autres relevés de télédétection a été un travail que j'ai commencé dès lors mes stages de master (2012-2014) et que j'ai poursuivi pendant mon doctorat (2014-2018). Un projet qui a été possible grâce au soutien du Gouvernement du Mexique à travers une bourse du Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) destinée à financer l'ensemble de mes études de master et de doctorat à l'Université Grenoble Alpes (UGA). Ainsi, la thèse m'a permis de mieux comprendre mes écosystèmes préférés, mais pas que. Elle a aussi été une expérience qui s'est avérée riche en découvertes, autant scientifiques et professionnelles, que personnelles et humaines. Enfin, cette thèse ne s'est pas faite toute seule... ni je l'ai faite toute seule, mais elle a bénéficié des nombreux supports. Sur ce, je suis très reconnaissante de tous les personnes et organismes qui m'ont accompagné dans cette aventure et dont leur soutien a été déterminant pour le bon déroulement de ce doctorat.

Je tiens à remercier Philippe Choler et Jean-Paul Laurent pour la direction du travail de recherche. Brad Carlson, Lambert Bourdenet, Valentin Belle et Arthur Bayle pour tous ces travaux partagés au bureau ou sur le terrain. Grégory Loucougaray, Laurent Dobremez, Baptiste Nettier et François Munoz, pour leurs retours et leur soutien en tant que membres des Comités de Suivi de Thèse. Je tiens aussi à remercier Clotilde Sagot, Cedric Dentant, Richard Bonnet, Muriel Dellavedova, Ariane Sihol et Martial Bouvier du Parc National des Ecrins. Vincent Augé, Guy Noël Grosset, Wilfried Blois du Parc National de la Vanoise. Pierre-Eymard Biron du Parc Naturel Régional du Vercors. Gilles Favier et Nathan Daumergue de l'IRSTEA. Hermann Doddier, Julien Vilmant et Simon Vieux d'Alpages Sentinelles. Anne Delestrade et Irene Alvarez du CREA Chamonix. Merci à vous tous pour votre support concernant l'accès aux données et vos idées et retours qui ont facilité la mise en place des

dispositifs sur le terrain, les relevés de données et l'interprétation des résultats. Merci aussi pour vos nombreux coups de main, vos sourires, et tous ces pique-niques et bons moments partagés dans les prairies des Alpes ! Je tiens également à remercier le soutien de la Zone Atelier Alpes (ZAA), qui a fait possible la réalisation des missions de terrain.

Chloé Mathieu, David Eme, Tristan Cumer et Camille Martínez-Almoyna : je vous remercie infiniment pour vos remarques et vos idées lors de la rédaction du manuscrit, j'aurais pu devenir (encore) plus folle sans vous ! Merci beaucoup Amandine Mouterde pour toutes les relectures et corrections du français, pour ta disponibilité, ta curiosité et ta réactivité. Je me suis fait un plaisir énorme d'avoir l'occasion d'améliorer mon niveau de français avec nos échanges ! Je tiens aussi à remercier Fabien Anthelme, Emmanuel Corcket, Julien Pottier, Thomas Spiegelberger et Christiane Gallet pour leurs retours et discussions en tant que rapporteurs et examinateurs de la thèse.

Un très grand merci à toute la communauté du LECA et de la SAJF. Sans oublier, bien évidemment, « Tic et Tac », mes co-bureaux du 313 (et de la salle de stockage !), la « LECA trail team » et « les filles tissu ». Je suis très heureuse de vous avoir rencontré et d'avoir partagé avec vous des bien nombreux et des bien divers moments de cette folle aventure : vous avez été la pincée de sel et la touche pimentée (ça tombe bien pour une mexicaine...) qui a exhaussée le goût de ma vie ces années au LECA ! Un autre très grand merci à tous mes amis hors de cette communauté qui de près ou de loin m'ont toujours encouragé, surtout quand il s'agit de se lancer dans des fous projets ! Je remercie bien spécialement maman et papa, Sara, Pilar et Javier (mes sœurs et frères), ainsi que Catita et « madrina » pour leur soutien inconditionnel : je vous aime de tout mon cœur. Un autre très grand merci à la belle famille : je vous suis très reconnaissante de votre accueil et votre gentillesse. Médéric, merci de m'avoir accompagné tous ces temps, même dans les moments les plus difficiles et critiques. Surtout, merci de ces milliers de « c'est pas grave » - qui n'ont jamais rien résolu mais qui m'ont toujours aidé à changer ma perspective des choses - et de ne m'avoir pas laissé oublier qu'appart la thèse il y avait aussi une « longue terre » avec des mondes parallèles où les VTTs et les skis existent toujours (ou pas...).

Enfin, merci aux MONTAGNES qui m'ont motivé à m'embarquer dans ce superbe voyage que j'ai pu partager avec tant de belles personnes. Merci parce que n'importe où dans le monde, elles me font toujours sentir chez moi.

Résumé

Les prairies supra-forestières sont des écosystèmes bien représentés dans les milieux de montagne et qui s'avèrent vulnérables aux changements climatiques et aux modalités d'utilisation des terres. Dans ce contexte, l'objectif principal de cette thèse a été d'évaluer l'effet des forçages climatiques et du pastoralisme sur la végétation des prairies supra-forestières à différentes échelles spatio-temporelles. En particulier, nous avons cherché à comprendre les réponses des prairies à la variabilité interannuelle du climat (température et précipitation), aux tendances sur le long terme (réchauffement) et aux événements extrêmes (vagues de chaleur et sécheresses) ; ainsi qu'aux modalités de la gestion pastorale (charges et calendriers de pâturage). Pour cela, nous avons réalisé des analyses sur un nombre de métriques phénologiques, météorologiques et pastorales. Les premières, dérivées principalement de l'indice de différence normalisée de la végétation (NDVI) à partir d'images satellite de moyenne (MODIS) et de haute résolution (Landsat et SPOT), ainsi que des données acquises au sol à la volée et en continu sur cinq alpages. Les deuxièmes, calculées à partir des ré-analyses du modèle climatique SAFRAN de Météo-France. Les troisièmes, estimées à partir des données des Enquêtes Pastorales régionales (1996-1997 et 2012-2014), et des cahiers d'alpage du dispositif Alpages Sentinelles. Concernant la végétation des prairies supra-forestières, nos résultats mettent en évidence : (i) des tendances au verdissement assez généralisées, (ii) des tolérances plus importantes aux vagues de chaleur qu'aux périodes de sécheresse estivales, (iii) des sensibilités plus importantes aux facteurs climatiques qu'aux pressions de pâturage, (iv) des réponses légères mais positives aux modalités de gestion pastoral, et (v) un potentiel de repousse en fin de saison. L'originalité de nos résultats a été de montrer l'existence de relations plus fortes entre les facteurs climatiques et la végétation des prairies, qu'entre cette dernière et le pâturage. Ils ont également éclairé les apports de l'utilisation de la télédétection dans l'étude de ces milieux.

Mots clés : prairies, phénologie, climat, vagues de chaleur, pâturage, télédétection, NDVI.

Summary

Mountain grasslands are wide distributed ecosystems which are particularly vulnerable to climate and land use changes. In this context, the main objective of this thesis was to assess the effect of climate and pastoral drivers on mountain grasslands vegetation at different spatiotemporal scales. In particular, we wanted to understand plant responses to annual variations of climate (temperature and precipitation), long term warming and extreme events (heat waves and droughts); as well as the land management impact (grazing intensity and calendars). Hence, we performed several analyses using phenological, meteorological and pastoral metrics. First, we derived phenological metrics mainly from the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) extracted from two sources: satellite remote sensing images at moderate (MODIS) and high (Landsat and SPOT) resolution and field remote sensing measures acquired with portable and fixed sensors over five mountain grasslands. Second, we estimated meteorological metrics from reanalysis of the climatic model SAFRAN provided by Météo France. Third, we estimated pastoral metrics from two regional pastoral surveys (1996-1997 and 2012-2014) and several local documents (“cahiers d’alpage”) produced within the project “Alpages Sentinelles”. Regarding mountain grasslands vegetation, our results showed: (i) widely distributed greening trends, (ii) higher tolerance to heat waves than to droughts, (iii) higher sensibility to climate factors than to grazing pressures, (iv) weak but positive responses to grazing, and (v) a regrowth potential at the end of the season. The originality of our results was to exhibit the stronger relationships between climate factors and vegetation phenology, than between the latter and grazing pressures. Moreover, we highlighted the important contributions of remote sensing data to study mountain ecosystems.

Key words: grasslands, phenology, climate, heat waves, grazing, remote sensing, NDVI.

Resumen

Las praderas son ecosistemas que se encuentran bien representados en las montañas y que son particularmente vulnerables al cambio climático y a la transformación del uso de suelo. En este contexto, el objetivo principal de esta tesis consistió en la evaluación del efecto de factores climáticos y de la gestión pastoral sobre la vegetación de las praderas de montaña a diferentes escalas espacio-temporales. En particular, buscamos comprender las respuestas de la vegetación a la variación anual del clima (temperatura y precipitación), al calentamiento global, a eventos meteorológicos extremos (ondas de calor y sequías), y a la presión pastoral (cargas y calendarios de pastoreo). Para ello, nuestros análisis consideraron tres tipos de variables: fenológicas, meteorológicas y pastorales. Las primeras fueron calculadas a partir del índice de diferencia normalizado de la vegetación (NDVI) derivado de imágenes de teledetección satelital de mediana (MODIS) y alta (Landsat y SPOT) resolución espacial; y de observaciones adquiridas sobre cinco praderas de montaña en dos modalidades, itinerantes y continuas, por medio de instrumentos de teledetección de campo. Las segundas fueron estimadas gracias al modelo climático SAFRAN de Météo-France. Las terceras fueron estimadas a partir de dos censos regionales (“Enquêtes Pastorales” de 1996-1997 y 2012-2014) y de documentos locales del proyecto “Alpages Sentinelles”. Con respecto a la vegetación de las praderas de montaña, los resultados de nuestro trabajo muestran lo siguiente: (i) una aumentación generalizada de la producción primaria a escala regional, (ii) una tolerancia mayor a las ondas de calor que a las sequías, (iii) una sensibilidad mayor a los factores climáticos que a la presión de pastoreo, (iv) respuestas ligeramente positivas al pastoreo, y (v) un potencial de rebrote al final de la temporada de desarrollo vegetal. La originalidad de estos resultados fue la de demostrar que la fenología de las praderas está más intensamente relacionada con los factores climáticos que con la presión de pastoreo. Además de contribuir a una mejor comprensión de los beneficios y las limitaciones de la utilización de tecnologías de teledetección para el estudio de los ecosistemas de montaña.

Palabras claves: praderas, fenología, clima, ondas de calor, pastoreo, teledetección, NDVI.

Table de matières

Remerciements	i
Résumé	v
Summary.....	vii
Resumen	ix
Table de matières.....	xi
1. Introduction générale	1
1.1 Les prairies dans le contexte mondial	1
1.1.1 Définition et distribution des prairies	1
1.1.2 L'importance de l'herbivorie sur les prairies.....	2
1.1.3 Les prairies et les populations humaines	3
1.1.4 L'exploitation pastorale des prairies	5
1.2 Prairies dans les milieux de montagne	6
1.2.1 Montagnes, populations humaines et pastoralisme.....	6
1.2.2 Milieux de montagne et changement climatique	7
1.3 Production primaire et phénologie végétale.....	8
1.3.1 Production primaire et phénologie des communautés végétales	8
1.3.2 Principe optique et mesures de télédétection.....	9
1.3.3 Indices de télédétection pour l'étude de la végétation	10
1.3.4 Télédétection appliquée aux milieux de montagne	12
1.4 Cadre conceptuel et objectifs	13

2. Effets du climat sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières	17
2.1 Introduction	17
2.2 Verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins	19
2.2.1 Méthodes.....	19
2.2.1.1 Prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (PNE)	19
2.2.1.2 Tendances au verdissement de la végétation (LRR NDVI _{max}).....	20
2.2.1.3 Analyses spatiales et statistiques.....	20
2.2.2 Résultats	21
2.3 Influence des vagues de chaleur et des sécheresses sur la phénologie des prairies supra-forestières des Alpes françaises	23
2.3.1 Méthodes.....	23
2.3.1.1 Prairies supra-forestières des Alpes françaises.....	23
2.3.1.2 Vagues de chaleur et anomalies de précipitation.....	25
2.3.1.3 Phénologie végétale : pic de végétation, senescence et repousse.....	26
2.3.1.4 Analyses spatiales et statistiques.....	28
2.3.2 Résultats	29
2.3.2.1 Vagues de chaleur et anomalies de précipitations estivales	29
2.3.2.2 Phénologie végétale des prairies supra-forestières.....	31
2.3.2.3 Effets des vagues de chaleur et des sécheresses sur la phénologie végétale	32
2.4 Discussion.....	37

3. Effets du pâturage sur la productivité et la phénologie végétales des prairies supra-forestières.....	41
3.1 Introduction	41
3.2 Verdissement et pâturage dans les prairies supra-forestières.....	42
3.2.1 Méthodes.....	42
3.2.1.1 Verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins	42
3.2.1.2 Intensité du pâturage estivale des UPBV (1996-1997 et 2012-2014).....	43
3.2.1.3 Influence du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières	44
3.2.2 Résultats	44
3.3 Variabilité saisonnière et pâturage dans les prairies supra-forestières.....	46
3.3.1 Méthodes.....	46
3.3.1.1 Prairies supra-forestières dans l’emprise SPOT-4.....	46
3.3.1.2 Métriques saisonnières du NDVI de haute résolution	47
3.3.1.3 Évaluation de l’intensité du pâturage (2012-2014)	50
3.3.1.4 Analyses spatiales et statistiques.....	50
3.3.2 Résultats	51
3.3.2.1 Variabilité saisonnière de la phénologie végétale	51
3.3.2.2 Phénologie végétale et intensité du pâturage.....	55
3.4 Télédétection appliquée à l’étude des réponses locales des prairies supra-forestières au pâturage.....	57
3.4.1 Méthodes.....	57
3.4.1.1 Prairies supra-forestières dans les alpages.....	57
3.4.1.2 Données de NDVI acquises au sol	58
3.4.1.3 Données de NDVI extraits des images satellite MODIS	62

3.4.1.4	Modalités du pâturage dans les alpages.....	63
3.4.1.5	Analyse de données	63
3.4.2	Résultats	66
3.4.2.1	Phénologie végétale des prairies des sites échantillonnés.....	66
3.4.2.2	Influence du pâturage sur les valeurs télédétectées	68
3.5	Discussion.....	71
4.	Discussion finale et conclusions	75
Annexe 1	81
Produits d'imagerie spectrale		81
Caractéristiques des produits d'imagerie spectrale		82
Annexe 2	87
Métriques de télédétection		87
Métriques de télédétection pour l'étude de la végétation		88
Annexe 3	91
Cartes météorologiques 2000-2016 (HWI et précipitation) des prairies supra-forestières des Alpes françaises.....		91
Heat Wave Index (HWI) de l'été météorologique (JJA)		92
Heat Wave Index (HWI) des 30 jours précédant le pic de végétation (B30)		93
Heat Wave Index (HWI) des 60 jours suivant le pic de végétation (A60)		94
Anomalie des précipitations lors de l'été météorologique (JJA)		95
Anomalie des précipitations lors des 30 jours précédant le pic de végétation		96
Anomalie des précipitations lors des 60 jours suivant le pic de végétation (A60)		97

Annexe 4	99
Cartes phénologiques 2000-2016 (pic de végétation, senescence et repousse) des prairies supra-forestières des Alpes françaises	99
Anomalie des magnitudes du pic productif de la saison de végétation ($NDVI_{max}$)	100
Anomalie des dates d'occurrence du pic productif de la saison de végétation ($TNDVI_{max}$)	101
Anomalie des senescences lors des 60 jours suivant le pic de végétation ($SEN60$)	102
Occurrence des repousses lors des 60 jours suivant le pic de végétation ($REG60$)	103
Annexe 5	105
Cartes phénologiques 2013, 2014 et 2015 des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4.....	105
Date (jours juliens) de la fonte des neiges (FSFD).....	106
Date (jours juliens) au pic productif de la végétation ($TNDVI_{max}$).....	106
Intensité du pic productif de la végétation ($NDVI_{max}$).....	106
Date (jours juliens) de la remise en neige (LSFD).....	107
Durée (jours) de la période sans neige (SFP)	107
Durée (jours) de la phase de croissance de la végétation (GP)	107
Vitesse ($[10 \text{ jours}]^{-1}$) de croissance de la végétation (GSpeed)	108
Annexe 6	109
Phénologie végétale et pâturage dans les prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4.....	109
Tests des étendues de Tukey pour la comparaison des $NDVI_{max}$	110
Tests de Wilcoxon pour la comparaison des $TNDVI_{max}$, SFP, GP et GSpeed	111

Annexe 7	113
Analyse factorielle de données mixtes des alpages	113
Analyse factorielle de données mixtes des alpages de La Motte et Chavière, Distroit, Mays et Signal	114
Liste des figures	115
Liste des tableaux	119
Références.....	121
Papiers	127

Téledétection appliquée à l'étude de l'effet
de la variabilité climatique
et de la gestion pastorale
sur la productivité et la phénologie végétale
des prairies supra-forestières

Dédié avec amour pour Sofia et Daniel

1. Introduction générale

1.1 Les prairies dans le contexte mondial

1.1.1 Définition et distribution des prairies

Les prairies sont les écosystèmes terrestres naturels ou artificiels dominés par des plantes herbacées, où les formes ligneuses sont peu abondantes, voire absentes. Le maïs, le blé, l'avoine, le riz, le millet et tous les principaux grains domestiqués par l'homme ont pris leur origine dans de telles prairies (UNDP et al., 2000). Ce sont donc des écosystèmes qui ont permis le développement des sociétés humaines mais qui ont également été fortement décimés de par leur transformation en cultures et alpages. On estime que l'agriculture seule a remplacé un quart de la surface des prairies naturelles du monde (UNDP et al., 2000).

Tous les continents comptent parmi leurs écosystèmes de vastes prairies comme les savanes africaines, les steppes d'Asie centrale, et les prairies sud-américaines, nord-américaines et australiennes (UNDP et al., 2000). Elles sont particulièrement bien représentées dans les milieux semi-arides, bien qu'on les retrouve également dans les milieux tempérés (Fig. 1). Il a été estimé que sa couverture - en incluant les savanes, les landes, les prés et la toundra, et en excluant la Groenland et l'Antarctique - pourrait monter à 52.5 millions de kilomètres carrés, soit 40.5% de la surface terrestre (White et al., 2000).

La formation et le maintien des prairies nécessitent de l'action plus ou moins régulière d'un certain nombre de perturbations qui empêchent la fermeture du milieu par l'installation des ligneux et son éventuelle transformation en landes ou forêts. Parmi ces perturbations on peut citer tous les événements d'origine naturelle ou anthropique qui ont pour résultat le maintien de l'ouverture du milieu, comme les feux (naturels ou provoqués), la présence d'herbivores (sauvages ou domestiques) et les élagages et les fauches des prés (FAO, 2005; White et al., 2000). Des prairies sont considérées permanentes quand elles sont composées des plantes herbacées pérennes ou annuelles capables d'auto-ensemencement et persistent indéfiniment. Plus précisément, l'aspect permanent des prairies se caractérise par une durée d'existence d'au moins 10 ans, durant laquelle la prairie ne doit pas subir de perturbations mécaniques du sol ou une destruction chimique suivie d'un réensemencement. Les prairies

permanentes sont généralement exploitées au moyen du pâturage ou de la fauche, étant donné que les plantes qui y habitent, qu'elles soient indigènes ou introduites, incluent des poacées, des cypéracées et des légumineuses, dont un nombre d'espèces d'intérêt fourrager (Allen et al., 2011).

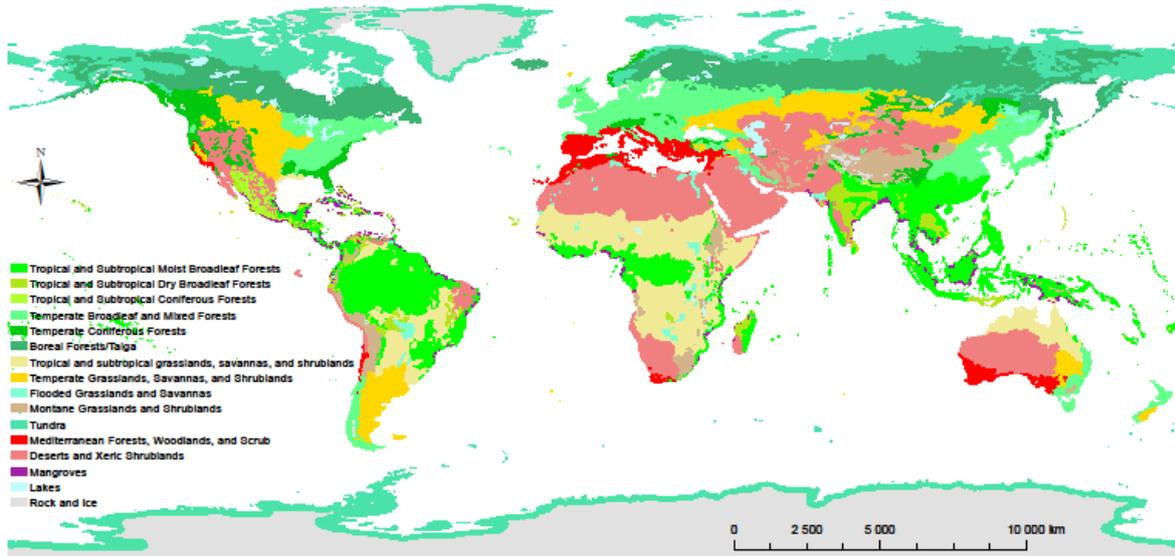


Fig. 1. Ecosystèmes terrestres du monde (carte élaborée à partir des données d'Olson et al. (2001).

1.1.2 L'importance de l'herbivorie sur les prairies

La présence des grands herbivores migratoires tels que les bisons d'Amérique du Nord, les gnous et zèbres d'Afrique, et les antilopes tibétaines d'Asie, depuis des millions d'années, témoigne du pâturage en tant que processus écosystémique clé dans le fonctionnement écologique des prairies (White et al., 2000). Néanmoins, l'apparition de la domestication d'animaux dès la fin de la période Néolithique retire l'exclusivité de ce processus écosystémique aux troupeaux sauvages. Il devient également le fait des diverses races de chèvres, de moutons et de vaches qui ont été développées afin de satisfaire les besoins des populations humaines (Allen et al., 2011; Plantureux et al., 2012). De nos jours, les prairies à exploitation pastorale constituent le type d'écosystème le plus étendu au niveau global (Pielke et al., 2011) et recouvrent environ deux fois et demie la surface destinée aux cultures (Tubiello et al., 2007). Les prairies à exploitation pastorale sont passées de 324 millions d'hectares à 3,429 millions d'hectares entre 1700 et 2000 (Pielke et al., 2011; Turner, 1990).

Des processus écologiques complexes prennent place au sein des prairies, dont les relations plantes-herbivores. Tout particulièrement, le pâturage joue un rôle essentiel dans les cycles d'énergie et des nutriments des prairies, car il peut impacter directement et indirectement les processus écosystémiques de nombreuses façons. Parmi les effets connus du pâturage sur l'écologie des prairies, on retrouve des impacts sur la redistribution de biomasse végétale et des nutriments, l'allocation de biomasse des racines aux tiges et feuilles -et vice versa-, la température des sols (en lien avec l'élimination des tissus sénescents et la diminution de la litière accumulée), et les cycles de l'azote (en lien avec les apports d'urine et d'excréments) (Bardgett and Wardle, 2003; Frank et al., 2002; Holland and Detling, 1990).

1.1.3 Les prairies et les populations humaines

Les produits et services qui sont fournis par les prairies bénéficient à un plus grand nombre de personnes que ceux fournis par d'autres écosystèmes tels les forêts et les récifs coralliens. Les prairies sont habitées par 938 millions de personnes, soit environ 17% de la population mondiale ; dont la moitié habite les prairies des milieux semi-arides (White et al., 2000). Les prairies fournissent aux populations humaines du lait, de la viande, de la laine, du cuir et du bois ; mais elles peuvent aussi servir à des fins touristiques, cynégétiques, esthétiques et culturelles (Amiaud and Carrère, 2012). Les prairies sont également l'habitat d'un grand nombre de plantes et d'animaux, dont des oiseaux migrateurs et des troupeaux de grands herbivores, mais aussi de la micro et mésofaune (UNDP et al., 2000). Elles contribuent ainsi aux processus écosystémiques majeurs tels que la stabilisation des sols, la captation des pluies, la purification de l'eau, la recharge des nappes phréatiques, la régulation des ruissellements et la captation et stockage de carbone (UNDP et al., 2000; White et al., 2000). De plus, les prairies naturelles contribuent au moins à 20% de la production totale de la biomasse terrestre (Scurlock and Hall, 1998).

En particulier, la contribution des prairies à la captation des gaz à effet de serre s'avère presque aussi importante que celle des forêts, la matière organique au sol jouant un rôle particulièrement remarquable (Minahi et al., 1993; Scurlock and Hall, 1998). Même si les prairies ont une capacité de stockage de carbone par unité de surface qui est moindre que celle des forêts, leur vaste extension fait que le stockage net du carbone dans les prairies (tenant compte de la biomasse aérienne et au sol) est du même ordre, soit entre 600 et 900

GtC (White et al., 2000). Il a été suggéré que les sols des prairies à eux seuls contribuent à au moins 10% du stockage total du carbone, soit entre 200 et 300 PgC ; mais que ce taux pourrait atteindre un tiers du stockage total, soit entre 405 et 806 PgC (Scurlock and Hall, 1998; UNDP et al., 2000).

L'évaluation de l'état actuel des prairies dans le monde est une tâche difficile du fait, d'une part, de la diversité des conditions environnementales dans lesquelles elles se développent; et d'autre part, de la grande diversité dans les modalités et l'intensité des pratiques d'exploitation des ressources dans ces milieux (White et al., 2000). À l'instar de la majorité des écosystèmes terrestres, les prairies sont vulnérables aux changements d'utilisation des sols, à la fragmentation des milieux et à l'introduction d'espèces exotiques invasives, dérivées entre autres, de la construction des chemins, des infrastructures touristiques et de l'urbanisation (Gartzia et al., 2016). Tout particulièrement, les prairies sont des écosystèmes dont l'existence est sensible à la disparition et à la transformation des perturbations nécessaires à leur entretien, qui peuvent être d'ordre qualitative ou quantitative, par atténuation ou par intensification. Par exemple, l'arrêt de la fauche et du pâturage est généralement suivi par la transformation des prairies en landes et en forêts. Au contraire, l'intensification de l'exploitation agricole ou pastorale peut entraîner la dégradation et l'érosion des sols (Evans, 1998), voire la désertification, phénomène qui peut être observé notamment dans les milieux semi-arides (Asner and Heidebrecht, 2003; D'Odorico et al., 2013; Washington-Allen et al., 2010). En outre, le remplacement des prairies par des écosystèmes dominés par des ligneux a aussi été lié au réchauffement global, autant dans les milieux alpins qu'arctiques (Kullman, 2010). Et en ce qui concerne le rôle des sols des prairies dans le stockage de carbone, leur dégradation due à l'érosion, la pollution ou le surpâturage, s'avère un problème particulièrement grave (White et al., 2000). À partir des indicateurs de production alimentaire, fourragère et du bétail, il a été estimé que 49% des prairies du monde présentent un niveau de dégradation de léger à modéré, alors que 5% atteignent un niveau de dégradation sévère. L'augmentation des densités du bétail peut réduire l'efficacité de l'utilisation de l'eau par les plantes (augmentation du ruissellement et diminution de l'infiltration) et entraîner ainsi des pertes de production primaire, surtout en contexte des milieux semi-arides (White et al., 2000).

1.1.4 L'exploitation pastorale des prairies

La gestion pastorale actuelle est le résultat de l'évolution des pratiques avec pour objectif l'optimisation des rendements, ce qui a entraîné la maximisation du nombre d'animaux par surface. Pour cela, le pastoralisme a bénéficié du développement de diverses techniques telles que le contrôle de la prédation et des apports supplémentaires en eau, en fourrage et en minéraux, ainsi que le recours aux soins vétérinaires (Frank et al., 1998; Oesterheld et al., 1992). Les effets de la présence des grands herbivores sur les prairies peuvent être autant de nature positive que négative, l'existence même d'une bonne partie de ces milieux dans le monde dépendant directement de l'action du pâturage.

En effet, il a été observé que sous certaines conditions, le pâturage par les animaux domestiques s'apparente au processus d'herbivorie naturelle. En particulier, quand il est pratiqué aux intensités de légères à modérées, le pâturage peut favoriser l'humidité du sol et contribuer à l'élimination des vieux tissus, ce qui facilite l'accès des plus jeunes structures végétales à la lumière (Frank et al., 1998). Il a même été postulé que la productivité végétale est maximale aux niveaux de pâturages de légers à modérés, dans ce qu'on a appelé l'hypothèse d'optimisation de pâturage. Dans ce cadre, on considère le tallage des feuilles comme promoteur de la photosynthèse et de la mobilisation des substrats des racines aux tiges (Hayashi et al., 2007; McNaughton, 1979; Richards, 1984).

Au contraire, l'intensification de la charge animale dans les exploitations pastorales a des impacts négatifs tels que la diminution de la capacité de production végétale ; la diminution ou la modification de la diversité biologique ; et l'appauvrissement, le compactage, la pollution et l'érosion des sols. Plus spécifiquement, l'intensification du pâturage peut avoir des conséquences comme l'altération de la composition floristique et de la structure des communautés végétales (Deléglise et al., 2011a), voire la perte de biodiversité ; le compactage et l'accélération de l'érosion du sol, ainsi que l'altération de la capacité de rétention de l'humidité au sol ; et dans des conditions extrêmes en milieu semi-aride, l'élimination de la couverture végétale (Asner and Heidebrecht, 2003; D'Odorico et al., 2013; Evans, 1998; Washington-Allen et al., 2010). De plus, la gestion pastorale n'intensifie pas seulement le pâturage en augmentant la quantité d'animaux par hectare, mais aussi en restreignant leur mobilité sur les prairies. Les clôtures et la mise à disposition des points

d'eau artificiels conduisent à un comportement plus sédentaire des animaux, et l'on s'écarte alors plus nettement d'une herbivorie par les animaux sauvages (McNaughton, 1993).

La diversité et la complexité des habitats prairiaux et des modalités d'exploitation pastorale a entravé la généralisation de l'hypothèse d'optimisation de pâturage, qui a été ainsi fréquemment critiquée et fortement débattue (Belsky, 1986; Painter and Belsky, 1993). En effet, la mesure des impacts liés aux exploitations pastorales dépend autant de l'intensité de pâturage - en termes du nombre d'animaux par hectare - que des modalités de gestion, notamment en ce qui concerne la mobilité des animaux sur la prairie (White et al., 2000). De plus, le bilan des impacts du pâturage sur les prairies est déterminé par l'état et la variabilité des conditions environnementales et d'autres propriétés biophysiques des milieux (Welker et al., 2004).

1.2 Prairies dans les milieux de montagne

1.2.1 Montagnes, populations humaines et pastoralisme

Les montagnes sont très importantes pour les populations humaines. Il a été estimé qu'à la fin du XIXème siècle, 120 millions de personnes habitaient dans des régions au-dessus de 3000 m d'altitude, ce qui représente 5% de la surface terrestre mondiale ; mais on considère que la moitié de la population mondiale dépend des montagnes pour l'approvisionnement en eau (White et al., 2000). Les montagnes fournissent un nombre important des services écosystémiques quantitatifs comme le fourrage et le bois, et qualitatifs comme l'esthétique des paysages et la biodiversité. Dans les montagnes, le terme « alpin » s'utilise pour désigner les milieux qui se trouvent au-dessus de la limite de distribution de la forêt. Ces milieux supra-forestiers, qui incluent les écosystèmes alpins et subalpins, représentent seulement 3% de la surface terrestre. Cependant, ils se distribuent amplement sur tout le long des gradients latitudinaux de tous les continents.

De plus, ces milieux supra-forestiers se répartissent le long de forts gradients topographiques, ce qui résulte fréquemment dans le développement d'écosystèmes bien plus hétérogènes que ceux des vallées. En particulier, ces écosystèmes supra-forestiers abritent environ 10 000 espèces des plantes dites « alpines », ce qui correspond à 4% de la

richesse mondiale en termes de flore (Körner, 2003). Une diversité floristique qui a été influencée très notablement par les activités humaines (chasse et pastoralisme) qui ont exploité les ressources de ces milieux durant les derniers 7 000 ans, dès l'installation de l'homme à proximité des montagnes. Ces milieux sont particulièrement importants en ce qui concerne la production fourragère, comme on peut le constater dans les Montagnes Rocalleuses d'Amérique du Nord et dans les Alpes d'Europe (Welker et al., 2004). Dans ces dernières en particulier, les prairies permanentes sont en effet le résultat d'importantes modifications anciennes du paysage qui ont créé et entretenu l'ouverture du milieu propice aux activités pastorales, connues dans ces montagnes dès la fin de l'Age de Fer (400 BC) avec une apogée lors de l'invasion romaine (Giguët-Covex et al., 2014). Ainsi l'exploitation pastorale dans les Alpes s'est faite au détriment des écosystèmes montagnards originaux et a conduit à un abaissement de la limite supérieure des forêts. Ces prairies permanentes au-dessus de la limite forestière (naturelle ou artificielle) sont typiquement utilisées comme ressources pastorales en été et sont donc appelées « alpages » ou « estives ». Il s'agit des systèmes socio-écologiques complexes qui présentent une grande valeur biologique et culturelle et qui résultent de centaines d'années d'exploitation (Nettier et al., 2017).

1.2.2 Milieux de montagne et changement climatique

Les conditions dans les milieux de montagne imposent à la vie des contraintes particulières liées principalement à la réduction de la saison de végétation et aux basses températures. La pente, le vent et l'irradiation solaire constituent d'autres contraintes plus ou moins sévères selon les massifs considérés. Il est à noter que les montagnes du monde sont particulièrement vulnérables aux changements environnementaux, tels que le réchauffement climatique et les conversions dans l'utilisation des sols. En particulier, le changement climatique en cours affecte plus rapidement les régions de haute altitude et latitude du monde que partout ailleurs (Beniston et al., 1997; IPCC, 2013), ce qui a motivé un fort intérêt scientifique sur les répercussions futures du changement climatique dans les écosystèmes de montagne (Rammig et al., 2010; Jonas et al., 2008). D'autre part, l'explosion démographique et le développement technologique sont responsables d'une grande diversité des transformations dans l'utilisation des sols dans les milieux de montagne, en

incluant la disparition des milieux naturels et la modification des pratiques d'exploitation traditionnelles (Körner, 2003; White et al., 2000).

1.3 Production primaire et phénologie végétale par télédétection

1.3.1 Production primaire et phénologie des communautés végétales

La production primaire et la phénologie sont des facteurs-clefs dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. La première fait référence à la quantité de biomasse produite par les autotrophes - dont les plantes - et elle est mesurée en kilogrammes de masse sèche. La production primaire est le résultat de la photosynthèse et correspond donc à l'énergie assimilée par les producteurs primaires pour la croissance, la respiration et la reproduction. On distingue la production primaire nette, celle qui contribue à la production des tissus en décomptant l'énergie utilisée pour la respiration ; de la production primaire brute, celle qui tient compte de toute l'énergie assimilée en incluant la production des tissus et la respiration. La productivité correspond au rapport de la production primaire sur une unité de temps, en d'autres termes il s'agit la vitesse de production. On parle de productivité quand on rapporte la production primaire à une unité de temps.

La phénologie, quant à elle, fait référence aux phases de développement des organismes vivants. Elle peut être décrite pour les plantes, autant à l'échelle de l'individu (la plante) que de l'écosystème (les surfaces végétalisées), en caractérisant les phases de floraison, feuillaison, fructification, senescence et dormance (Lieth, 1974; Richardson et al., 2013). En particulier, le développement des phases phénologiques à l'échelle de l'écosystème est déterminé par deux types de facteurs. Les uns d'ordre intrinsèque, tels que des traits génétiques, morphologiques et physiologiques des espèces composant les communautés végétales des écosystèmes ; les autres d'ordre extrinsèque, tels les conditions environnementales, dont le climat et les activités humaines. La production primaire et la phénologie végétale sont des éléments importants dans la régulation des cycles biogéochimiques (Scurlock et al., 2002). La phénologie des communautés végétales peut être considérée comme un marqueur de l'effet des changements globaux sur les écosystèmes, et comme une composante essentielle de la dynamique des états de surface,

faisant donc partie intégrante des modèles du fonctionnement biophysique des surfaces continentales (Arora, 2002).

1.3.2 Principe optique et mesures de télédétection

Le terme « télédétection » fait référence à une technologie qui mesure l'énergie électromagnétique émise par les objets (Ahamed et al., 2011) et qui permet le calcul des divers indices utiles dans l'étude des phénomènes écologiques à différentes échelles spatio-temporelles. En général, les mesures de télédétection discriminent la réflectance des différentes bandes spectrales et sont stockées sous forme d'images, dont les valeurs sont assignées à des unités de surface géoréférencées, dénommées pixels. La télédétection peut être réalisée avec des capteurs à bord de satellites et d'avions, ainsi qu'avec des capteurs au sol (Homolova et al., 2013). Les applications de la télédétection sont donc très diverses et incluent l'observation de l'air, du climat, des catastrophes naturelles, des corps d'eau continentaux, des océans, de la neige et de la surface terrestre.

De nos jours, un grand choix de produits de télédétection existe, issu d'une grande diversité de satellites et d'instruments, dont les applications dépendent essentiellement de trois caractéristiques : leur définition spatiale, leur résolution spectrale et leur périodicité. La définition spatiale est déterminée par la taille des pixels des images de télédétection qui peut aller de quelques centaines de mètres (pour une résolution moyenne) à quelques centimètres (pour une haute résolution). On peut citer comme exemples : AVHRR (« Advanced Very High Resolution Radiometer ») et MODIS (« MODerate resolution Imaging Spectroradiometer ») pour la résolution moyenne (250 à 1000 m) ; Landsat et SPOT pour la haute résolution (10 à 30 m) ; et QuickBird dans la très haute résolution (inférieur à 2,5 m). La résolution spectrale est déterminée par la largeur des bandes spectrales mesurées qui peut aller de quelques microns (hyperspectral) à quelques centaines des nanomètres (multispectral). Tous les exemples cités précédemment (AVHRR, MODIS, Landsat, SPOT et QuickBird) font des mesures multispectrales (50 et 100 nm). Néanmoins, d'autres instruments, tels que EO-1 Hyperion, sont capables d'enregistrer des mesures dans des bandes beaucoup plus fines que celles-là. La périodicité fait référence à la fréquence temporelle des mesures, et à ce propos, il est à noter qu'il faut faire un compromis entre la définition spatiale et la périodicité (Fig. 2). Par exemple, MODIS a une forte périodicité

(journalière), mais une moyenne définition spatiale ; tandis que Landsat a une haute définition spatiale, mais une moindre périodicité (bihebdomadaire). Une révision des produits de télédétection existants pour l'observation de la Terre - et de ses caractéristiques spatiales, spectrales et temporelles -, est disponible dans l'Annexe 1.

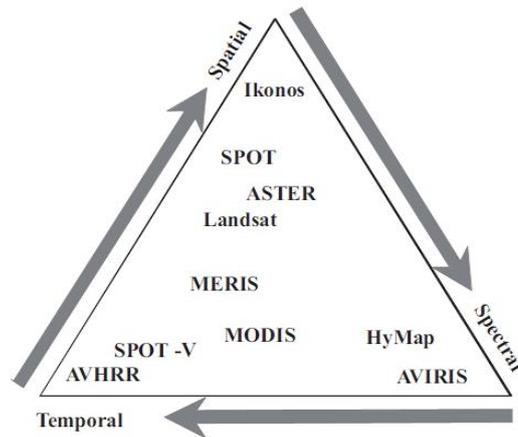


Fig. 2. Classification des images spectrales de télédétection d'après ses résolutions spatiale, temporelle et spectrale (Tucker et al., 2004).

1.3.3 Indices de télédétection pour l'étude de la végétation

La propriété des objets à absorber, transmettre et réfléchir la lumière différemment le long des régions du spectre électromagnétique a été utilisée dans le développement des indices de télédétection. Dont le nombre et la diversité permettent d'étudier la surface et les profondeurs de l'atmosphère, de l'hydrosphère et de la lithosphère. Les états de surfaces peuvent donc être suivis sur des échelles spatio-temporelles différentes, en choisissant le bon produit selon les objectifs recherchés, ainsi que des indices pertinents. Les surfaces végétales en particulier ont été amplement étudiées par télédétection et en conséquence, un bon nombre d'indices ont été développés. Parmi eux, une bonne partie utilise pour leur calcul la réflectance dans les longueurs d'onde dans le rouge (RED) et le proche infra-rouge (NIR), qui correspondent aux réflectances minimales et maximales de la signature spectrale de la végétation (Tucker, 1979; Rouse et al., 1974; Pearson and Miller, 1972; Jordan, 1969). D'autres encore incorporent les réflectances du rouge ou du proche infra-rouge en combinaison avec d'autres longueurs d'onde tels que le vert (Petach et al., 2014; Haboudane, 2004; Gitelson et al., 1996), le bleu (Kaufman and Tanre, 1992), et l'infra-rouge d'onde courte (Fernandes et al., 2003; Hardisky et al., 1983). En général, les indices de

végétation se servent des réflectances dans seulement deux des bandes spectrales, le cas où une multitude d'entre elles intervient dans le calcul de l'indice étant rare (Franke et al., 2012). En effet, il n'existe de nos jours aucun indice idéal qui soit pertinent pour tous les types de végétation dans toutes les conditions (voir l'Annexe 2 pour des exemples des différentes sensibilités et applications des indices). Néanmoins, l'Indice Normalisé de Différence de Végétation (NDVI : « Normalized Difference Vegetation Index »), calculé à partir des réflectances dans le rouge et le proche infra-rouge (Éq. 1), a été l'un des plus utilisés dans la littérature scientifique.

$$NDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{RED}}{\rho_{NIR} + \rho_{RED}}$$

NDVI : Indice Normalisé de Différence de Végétation (Éq. 1)
ρ : Réflectance dans la bande spectrale
RED : Bande spectrale du rouge
NIR : Bande spectrale du proche infra-rouge

Le NDVI s'avère être notamment un bon proxy de la biomasse aérienne photosynthétique par unité de surface dans les systèmes prairiaux (Myneni and Williams, 1994; Tucker, 1979). En conséquence, l'étude de sa variabilité spatiale et temporelle offre la possibilité de suivre le développement des surfaces végétales, aussi bien du point de vue de leur production que de leur phénologie. La date de démarrage et de fin de la saison de végétation - dans les écosystèmes saisonniers -, la magnitude et la date du pic productif végétal, ou encore la production primaire totale de la saison, sont parmi les paramètres productifs et phénologiques des communautés végétales que l'on peut estimer à partir des séries temporelles de NDVI (Tab 1).

Tab. 1. Métriques dérivées des séries temporelles de NDVI pour l'étude de la productivité primaire et de la phénologie des communautés végétales

Propriété étudiée	Proxy	Description
Production primaire	NDVI _{int}	NDVI intégré de la saison de végétation
	NDVI _{intc}	NDVI intégré de la phase de croissance (du démarrage au pic)
	NDVI _{ints}	NDVI intégré de la phase de senescence (du pic à la fin)
	NDVI _{max}	NDVI maximal de la saison de végétation (au pic)
Phénologie	SOG	(« Start Of Growing ») Date de démarrage de la saison de végétation
	MOG	(« Maximum Of Growing ») Date au pic de la saison de végétation
	EOG	(« End Of Growing ») Date de fin de la saison de végétation
	GSL	(« Growing Season Length ») Durée de la saison de végétation
	GP	(« Growing Period ») Durée de la phase de croissance
	SP	(« Senescent Period ») Durée de la phase de senescence

1.3.4 Télédétection appliquée aux milieux de montagne

La télédétection a été amplement utilisée pour l'étude de la productivité et la phénologie des communautés végétales depuis plusieurs décennies. Néanmoins, à leurs débuts, les applications de la télédétection étaient restreintes aux milieux étendus sur des grandes surfaces à faible relief, la définition spatiale des produits de télédétection étant trop grossière. L'observation par télédétection des montagnes a dû attendre la mise au point de la technologie, notamment en ce qui concerne la définition spatiale des mesures des instruments et les algorithmes pour le traitement des données. Ainsi, l'utilisation des technologies de télédétection pour l'étude de la phénologie en montagne est en augmentation rapide depuis plusieurs années (Pettorelli et al., 2005). Dans ce cadre, des études récentes portant sur les prairies alpines sont nombreuses. Parmi elles, la performance des méthodes de correction des séries temporelles de NDVI et des seuils pour l'estimation des dates de phases phénologiques à partir de ces données a été validé dans les Alpes Suisses, par comparaison de différents produits de télédétection et des mesures des plantes sur le terrain (Fontana et al., 2008). L'estimation des dates du début et de la fin des saisons de végétation par moyen du NDVI, notamment de MODIS (250 m, 16 jours), a aussi été validée par comparaison avec des mesures acquises sur le terrain dans les prairies alpines de la Vallée d'Aoste en Italie (Colombo et al., 2011). L'analyse combinée du NDVI avec des

données environnementales a permis de quantifier les réponses phénologiques aux variations climatiques (Choler, 2015) et aux perturbations anthropiques - comme les infrastructures pour le ski et le pâturage - (Gartzia et al., 2016). Quant à l'étude des séries temporelles du NDVI, elle a attesté de la tendance au verdissement de la végétation alpine en réponse au réchauffement climatique (Carlson et al., 2017) et a dévoilé des effets des stress thermique (chaleur extrême, canicules) et hydrique (sécheresses) sur la productivité et la phénologie des prairies des Alpes françaises (Corona-Lozada et al., soumis; Cremonese et al., 2017; Jolly et al., 2005a).

1.4 Cadre conceptuel et objectifs

Le travail de cette thèse porte sur les prairies supra-forestières, ces milieux bien représentés dans les écosystèmes de montagne, et qui présentent un fort intérêt pour une meilleure compréhension des répercussions actuelles et futures des changements climatiques et dans l'utilisation des terres. L'objectif principal a été d'améliorer la compréhension des effets des facteurs environnementaux sur le fonctionnement écologique des communautés végétales dans ces prairies. En particulier, ce sont les régimes nivaux, de précipitations et températures estivales (climat et conditions météorologiques), et les pratiques pastorales (modalités d'utilisation des terres), qui sont les principaux facteurs environnementaux contrôlant la phénologie et la productivité végétales des prairies supra-forestières dans les Alpes. D'une part, l'augmentation des températures de l'air due au réchauffement climatique qui a pour conséquence le raccourcissement des périodes enneigées, entraîne dans ces milieux des augmentations de la production primaire annuelle due au rallongement des saisons de végétation (Carlson et al., 2017; Choler, 2015; Rammig et al., 2010; Jonas et al., 2008). D'autre part, le pâturage joue un rôle essentiel dans la structure et le fonctionnement de ces prairies, affectant la redistribution de biomasse végétale et des nutriments ; la composition et la structure des communautés végétales (Deléglise et al., 2011a, 2011b) ; ainsi que les propriétés physico-chimiques du sol (Frank et al., 2002; Holland and Detling, 1990). L'interrelation des principaux facteurs environnementaux contrôlant le fonctionnement écologique des prairies supra-forestières des Alpes françaises a été schématisé dans la Figure 3. Sur le long terme, le climat (CL) et les modalités de pratiques (PR) ont modelé la composition et distribution floristique des communautés végétales (CV) des prairies supra-

forestières des Alpes françaises (flèches 1a et 2a), leur hétérogénéité dépendant aussi des conditions méso- et micro-topographiques. Ainsi, la phénologie et la productivité végétales (PP) sont déterminées par ces propriétés structurales des communautés végétales (flèche 3), bien qu'elles puissent aussi répondre de façon directe et immédiate aux variations climatiques et des pratiques (flèches 1b et 2b).

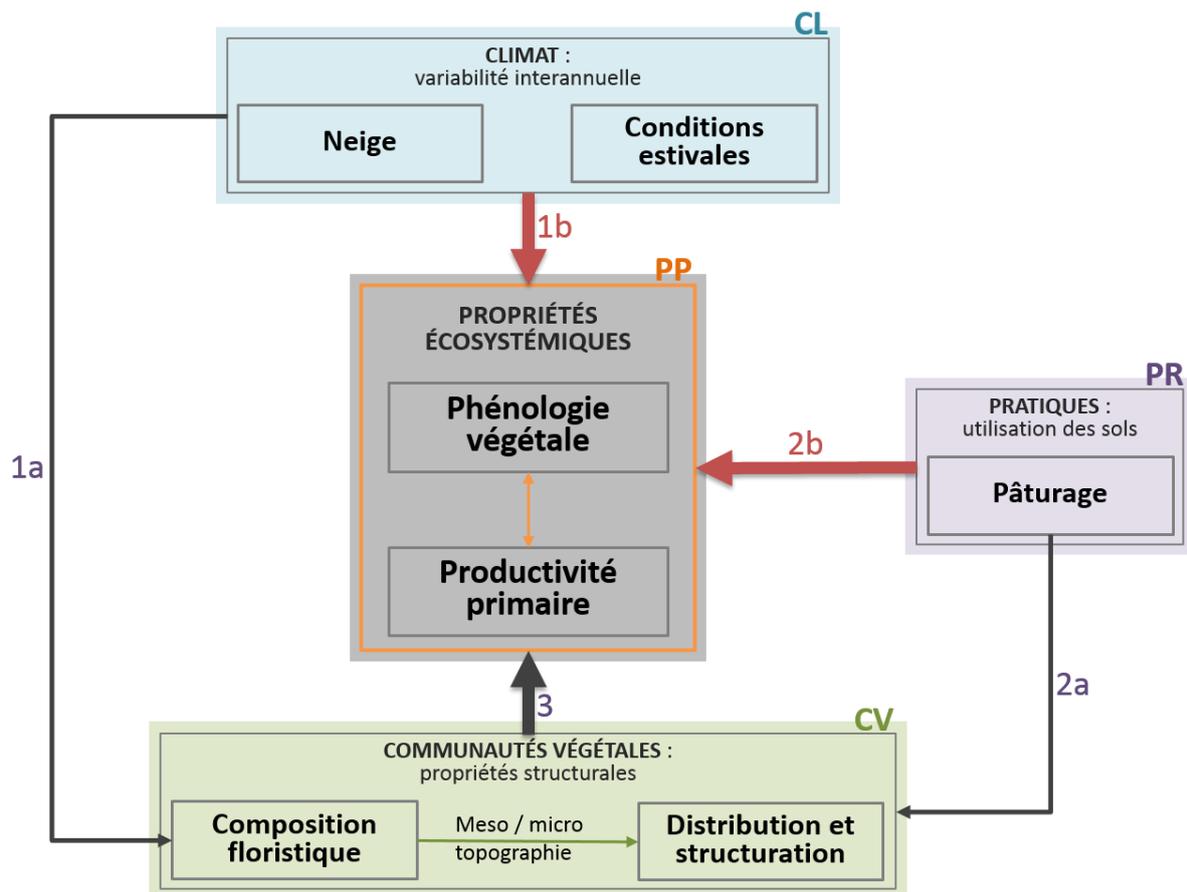


Fig. 3. Schéma des interrelations des principaux facteurs environnementaux (CL : variabilité du climat, PR : pratiques pastorales, CV : propriétés structurales des communautés végétales) contrôlant le fonctionnement écologique (PP : phénologie et productivité végétales) des prairies supra-forestières des Alpes françaises.

Dans ce contexte, l'objectif de cette thèse a été d'évaluer l'effet des forçages climatiques et des pratiques pastorales sur la phénologie et la production végétales des prairies de montagne en utilisant des données de télédétection. Pour cela, nous nous sommes intéressés à l'étude des variations spatio-temporelles du NDVI des prairies en relation avec

la variabilité interannuelle du climat et des pratiques pastorales. Nous avons donc cherché à répondre à deux questions :

1. Comment les variations interannuelles et saisonnières du climat (durée d'enneigement et conditions météorologiques de l'été) influencent la phénologie (démarrage, pic et fin de la saison de végétation) et la production primaire des prairies supra-forestières ? (Fig. 3 : flèche 1b)
2. Comment les modalités de la gestion pastorale (type d'exploitation, intensité de pâturage et calendrier d'estive) modifient la phénologie et la production végétales de ces prairies ? (Fig. 3 : flèche 2b)

Les effets du climat sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières sont traités dans le Chapitre 2. Dans cette partie, nous avons étudié la variabilité saisonnière et interannuelle des données NDVI de moyenne (MODIS) et haute (Landsat et SPOT) résolution pour l'ensemble des massifs alpins français - et pour le Parc National des Ecrins en particulier -, en relation avec des données de température de l'air et de précipitation issues d'un modèle climatique développé par Météo France. Les résultats de ces analyses confirment le verdissement des prairies supra-forestières en correspondance avec le rallongement des périodes inter-nivales dans les temps récents - depuis les années 80 - ; et attestent d'une plus forte sensibilité de ces prairies aux sécheresses qu'aux vagues de chaleur estivales. Les effets du pastoralisme sur la productivité et la phénologie végétales des prairies supra-forestières sont traités dans le Chapitre 3. Pour cette partie, nous avons également considéré des données NDVI acquises sur le terrain sur des parcelles avec et sans exclusion du pâturage, ainsi que des données issues des divers organismes impliqués dans la gestion et le suivi des activités pastorales au sein des Alpes françaises. Dans ce cas, nos résultats attestent d'un effet positif du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières, dans les situations de pastoralisme extensif. Nous montrons également que l'effet du pastoralisme est moindre que celui des effets météorologiques. De plus, nous avons caractérisé à différentes échelles la capacité de repousse de ces prairies en fin de saison. La discussion de ces résultats à la lumière d'autres travaux scientifiques, ainsi que de la pertinence de l'utilisation de la télédétection dans le contexte des prairies supra-forestières des Alpes, est présentée dans le Chapitre 4. Dans l'ensemble, nos résultats

attestent de l'utilité des données de télédétection de moyenne résolution et haute périodicité - tels que MODIS - pour l'étude des effets de la variabilité climatique (saisonnière et interannuelle) sur la phénologie des prairies de montagne. Nous soulignons enfin la nécessité de réaliser des mesures au sol pour mieux suivre les effets de la gestion pastorale sur la phénologie des alpages. Ces données au sol seront notamment essentielles pour valider les informations recueillies par les nouvelles générations des satellites (notamment Sentinelle 2) qui présentent une résolution spatiale, temporelle et spectrale encore plus propice à leur utilisation dans le contexte des milieux de montagne.

2. Effets du climat sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières

2.1 Introduction

Les prairies supra-forestières des Alpes françaises sont des écosystèmes à enneigement saisonnier où les plantes disposent pour leur développement d'un temps limité. Depuis une trentaine d'années, ces écosystèmes sont exposés à des variations importantes de la longueur de la saison de végétation et des températures pendant la saison de croissance (Choler, 2018). En Europe, le réchauffement a été plus prononcé dans les montagnes que dans les vallées au cours du dernier siècle (Beniston et al., 1997) et plusieurs vagues de chaleur ont frappé les Alpes européennes au cours des deux dernières décennies (Cremonese et al., 2017; Jolly et al., 2005a). Dans ces montagnes en particulier, l'augmentation des températures de l'air a été corrélée au verdissement des communautés végétales, confirmant l'hypothèse selon laquelle le réchauffement climatique peut stimuler le développement des végétations de haute montagne plus productives (Carlson et al., 2017; Kullman, 2010). Cependant, on connaît moins les réponses des communautés végétales aux événements extrêmes, tels que les vagues de chaleur et les sécheresses, dont une augmentation de la fréquence est attendue dans le cadre du changement climatique (Russo et al., 2014). Dans ce contexte, il faut noter deux travaux portant sur l'impact des vagues de chaleur sur la végétation des Alpes : l'un traitant des effets de la vague de chaleur de 2003 sur les Alpes suisses (Jolly et al., 2005a) et l'autre traitant ceux de la vague de chaleur de 2015 dans la vallée d'Aoste (Cremonese et al., 2017). En utilisant des données de télédétection, Jolly et al. (2005) ont trouvé un effet positif de la vague de chaleur de 2003 sur la production maximale des écosystèmes de haute altitude ; au contraire des écosystèmes de basse altitude, où l'effet a été négatif. En outre, en utilisant des données des tours de flux et de caméras, Cremonese et al. (2017) ont trouvé un effet négatif de la vague de chaleur de 2015 sur le développement de la végétation et l'avancement du début de la senescence.

Dans ce cadre, l'objectif principal des analyses réalisées pour ce chapitre a été de comprendre comment les variations interannuelles et saisonnières du climat influencent la phénologie et la production végétales des prairies supra-forestières. A cette fin, nous avons

étudié la variabilité saisonnière et interannuelle des données NDVI de moyenne (MODIS) et haute (Landsat) résolutions - et ce à différentes échelles spatio-temporelles - ainsi que leur relation avec la variabilité des températures de l'air et des précipitations estivales (données issues d'un modèle climatique de Météo France). En considérant les prairies supra-forestières des Alpes françaises, les objectifs particuliers traités dans ce chapitre ont été : (i) évaluer les tendances de verdissement de la végétation sur plusieurs décennies; (ii) évaluer l'intensité, la durée et la date des vagues de chaleur estivales ; et enfin (iii) évaluer les réponses de la végétation prairiale aux vagues de chaleur et aux sécheresses.

Un jeu de données complet incluant des séries temporelles de NDVI moyenne et haute résolution et des données météorologiques pour l'ensemble des Alpes françaises et pour une période suffisamment longue pour étudier des tendances climatiques a été préparé selon les méthodes présentées dans les sections suivantes de ce chapitre. Deux études ont été consacrées à cette thématique. La première concerne des analyses réalisées dans le cadre de ma participation en tant que deuxième auteure d'une publication portant sur le verdissement de différentes communautés végétales du Parc National des Ecrins. Pour cela, une base de données d'images Landsat incluant trois périodes entre 1985 et 2015, disponible pour la surface du PNE, a été utilisée pour évaluer les tendances de verdissement (Carlson et al., 2017). La seconde présente les analyses réalisées dans le cadre d'une publication récemment soumise portant sur l'effet des événements climatiques extrêmes étudiés à l'échelle des Alpes françaises (Corona-Lozada et al., soumis). Dans ce second cas, nous avons utilisé des données MODIS (2000-2016) et les ré-analyses climatiques fournies par le modèle SAFRAN de Météo France (Durand et al., 2009b) pour estimer d'une part, l'intensité des vagues de chaleur et des anomalies de précipitation ; et d'autre part, la magnitude de la production au pic de végétation, et de la senescence et la repousse suivant ce pic.

2.2 Verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins

2.2.1 Méthodes

2.2.1.1 *Prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (PNE)*

L'objet d'étude de ces analyses a été les prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins, un site remarquable dans les Alpes du fait de son exceptionnelle richesse biologique et patrimoniale (PNE, 2013). La carte des milieux ouverts d'altitude issue du projet CHAMOIS (« Cartographie Haute résolution des Milieux Ouverts d'altitude : pelouses, prairies, landes de l'Isère ») a été utilisée pour délimiter les prairies supra-forestières au sein du PNE. Cette carte est le résultat d'un important effort méthodologique qui a combiné des images satellite récentes de haute résolution (SPOT 6) et une importante base de données de végétation contenant plus de 7 000 relevés floristiques pour produire une cartographie des types physiologiques de la végétation à 10 m de résolution (Thierion et al., 2014). En particulier, nous avons choisi cinq types physiologiques parmi les onze inclus dans la carte CHAMOIS : éboulis végétalisés (code = 6), pelouses de faible, moyenne et forte productivité (codes = 7, 8 et 9) et landes denses (code = 10) ; qui représentent ensemble 23% de la surface du Parc (n = 697 739 pixels), dont 50% de pelouses, 39% d'éboulis végétalisés et 11% de landes. Nous avons produit une carte vectorielle d' « Unités Pastorales / Bassins-Versants » (UPBV) en combinant la carte CHAMOIS avec des cartes issues des Enquêtes Pastorales de 1996-1997 (CEMAGREF, 1997) et de 2012-2014 (SUACI et al., 2015) et une carte vectorielle hydrique (bassins-versants) réalisée par J. Renaud à partir du modèle numérique de terrain à 25 m de résolution produit par l'Institut de Géographie National (IGN), selon la méthode suivante. Premièrement, nous avons regroupé les pixels hors les unités pastorales par bassin-versant et nous avons rajouté ces unités aux deux cartes d'unités pastorales - dans le but de tenir compte des prairies supra-forestières non pâturées -, et nous avons retenu uniquement les UPBV dont la délimitation et l'intensité de pâturage étaient très similaires entre les deux périodes. Deuxièmement, nous avons estimé la surface des prairies supra-forestières au sein des UPBV en utilisant la carte CHAMOIS, et nous avons retenu uniquement celles dont cette surface était d'au moins 1.8 ha (20 pixels de 30 m, en correspondance avec les images Landsat) et dont l'intensité de pâturage était inférieure à 3 UGB/ha (voire la section 3.2.1.3 pour plus de détails). Enfin, nous avons réalisé nos analyses sur les tendances au

verdissement (qui sont présentés dans ce chapitre) et sur l'influence du pâturage sur le verdissement (qui seront présentés dans le chapitre 3) des prairies supra-forestières du PNE sur un total de 240 UPBV.

2.2.1.2 Tendances au verdissement de la végétation ($LRR\ NDVI_{max}$)

Des données de télédétection de haute résolution Landsat-5, Landsat-7 et Landsat-8 (30 m), couvrant l'étendue du PNE, ont été téléchargées sur le portail de l' « United States Geologic Survey » (<http://earthexplorer.usgs.gov>). Parmi les images disponibles et de qualité exploitable, nous avons extrait celles des mois de juin, juillet et août pour trois périodes : 1984, 1985 et 1987 (P1) ; 2000, 2001 et 2002 (P2) ; et 2013, 2014 et 2015 (P3). Le téléchargement et l'extraction des données Landsat ont été réalisés suivant les méthodes décrites dans Carlson et al. (2017).

Les données Landsat ont été utilisées pour le calcul du NDVI à partir des valeurs de réflectance dans le rouge et le proche infra-rouge (Eq. 1, Section 1.3.3). Nous avons extrait la valeur maximale du NDVI ($NDVI_{max}$) par pixel et par année, et nous avons calculé le « *log response ratio* » (Hedges et al., 1999) entre les valeurs moyennes de $NDVI_{max}$ des périodes (*i.e.* de P1 à P2, et de P2 à P3) pour estimer des changements de l'indice de végétation entre deux dates (Eq. 2).

$$LRR\ NDVI_{max} = \ln\left(\frac{NDVI_{max\ f}}{NDVI_{max\ i}}\right) \quad \begin{array}{l} LRR\ NDVI_{max} : \text{« Log Response Ratio » du } NDVI_{max} \\ NDVI_{max\ i} : \text{NDVI}_{max} \text{ moyen de la période initiale} \\ NDVI_{max\ f} : \text{NDVI}_{max} \text{ moyen de la période finale} \end{array} \quad (\text{Éq. 2})$$

2.2.1.3 Analyses spatiales et statistiques

Deux cartes ont été produites à partir des données de $LRR\ NDVI_{max}$, l'une pour les tendances entre les périodes P1 et P2, et l'autre pour les tendances entre les périodes P2 et P3. L'évaluation des tendances de la végétation s'est faite par l'analyse des valeurs du $LRR\ NDVI_{max}$: des valeurs positives étant indicatrices du verdissement de la végétation ($NDVI_{max}$ de la période finale proportionnellement supérieur à celui de la période initiale) ; des valeurs négatives l'étant du contraire ; et des valeurs nulles ou proches de zéro l'étant des conditions similaires entre les deux dates. La comparaison du verdissement sur les deux

périodes (P1:P2 et P2:P3) a été réalisée au moyen d'un test de Wilcoxon sur les valeurs par pixel du LRR NDVI_{max} (n = 697 739). De plus, nous avons testé des modèles de régression linéaire du LRR NDVI_{max} en fonction du NDVI_{max} initial de chaque période, en utilisant la médiane agrégée des pixels au sein de chaque UPBV (n = 240). Enfin, nous avons utilisé ces modèles afin de comparer la magnitude des tendances de verdissement observées en P1:P2 par rapport à celles observées en P2:P3.

2.2.2 Résultats

Des valeurs positives du LRR NDVI_{max} - indicatrices du verdissement - ont été majoritaires dans les prairies supra-forestières du PNE lors des périodes étudiées (P1-P2 et P2-P3). En effet, le verdissement a atteint 95% de la surface de ces prairies entre 1985 et 2002, et 79% entre 2000 et 2015, étant plus important lors de la première que lors de la deuxième période. La magnitude médiane du verdissement observée entre 1985 et 2002 (LRR NDVI_{max} = 0.1513) a été environ trois fois plus élevée que celle observée entre 2000 et 2015 (LRR NDVI_{max} = 0.0498), et cette différence a été statistiquement significative (Wilcoxon signed rank test, $V = 2.1 \cdot 10^{11}$, n = 697 739 pixels, $p < 0.001$). Toutefois, 74% de la surface des prairies étudiées a subi un verdissement consécutif sur les deux périodes (LRR NDVI_{max} P1:P2 > 0 et LRR NDVI_{max} P2:P3 > 0), tandis que le contraire en a touché moins d'un pourcent (LRR NDVI_{max} P1:P2 < 0 et LRR NDVI_{max} P2:P3 < 0). De façon générale, les surfaces subissant du verdissement étaient assez répandues et se trouvaient à l'intérieur dans le PNE aux altitudes moyennes et hautes (Fig. 4), comme il a aussi été observé pour la plupart des types de végétation que l'on trouve dans ce parc (Carlson et al., 2017).

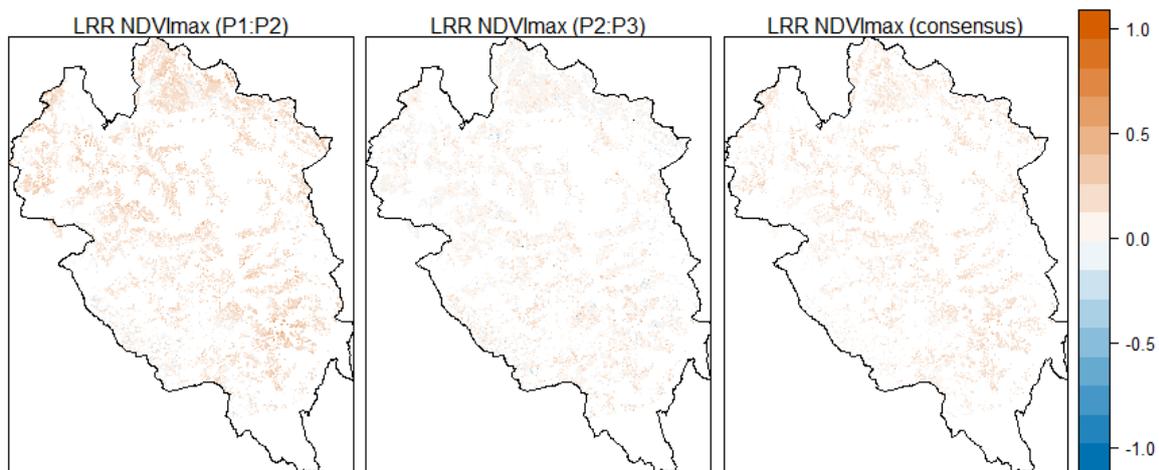


Fig. 4. Distribution spatiale des tendances au verdissement (LRR NDVI_{max}) des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 697739 pixels). La dernière carte est le consensus moyen des deux précédentes, c'est-à-dire qu'il présente les valeurs moyennes du LRR NDVI_{max} des pixels qui ont subi consécutivement soit du verdissement (LRR NDVI_{max} P1:P2 > 0 et LRR NDVI_{max} P2:P3 > 0), soit du brunissement (LRR NDVI_{max} P1:P2 < 0 et LRR NDVI_{max} P2:P3 < 0).

D'après l'évaluation des modèles linéaires, les valeurs du NDVI_{max} ont eu un effet négatif statistiquement significatif sur celles du LRR NDVI_{max}, et ce indépendamment de la période étudiée (Fig. 5, Tab. 2). Le fait qu'un verdissement moins important ait été observé dans les prairies qui étaient les plus productives au début de chaque période, pourrait indiquer que celles-ci se trouvaient près de leur potentiel maximal de production (en termes du NDVI_{max}). Il est aussi à noter que cette corrélation négative a été plus prononcée lors de la période comprise entre 1985 et 2002 que lors de celle comprise entre 2000 et 2015.

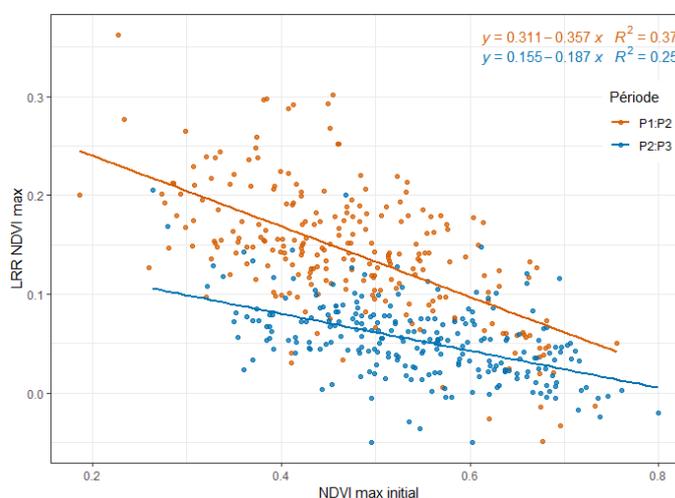


Fig. 5. Influence du NDVI_{max} initial de chaque période sur les tendances au verdissement (LRR NDVI_{max}) dans les prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV).

Tab. 2. Paramètres des régressions linéaires ($y = \beta_0 + \beta_1 x$) des modèles mesurant l'influence du NDVI_{max} initial de chaque période sur les tendances au verdissement (LRR NDVI_{max}) dans les prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV)

Périodes	$\beta_0 \pm SE^a$	$\beta_1 \pm SE^a$	R^2	p -valeur
P1-P2	0.311 ± 0.015	-0.357 ± 0.030	0.37	< 0.001
P2-P3	0.155 ± 0.012	-0.187 ± 0.021	0.25	< 0.001

^a Erreur standard.

2.3 Influence des vagues de chaleur et des sécheresses sur la phénologie des prairies supra-forestières des Alpes françaises

2.3.1 Méthodes

2.3.1.1 Prairies supra-forestières des Alpes françaises

La délimitation des prairies supra-forestières qui ont fait l'objet de nos analyses a été réalisée sur la base de la carte d'occupation des sols OSO CES 2017 et en correspondance avec la disponibilité des données climatiques fournies par le modèle SAFRAN de Météo France (voir la section suivante pour plus de détails sur ce modèle). La carte OSO CES 2017 (10 m de résolution) a été réalisée par le Centre d'Expertise Scientifique « CES Occupation des sols » à partir des images du satellite Sentinel-2 (<http://osr-cesbio.ups-tlse.fr/~oso/>). Tout particulièrement, cette carte a servi à estimer la surface recouverte par des prairies supra-forestières au sein de tous les pixels MODIS (250 m) couvrant les Alpes françaises en agrégeant trois classes d'occupation du sol : pelouses (code = 34), landes ligneuses (code = 36) et prairies (code = 211). Nos analyses ont été faites sur un total de 45 055 pixels dont : (i) la couverture des prairies supra-forestières était d'au moins 90% ; (ii) l'altitude était comprise entre 1200 et 2700 m ; et (iii) la qualité des données MODIS était optimale (Fig. 6). Pour ces pixels, ont été extraites les variables météorologiques du modèle SAFRAN sur 23 massifs et les séries temporelles des indices de végétation NDVI de MODIS, comme détaillé ci-dessous.

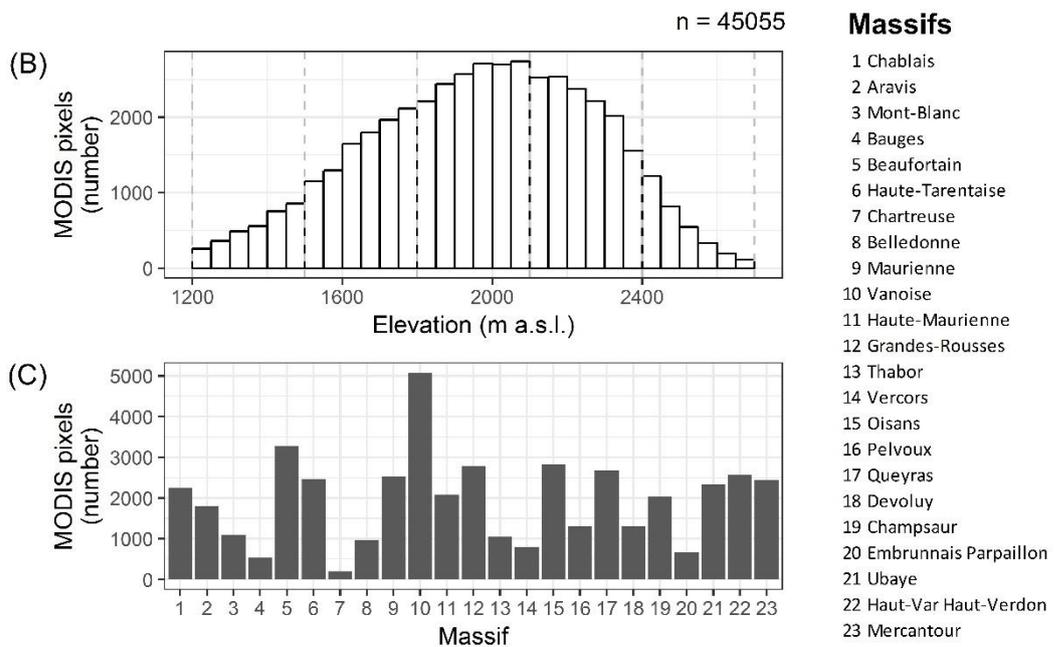
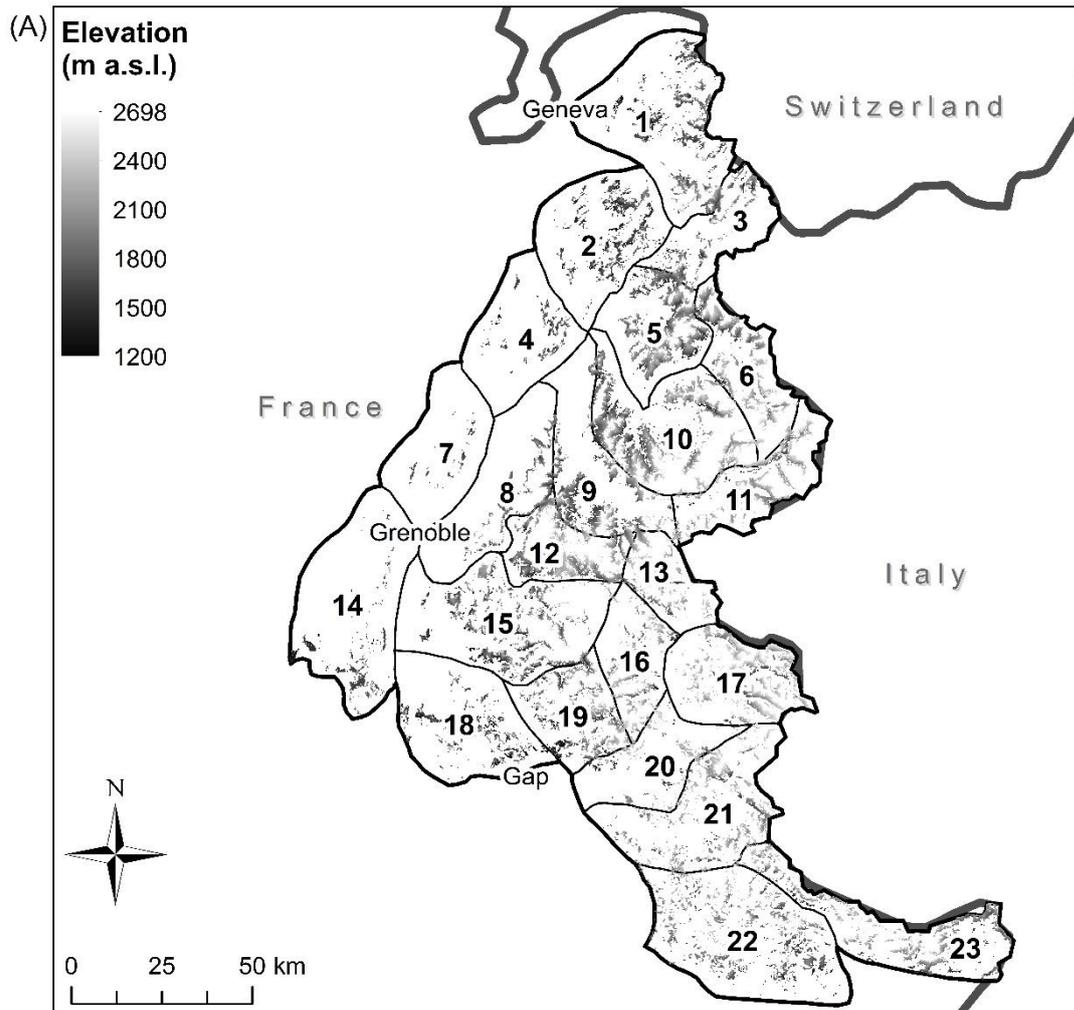


Fig. 6. (A) Distribution spatiale des prairies supra-forestières au sein des massifs des Alpes françaises (pixels de 250 m alignés avec les images MODIS). (B) Distribution de fréquences des pixels par altitude et (C) par massifs du modèle climatique SAFRAN.

2.3.1.2 *Vagues de chaleur et anomalies de précipitation*

L'estimation des métriques météorologiques pour l'ensemble de 23 massifs des Alpes françaises, à partir du modèle numérique de terrain (MNT) à 25 m de résolution produit par l'Institut de Géographie National (IGN), a été possible grâce aux ré-analyses climatiques fournies par le modèle SAFRAN (Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Atmosphériques à la Neige) développé par Météo-France (Durand et al., 2009b). En utilisant ce modèle, nous avons estimé les températures de l'air (°C) et les précipitations journalières (mm) par massif et par tranche altitudinale de 300 m pour la période comprise entre 1958 et 2016. En particulier, les estimations de températures et de précipitations pour la période 1981-2010 ont servi de référence climatologique pour l'évaluation de l'intensité des vagues de chaleur et des anomalies de précipitations estivales entre 2000 et 2016 (période de disponibilité des données MODIS).

Nous avons mesuré l'intensité des vagues de chaleur (HWI : « Heat Wave Index »), en tenant compte de leurs magnitudes et durées et en utilisant une version simplifiée de l'indice proposée par Russo et al. (2014). Le HWI considère les périodes d'au moins trois jours où la température maximale journalière a excédé un seuil défini comme le 80^{ème} percentile des températures maximales dans une fenêtre glissante de 30 jours lors de la période de référence (i.e. 1981-2010 dans nos analyses). Il est à noter qu'à la différence de Russo et al. (2014), nous n'avons pas considéré les vagues de chaleur de deuxième ordre (« sub-heat waves »), ni redimensionné les HWI en valeurs de probabilité. Les valeurs de HWI et des précipitations journalières ont ensuite été agrégées dans trois périodes : l'été climatologique (JJA : Juin, Aout et Septembre), les 30 jours précédant (B30), et les 60 jours suivant (A60) le pic de végétation (Fig. 7). Pour cela, nous avons extrait des données MODIS la date médiane du pic de végétation par massif et par tranche altitudinale de 300 m (plus de détails sur MODIS dans la section suivante). Enfin, nous avons retenu deux métriques météorologiques par période (JJA, B30 et A60) : la valeur cumulée des HWI ; et les anomalies standardisées de précipitations, par rapport à leur moyenne et à leur écart-type relatifs à une période de référence (Eq. 3). Dans le cas des anomalies de précipitation, la période de référence de la métrique JJA a été la même que celle citée plus haut (1981-2010), tandis que celle des métriques B30 et A60 a dû être limitée à la période de disponibilité des données MODIS (2000-2016).

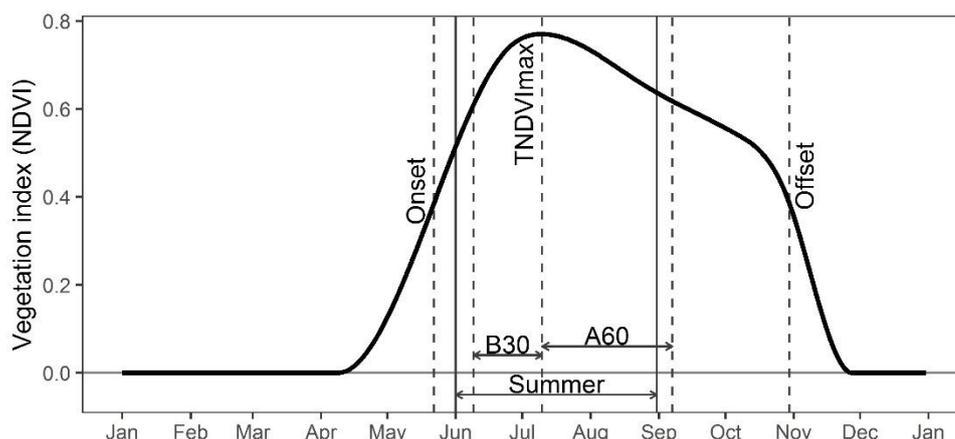


Fig. 7. Métriques météorologiques et phénologiques utilisées pour l'étude de l'effet des vagues de chaleur et des sécheresses sur la végétation des prairies supra-forestières des Alpes françaises.

$$x_{anom} = \frac{x - \bar{x}}{\sqrt{\sigma}} \quad \begin{array}{l} x_{anom} : \text{Anomalie d'une variable } x \\ \bar{x} : \text{Moyenne de } x \text{ dans la période de référence} \\ \sigma : \text{Variance de } x \text{ dans la période de référence} \end{array} \quad (\text{Éq. 3})$$

Des cartes de la distribution spatiale des métriques météorologiques (HWI et anomalies de précipitation) ont été créées en désagrégant les données par massif et tranche altitudinale à la résolution de MODIS (pixels de 250 m). De plus, nous avons étudié la variabilité interannuelle des vagues de chaleur et des anomalies de précipitation à l'échelle régionale. Pour cela, nous avons calculé des médianes pondérées annuelles des métriques météorologiques, les poids étant les proportions de pixels au sein de chaque massif et tranche altitudinale.

2.3.1.3 Phénologie végétale : pic de végétation, senescence et repousse

L'évaluation de la phénologie végétale des prairies supra-forestières a été réalisée par l'analyse des séries temporelles des données MODIS, un instrument de télédétection à bord des satellites TERRA et AQUA de la NASA. En particulier, nous avons téléchargé le produit MOD09Q1 de la collection 6, auprès du portail LP DAAC (« Land Processes Distributed Active Archive Center », <https://e4ftl01.cr.usgs.gov/>), qui fournit des valeurs de réflectance de surface à une résolution de 250 m mesurées du satellite TERRA. Ces données représentent des valeurs composites à 8 jours (i.e. correspondant aux valeurs maximales par période de 8 jours). Nous avons traité 774 images correspondant à la tuile h28.v4 (40-50° N, 0-15.6° E), qui englobe toutes les Alpes françaises, et qui couvre la période du 18 février 2000 au 26

décembre 2016. Nous avons calculé des valeurs de NDVI par pixel en utilisant les images correspondant aux bandes spectrales du rouge et du proche infra-rouge (Eq. 1, Section 1.3.3) préalablement projetées dans le système Lambert 93. De plus, nous avons utilisé la bande QC (« Quality Control ») pour identifier les pixels présentant une qualité de donnée maximale. Les séries temporelles brutes du NDVI ont été traitées avec la méthode décrite en Choler (2015) : (i) réduction de bruit par élimination des données aberrantes ; (ii) remplissage des données manquantes au moyen de fonctions d'interpolation de type spline cubique ; (iii) filtrage des données par la méthode de Savitzky et Golay en utilisant des fenêtres glissantes (Savitzky and Golay, 1964) ; et (iv) interpolation journalière des séries temporelles avec des fonctions de type spline cubique.

Les séries temporelles du NDVI résultantes ont été utilisées pour calculer des métriques phénologiques annuelles relatives au pic de végétation, à la senescence et à la repousse (Fig. 7). Nous avons estimé la valeur maximale annuelle du NDVI ($NDVI_{max}$) qui est un proxy de la biomasse aérienne photosynthétisée au pic de production, ainsi que sa date d'occurrence ($TNDVI_{max}$) ; il s'agit de deux métriques couramment utilisées pour l'étude de la production et de la phénologie végétale par télédétection (Myneni and Williams, 1994; Tucker, 1979). De plus, nous avons calculé la valeur cumulée des différences négatives et positives du NDVI lors des 60 jours suivant le pic de végétation pour estimer respectivement la senescence (SEN60) et la repousse (REG60) (Eq. 4 et 5). La proposition de ces deux métriques a pour objectif de considérer la période suivant le pic de végétation qui est en effet une phase cruciale de la phénologie des prairies supra-forestières autant du point de vue écosystémique que pastorale. En effet, deux tiers de la production primaire annuelle de ces prairies se concentre dans la période comprise entre le pic et la fin de la saison de végétation (Choler, 2015). Afin de faciliter les comparaisons spatiales et temporelles, nous avons ensuite calculé des anomalies standardisées - relatives à la moyenne et à la variance (Eq. 3) de la période 2000-2016, et par pixel de 250 m - du $NDVI_{max}$, du $TNDVI_{max}$ et du SEN60. La métrique REG60 a été traitée différemment étant donné sa distribution exponentielle inverse avec une forte proportion de valeurs égales ou proche de zéro. Nous avons donc catégorisé cette variable en six classes délimitées par les plus hauts percentiles : C1 (0-75%), C2 (75-80%), C3 (80-85%), C4 (85-90%), C5 (90-95%), et C6 (95-100%).

$$SEN60 = \sum_{i=TNDVI_{max}+1}^{TNDVI_{max}+60} (NDVI_i - NDVI_{i-1}) \quad \text{pour : } NDVI_i - NDVI_{i-1} < 0 \quad (\text{Éq. 4})$$

$$REG60 = \sum_{i=TNDVI_{max}+1}^{TNDVI_{max}+60} (NDVI_i - NDVI_{i-1}) \quad \text{pour : } NDVI_i - NDVI_{i-1} > 0 \quad (\text{Éq. 5})$$

Comme pour les métriques météorologiques (HWI et anomalies de précipitation), nous avons produit des cartes de distribution spatiale des métriques phénologiques en utilisant les valeurs par pixel MODIS (250 m). Afin de permettre l'analyse des relations entre les métriques météorologiques et les métriques phénologiques, nous avons agrégé ces dernières en calculant la médiane des valeurs des pixels au sein des massifs par tranche altitudinale du modèle SAFRAN. De plus, comme pour les métriques météorologiques, nous avons étudié la variabilité interannuelle des métriques phénologiques à l'échelle régionale en calculant des médianes annuelles pondérées ; les poids étant les proportions de pixels au sein de chaque massif et tranche altitudinale.

2.3.1.4 Analyses spatiales et statistiques

Toutes les analyses spatiales et statistiques ont été réalisées sur *R* (R Core Team, 2017). Les bibliothèques *raster* (Hijmans, 2017) et *rasterVis* (Perpinan Lamigueiro and Hijmans, 2018) ont été utilisées dans le téléchargement, le traitement, l'analyse et la production des cartes météorologiques et phénologiques. La bibliothèque *signal* (Ligges et al., 2015) a été utilisée dans le traitement des séries temporelles du NDVI. La bibliothèque *ggplot2* (Hadley, 2018) a servi à la production des graphiques. Toutes les analyses ont été faites sur la base des pixels de 250 m, bien que les cartes présentées aient une résolution moindre (facteur d'agrégation = 5) dans le but de simplifier la représentation graphique. Il est à noter que nous avons testé nos métriques météorologiques et phénologiques sur des longueurs de périodes différentes suivant le pic de végétation (30, 45 et 60 jours) tout en obtenant les mêmes tendances et corrélations dans nos résultats.

2.3.2 Résultats

2.3.2.1 Vagues de chaleur et anomalies de précipitations estivales

Nos résultats attestent d'une augmentation de l'occurrence d'étés chauds et secs à partir des années 80, avec des vagues de chaleur devenues de plus en plus fréquentes. Quatre parmi les cinq vagues de chaleur les plus intenses - 1983, 2003, 2012, 2015 et 2016 - ont eu lieu dans les quinze dernières années ; trois d'entre elles dans la dernière décennie (Fig. 8A). La moitié des années étudiées (2000-2016) ont présenté des valeurs de HWI estivales comprises entre 37.94 et 50.78 (médiane = 41.66) ; et des durées entre 13 et 25 jours (médiane = 18 jours). L'intensité et la durée des vagues de chaleur ont été maximales en 2003 (HWI = 177.28, durée = 60 jours) et minimales en 2007 (HWI = 21.94, durée = 10 jours) (Tab. 3). De façon très remarquable, la valeur minimale de HWI observée dans la période entre 2000 et 2016 a été particulièrement haute par rapport à celles des années précédentes. De plus, la vague de chaleur estivale de 2003 a été tellement intense qu'elle a dépassé de 25% celle de 2015 (HWI = 141.50, durée = 42 jours), la deuxième la plus forte enregistrée entre 1985 et 2016 ; et a été du double et du triple de celles de 2012 et 2016, respectivement les troisième et quatrième. D'autre part, l'estimation des précipitations estivales pour la moitié des années étudiées a été comprise entre 256.90 et 337.10 mm (médiane = 267.10 mm), avec des valeurs minimales en 2012 (204.90 mm) et maximales en 2002 (370.40 mm). Tandis qu'en 2003, 2009 et 2012 les précipitations estivales ont été d'à peine 70% la valeur de la normale climatologique ; celles estimées en 2001, 2002 et 2014 l'ont dépassé de plus de 20%. Il est aussi à noter que les précipitations estivales de plus de la moitié des années depuis 2000 (dix sur dix-sept) ont été inférieures à la normale climatologique (Fig. 8B). Parmi les quatre vagues de chaleur les plus importantes pendant la période de 2000 à 2016, celles de 2003 et 2012 ont coïncidé avec des sécheresses importantes ; tandis que celles de 2015 et 2016 ont bénéficié de cumuls de précipitations presque normales.

Tab. 3. Variabilité interannuelle des métriques météorologiques et phénologiques de l'été météorologique (JJA), les 30 jours précédant (B30), et les 60 jours suivant (A60) le pic de végétation, mesurées sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises entre 2000 et 2016.

Métrique	Période	Min. (année)	1 ^{er} quartile	Médiane	Moyenne	3 ^{ème} quartile	Max. (année)
<i>Météorologiques^a</i>							
HWI	Eté (JJA ^c)	21.94 (2007)	37.94	41.66	55.87	50.78	177.28 (2003)
	jours	10 (2007)	13	18	21	25	61 (2003)
	B30	0.00 (2007)	11.20	17.30	19.08	23.58	54.76 (2003)
	A60	0.00 (2002)	13.26	23.64	33.41	37.56	131.38 (2003)
Précipitation (mm)	Eté (JJA ^c)	204.90 (2012)	256.90	267.10	284.79	337.10	370.40 (2002)
	B30	56.80 (2004)	84.10	95.40	96.49	108.30	139.10 (2007)
	A60	99.10 (2012)	148.70	167.50	177.84	198.80	287.30 (2002)
<i>Phénologiques^b</i>							
Démarrage JJ ^d		30/Avr	15/Mai	22/Mai	21/Mai	26/Mai	10/Juin
		120 (2011)	136	142	141	146	161 (2013)
TNDVImax JJ ^d		22/Juin	3/Juil	10/Juil	8/Juil	14/Juil	30/Juil
		173 (2003)	184	191	189	195	211 (2013)
Fin de saison JJ ^d		14/Oct	28/Oct	30/Oct	2/Nov	11/Nov	19/Nov
		287 (2003)	301	303	306	315	323 (2011)
NDVImax		0.74 (2006)	0.76	0.77	0.77	0.78	0.80 (2016)
Senescence	A60	0.12 (2000)	0.15	0.15	0.15	0.16	0.18 (2001)
Repousse ^e (%)	A60	12.84 (2012)	19.99	23.48	24.19	27.00	38.09 (2015)

^a Statistiques annuelles calculées sur les valeurs médianes agrégées par massif et tranche altitudinale de 300 m (n = 103 massifs par tranche altitudinale) en pondérant par leur surface (nombre des pixels de 250 m).

^b Statistiques annuelles calculées sur l'ensemble des pixels comprises dans l'étendu des massifs des Alpes françaises (n = 45 055 pixels de 250 m).

^c L'été météorologique comprend les mois de Juin, Juillet et Août.

^d Dates en jours juliens.

^e Pourcentage des prairies supra-forestières atteignant une repousse dans les catégories C2 à C6.

Quant à leur distribution spatiale, les vagues de chaleur de 2003 et 2015 ont été assez homogènes sur l'ensemble des massifs étudiés, tandis que celles de 2012 et 2016 ont affecté davantage les massifs du sud soumis aux influences climatiques méditerranéennes, comme le Parpaillon, l'Ubaye, le Haut Var – Haut Verdon et le Mercantour. En comparaison, la distribution spatiale des anomalies de précipitation a présenté de plus forts contrastes entre les régions (Annexe 3).

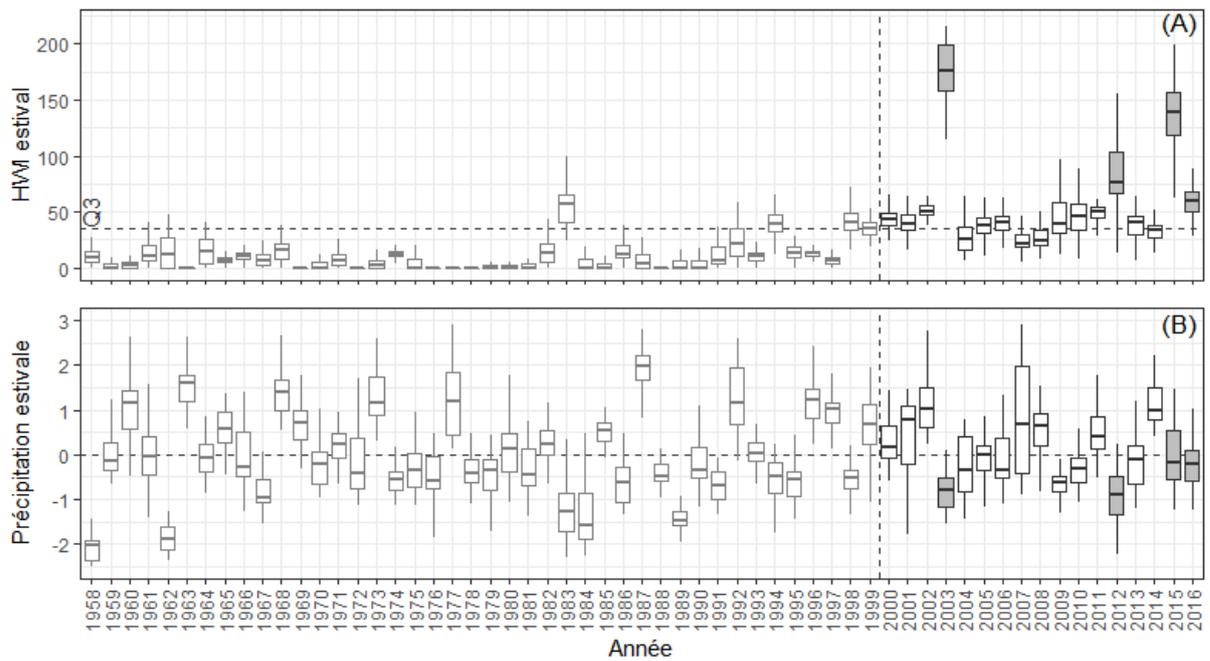


Fig. 8. Intensité des vagues de chaleur de l'été météorologique (A) et des anomalies de précipitations (B) sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises entre 1958 et 2016 (la période étudiée est représentée par les boîtes à droite de la ligne verticale en pointillés ; le troisième quartile des valeurs HWI_JJA et la normale climatologique de précipitations, par rapport à la période de référence 1981-2010, sont représentées par les lignes horizontales en pointillés).

2.3.2.2 Phénologie végétale des prairies supra-forestières

La variabilité interannuelle des métriques phénologiques mesurées sur l'ensemble des prairies supra-forestières des Alpes françaises dans la période 2000-2016 est représentée dans la Fig. 9. En particulier, la moitié des années étudiées ont présenté un démarrage de la saison de végétation entre le 15 et le 26 mai (JJ = 136 et 146, respectivement) ; une fin entre le 28 octobre et le 11 novembre (JJ = 301 et 315, respectivement) ; et un pic productif entre le 3 et le 14 juillet (JJ = 184 et 195, respectivement) avec des valeurs de $NDVI_{max}$ comprises entre 0.76 et 0.78 (Tab. 3). Il est à noter qu'une plus forte variabilité dans la date d'occurrence du pic de végétation ($TNDVI_{max}$) par rapport à sa magnitude ($NDVI_{max}$) a été mise en évidence dans nos analyses (Fig. 9B, D). De plus, la saison de végétation de 2013 s'est distinguée par son cycle particulièrement tardif, avec des décalages de 8 et 14 jours dans les dates de démarrage et du pic respectivement, par rapport aux deuxièmes années les plus tardives. Notamment, les quatre dernières années de la période étudiée (2013-2016) ont été parmi les cinq montrant les plus fortes valeurs de $NDVI_{max}$; tandis qu'au contraire, les quatre montrant les plus faibles valeurs ont eu lieu avant 2007 (Fig. 9D). En

outre, la moitié des années de la période 2000-2016 présentent des senescences entre 0.15 et 0.16 et ont atteint des proportions de repousse entre 20 et 27% de la surface totale des prairies étudiées, en considérant ensemble les catégories C2 à C6 de cette métrique (Tab. 3).

2.3.2.3 Effets des vagues de chaleur et des sécheresses sur la phénologie végétale

Les réponses phénologiques - à l'exception de $TNDVI_{max}$ - aux vagues de chaleur de 2003 et 2012 ont été différentes de celles observées en 2015, et dans une moindre mesure de celle de 2016. En effet, les années 2003 et 2012 ont été caractérisées par des valeurs de $NDVI_{max}$ autour des normales, mais ont présenté une senescence prononcée et une faible repousse. Au contraire, les années 2015 et 2016 ont présenté des valeurs de $NDVI_{max}$ plus importantes, suivies en 2015 d'une senescence très faible et d'une repousse très haute ; et en 2016 d'une senescence normale et d'une repousse faible (Fig. 9D, E, F). Des anomalies de $NDVI_{max}$, autant positives que négatives, ont été observées en 2003 et 2012 selon une distribution régionale assez hétérogène ; tandis que celles de 2015 et 2016 ont été majoritairement positives et montré une distribution régionale plus homogène. Comme pour le $NDVI_{max}$, des anomalies de senescence ont été observées en 2003 et 2012, mais selon une distribution géographique plus définie ; l'intensité de la senescence a en effet été plus forte dans les Alpes externes en 2003, et dans les Alpes du Sud en 2012 (Annexe 4). Pour ce qui est du $TNDVI_{max}$, il est à noter que seules les vagues de chaleur de 2003 et 2015 ont été associées à l'avancement du pic de la végétation (Fig. 9B), qui a été assez généralisé sur les massifs étudiés (Annexe 4).

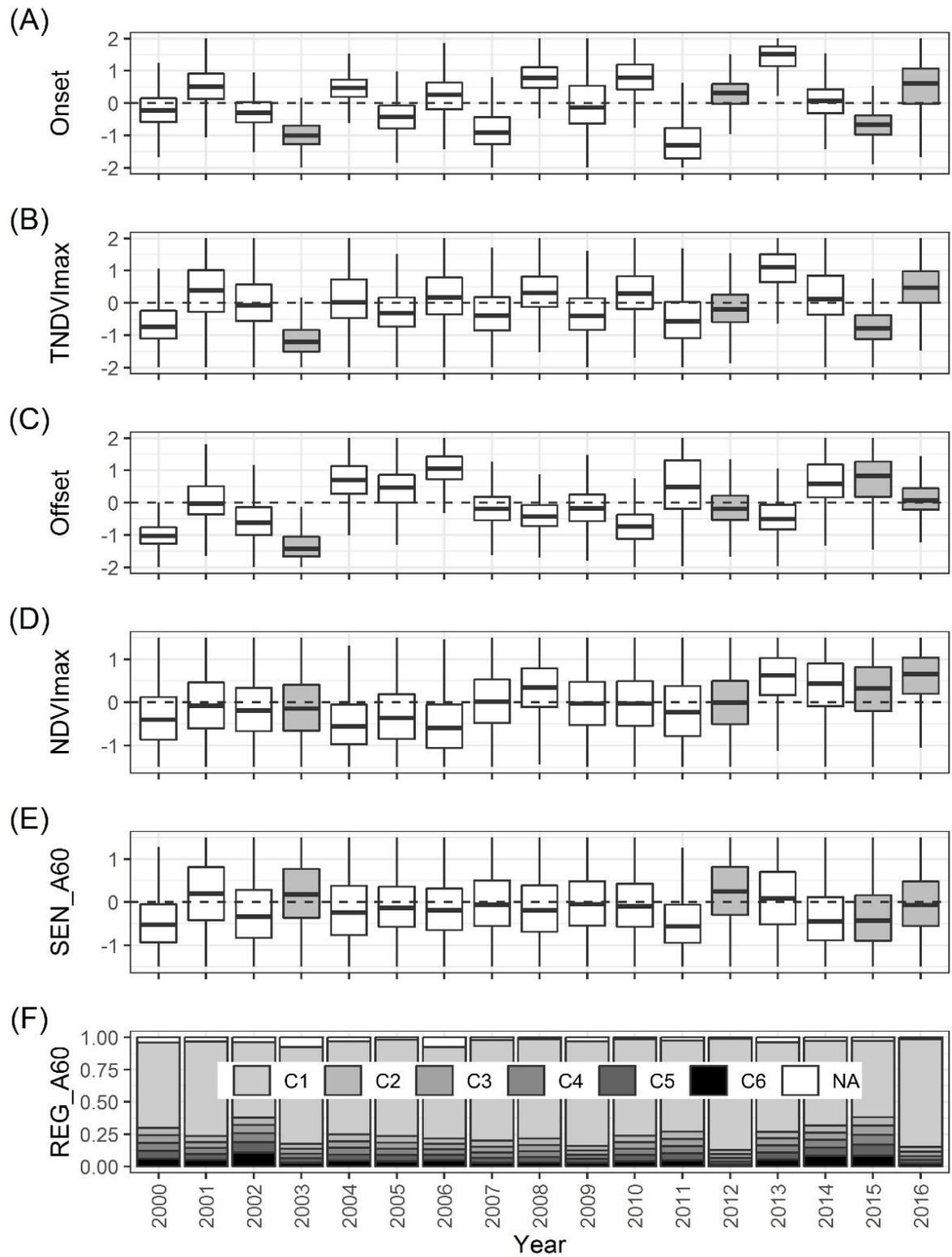


Fig. 9. Variabilité interannuelle des métriques phénologiques mesurées sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises. Dates de démarrage (A), du pic (B) et de la fin (C) des saisons de végétation ; magnitude du pic de la saison de végétation (D) ; et intensité de la senescence (E) et occurrence des repousses (F) lors des 60 jours suivant le pic de végétation. Toutes les métriques sont des anomalies standardisées et elles sont donc exprimées en unités de déviation standard, sauf la repousse qui correspond au pourcentage de la surface totale des prairies supra-forestières dans les Alpes françaises atteinte par chaque catégorie de repousse.

Nous avons ensuite étudié les réponses phénologiques des prairies supra-forestières des Alpes françaises aux vagues de chaleur et aux anomalies de précipitations en distinguant les périodes précédentes et postérieures au pic de végétation. Pour cela, nous avons tout d'abord caractérisé l'intensité de ces aléas météorologiques séparément lors des 30 jours précédant (B30) et 60 jours suivant (A60) la date du pic de végétation (Fig. 10). En effet, en plus d'avoir subi les plus fortes vagues de chaleur de la période depuis 2000 - autant avant qu'après le pic de végétation -, l'année 2003 a aussi subi la plus forte sécheresse, bien qu'uniquement suivant le pic de végétation. D'autre part, l'année 2015 a été caractérisée par des vagues de chaleur fortes précédant, mais surtout suivant le pic de végétation ; dans le même temps les précipitations ont été autour des valeurs normales précédant, et légèrement déficitaires suivant le pic de végétation. Il est à noter que les années 2003 et 2015 ont été très similaires quant à l'intensité des vagues de chaleur suivant le pic de végétation, mais assez différentes quant à la gravité des sécheresses. En outre, les années 2015 et 2016 ont été caractérisées par de moindres déficits de précipitations et des vagues de chaleur moins démarquées, surtout lors de la période précédant le pic de végétation. La distinction faite entre des périodes précédant et suivant le pic de végétation a contribué à une meilleure compréhension des réponses phénologiques aux extrêmes météorologiques. D'une part, les anomalies les plus négatives du $NDVI_{max}$ ont été observées lors des années où les précipitations précédant le pic de végétation étaient déficitaires (*i.e.* 2000, 2004 et 2006), et non pas lors de celles présentant les vagues de chaleur les plus intenses (Fig. 9D et 10B). D'autre part, nous avons observé une correspondance entre l'intensité de la senescence et de la repousse et la magnitude de déficits de précipitations suivant le pic de végétation, notamment lors des années présentant des vagues de chaleur (*i.e.* 2003, 2012, 2015 et 2016). Plus la sécheresse suivant le pic est forte, plus la senescence est intense, et la repousse faible ; et ce indépendamment de l'intensité de vagues de chaleur (Fig. 9E, F et 10C). Ces faits suggèrent que la végétation des prairies supra-forestières est davantage sensible aux sécheresses qu'aux chaleurs extrêmes.

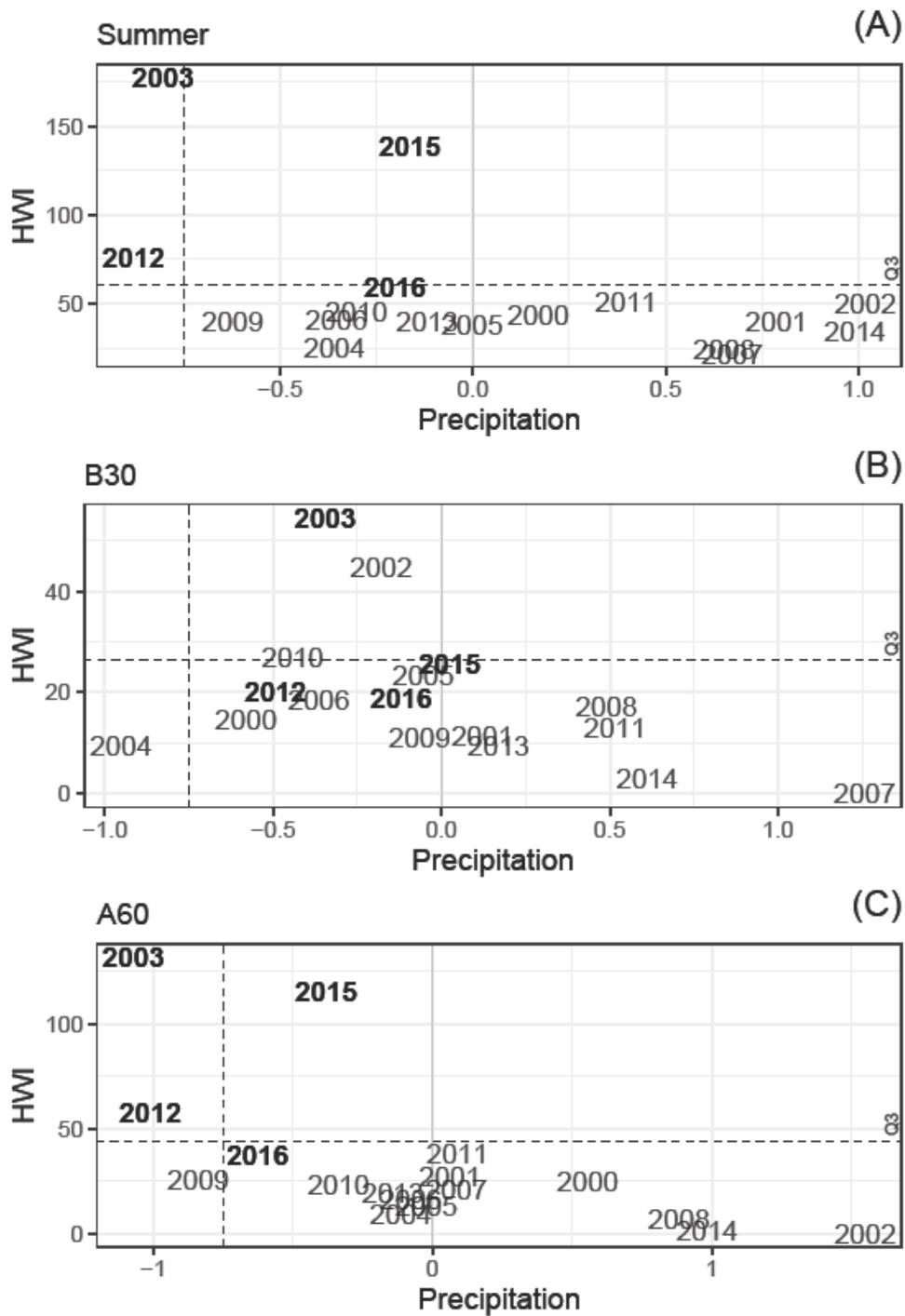


Fig. 10. Intensités des vagues de chaleur (HWI) et des anomalies de précipitation sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises lors de l'été météorologique (A), les 30 jours avant (B) et les 60 jours après (C) la date du pic de végétation. HWI est exprimé en degrés cumulés de chaleur et l'anomalie de précipitation en unités de déviation standard. Les coordonnées des années représentent la médiane annuelle des valeurs par massif et tranche altitudinale ($n = 240$) pondérées par leur surface. Les années en gras surlignent les quatre vagues de chaleur estivales les plus importantes entre 2000 et 2016 ; les lignes en pointillés représentent le troisième quartile (Q3) de HWI et un seuil de -0.75 de l'anomalie de précipitation.

La Figure 11 présente une vue d'ensemble de la phénologie des prairies supra-forestières en distinguant les périodes précédant et suivant le pic de végétation. Pour la première, nous avons combiné trois métriques : la date de démarrage (« onset »), la magnitude ($NDVI_{max}$) et la date ($TNDVI_{max}$) du pic de la végétation (Fig. 11A, B). Pour la deuxième, nous avons utilisé la senescence et la repousse mesurées lors des 60 jours suivant le pic de végétation (Fig. 11C). Nos résultats attestent d'une forte corrélation positive entre la date du démarrage et la date du maximum productif de la végétation - et ce indépendamment des aléas météorologiques - (Fig. 11A), mais pas entre les décalages de la saison de végétation et la magnitude de $NDVI_{max}$ (Fig. 11B). Il est à noter que des forts $NDVI_{max}$ peuvent être observés même lors des années subissant d'importantes vagues de chaleur précédant le pic de végétation comme en 2008, 2015 et 2016 (Fig. 10B et 11B). Nos résultats montrent aussi une corrélation négative entre la senescence et la repousse qui semble en accord avec l'intensité des vagues de chaleur et des sécheresses suivant le pic de végétation, surtout dans le cas des années présentant des aléas météorologiques (Fig. 11C). Concernant les effets des aléas météorologiques pendant la période suivant le pic de végétation sur la phénologie des prairies supra-forestières il est à noter les observations suivantes. Premièrement, le maximum de senescence et le minimum de repousse ont été observés lors des années subissant simultanément des vagues de chaleur et des sécheresses, comme en 2003 et 2012. Deuxièmement, les faibles déficits de précipitations ont limité la sénescence, comme en 2015 et 2016. Troisièmement, des fortes repousses sont possibles même lors des années subissant de fortes vagues de chaleur, à condition que le cumul de précipitations ne soit pas déficitaire, comme en 2015 (Fig 10C et 11C).

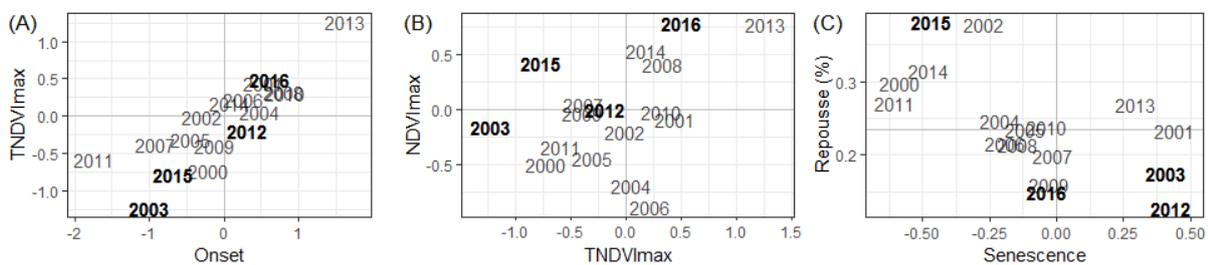


Fig. 11. Vue d'ensemble des réponses phénologiques aux vagues de chaleur et sécheresses des prairies supra-forestières des Alpes françaises distinguant la phase de croissance (A) et (B) de la phase de senescence (C) de la saison de végétation. Les années en gras soulignent les quatre vagues de chaleur les plus importantes entre 2000 et 2016 ; et les lignes grises indiquent les valeurs normales des métriques, sauf pour la repousse, où cette ligne représente la médiane.

2.4 Discussion

Afin de comprendre les effets des variations du climat sur le fonctionnement des communautés végétales des prairies supra-forestières, nos travaux ont combiné des données météorologiques et de télédétection issues des diverses sources (MODIS, Landsat 5, 7 et 8) tout en considérant plusieurs échelles spatio-temporelles. Ainsi, nos résultats témoignent des tendances au réchauffement du climat et à l'augmentation des événements météorologiques extrêmes sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises. Ils confirment les tendances au verdissement de ces communautés végétales en réponse au réchauffement climatique. Ils éclairent sur les réponses de la végétation aux extrêmes météorologiques, ainsi que sur l'importance relative des effets des vagues de chaleur et des sécheresses sur la phénologie et la production végétales dans ces milieux.

Tout particulièrement, nous avons trouvé des preuves du verdissement des prairies supra-forestières à deux échelles spatio-temporelles : sur le long terme (1984-2015) dans le Parc National des Ecrins et sur le moyen terme (2000-2016) dans les massifs du modèle climatique SAFRAN. Premièrement, le verdissement a atteint 95% de la surface des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins entre 1985 et 2002, et 79% entre 2000 et 2015 ; avec trois quarts de leur surface présentant un verdissement soutenu lors des deux périodes (Fig. 4). Deuxièmement, dans la période de 2000 à 2016, les plus faibles valeurs de $NDVI_{max}$ ont été observées avant 2006 et les plus fortes dans la dernière décennie (Fig. 9D). Nous pensons que ces deux résultats sont cohérents et qu'ils confirment la tendance générale au verdissement des prairies supra-forestières sur le long terme et à l'échelle des Alpes françaises. Il s'agit de résultats en accord avec plusieurs études montrant que l'augmentation de la production primaire - et donc le verdissement - est une réponse de la végétation au réchauffement du climat dans les milieux alpins et arctiques (Kullman, 2010). En particulier, le verdissement dans ce contexte arctico-alpin est le résultat de deux facteurs majeurs : le rallongement des saisons de végétation corrélé au raccourcissement des périodes nivales, et l'augmentation des températures estivales (Dedieu et al., 2016; Choler, 2015; Durand et al., 2009b; Jonas et al., 2008). Dans le cas des prairies supra-forestières des Alpes françaises, deux mécanismes peuvent contribuer aux réponses observées : le développement de communautés herbacées plus denses, hautes et productives (Jonas et al., 2008) ; et l'expansion de la couverture de ligneux bas dans ces communautés (Dullinger et

al., 2003). Ces mécanismes, qui ont été observés et reportés au sein du PNE grâce aux dispositifs de suivi de long terme de la végétation ont donc très certainement contribué au verdissement des prairies supra-forestières mesuré dans nos analyses grâce au $NDVI_{max}$ (Senn, 2016, 2011). Une comparaison plus systématique entre données télédéetectées et les changements de compositions floristiques et fonctionnelles des prairies devrait maintenant être entreprise pour confirmer ces hypothèses.

Nous avons aussi montré que l'intensité du verdissement était linéairement corrélée avec la valeur initiale du $NDVI_{max}$ au début de chaque période (Tab. 2). Un fait qui a mis en évidence un potentiel de verdissement des prairies supra-forestières atteignant sa limite autour des $NDVI_{max}$ initiaux de 0.8, valeur approximative de convergence des modèles linéaires des deux périodes étudiées (Fig. 5). Enfin, le fait que la pente de cette corrélation linéaire ait été plus prononcée, et que le verdissement ait été en moyenne trois fois plus intense lors de la période de 1985 à 2002 que lors de celle de 2000 à 2015, ont coïncidé avec une augmentation plus prononcée des degrés-jours de croissance lors de la première que lors de la deuxième période étudiée (Carlson et al., 2017). Nous faisons donc l'hypothèse que la végétation des prairies supra-forestières a répondu proportionnellement au réchauffement du climat quantifié par l'augmentation des degrés-jours pendant la période sans neige.

Un verdissement plus prononcé suppose une augmentation de la capacité de production primaire des prairies supra-forestières, avec des implications importantes sur le fonctionnement écosystémique et sur la gestion agricole et pastorale dans ces milieux. Par exemple, il a été montré que la production primaire nette et la respiration autotrophe répondent au réchauffement climatique avec des conséquences sur le bilan du cycle du carbone (Churkina et al., 2005; Peñuelas and Filella, 2001), notamment par une amélioration dans leur capacité de fixation dans le cas des milieux tempérés et boréaux, dont les systèmes non-forestiers (Zhang et al., 2017). D'autre part, il est attendu que l'augmentation de la production primaire des prairies supra-forestières ait des conséquences sur la distribution spatiale et la composition des communautés végétales. Ces changements pourraient avoir des répercussions sur la distribution spatiale et temporelle des ressources fourragères ainsi que sur la qualité de ces ressources, que ce soit pour les populations d'herbivores sauvages

(Grignolio et al., 2003), ou domestiques (Corazza et al., 2016; Nettier, 2016; Dobremez et al., 2014).

L'intensité des trois vagues de chaleur estivale les plus fortes depuis 2000 a été sans précédent lors des soixante dernières années dans les prairies supra-forestières des Alpes françaises. D'après les données du modèle climatique SAFRAN s'étendant de 1958 à nos jours, tous les étés depuis la fin des années 90 ont connu un degré d'excès de chaleur estivale - par rapport à la période de référence de 1981 à 2010 - bien supérieure aux valeurs de HWI déjà considérées comme exceptionnelles auparavant (Fig. 8A). Ainsi nos résultats sont aussi en accord avec d'autres rapports soulignant une augmentation dans la probabilité d'occurrence des vagues de chaleur dans un contexte de réchauffement climatique (Russo et al., 2014; IPCC, 2013). Bien que plus de la moitié des années depuis les années 80 aient enregistré des précipitations inférieures à la normal climatologique 1981-2010, davantage de variabilité dans le cumul des précipitations rendent moins évidente une tendance à l'augmentation des sécheresses (Fig. 8B).

Le verdissement des prairies supra-forestières dans les Alpes françaises est donc l'évidence d'un effet positif de long terme du réchauffement du climat sur la production primaire dans ces milieux. Pourtant, l'occurrence d'événements météorologiques extrêmes peut contrebalancer cet effet positif de la température, notamment dans les cas où des vagues de chaleur et des sécheresses sévères coïncident. Remarquablement, l'interaction entre les anomalies de température et de précipitation - en distinguant les périodes précédant et suivant le pic de végétation - a contribué à comprendre les différences entre les réponses phénologiques des vagues de chaleur de 2003 et de 2012 par rapport à celles de 2015 et de 2016. En effet, nos résultats suggèrent une plus forte sensibilité des prairies supra-forestières aux stress hydriques qu'aux stress thermiques (Fig. 9 et 10), un phénomène qui a également été observé par De Boeck et al. (2016). Lors d'une étude expérimentale récente sur des prairies supra-forestières dans les Alpes suisses, ces auteurs ont montré que tant que l'humidité du sol est suffisante, les effets directs des hautes températures sur la photosynthèse et la production de biomasse sont négligeables. Toutefois, des changements sur le long terme dans la composition et la distribution spatiale des communautés végétales de prairies supra-forestières pourraient aussi contribuer à expliquer les pics de végétations

plus productifs, les senescences diminuées et les fortes repousses qui ont été observés lors des vagues de chaleur estivales les plus récentes. En effet, la thermophilisation de la végétation, c'est-à-dire l'augmentation de l'abondance des espèces les plus adaptées aux hautes températures au détriment de celles les plus adaptées au froid dans le contexte du réchauffement climatique, est un phénomène qui a été souligné dans les écosystèmes de haute montagne à l'échelle mondiale (Gottfried et al., 2012).

Jusqu'à maintenant, les prairies supra-forestières ont répondu positivement au réchauffement climatique et ont été capables de tolérer d'importantes vagues de chaleur et sécheresses estivales. Il est évident que la hausse de températures aura des répercussions sur les bilans de transferts d'eau entre le sol et l'atmosphère. En conséquence, une meilleure compréhension du régime hydrique des sols s'avère indispensable pour mieux comprendre les effets conjugués des vagues de chaleur et des sécheresses sur le fonctionnement des prairies de montagne.

3. Effets du pâturage sur la productivité et la phénologie végétales des prairies supra-forestières

3.1 Introduction

Dans les alpages, l'intensité du pâturage - c'est-à-dire le nombre d'animaux par hectare de surface fourragère - et la conduite spatiale et temporelle des troupeaux constituent les deux facteurs-clés de la gestion pastorale. Les choix de gestion se font principalement en fonction de la disponibilité et de la distribution des ressources dans l'alpage, notamment de fourrage et d'eau, ainsi que d'autres contraintes comme par exemple la présence de grands prédateurs (FAO, 2005; Nettiér, 2016). Toutefois, dans un contexte de changement climatique et d'importantes transformations des modalités d'exploitation des ressources naturelles, une meilleure compréhension de ces socio-écosystèmes constitue un outil indispensable pour assurer le maintien d'une gestion pastorale durable. Cela implique autant l'approfondissement des connaissances des savoir-faire locaux que de celles liées à l'écologie de ces milieux.

Dans ce contexte, l'objectif principal des analyses qui seront présentées dans ce chapitre a été d'évaluer les effets des modalités de la gestion pastorale sur la phénologie et la production végétales des prairies supra-forestières. D'une part, la phénologie végétale des prairies supra-forestières a été évaluée à partir des données de télédétection satellite de moyenne (MODIS) et de haute résolution (SPOT et Landsat), mais aussi acquises au sol lors de campagnes de terrain mises en place pour cette thèse. D'autre part, la caractérisation des modalités de gestion du pâturage a été possible grâce à deux types de documents : les Enquêtes Pastorales qui ont recensé tous les alpages de l'arc alpin en 1996-1997 (CEMAGREF, 1997) et en 2012-2014 (SUACI et al., 2015) ; et des « cahiers d'alpage » annuels qui recueillent des données très détaillées concernant la gestion pastorale d'un certain nombre d'exploitations qui font partie du dispositif « Alpages Sentinelles » (Dobremez et al., 2014; PNE, 2010). Plus précisément, nous avons étudié l'influence des modalités de la gestion pastorale sur les dynamiques phénologiques saisonnières et interannuelles des prairies supra-forestières des Alpes françaises sous trois approches méthodologiques qui seront présentés dans les sections suivantes (Tab. 4). Premièrement, nous avons examiné l'influence de l'intensité du pâturage sur le verdissement de long terme des prairies situées

dans le Parc National des Ecrins à partir des données de deux enquêtes pastorales (1996-1997 et 2012-2014) et du NDVI extrait des images de haute résolution du satellite Landsat (30 m) pour trois périodes (1984-1987, 2000-2002 et 2013-2015). Deuxièmement, nous avons exploré l'influence de l'intensité du pâturage sur les dynamiques saisonnières et interannuelles de court terme des prairies situées dans un ensemble des massifs autour de celui d'Oisans. Cette exploration a été réalisée à partir des données de l'Enquête Pastorale 2012-2014 et des séries temporelles de NDVI combinant des données de télédétection de haute résolution SPOT (10 m) et Landsat (30 m) des années 2013, 2014 et 2015. Troisièmement, nous avons considéré l'intensité et les calendriers du pâturage en relation avec la phénologie et la production végétales à l'échelle locale sur cinq alpages situés dans les Ecrins, la Vanoise, les Grandes Rousses et le Vercors. Ceci à partir de données des enquêtes pastorales (1996-1997 et de 2012-2014) et des cahiers d'alpage (de fréquence annuelle depuis 2008) ; de relevés botaniques réalisés par les agents des organismes partenaires du dispositif Alpes Sentinelles ; et de produits de télédétection satellite de moyenne résolution (MODIS, 250 m) et acquises au sol lors des campagnes de terrain réalisées dans le cadre de cette thèse lors des étés 2015, 2016 et 2017.

3.2 Verdissement et pâturage dans les prairies supra-forestières

3.2.1 Méthodes

3.2.1.1 Verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins

Ces analyses portant sur l'influence du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières sont la continuation du travail réalisé dans le cadre de ma participation à la publication de Carlson et al. (2017) dont la première partie a été présentée dans la section 2.2. La délimitation des prairies supra-forestières à partir de la carte d'occupation des sols du projet CHAMOIS (Thierion et al., 2014) a été réalisée selon les méthodes présentées dans la section 2.2.1.1. L'estimation des tendances au verdissement à partir des données de NDVI extraits des images du satellite Landsat (30 m) a été réalisée selon les méthodes décrites dans la section 2.2.1.2.

Tab. 4. Approches méthodologiques utilisées pour l'étude de l'influence des modalités de la gestion pastorale sur les dynamiques phénologiques saisonnières et interannuelles des prairies supra-forestières des Alpes françaises.

	Section 3.2	Section 3.3	Section 3.4
Échelle spatiale	Régional (Parc National des Ecrins)	Régional (massifs autour de l'Oisans ^a)	Local (5 alpages dans les Ecrins, la Vanoise, les Grandes Rousses et le Vercors)
Échelle temporelle	Long terme (1985-1987, 2000-2002, 2013-2015)	Court terme ^b (2013, 2014, 2015)	Court terme ^b (2015, 2016, 2017)
Unité d'analyse	Pixel (30 m), UPBV ^c	Pixel (25 m), UPBV ^c	Alpage
Données de télédétection	Landsat (30 m)	SPOT (10 m), Landsat (30 m)	MODIS (250 m), acquises au sol (en continu et en itinérance)
Données pastorales	Enquête Pastorale 1996-1997, Enquête Pastorale 2012-2014	Enquête Pastorale 2012-2014	Enquête Pastorale 1996-1997, Enquête Pastorale 2012-2014, Cahiers d'Alpage depuis 2008
Métriques principales^d	NDVI, UGB/ha	NDVI, NDSI, UGB/ha	NDVI, UGB/ha

^a Emprise SPOT-4 centrée sur le massif de l'Oisans et qui inclut les massifs de Belledonne, Maurienne, Vanoise, Haute-Maurienne, Grandes Rousses, Thabor, Pelvoux, Queyras, Dévoluy, Champsaur et Embrunnais-Parpaillon.

^b Saisonnière et interannuelle.

^c « Unités Pastorales / Bassins-Versants » délimités en combinant les cartes des Enquêtes Pastorales avec une carte des bassins-versants dérivée du modèle numérique de terrain à 25 m produit par l'Institut de Géographie National (IGN).

^d NDVI : « Normalized Difference Vegetation Index », NDSI : « Normalized Difference Snow Index », UGB : Unités Gros Bétail. Voir les sections suivantes pour le détail des métriques dérivées du NDVI et du NDSI utilisées dans les analyses.

3.2.1.2 Intensité du pâturage estivale des UPBV (1996-1997 et 2012-2014)

Le pâturage sur les prairies supra-forestières a été caractérisé à partir des données de deux enquêtes pastorales réalisées à l'échelle des Alpes françaises qui recueillent un grand nombre d'informations relatives aux modalités de gestion des alpages : l'« Enquête Pastorale du Massif Alpin 1997-97 » (CEMAGREF, 1997) et l'« Enquête Pastorale 2012/2014 - Massif des Alpes, Rhône-Alpes et PACA » (SUACI et al., 2015). A partir des effectifs d'animaux reportés dans les enquêtes, nous avons estimé les charges pastorales en calculant des « Unités Gros Bétail » par hectare (UGB/ha) de surface des prairies supra-forestières au sein des unités pastorales. Les charges pastorales au 15 juillet ont été calculées avec les coefficients suivants : bovin laitier = 1, génisse = 0.70, vache nourrice = 0.85, autre bovin non-laitier = 0.75, ovin = 0.15, caprin = 0.17, équin = 0.80 et autres = 0.40 (Dobremez et al., 2016). Ensuite nous avons estimé la surface des prairies supra-forestières de l'ensemble des

UPBV en utilisant la carte des types physiologiques CHAMOIS et calculé ainsi le quotient UGB/ha par UPBV. A noter que nous avons assigné des intensités de pâturage nulles (0 UGB/ha) à toutes les UPBV hors des unités pastorales consignées dans les enquêtes ; et que nous avons supprimé de l'analyse toutes celles dont l'intensité de pâturage était supérieure à 3 UGB/ha (considérées comme valeurs aberrantes dans le contexte de cette étude). Afin d'isoler l'effet du climat de l'effet des transformations importantes de la gestion pastorale des alpages, nous avons exclu des analyses les UPBV dont la délimitation spatiale différait entre la première et la deuxième enquête, ainsi que celles où la différence d'intensité de pâturage dépassait de 0.15 UGB/ha. Enfin, nos analyses ont été réalisées sur un total de 240 UPBV avec une surface minimale des prairies supra-forestières d'au minimum 1.8 ha (20 pixels de 30 m).

3.2.1.3 Influence du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières

Afin d'étudier l'influence indirecte du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières nous avons exploré deux modèles linéaires par période (*i.e.* de P1 à P2, et de P2 à P3). Pour cela, nous avons calculé les valeurs médianes du $NDVI_{max}$ et du $LRR\ NDVI_{max}$ des pixels au sein des UPBV et nous avons ensuite réalisé nos analyses sur l'ensemble de 240 UPBV délimitées dans le PNE. Ainsi, le premier modèle a servi à évaluer la corrélation entre les tendances au verdissement ($LRR\ NDVI_{max}$) et les états initiaux ($NDVI_{max}$ initial par période) de la végétation ; tandis que le deuxième a été utilisé pour explorer celle entre les résidus du premier modèle ($RES\ LRR\ NDVI_{max}$) et l'intensité du pâturage, uniquement dans le cas des prairies pâturées (intensité du pâturage > 0 UGB/ha).

3.2.2 Résultats

Dans la section 2.2 nous avons montré que les prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (PNE) ont présenté une tendance au verdissement assez généralisée. Ainsi 74% de la surface couverte par ce type de prairies au sein du Parc a subi un verdissement soutenu entre 1985 et 2015. Cependant, ce verdissement - qui a été plus prononcé lors de la période de 1985 à 2002 (P1 à P2) que lors de celle de 2000 à 2015 (P2 à P3) - a été plus marqué dans les prairies initialement les moins productives (Fig. 12A, Tab. 5). Toutefois, l'influence indirecte du pâturage sur la magnitude du verdissement a été faible mais positive lors de la

période entre P1 et P2 ($\beta_1 = 0.046 \pm 0.026$, $R^2 = 0.04$, $p < 0.1$) et nulle lors de celle entre P2 et P3 (Fig. 12B, Tab. 5). A noter que la plupart des UPBV non pâturées (intensité de pâturage = 0 UGB/ha) lors de la période de 1985 à 2002 présentent des valeurs négatives de LRR NDVI_{max}. Ces résultats suggèrent une tendance au « brunissement » de la végétation en absence de pâturage, c'est-à-dire d'une diminution de la quantité de biomasse photosynthétisée au pic (Fig. 12B).

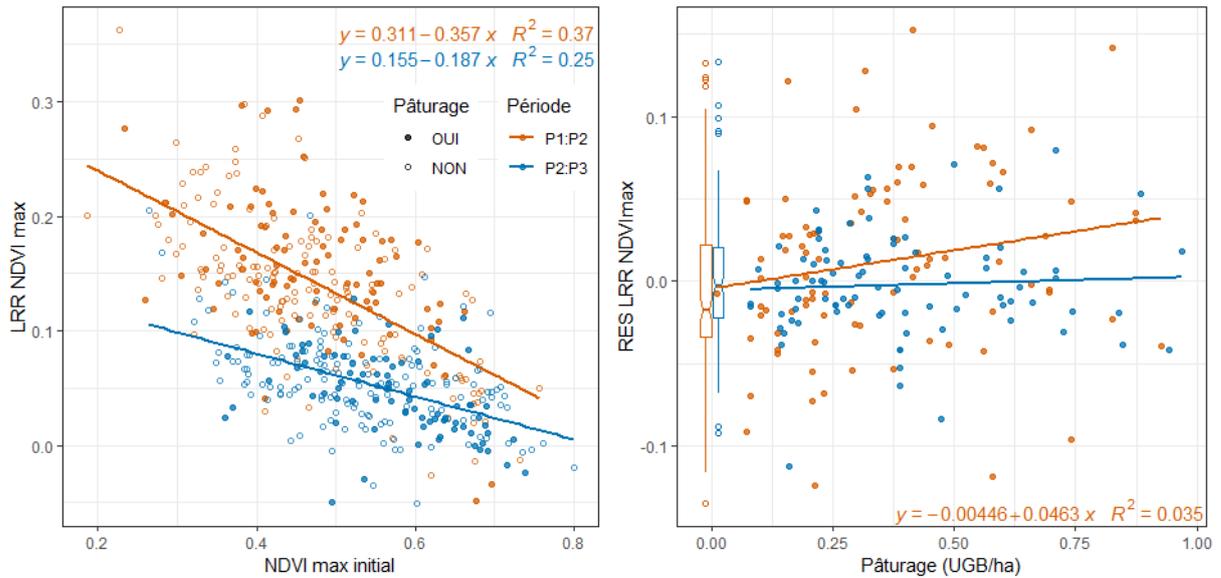


Fig. 12. Influence du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV) évaluée au moyen de deux modèles de régression linéaire. (A) Corrélation entre la tendance au verdissement (LRR NDVI_{max}) et l'état initial (NDVI_{max} initial) de la végétation. (B) Corrélation entre les résidus du modèle précédent (RES LRR NDVI_{max}) et l'intensité du pâturage des UPBV pâturées. À noter que les UPBV non-pâturées (intensité de pâturage = 0 UGB/ha), qui ont été exclues du modèle, sont représentées dans le graphique par les boîtes à moustaches.

Tab. 5. Paramètres des régressions linéaires ($y = \beta_0 + \beta_1 x$) des modèles évaluant l'influence du pâturage sur les tendances au verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV)

y	x	Période	$\beta_0 \pm SE^a$	$\beta_1 \pm SE^a$	R^2	p-valeur
LRR NDVI _{max} ^b	NDVI _{max} initial	P1-P2	0.311 ± 0.015	-0.357 ± 0.030	0.37	< 0.001
		P2-P3	0.155 ± 0.012	-0.187 ± 0.021	0.25	< 0.001
RES LRR NDVI _{max} ^c	Intensité du pâturage ^d	P1-P2	-0.005 ± 0.011	0.046 ± 0.026	0.04	< 0.1
		P2-P3	-0.006 ± 0.007	0.008 ± 0.016	0.01	NS ^e

^a Erreur standard.

^b « Log response ratio » du NDVI_{max}.

^c Résidus du modèle de LRR NDVI_{max} en fonction de NDVI_{max} initial excluant les prairies non-pâturées.

^d UGB/ha.

^e Non significatif.

3.3 Variabilité saisonnière et pâturage dans les prairies supra-forestières

3.3.1 Méthodes

3.3.1.1 *Prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4*

L'objet d'étude des analyses présentées dans cette section a été les prairies supra-forestières localisées dans l'étendue des images satellite SPOT-4 qui sont centrées sur le massif de l'Oisans (Fig. 13). En particulier, nous avons délimité ces prairies grâce à la carte des milieux ouverts d'altitude du projet CHAMOIS (Thierion et al., 2014), que nous avons aussi utilisé dans le cadre des analyses sur le verdissement au sein du Parc National des Ecrins (sections 2.2 et 3.2). Tout d'abord, nous avons agrégé les types physiologiques de la végétation de la carte CHAMOIS en utilisant la méthode d'interpolation spatiale des plus proches voisins dans le but de passer de la résolution originale de 10 m à celle du Modèle Numérique de Terrain (MNT) à 25 m de l'IGN. Ensuite, nous avons choisi les cinq types physiologiques correspondant aux prairies supra-forestières : éboulis végétalisés (code = 6), pelouses de faible, moyenne et forte productivité (codes = 7, 8 et 9) et landes denses (code = 10) ; et nous avons retenu des pixels satisfaisant un certain nombre de critères d'ordre topographique et phénologique. Ainsi, nous avons traité un jeu de données incluant 2 627 709 pixels de 25 m qui : (i) se trouvaient dans l'emprise des images SPOT-4 ; (ii) étaient couverts par les types physiologiques de la carte CHAMOIS correspondant aux prairies supra-forestières ; (iii) étaient situés entre 1 200 et 2 700 m d'altitude ; et (iv) présentaient des valeurs du $NDVI_{max}$ supérieures à 0.4 et des dates au pic de la végétation entre le 1^{er} juin et le 31 août.

Le contexte climatologique des prairies supra-forestières a été donné par le modèle SAFRAN développé par Météo-France (Durand et al., 2009b) qui a servi à l'estimation des anomalies estivales des températures de l'air et des précipitations des massifs compris dans l'emprise SPOT-4 : soit les massifs de Belledonne, Maurienne, Vanoise, Haute-Maurienne, Grandes Rousses et Oisans dans les Alpes du Nord ; et les massifs de Thabor, Pelvoux, Queyras, Dévoluy, Champsaur et Embrunnais-Parpaillon dans les Alpes du Sud (Fig. 13A, D). En particulier, nous avons utilisé les valeurs des températures et des précipitations journalières de la période de 1958 à 2016 pour estimer la température moyenne et le cumul des

précipitations annuelles pendant l'été, c'est-à-dire du 1^{er} juin au 31 août ; et nous avons calculé leurs anomalies standardisées (Eq. 3, Section 2.3.1.2) par rapport à une période de référence de 30 ans allant de 1981 à 2010.

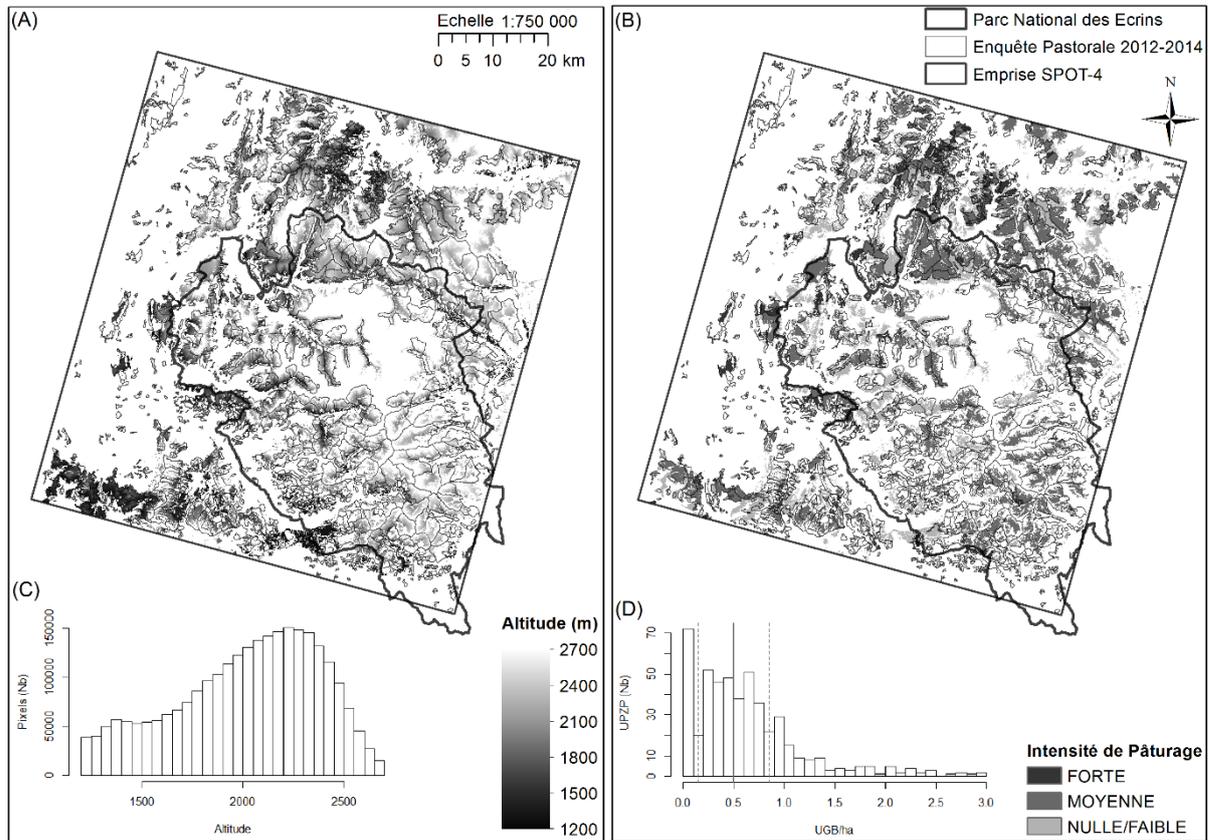


Fig. 13. Prairies supra-forestières dans les massifs des Alpes françaises situés dans l'emprise des images satellites SPOT-4 qui ont été étudiées avec des données de télédétection de haute résolution SPOT et Landsat dans la période de 2013 à 2015. (A) Distribution de ces prairies à une résolution de 25 m correspondant au MNT de l'Institut de Géographie National (IGN). (B) Distribution de l'intensité du pâturage dans les UPBV représentée dans trois catégories : nulle/faible = (0-0.15], moyenne = (0.10-0.85] et forte = (0.85-3]. (C) Histogramme de la distribution altitudinale des pixels. (D) Histogramme de l'intensité de pâturage (UGB/ha) des UPBV. Dans ce dernier, les lignes en pointillés représentent les limites utilisées pour définir les catégories et la ligne en gras représente l'intensité moyenne du pâturage dans les Alpes du Sud en 2010 (Dobremez and Borg, 2015).

3.3.1.2 Métriques saisonnières du NDVI de haute résolution

Des données de télédétection SPOT-4, SPOT-5 et Landsat-8 des années 2013, 2014 et 2015 ont été combinées afin de produire des séries temporelles du NDVI de haute résolution spatiale et temporelle. SPOT (« Système Probatoire d'Observation de la Terre ») est une série de satellites français issue d'un projet soutenu par le CNES (« Centre National d'Etudes Spatiales ») et l'ESA (« European Space Agency »), Dans le cadre des expériences « SPOT

(Take5) » les satellites SPOT ont servi à l'acquisition d'images, à 10 m de résolution avec une répétitivité de cinq jours, sur un nombre important de sites dans le monde. Dans le cas présent, nous avons téléchargé les produits SPOT sur le portail de l'ESA-CNES (<https://spot-take5.org/client/#/home>) ; et les images Landsat-8 (30 m) correspondant à l'emprise SPOT-4 sur le portail de l' « United States Geologic Survey » (<http://earthexplorer.usgs.gov>) de la NASA. A noter que le téléchargement et le prétraitement des données SPOT et Landsat ont été réalisés dans le cadre de collaborations avec d'autres laboratoires de l'OSUG, notamment avec la participation de B. Carlson et de Jean-Pierre Dedieu. En particulier, nous avons traité un jeu de données issu de 6 scènes SPOT-4, 11 SPOT-5 et 58 scènes Landsat-8 de qualité optimale qui ont tout d'abord été transformées au système de projection conique de Lambert et alignées à la résolution à 25 m du MNT de l'IGN. Ensuite, nous avons extrait des images les valeurs de réflectance de surface des bandes spectrales du rouge et du proche-infrarouge, nécessaires au calcul du NDVI (Eq. 1, Section 1.3.3) ; et des bandes du vert et du moyen infra-rouge, destinées au calcul du NDSI (« Normalized Difference Snow Index »). De même que le NDVI est un ratio des réflectances de surface utile à l'évaluation de l'état des couvertures végétales, le NDSI l'est dans le cas des couvertures neigeuses (Eq. 6). Enfin, nous avons combiné des données des images SPOT et Landsat afin de produire des séries temporelles du NDVI et du NDSI - par pixel de 25 m - des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4.

$$NDSI = \frac{\rho_{GREEN} - \rho_{MIR}}{\rho_{GREEN} + \rho_{MIR}} \quad \begin{array}{l} NDSI : \text{Indice Normalisé de Différence de Neige} \\ \rho : \text{Réflectance dans la bande spectrale} \\ GREEN : \text{Bande spectrale du vert} \\ MIR : \text{Bande spectrale du moyen infra-rouge} \end{array} \quad (\text{Éq. 6})$$

Nous avons donc utilisé des séries temporelles de NDVI et NDSI de haute résolution des années 2013 (21 dates), 2014 (18 dates) et 2015 (31 dates) dans la caractérisation de la variabilité saisonnière des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4. En particulier, ces séries temporelles ont servi au calcul des métriques phénologiques relatives au démarrage, au pic, et à la fin de la saison de végétation (Tab. 6). Premièrement, nous avons estimé la valeur ($NDVI_{max}$) et la date ($TNDVI_{max}$) du pic de la saison de végétation en utilisant les données du NDVI ; et les dates du démarrage (FSFD) et de la fin (LSFD) de la période sans neige en utilisant celles du NDSI. Nous avons ensuite utilisé ces métriques pour l'estimation de la durée de la période sans neige (SFP) ; et de la durée (GP) et de la vitesse (GSpeed) de

la phase de croissance. À noter que les dates du démarrage et de la fin de la période sans neige ont été estimées comme les points d'intersection entre la valeur seuil du NDSI = 0.5 et des courbes logistiques binomiales ajustées à partir des séries temporelles du NDSI (seuls les estimations des pixels où les tests de vraisemblance étaient significatifs au niveau $p < 0.1$ ont été retenus). Pour cela, nous avons utilisé plus précisément les trois premiers quartiles de chaque série annuelle du NDSI dans l'estimation de la date du démarrage ; et les trois derniers dans l'estimation de la date de la fin de la saison de végétation. Une méthode alternative consistant à estimer les dates du démarrage et de la fin de la saison de végétation comme la médiane de deux valeurs valides (non « NA ») et consécutives franchissant un seuil de NDSI = 0.1 a aussi été testée. Dans ce cas, la date du démarrage était estimée comme la médiane des dates de la dernière observation de neige (NDSI supérieur au seuil) et de la première observation sans neige (NDSI inférieur au seuil) suivant l'hiver ; et celle de la fin comme la médiane des dates de la dernière observation sans neige et de la première de neige suivant l'été.

Tab. 6. Métriques phénologiques dérivées des séries temporelles de haute résolution (NDSI et NDVI) combinant des données de télédétection SPOT et Landsat

Métrique	Description	Estimation
NDVImax	Intensité du pic de production	Valeur maximale annuelle du NDVI
TNDVImax^a	Timing du pic de production	Date d'occurrence du NDVImax
FSFD^a	Démarrage de la période sans neige	Point d'intersection au NDSI = 0.5 du modèle logistique binaire des trois premiers quartiles de la série temporelle annuelle du NDSI (« First Snow Free Day »)
LSFD^a	Fin de la période sans neige	Point d'intersection au NDSI = 0.5 du modèle logistique binaire des trois derniers quartiles de la série temporelle annuelle du NDSI (« Last Snow Free Day »)
SFP^b	Durée de la période sans neige	Longueur de la période entre FSFD et LSFD (« Snow Free Period »)
GP^b	Durée de la phase de croissance	Longueur de la période entre FSFD et TNDVImax (« Growing Period »)
GSpeed^c	Vitesse de la phase de croissance	Quotient du NDVImax sur GP (« Growing Speed »)

^a Jours Julian (JJ).

^b Jours.

^c Jours⁻¹.

3.3.1.3 *Évaluation de l'intensité du pâturage (2012-2014)*

L'évaluation de l'intensité du pâturage sur les prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4 a été caractérisée selon les méthodes décrites précédemment (section 3.3.1.1), mais en utilisant uniquement l'Enquête Pastorale 2012-2014 qui correspond à la période de ces analyses. De plus, nous avons classé les valeurs d'intensité du pâturage des UPBV en trois catégories autour de 0.5 UGB/ha - la valeur moyenne reportée pour les Alpes du sud en 2010 (Dobremez and Borg, 2015) - selon les intervalles suivants : nulle/faible = [0-0.15], moyenne = (0.15-0.85] et forte = (0.85-3] (Fig. 12C). En outre, nous avons calculé des ratios des surfaces non-forestières par UPBV issues de l'estimation avec la carte CHAMOIS à 10 m par rapport à celles des prairies supra-forestières issues de l'estimation faite avec cette même carte agrégée à la résolution de 25 m. En particulier, nous avons exclu les UPBV dont ces ratios de surfaces étaient inférieurs à 0.8 ou supérieurs à 1.2, ainsi que celles où la surface herbacée était inférieure à 2 ha (32 pixels de 25 m). Enfin, nous avons retenu pour les analyses un total de 639 UPBV satisfaisant les critères précédentes et ceux énoncés dans la Section 3.3.1.1.

3.3.1.4 *Analyses spatiales et statistiques*

Toutes les analyses et représentations spatiales ont été faites à partir des cartes alignées au Modèle Numérique de Terrain (MNT) à 25 m de l'IGN, une résolution intermédiaire qui a permis d'homogénéiser les différences entre les images SPOT et Landsat. Cependant, puisque les données pastorales étaient seulement disponibles à l'échelle des UPBV, les métriques de télédétection ont dû être agrégées en calculant la médiane des valeurs des pixels au sein de chaque UPBV. En conséquence, l'évaluation de l'influence du pâturage sur les dynamiques saisonnières des prairies supra-forestières a été réalisée à l'échelle des UPBV et non à celle des données de télédétection. Ainsi, l'analyse des métriques phénologiques dérivées des données de télédétection du NDSI et du NDVI a servi à caractériser la variabilité phénologique saisonnière des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4. Pour cela, nous avons considéré les valeurs de toutes ces métriques (Tab. 6) pour l'ensemble des pixels de 25 m délimités pour nos analyses afin : (i) d'explorer leur distribution annuelle en utilisant la méthode non-paramétrique d'estimation de la densité de probabilité Kernel ; et (ii) de calculer des statistiques descriptives annuelles de tendance centrale (médiane et moyenne)

et de dispersion (premier et troisième quartile, et écart-type). Nous avons ainsi étudié des réponses phénologiques aux conditions environnementales particulièrement contrastées des années 2013, 2014 et 2015. De plus, nous avons testé l'influence de différentes intensités du pâturage sur ces réponses phénologiques. En particulier, des tests paramétriques de Tukey ont été appliqués aux valeurs des magnitudes du pic de la saison de végétation ($NDVI_{max}$) ; tandis que ceux non-paramétriques de Wilcoxon l'ont été aux valeurs des dates du pic ($TNDVI_{max}$), des durées des périodes sans neige (SFP), des durées des périodes de croissance (GP) et des vitesses de cette dernière (GSpeed). À noter que le traitement et l'analyse des images, ainsi que toutes les analyses statistiques, ont été réalisées sur *R* (R Core Team, 2017) à l'aide des bibliothèques *ggplot2* (Hadley, 2018), *raster* (Hijmans, 2017) et *rasterVis* (Perpinan Lamigueiro and Hijmans, 2018).

3.3.2 Résultats

3.3.2.1 Variabilité saisonnière de la phénologie végétale

Les années 2013, 2014 et 2015 sont représentatives de l'ampleur des variabilités météorologique et phénologique interannuelles des prairies supra-forestières des Alpes françaises. Des conditions estivales extrêmement chaudes sont représentées par l'année 2015, qui s'opposent aux températures de normales à légèrement basses en 2013 et 2014 respectivement (Fig. 14A). Tandis que des précipitations estivales abondantes sont représentées par l'année 2014, qui s'opposent à celles autour de la normale en 2013 et 2015 (Fig. 14B). De plus, si le contexte phénologique n'a pas été étudié pour les prairies délimitées dans l'emprise SPOT-4, d'autres analyses sur les prairies des Alpes françaises témoignent d'une production végétale bien contrastée entre celle très faible de 2013 et celles très fortes de 2014 et 2015 (Section 3.4 : Fig. 22).

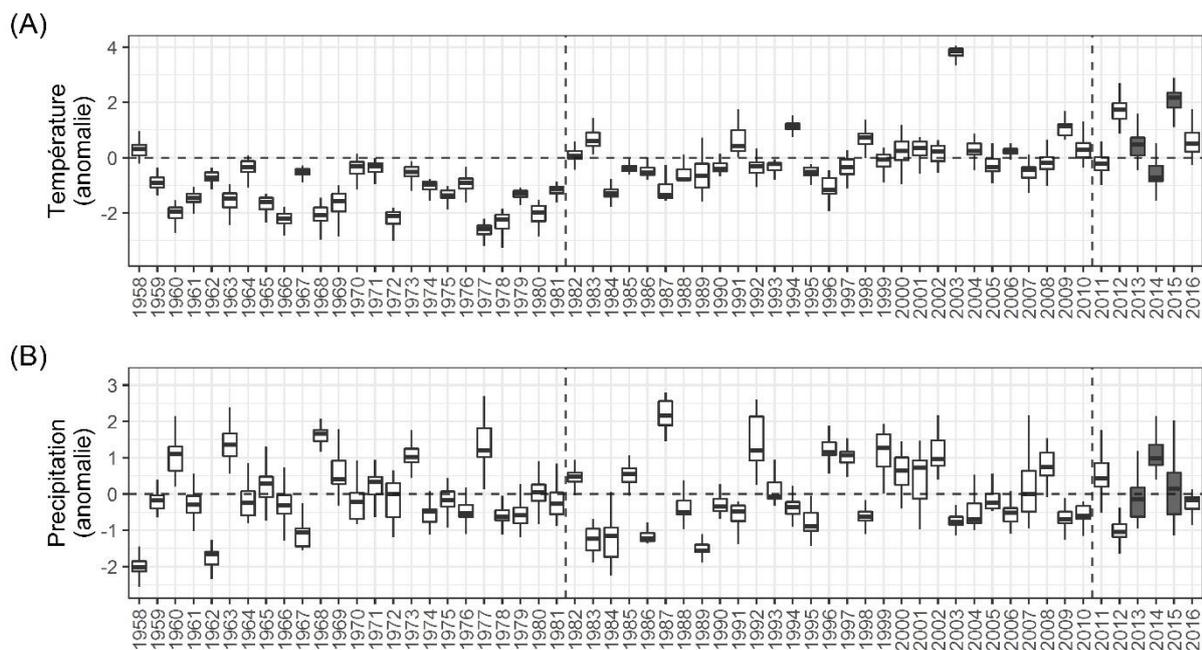


Fig. 14. Contexte climatologique des prairies supra-forestières dans l’emprise SPOT-4 à partir des données issues du modèle SAFRAN. Les graphiques représentent les anomalies standardisées des températures (A) et des cumuls des précipitations (B) de l’été météorologique (du 1er juin au 31 août) relatives à la période de référence de 1981 à 2010 (délimitée par les lignes verticales en pointillés).

La variabilité saisonnière des métriques phénologiques mesurées dans les prairies supra-forestières situées dans l’emprise SPOT-4 dans les années 2013, 2014 et 2015 présente de forts contrastes liés aux disparités des conditions météorologiques citées précédemment. Les séries temporelles du NDVI issues de la combinaison des données SPOT et Landsat permettent de relever les faits marquants suivants (Fig. 15). Premièrement, la saison de végétation en 2013 a été caractérisée par un démarrage très tardif et a été suivie par un pic de végétation sans décalage temporel ($TNDVI_{max}$) et sans réduction d’intensité ($NDVI_{max}$). Deuxièmement, celle de 2014 a été marquée par des fortes productions primaires après le pic de végétation, liées à l’abondance de pluies. Enfin, celle de 2015 a été caractérisée par l’occurrence de deux pics de végétation. Un premier, avancé et légèrement plus faible en comparaison des pics de deux années précédentes ; et un second, concomitant aux retours des pluies après la baisse de production de mi-juillet.

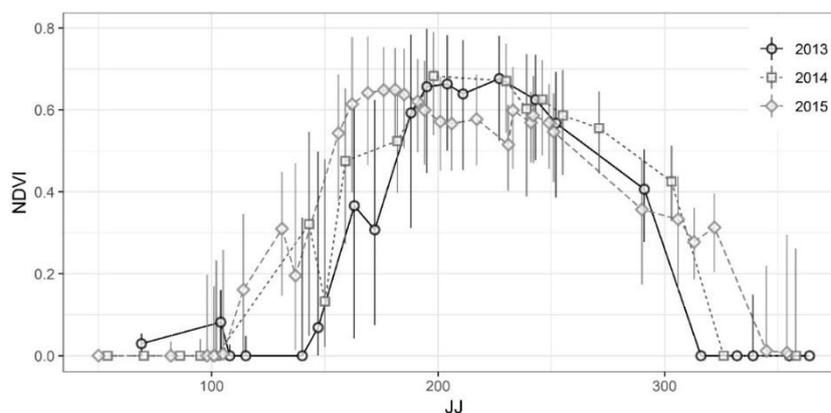


Fig. 15. Cycles phénologiques des prairies supra-forestières de l’emprise SPOT-4 dans les années 2013, 2014 et 2015 à partir des données du NDVI de haute résolution (SPOT-4, SPOT-5 et Landsat-8). La médiane de l’ensemble des pixels étudiées est représenté par chaque point ; et leur écart interquartile par les barres verticales.

Plus précisément, la fonte des neiges a été particulièrement tardive de 2013, arrivant vers le 24 mai (en médiane) avec un retard de plus de vingt jours par rapport à celles de 2014 et 2015 (Tab. 7, Fig. 16A) ; le pic de végétation a été particulièrement précoce en 2015, arrivant vers le 18 juin (en médiane) avec un avancement d’environ un mois par rapport à ceux de 2013 et 2014 (Fig. 16C) ; et la remise en neige a été particulièrement tardive en 2015, arrivant vers le 20 décembre (en médiane) avec un retard de plus d’un mois par rapport à celles de 2013 et 2014 (Fig. 16B). De plus, la production primaire au pic de la saison de végétation - estimée par le $NDVI_{max}$ - a été la plus forte en 2013 (médiane = 0.78), bien que les différences annuelles de cette métrique lors des trois années étudiées n’aient pas été très prononcées (Fig. 16D). D’autre part, la période sans neige a été spécialement courte en 2013 (médiane = 164 jours) suite à la fonte tardive observée cette année ; et moyennement rallongée en 2015 (médiane = 232 jours) en conséquence de la remise en neige très tardive qui a distingué cette autre année. La période sans neige de 2015 a été environ d’un mois plus longue que celle de 2014 et jusqu’à deux mois plus longue que celle de 2013 (Fig. 16E). De plus, la phase de croissance de la végétation - entre la fonte des neiges et le pic de la végétation - a été la plus longue et lente en 2014 par rapport à celles de 2013 et 2015. Plus précisément, elle a duré 104 jours (en médiane), soit 40 jours de plus que les deux autres (Fig. 16F) ; et s’est déroulée à une vitesse de 0.07 unités du NDVI tous les 10 jours (en médiane), soit 60% plus rapide qu’en 2013 (Fig. 16G). La distribution spatiale de l’ensemble de ces métriques phénologiques est représentée dans les cartes de l’Annexe 5.

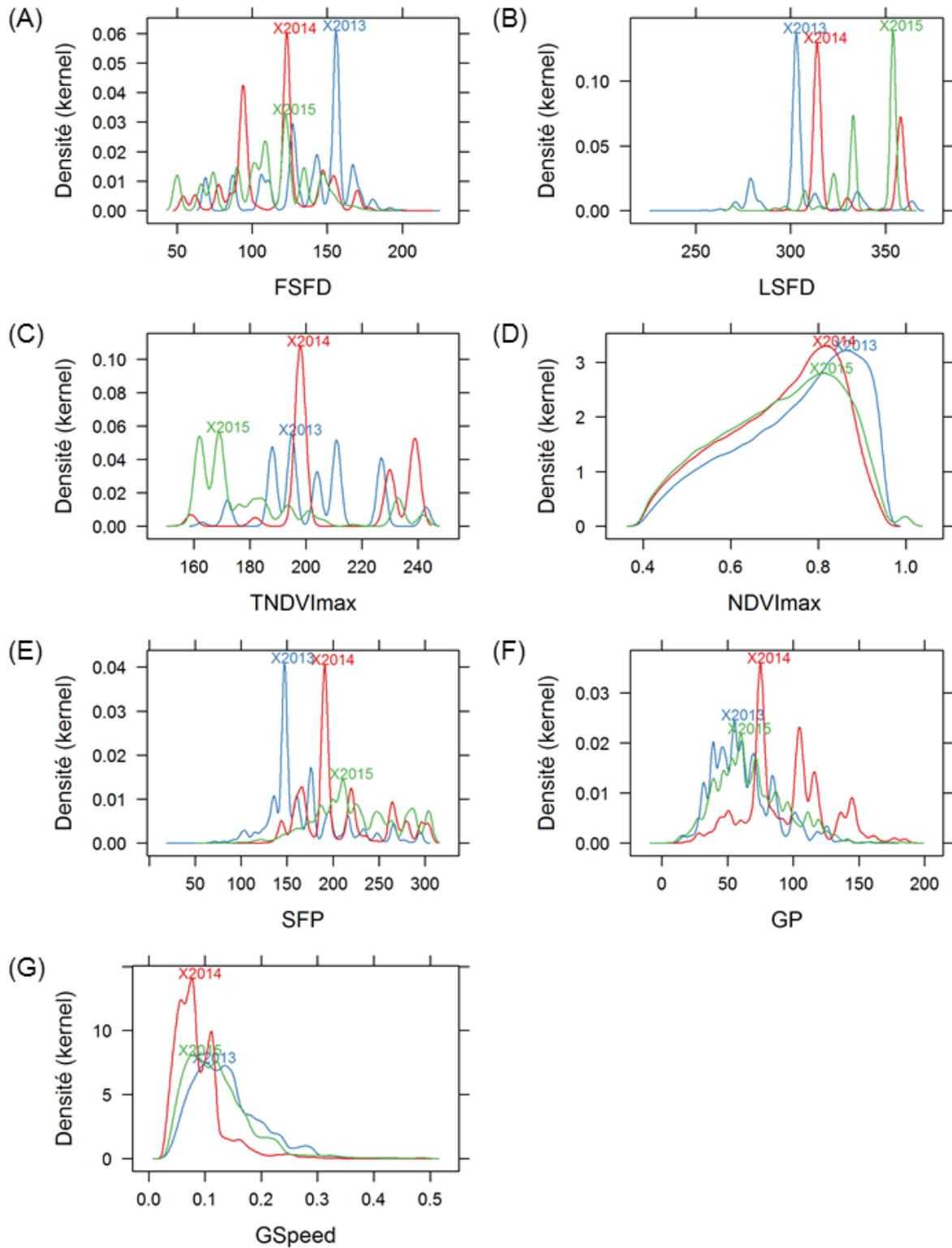


Fig. 16. Densité de probabilité « Kernel » des métriques phénologiques utilisées pour caractériser la variabilité saisonnière des prairies supra-forestières de l’emprise SPOT-4 lors des années 2013, 2014 et 2015 estimées grâce aux données SPOT et Landsat : dates en jours juliens de la fonte des neiges (A), de sa remise (B), et du pic de la saison de végétation (C) ; magnitude du pic (D) ; durée en nombre de jours de la saison de végétation (E), et de sa phase de croissance (F) ; et vitesse en unités de NDVI par 10 jours de la phase de croissance (G).

Tab. 7. Variabilité saisonnière des métriques phénologiques dans les prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4 lors des années 2013, 2014 et 2015 estimées grâce aux données de télédétection de haute résolution SPOT et Landsat.

Métrique	Unité	Année	1er quartile	Médiane	3ème quartile	Moyenne	Ecart-type
Fonte des neiges (FSFD)	Date	2013	21-avr.	24-mai	5-juin	13-mai	
	JJ		111	144	156	133	31
	Date	2014	4-avr.	29-avr.	6-mai	20-avr.	
	JJ		94	119	126	111	29
	Date	2015	31-mars	19-avr.	5-mai	18-avr.	
	JJ		90	109	125	109	30
Remise en neige (LSFD)	Date	2013	30-oct.	30-oct.	30-oct.	1-nov.	
	JJ		303	303	303	305	18
	Date	2014	10-nov.	10-nov.	24-déc.	26-nov.	
	JJ		314	314	358	330	20
	Date	2015	29-nov.	20-déc.	20-déc.	6-déc.	
	JJ		333	354	354	341	19
Pic de la saison de végétation (Date : TNDVImax)	Date	2013	7-juil.	23-juil.	30-juil.	21-juil.	
	JJ		188	204	211	203	18
	Date	2014	17-juil.	17-juil.	27-août	1-août	
	JJ		198	198	239	214	22
	Date	2015	11-juin	18-juin	10-juil.	1-juil.	
	JJ		162	169	191	182	24
(Intensité : NDVImax)		2013	0.65	0.78	0.87	0.75	0.14
		2014	0.60	0.73	0.82	0.70	0.14
		2015	0.60	0.73	0.83	0.71	0.14
Durée de la période sans neige (SFP)	Jours	2013	147	164	192	173	41
	Jours	2014	191	199	264	217	47
	Jours	2015	199	232	264	230	46
Durée de la phase de croissance (GP)	Jours	2013	48	61	84	68	29
	Jours	2014	75	104	120	100	34
	Jours	2015	53	68	88	72	29
Vitesse de croissance (GSpeed)	(10 jours) ⁻¹	2013	0.08	0.12	0.16	0.13	0.06
	(10 jours) ⁻¹	2014	0.05	0.07	0.10	0.08	0.04
	(10 jours) ⁻¹	2015	0.07	0.10	0.14	0.12	0.06

JJ : Jour julien.

3.3.2.2 Phénologie végétale et intensité du pâturage

L'étude des métriques phénologiques dans l'emprise SPOT-4 a mis en évidence une sensibilité des prairies supra-forestières aux aléas climatiques qui est indépendante de l'intensité du pâturage. Autrement dit, les prairies subissant des intensités du pâturage différentes (nulles/faibles, moyennes ou fortes) ont toutes répondu de manière similaire aux conditions environnementales bien distinctes qui ont caractérisé les trois années étudiées.

Nos résultats indiquent également une correspondance entre les intensités de pâturage et les gradients de certains traits phénologiques (Fig. 17, Annexe 6).

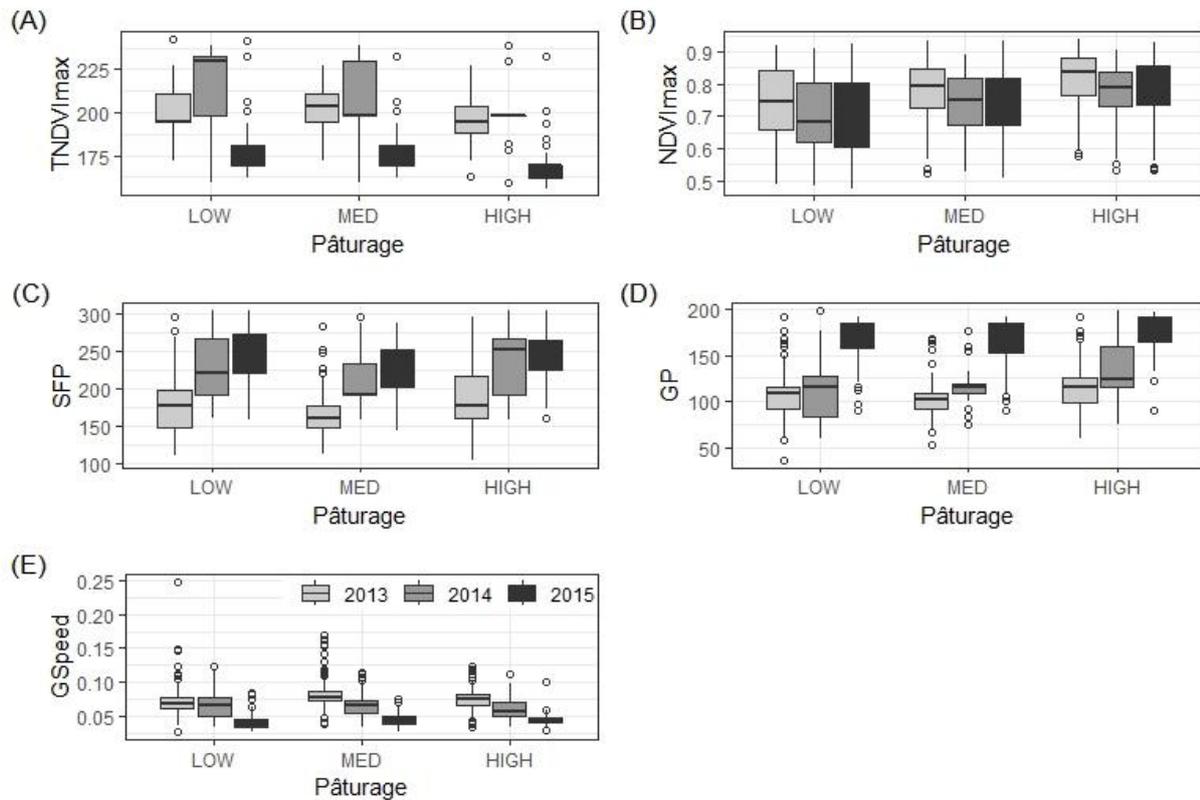


Fig. 17. Phénologie des prairies supra-forestières des années 2013, 2014 et 2015 dans l’emprise SPOT-4 en fonction de l’intensité du pâturage. (A) Date du $NDVI_{max}$. (B) Valeur du $NDVI_{max}$. (C) Durée de la période sans neige. (D) Durée de la phase de croissance. (E) Vitesse de la phase de croissance.

Les pics des saisons de végétation les plus précoces et les plus élevés ont été observés dans les prairies supra-forestières soumises aux pressions de pâturage les plus intenses (Fig. 17A, B). Plus précisément, nous avons mesuré des $NDVI_{max}$ entre 0.06 et 0.09 supérieurs (tests de Tukey, $p < 0.001$) et des $TNDVI_{max}$ de 6 à 7 jours en avance (tests de Wilcoxon, $p < 0.001$) dans les prairies soumises aux pressions de pâturage moyennes et fortes comparés à celles aux pressions nulles ou faibles. En outre, les périodes sans neige (SFP) ont été de 21 à 25 jours moins longues (tests de Wilcoxon, $p < 0.001$) dans les prairies aux pressions de pâturage moyennes par rapport à celles aux pressions nulles/faibles ou fortes (Fig. 17C). De plus, les plus fortes intensités de pâturage ont été liées aux périodes de croissance de la végétation (GP) les plus longues (Fig. 17D). En effet, nous avons mesuré des GP de 8 à 12 jours plus longues dans les prairies soumises aux pressions de pâturage fortes par rapport à celles aux pressions moyennes et nulles ou faibles (tests de Wilcoxon, $p < 0.001$). Enfin, les

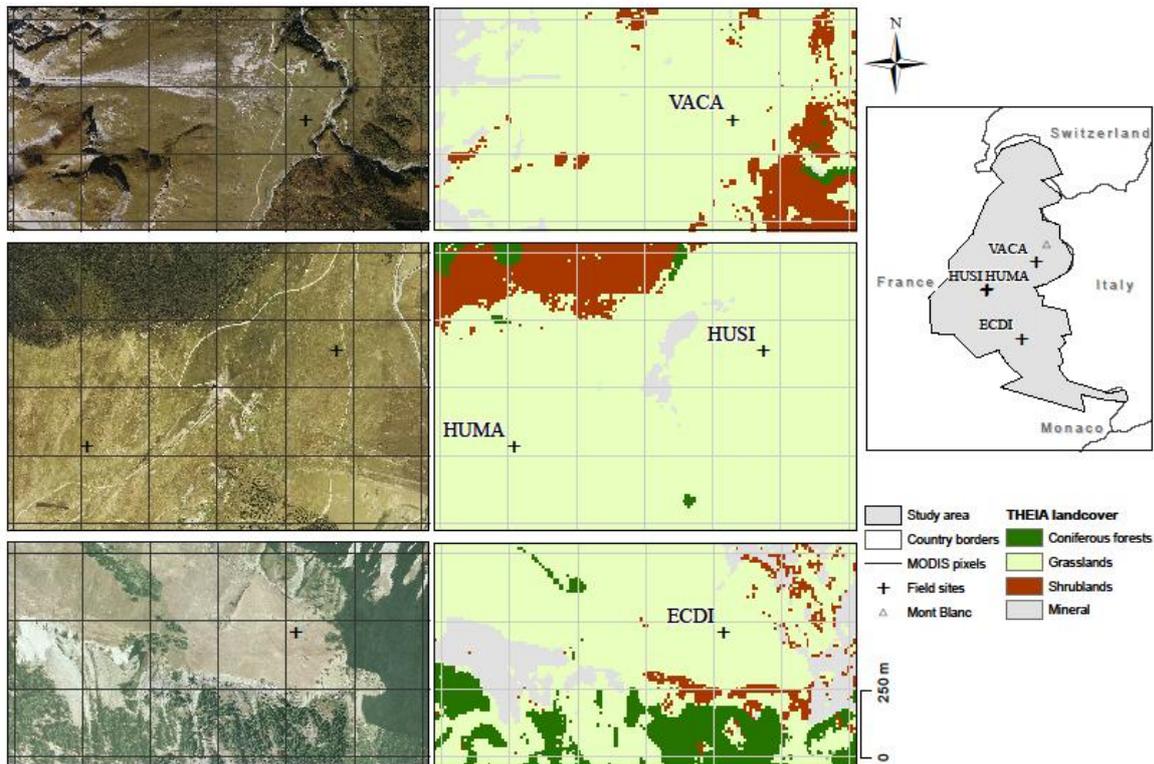
vitesse de croissance de la végétation (GSpeed) n'ont présenté que des différences très minimes liées aux intensités du pâturage (Fig. 17E), de l'ordre de 0.01 unités de NDVI par 10 jours (tests Wilcoxon). À noter que les mêmes résultats ont été obtenus en réalisant ces comparaisons mais en considérant les années séparément (Annexe 6).

3.4 Télédétection appliquée à l'étude des réponses locales des prairies supra-forestières au pâturage

3.4.1 Méthodes

3.4.1.1 Prairies supra-forestières dans les alpages

Des données de télédétection au sol des prairies supra-forestières ont été acquises sur un ensemble de cinq alpages situés dans les massifs des Alpes françaises de la Vanoise, du Vercors, des Grandes Rousses et du Champsaur lors des étés 2015, 2016 et 2017 (Fig. 18). Trois d'entre eux, Distroit (Châteauroux-les-Alpes), La Motte et Chavière (Pralognan-la-Vanoise) et Grande Cabane (Gresse-en-Vercors), se trouvent dans la circonscription des parcs naturels (Parc National des Ecrins, Parc National de la Vanoise et Parc Naturel Régional du Vercors, respectivement) et font partie des alpages du dispositif « Alpages Sentinelles » (Dobremez et al., 2014). Les deux autres, Mays (Villard-Reculas) et Signal (Huez), ne sont pas situés dans des parcs naturels et ne font pas partie d'Alpages Sentinelles. Cependant, ils ont été suivis depuis plus de 25 ans par des scientifiques de l'Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (IRSTEA) dans le but de comprendre les évolutions des traits et des communautés végétales en absence de pâturage (Deléglise et al., 2011a).



MCCL 21/03/2018

Fig. 18. Détail de la localisation des prairies supra-forestières équipées avec des dispositifs de mesure des réflectances de surface en continu pendant les étés 2015 et 2016. Orthophotographies à gauche et carte d’occupation des sols (OSO CES 2017) à droite. Les sites d’étude sont représentés par les croix : La Motte et Chavière (VACA), Signal (HUSI), Mays (HUMA) et Distroit (ECDI). Les pixels MODIS de 250 m de côté sont indiqués avec le quadrillage.

3.4.1.2 Données de NDVI acquises au sol

Nous avons réalisé des campagnes de terrain sur l’ensemble de ces cinq alpages lors des étés 2015, 2016 et 2017 dans le but d’étudier la phénologie des prairies supra-forestières au moyen des données de télédétection acquises au sol. Pour cela, nous avons établi des collaborations avec le PNE, le PNV, le PNRV et l’IRSTEA afin de mettre en œuvre deux protocoles. D’une part, l’acquisition « à la volée » de valeurs de NDVI avec un capteur portable, et ce sur 12 sites issus des suivis permanents de la végétation des alpages sentinelles. D’autre part, l’acquisition en continu de valeurs de NDVI avec des capteurs fixes installés sur quatre alpages de façon à mesurer parallèlement la végétation à l’intérieur et l’extérieur des clôtures d’exclusion de pâturage (Fig. 19, Tab. 8).

Tab. 8. Prairies supra-forestières étudiées avec des données de télédétection acquises au sol lors des campagnes de terrain réalisées pour cette thèse lors des étés 2015, 2016 et 2017.

Site d'étude Commune (dépt.)	NDVI ^a	Lat, lon (WGS84) ^b	Altitude, pente, exposition ^b	Végétation ^c	Gestion pastorale ^e
La Motte et Chavière^e Pralognan-la-Vanoise (73)	Continu et itinérant (4)	45.33° N 6.69° O	Alt. : 1907 m Pente : <5° Exp. : 90°E	S = 55 H = 4.03 <i>Alchemilla</i> sp., <i>Festuca</i> sp.	Bovin (laitier) 136 UGB 0.52 UGB/ha 29 juin – 17 oct. 111 jours
Distroit^e Chateauroux-les-Alpes (05)	Continu et itinérant (3)	44.65° N 6.47° O	Alt. : 1890 m Pente : <5° Exp. : 344°N	S = 67 H = 4.49 <i>Carex montana</i> , <i>Festuca nigrescens</i>	Bovin (viande) 114 UGB 0.27 UGB/ha 1 juill. - 10 oct. 102 jours
Signal Huez (38)	Continu	45.10° N 6.06° O	Alt. : 1990 m Pente : <20° Exp. : 90°E	S _P = 38, S _D = 48 H _D = 4.54, H _D = 4.92 P : <i>Meum amanthicum</i> D : <i>Vaccinium uliginosum</i>	Bovin (viande) 206 UGB 0.54 UGB/ha 25 mai – 25 sep. 124 jours
Mays Villard-Reculas (38)	Continu	45.10° N 6.05° O	Alt. : 1992 m Pente : <10° Exp. : 240°O	S _P = 33, S _D = 27 H _D = 4.30, H _D = 4.09 P : <i>Festuca paniculata</i> D : <i>Luzula nutans</i>	Ovin 217 UGB 0.34 UGB/ha 15 juin – 15 oct. 123 jours
Grande Cabane^e Gresse-en-Vercors (38)	Itinérant (5x2) ^f	44.87° N 5.48° O	Alt. : 1521 m Pente : <5° Exp. : 270°O		Ovin

^a Type d'échantillonnage du NDVI : continu dans les sites instrumentés avec des capteurs fixes ; itinérant avec le capteur portable sur des lignes de suivi permanent du dispositif Alpages Sentinelles (nombre des lignes échantillonnées entre parenthèses).

^b La localisation géographique et la topographie reportées ici correspondent aux sites instrumentés avec les dispositifs de mesure en continu, sauf celles de Grande Cabane qui correspondent à la station météorologique de Gerland. Les coordonnées des lignes de suivi issues des mesures itinérantes ne sont pas consignées dans ce tableau.

^c Richesse spécifique (S), diversité de Shannon (H) et espèces les plus dominantes d'après les relevés botaniques issus des suivis permanents dans le cadre du projet Alpages Sentinelles. Dans les cas du Mays et du Signal la végétation à l'intérieur (D : défens) et à l'extérieur (P : pâturé) est différenciée.

^d Espèce de bétail dominante, charge pastorale (UGB) et intensité du pâturage (UGB/ha) au 15 juillet, période et durée d'estive d'après l'Enquête Pastorale 2012-2014 (SUACI et al., 2015).

^e Adhérent du dispositif « Alpages Sentinelles » et dans la circonspection d'un parc naturel : Distroit dans le Parc National des Ecrins (PNE), La Motte et Chavière dans le Parc National de la Vanoise (PNV) et Grande Cabane dans le Parc Naturel Régional du Vercors (PNRV).

^f Dans cet alpage l'échantillonnage a été réalisé en itinérance au moyen du capteur portable sur 5 paires de lignes de suivi, l'une à l'intérieur et l'autre à l'extérieur d'une clôture d'exclusion de pâturage.

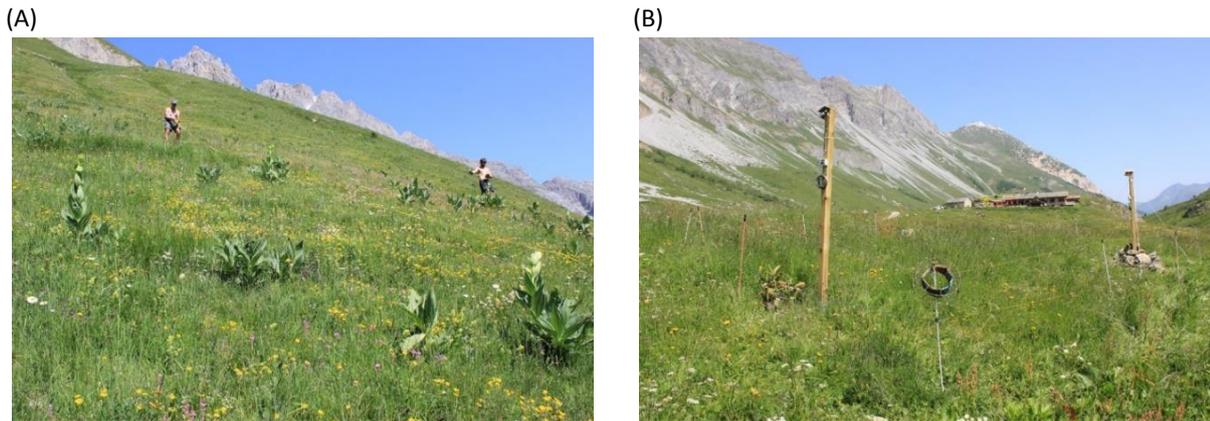


Fig. 19. Illustration des dispositifs utilisés pour l’acquisition des données de télédétection sur le terrain : en itinérance sur des lignes de suivi permanent du dispositif Alpages Sentinelles (A) et en continu sur la végétation à l’intérieur et à l’extérieur d’une clôture d’exclusion de pâturage (B). Ces photographies ont été prises sur l’alpage de La Motte et Chavière, dans la Vanoise.

Un instrument constitué de deux photodiodes sensibles aux réflectances de surface dans le rouge et dans le proche infra-rouge (centrées sur 655 et 825 nm respectivement) conçu par le Laboratoire d'Ecologie, Systématique et Evolution (ESE) de l’Université Paris-Orsay a été utilisé pour quantifier le NDVI des prairies supra-forestières (Pontailier et al., 2003). Pour cela, nous avons utilisé un total de neuf capteurs de ce type : un premier qui a servi à réaliser des mesures à la volée au pic de la saison de végétation (Fig. 19A) ; et huit autres qui ont été installés par paires sur les alpages de façon à recueillir des mesures en continu le long des saisons de végétation dans des conditions avec et sans exclusion de pâturage (Fig. 19B). Ces capteurs ont été couplés à des enregistreurs de données de deux types : un portable modèle DAQPRO 5300 (Omega Engineering, Inc) pour les mesures en itinérance ; et d’autres fixes modèle LogBox-AA (Novus Electronics) pour les mesures en continu sur les sites que nous avons instrumenté à cet effet. L’ensemble de ces dispositifs de mesure ont été conçus, assemblés et testés en conditions contrôlées à l’Institut des Géosciences de l’Environnement (IGE) préalablement à leur installation sur le terrain (Fig. 20). Les mesures des réflectances de surfaces acquises avec nos dispositifs ont donc été ajustées par rapport aux décalages propres aux enregistreurs LogBox-AA qui ont été détectés lors des tests à l’IGE ; et corrigées ensuite avec des coefficients spécifiques aux capteurs fournis par le laboratoire ESE.



Fig. 20. (A) Couplage des capteurs des réflectance de surface conçus au laboratoire ESE aux enregistreurs des données NOVUS LogBox-AA. (B) Test de dispositifs réalisé dans l’Institut des Géosciences de l’Environnement (IGE) à Grenoble. (C) Exemple de l’installation sur le terrain des dispositifs préparés pour des mesures en continu des réflectances de surface des prairies supra-forestières des alpages étudiés ; la photographie a été prise dans l’alpage du Mays, dans le massif des Grandes Rousses.

D’une part, nous avons mesuré des réflectances de surface à la volée sur des lignes de suivi permanent des alpages sentinelles lors des années 2015, 2016 et 2017. Nous avons coordonné l’acquisition de ces mesures avec les relevés botaniques réalisés par les agents des parcs et de l’IRSTEA dans le cadre du projet Alpages Sentinelles, qui se font annuellement autour de la date du pic de la saison de végétation et avant l’arrivée des troupeaux sur les alpages. Il est à noter que des lignes de suivi permanente à l’intérieur et à l’extérieur des clôtures d’exclusion de pâturage existent uniquement dans l’alpage de Grande Cabane. Tandis que de telles clôtures sont inexistantes dans les autres alpages étudiés. Nous avons recueilli 30 observations par site d’étude, que nous avons utilisé dans le calcul des valeurs de NDVI (Eq. 1, Section 1.3.3). Ainsi, nous avons créé une base des données mettant en relation les valeurs moyennes des NDVI et des hauteurs de la végétation au pic de la saison des prairies supra-forestières étudiées (Tab. 8).

D'autre part, nous avons mesuré des réflectances de surface en continu sur les alpages lors des étés 2015 et 2016 avec des dispositifs conçus pour acquérir des mesures sur un champ d'observation ellipsoïdal d'environ 5 m² de surface. Pour cela nous avons fixé les capteurs des réflectances de surface sur des supports verticaux à une hauteur de 1.8 m au-dessus du sol et avec un angle d'inclinaison de 30° par rapport au zénith (Fig. 20C). Ces dispositifs ont ensuite été installés par paires sur chaque site d'étude de façon à mesurer parallèlement la végétation à l'intérieur et à l'extérieur des clôtures carrées d'exclusion de pâturage d'au moins 5 m de côté ; et configurés pour l'enregistrement au pas horaire des observations des réflectances de surface pendant toute la saison de végétation. Il est à noter que certaines infrastructures existaient déjà dans les alpages du Distroit, du Mays et du Signal avant l'installation de nos dispositifs. Une station de mesure de données environnementales, dont un capteur de NDVI, était présente sur l'alpage du Distroit. Tandis que Mays et Signal n'étaient pas instrumentés auparavant mais disposent de clôtures d'exclusion de pâturage depuis plusieurs années (Deléglise et al., 2011a). Les données de réflectance de surface recueillies par ces dispositifs ont été relevées et utilisées pour le calcul des NDVI (Eq. 1, Section 1.3.3) au pas horaire. Nous avons ensuite produit des séries temporelles journalières de NDVI à partir des moyennes des observations acquises entre 11h00 et 14h00 UTC. La méthode d'interpolation des splines a été utilisée pour compléter - dans les cas de données manquantes ou aberrantes - et lisser ces séries temporelles de façon à obtenir des courbes de NDVI représentatives des dynamiques phénologiques des sites étudiés. Des métriques concernant le pic de la saison de végétation et l'intensité de la senescence suivant le pic ont donc été calculées à partir des courbes de NDVI. Notamment, la magnitude et le timing de la valeur maximale de NDVI ($NDVI_{max}$ et $TNDVI_{max}$ respectivement) et le cumul des différences négatives lors des 45 jours suivant le pic de la saison de végétation (SEN45). Enfin, nous avons comparé les courbes de NDVI et ces trois métriques phénologiques des prairies à l'intérieur et à l'extérieur des clôtures dans le but d'évaluer l'influence du pâturage sur la végétation des alpages. Les informations des calendriers de pâturage ont été prises également en compte pour l'interprétation des résultats.

3.4.1.3 Données de NDVI extraits des images satellite MODIS

En outre, nous avons évalué le contexte phénologique des prairies supra-forestières des sites instrumentés en utilisant des données MODIS (250 m) couvrant la période du 18 février 2000

au 26 décembre 2016 selon les méthodes décrites dans la section 2.3.1.3. Dans ce cas nous avons produit des séries temporelles de NDVI en utilisant les valeurs moyennes des quatre pixels autour des coordonnées géographiques de chaque site d'échantillonnage (Fig. 18). Nous avons également calculé des métriques phénologiques ($NDVI_{max}$, $TNDVI_{max}$ et SEN45) comme nous l'avons fait avec les données acquises au sol. Une comparaison des métriques phénologiques issues des données de télédétection satellite et acquises au sol a ensuite été réalisée en utilisant des tests de Wilcoxon par paires. De plus, nous avons utilisé les NDVI intégrés ($NDVI_{int}$) annuels pour évaluer le contexte phénologique de chaque alpage étudié dans la période de 2000 à 2016.

3.4.1.4 Modalités du pâturage dans les alpages

La caractérisation des modalités du pâturage des alpages étudiés a été possible grâce à deux types de documents. Les Enquêtes Pastorales de 1996-1997 (CEMAGREF, 1997) et de 2012-2014 (SUACI et al., 2015) qui ont été présentées précédemment dans la Section 3.2.1.2 et les « cahiers d'alpage » qui sont produits dans le cadre du dispositif Alpages Sentinelles (Dobremez et al., 2014). Ces derniers sont des documents qui consignent des données météorologiques et pastorales des alpages recueillies systématiquement par les bergers et les éleveurs tout le long des périodes d'estive. Divers organismes partenaires du projet Alpages Sentinelles sont ensuite en charge de la compilation et la gestion de l'ensemble des cahiers d'alpage. Ces cahiers fournissent des informations détaillées sur la gestion de l'alpage - type d'animaux, charges pastorale, calendrier de pâturage - par quartiers tout au long de l'été. Ils ont permis l'estimation de l'intensité du pâturage en « Unités Gros Bétail » (UGB) par hectare de surface herbacée de l'alpage suivant la méthode décrite dans la Section 2.2.1.2.

3.4.1.5 Analyse de données

Une analyse factorielle de données mixtes a été réalisée pour explorer une possible structuration des alpages par des variables phénologiques et pastorales. Pour cela, nous avons utilisé un jeu de données qui incluait un nombre des métriques liées à la topographie, la diversité floristique, la phénologie et les modalités de gestion pastorale (Éq. 7, 8 ; Tab. 9). L'altitude, la pente et l'exposition de chaque site ont été relevées sur le terrain. Les variables

floristiques ont été estimées à partir des données issues des relevés botaniques du projet Alpes Sentinelles. En plus de la richesse spécifique et de la diversité de Shannon, nous avons calculé l'abondance de certaines espèces indicatrices des types des communautés végétales présentes. *Festuca paniculata* et *Vaccinium* spp. ont tendance à devenir dominantes suite à l'arrêt du pâturage et sont donc indicatives de l'homogénéisation et de la lignification des milieux. D'autres espèces comme *Trifolium* spp., *Meum athamanticum* et *Carum carvi*, qui ont un fort intérêt fourrager, sont communes dans des communautés à forte richesse spécifique.

En outre, le traitement et l'analyse des données ont été réalisés sur *R* (R Core Team, 2017) à l'aide des bibliothèques *raster* (Hijmans, 2017) et *rasterVis* (Perpinan Lamigueiro and Hijmans, 2018) pour le traitement d'images satellites ; *ggplot2* (Hadley, 2018) pour la production des graphiques ; et *ade4* (Dray and Dufour, 2007, p. 4) pour l'analyse factorielle des données mixtes.

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

H : Indice de diversité de Shannon
 S : Richesse floristique
 p_i : Abondance de l'espece i
(Éq. 7)

$$GSpeed_LRR = \ln \left(\frac{GSpeedj8}{GSpeedja8} \right)$$

$GSpeed_LRR$: « Log Response Ratio » des vitesses de croissance
 $GSpeedj8$: Vitesse de croissance du mois de juillet
 $GSpeedja8$: Vitesse de croissance de la période juillet-août
(Éq. 8)

Tab. 9. Ensemble des métriques topographiques, floristiques, phénologiques et pastorales des prairies supra-forestières des alpages de La Motte et Chavière, Distroit, Mays et Signal, considérées dans l'analyse factorielle de données mixtes.

Métrique	Description	Estimation
<i>Topographiques</i>		
Alt	Altitude (m)	Relevé sur le terrain (GPS)
Slo	Pente (0-10°, 10-20°)	Relevé sur le terrain
Asp	Exposition (N, S, E, O)	Relevé sur le terrain
<i>Floristiques^a</i>		
fl_S	Richesse spécifique	Nombre d'espèces végétales
fl_H	Diversité de Shannon	Indice de diversité de Shannon (Éq. 7)
pFespan	Abondance de <i>Festuca paniculata</i>	Nombre d'observations de cette espèce divisé par la richesse spécifique
pVAC_sp	Abondance de <i>Vaccinium</i> spp.	Nombre d'observations de ces espèces divisé par la richesse spécifique
pTMC_sp	Espèces fourragères	Somme des abondances des trois espèces d'intérêt fourrager : <i>Trifolium</i> spp., <i>Meum athamanticum</i> et <i>Carum carvi</i>
<i>Phénologiques</i>		
SOG	Démarrage de la saison de végétation (JJ ^b)	Date de la première observation supérieure à 0.1 des courbes de NDVI MODIS
MOG	Date du pic (JJ ^b)	Date d'occurrence de la valeur maximale des courbes de NDVI MODIS
EOG	Fin de la saison de végétation (JJ ^b)	Date de la dernière observation supérieure à 0.1 des courbes de NDVI MODIS
NDVImax	Magnitude du pic	Valeur maximale des courbes de NDVI MODIS
NDVIintp	NDVI intégré partiel	Somme des NDVI par période (NDVIintj8 : juillet, NDVIinta8 : août, NDVIints8 : septembre, NDVIintja8 : juillet-août, NDVIintjas8 : juillet-août-septembre)
SurfC	NDVI intégré au creux	NDVI intégré de la période entre le pic et le premier creux avant la repousse des courbes de NDVI MODIS
GSpeedp	Vitesse de décroissance	Pente linéaire des courbes de NDVI MODIS entre les observations initiale et finale de la période concernée (GSpeedj8 : juillet, GSpeedja8 : juillet-août, GSpeedjas8 : juillet-août-septembre)
GSpeed_LRR	LRR des vitesses de décroissance	« Log Response Ratio » de la vitesse de croissance de juillet par rapport à celle de juillet-août-septembre (Éq. 8)
<i>Pastorales^c</i>		
PAT	Condition de pâturage	Observation à l'intérieur (INT) ou à l'extérieur (EXT) des clôtures d'exclusion de pâturage
PAType	Type d'exploitation	Espèce dominante de l'exploitation (bovin, ovin ou nul)
LSUha_Sum	Intensité du pâturage (UGB/ha)	Unités Gros Bétail par hectare de surface des prairies supra-forestières exploitée ^d
CLOTyn	Années d'arrêt	Ancienneté de l'arrêt du pâturage depuis que les clôtures ont été installées

^a Données issues des relevés botaniques réalisés dans le cadre du dispositif Alpages Sentinelles.

^b Jours Julien.

^c Données issues des cahiers d'alpage 2015 et 2016 dans les cas de La Motte et Chavière et du Distroit ; et de l'Enquête Pastorale de 2012-2014 (SUACI et al., 2015) dans ceux du Mays et du Signal (année de référence 2012).

^d Détail du calcul des UGB/ha dans la Section 3.4.1.4.

3.4.2 Résultats

3.4.2.1 Phénologie végétale des prairies des sites échantillonnés

La variabilité interannuelle de la production primaire de ces prairies, estimée par les valeurs intégrées de NDVI ($NDVI_{int}$), a été essentiellement similaire dans tous les alpages étudiés (Fig. 21). Les années 2011 et 2013 étant respectivement la plus et la moins productives depuis 2000; et les années 2015 et 2016 - celles de nos échantillonnages - présentant des niveaux de production au moins supérieurs à la médiane globale. La variabilité spatiale concernant les niveaux de production végétale a été la plus homogène dans l'alpage du Signal, bien qu'avec un nombre plus important des valeurs de $NDVI_{int}$ exceptionnellement élevées. Les prairies des sites instrumentés ont été parmi les plus productives au sein des alpages de La Motte et Chavière, parmi les moins productives dans celui du Mays et représentatives des niveaux de production dans celui du Signal. A noter la forte variabilité spatiale et les faibles valeurs de $NDVI_{int}$ observées en 2016 dans l'alpage du Signal, qui sont inattendues par rapport aux années précédentes. Il est probable que l'ouverture d'une nouvelle piste de ski dans cet alpage explique ces changements. En outre, nous avons également observé des différences significatives des niveaux de production végétale entre les quartiers bas et les quartiers hauts de pâturage dans La Motte et Chavière et dans le Distroit.

L'acquisition des données de télédétection au sol nous a permis de quantifier la relation entre les valeurs moyennes des NDVI et des hauteurs de la végétation. Dans l'ensemble, cette relation a montré une distribution non linéaire avec un niveau de saturation correspondant à des valeurs de hauteurs de 10 cm et de NDVI de 0.75, au-dessus duquel la sensibilité du NDVI aux changements de hauteur est amoindrie (Fig. 22). De plus, nos résultats ont mis en évidence la spécificité de cette relation aux communautés végétales à l'échelle locale, ainsi qu'aux alpages étudiés. Les NDVI et hauteurs de la végétation au Distroit (PNE) ont présenté des valeurs intermédiaires en comparaison avec les autres sites et ont été les plus homogènes à l'échelle de l'alpage. Au contraire, les NDVI et hauteurs de la végétation de Grande Cabane (PNRV) et de La Motte et Chavière (PNV) ont montré une grande dispersion dans la distribution globale de ces valeurs. Dans le premier cas, ces valeurs occupent la région linéaire de la distribution ; dans le deuxième, elles occupent celle de saturation, étant les prairies les plus productives au pic de la saison de végétation parmi

celles de l'ensemble des alpages échantillonnés. De plus, il est à noter une différenciation entre les lignes avec et sans exclusion de pâturage de l'alpage de Grande Cabane. Les communautés végétales plus hautes présentent les plus fortes valeurs de NDVI dans les sites où le pâturage a été exclu, et cela est surtout vérifié pour les prairies les moins productives.

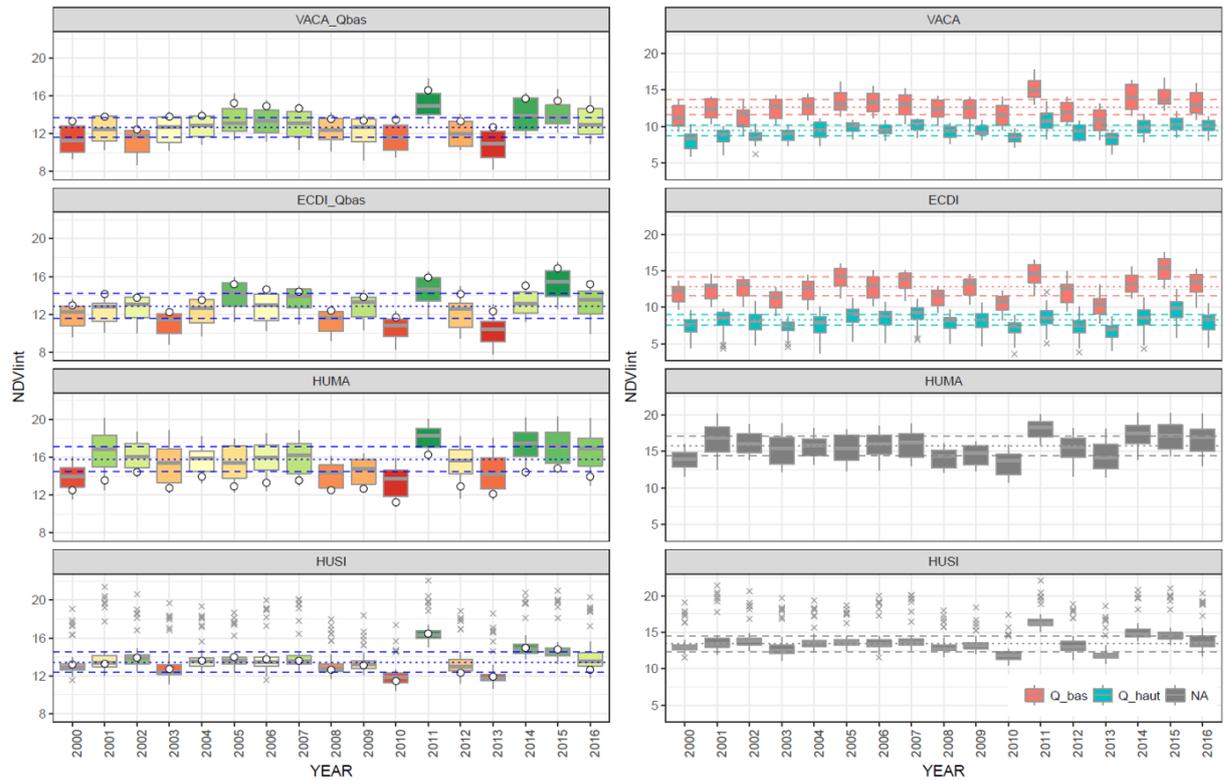


Fig. 21. Estimation de la variabilité interannuelle dans la production primaire des prairies supraforestières des sites échantillonnés au moyen des NDVI intégrés ($NDVI_{int}$) calculés à partir des données MODIS (250 m). Les boîtes représentent les valeurs des $NDVI_{int}$ des pixels inclus dans l'étendue des alpages de La Motte et Chavière (VACA), Distroit (ECDI), Mays (HUMA) et Signal (HUSI). Dans les cas des alpages du dispositif Alpes Sentinelles, les quartiers bas du pâturage sont distingués des quartiers hauts. Les points dans les graphiques de gauche sont les valeurs observées pour les pixels entourant les sites d'échantillonnage. Les lignes en pointillé représentent la médiane, et les premier et troisième quartiles globaux.

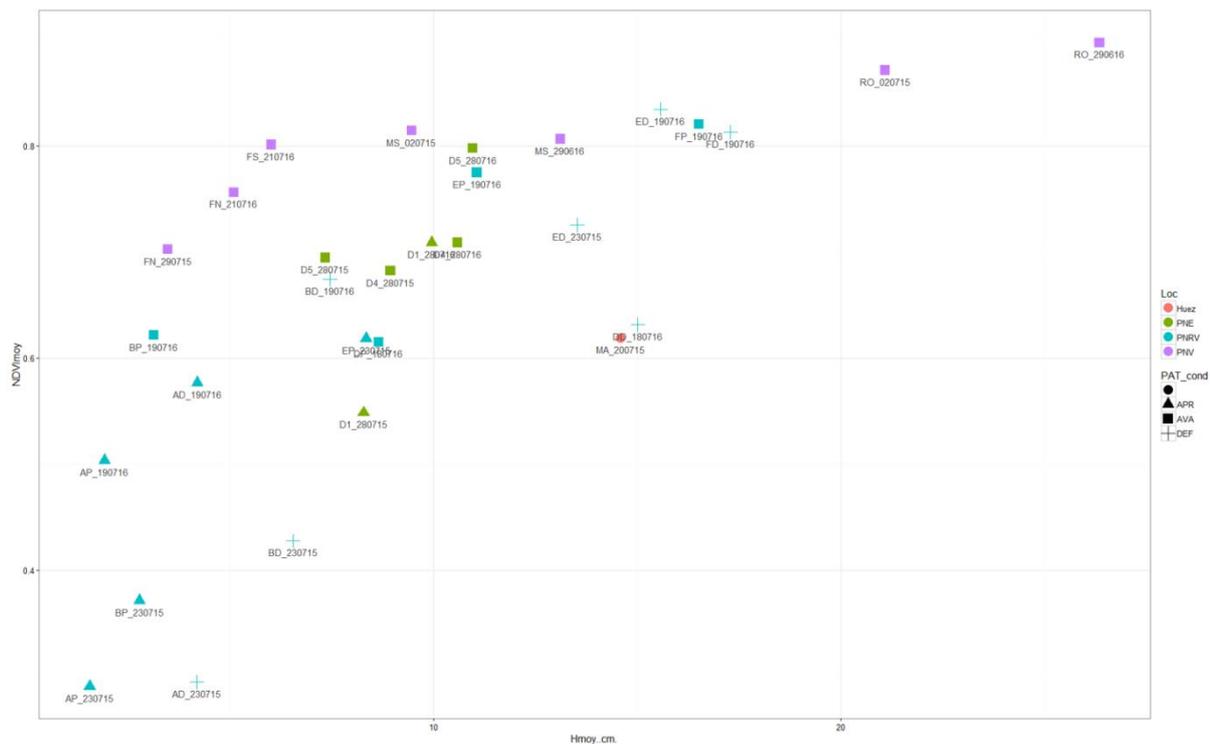


Fig. 22. Valeurs moyennes des NDVI et des hauteurs de la végétation des prairies supra-forestières des sites de suivi permanent du dispositif Alpes Sentinelles.

3.4.2.2 Influence du pâturage sur les valeurs télédéteectées

Une diminution de l'intensité de pâturage a été constatée dans les alpages du Distroit, du Signal et du Mays ; celle-ci étant plus prononcée dans ce dernier. Au contraire, l'alpage de La Motte et Chavière montre une légère augmentation de l'intensité du pâturage lors de cette même période (Fig. 23). Cette différence pourrait être expliquée par des changements majeurs dans la gestion de l'alpage ayant eu lieu dans les années 2000, notamment des changements de la surface d'exploitation et de l'orientation (bovin non-laitier à bovin laitier). Toutefois, il est à noter qu'autant l'alpage de La Motte et Chavière que celui du Signal présentent des intensités du pâturage en 2012 autour de 0.69 UGB/ha, la valeur moyenne pour les Alpes du Nord en 2010 (Dobremez and Borg, 2015) ; tandis que celles observées au Distroit ont été beaucoup plus faibles ; et celles observées au Mays ont été deux fois plus fortes que la moyenne régionale. Pourtant, aucun des alpages étudiés n'a dépassé des intensités du pâturage de 1 UGB/ha, ce qui est considéré encore bas dans le cadre des exploitations extensives (Dobremez and Borg, 2015). Dans les cas des alpages sentinelles, il est à noter une bonne correspondance entre les données des enquêtes pastorales et des cahiers de pâturage.

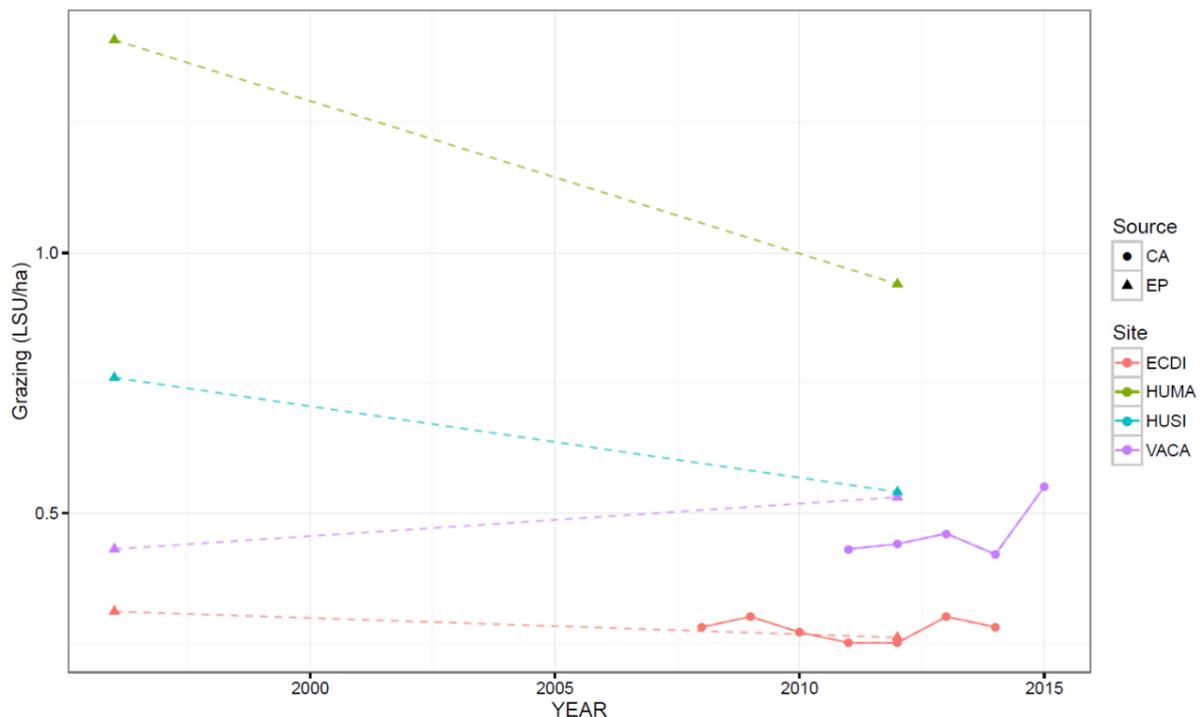


Fig. 23. Intensité du pâturage (UGB/ha) dans les alpages du Distroit (ECDI), du Mays (HUMA), du Signal (HUSI) et de La Motte et Chavière (VACA) à partir des données extraites des Enquêtes Pastorales (EP) de 1996-1997 (CEMAGREF, 1997) et de 2012-2014 (SUACI et al., 2015) et des cahiers d'alpage (CA) produits dans le cadre du dispositif Alpages Sentinelles (Section 3.4.1.4).

L'analyse factorielle de données mixtes a permis de mettre en évidence une structuration des alpages principalement en termes phénologiques et floristiques. En particulier, l'axe principal oppose l'alpage de La Motte et Chavière, caractérisé par des repousses intenses suivies de mois de septembre hautement productifs ; à ceux de Signal et Mays (Grandes Rousses), caractérisés par des repousses moins intenses et des vitesses de décroissance rapides pendant le mois de juillet. Des communautés végétales peu riches et à forte abondance de *Festuca paniculata* et de *Vaccinium* spp. sont également observées dans les alpages des Grandes Rousses, en opposition à celles très riches de La Motte et Chavière. De plus, le second axe oppose les alpages du nord (La Motte et Chavière) de ceux du sud (Distroit), principalement en termes phénologiques. En particulier, nous avons observé des saisons de végétations aux démarrages et aux pics plus tardifs et des fins plus précoces, ainsi que des productions des mois de juillet et août plus importantes - avec des décroissances plus rapides - à La Motte et Chavière en comparaison à celles du Distroit (Annexe 7).

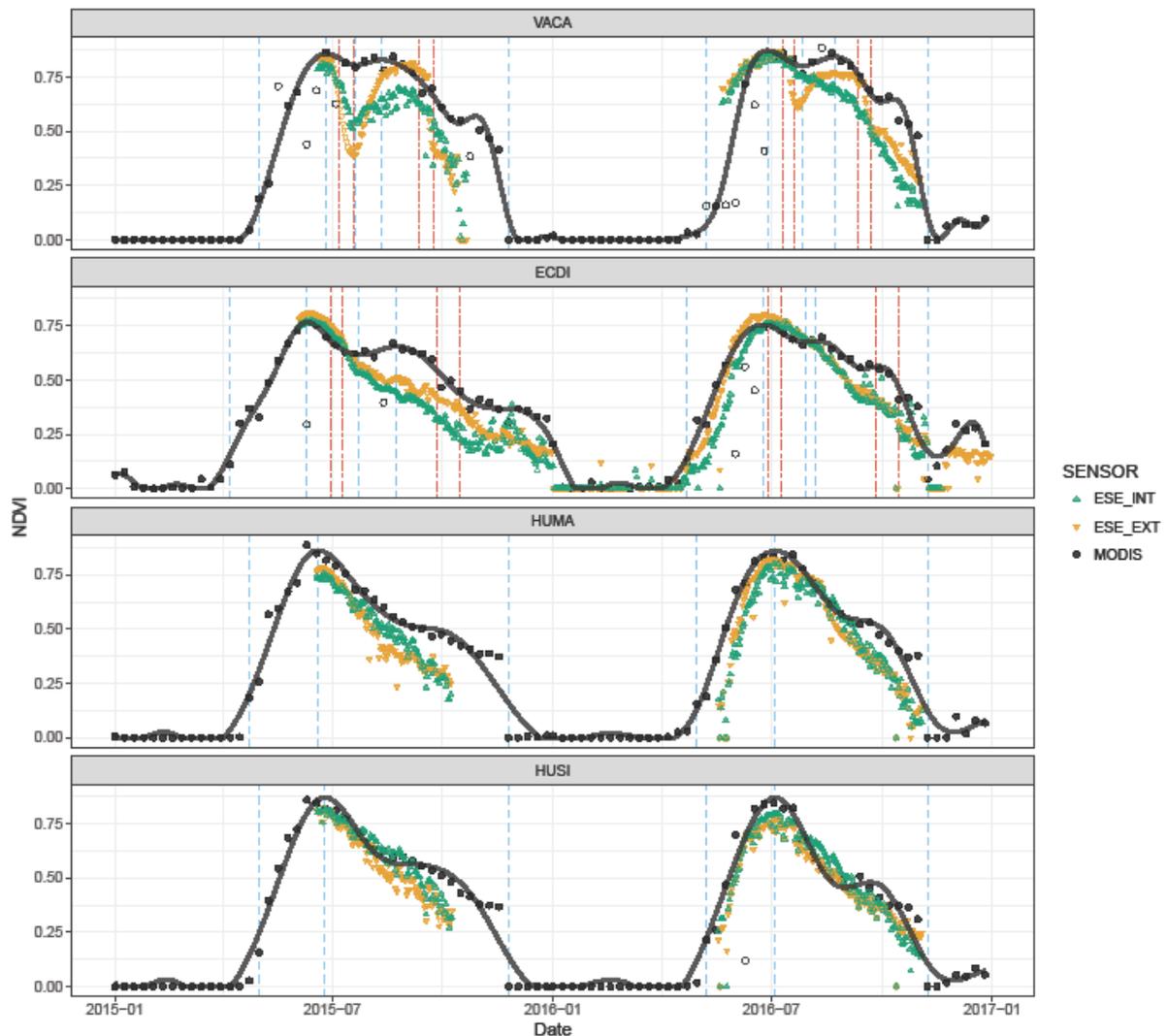


Fig. 24. Comparaison des séries temporelles du NDVI des prairies supra-forestières des sites échantillonnés (VACA : La Motte et Chavière, ECDI : Distroit, HUMA : Mays et HUSI : Signal) issues des données de télédétection satellite (MODIS) et acquises au sol sur la végétation à l'intérieur (ESE_INT) et à l'extérieur (ESE_EXT) des clôtures d'exclusion de pâturage. Les courbes d'interpolation des données MODIS sont représentées par les lignes noires. Les lignes bleues en pointillées représentent le démarrage, le pic et la fin des saisons de végétations, ainsi que les points d'inflexion des courbes de NDVI ; celles en rouge représentent les périodes d'estive dans les quartiers de pâturage où les sites instrumentés étaient situés.

L'effet du pâturage sur l'indice de végétation NDVI de MODIS a été mis en évidence tout particulièrement dans l'alpage de La Motte et Chavière lors de deux années étudiées (2015 et 2016) ; et ce autant pendant la période de pâturage suivant le pic de la saison de végétation (juillet), que pendant celle précédant l'automne (août-septembre) (Fig. 24). Dans cet alpage nous avons également observé un potentiel de repousse suite aux périodes de pâturage qui permet d'atteindre des valeurs de NDVI supérieures à celles des prairies où le

pâturage est exclu ; y compris pendant les années de canicule, comme en 2015. Ce phénomène de repousse a néanmoins été observé seulement dans le cas de La Motte et Chavière. Il semble être lié à une dynamique phénologique particulière avec un plateau de production maximale.

En comparant des métriques phénologiques entre les prairies supra-forestières avec et sans exclusion de pâturage, nos résultats n'ont pas mis en évidence des différences significatives dans la date d'occurrence des pics des saisons de végétation (Wilcoxon $V = 13.5$, $p = 1$). Cependant, des disparités ont été observées dans leur magnitude ($NDVI_{max}$) et dans l'intensité de la senescence pendant les 45 jours suivant le pic (SEN45). Plus précisément, des valeurs plus élevées de $NDVI_{max}$ (Wilcoxon $V = 3$, $p < 0.05$) et de SEN45 (Wilcoxon $V = 0$, $p < 0.01$) ont été observées dans les prairies pâturées par rapport à celles non-pâturées. Au contraire, lorsque nous avons comparé ces métriques estimées au sol et par satellite, nos tests ont montré des différences significatives uniquement pour $TNDVI_{max}$ (Wilcoxon $V = 0$, $p < 0.05$) ; et pas pour $NDVI_{max}$ (Wilcoxon $V = 11$, $p = 0.38$) ou SEN45 (Wilcoxon $V = 28$, $p = 0.20$) (Fig. 25).

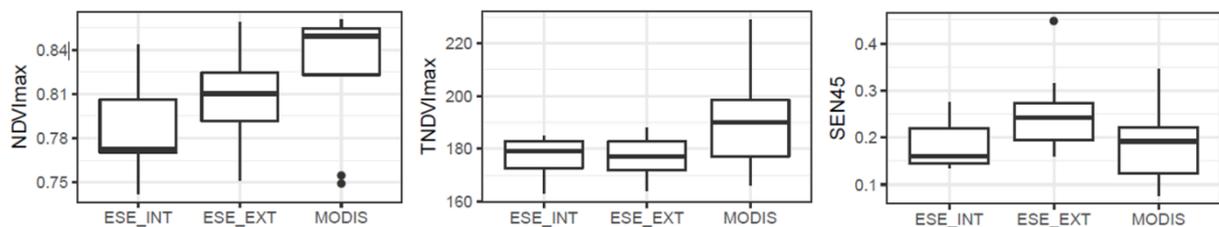


Fig. 25. Comparaison des métriques phénologiques à l'intérieur (ESE_INT) et à l'extérieur (ESE_EXT) des clôtures d'exclusion de pâturage ; et entre les données de télédétection acquises au sol (ESE_EXT) et par satellite (MODIS). Les résultats des tests de Wilcoxon sont présentés dans le texte. $NDVI_{max}$: valeur du NDVI au pic de la saison de végétation ; $TNDVI_{max}$: date d'occurrence du pic de végétation ; SEN45 : senescence pendant les 45 jours suivant le pic de végétation.

3.5 Discussion

Dans ce chapitre nous avons étudié les effets des modalités de la gestion pastorale sur la phénologie et la production végétales des prairies supra-forestières à différentes échelles spatio-temporelles. A l'échelle régionale et sur le long terme, nous avons décelé une influence positive de l'intensité du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières ; bien que cet effet soit plus ténu que celui lié au réchauffement climatique

(Section 3.2). Toujours à l'échelle régionale mais sur trois années récentes, nous avons également constaté que la variabilité intra-saisonnière de la phénologie végétale de ces prairies a été moins déterminée par l'intensité du pâturage que par les aléas climatiques observés en 2013 (printemps très tardif), 2014 (été très pluvieux) et 2015 (forte canicule). Le fait que le pâturage le plus intense soit observé dans les prairies les plus productives souligne l'adaptation des modalités d'utilisation des alpages aux capacités de production des ressources (Section 3.3). Enfin localement et sur le court terme, nos observations ont également témoigné d'un effet positif des pratiques pastorales sur les prairies supra-forestières, notamment sous la forme de repousses plus rapides et plus intenses en fin de saison (Section 3.4). Nous proposons deux mécanismes écologiques pour expliquer l'absence de relations fortes entre la phénologie des prairies supra-forestières et l'exploitation pastorale des alpages étudiés (i) la faible pression de pâturage dans les systèmes étudiés et (ii) le bon potentiel des végétations d'alpage à maintenir leur capacité de production malgré les prélèvements.

Dans le contexte des montagnes françaises, les Alpes se trouvent en effet parmi les massifs reportant les plus faibles pressions de pâturage. En 2010, les charges pastorales ont été de 0.50 UGB/ha dans les Alpes du Sud et de 0.69 UGB/ha dans les Alpes du Nord. Ce qui est bien inférieur à 1.40 UGB/ha, un seuil au-dessus duquel le degré d'exploitation est considéré comme intensif. De plus, les pressions de pâturage dans les Alpes ont subi peu de changements récents. En montagne et en haute montagne, les charges pastorales ont présenté des évolutions stables et à la baisse respectivement lors de la période de 1988 à 2010 (Dobremez and Borg, 2015). Il semblerait que l'absence de relations fortes entre le pâturage et la phénologie que nous avons observée à l'échelle régionale soit une conséquence du maintien de ces faibles pressions de pâturage sur le long terme dans ces systèmes.

À l'échelle locale, deux alpages parmi les quatre étudiés ont présenté des niveaux de charge pastorale représentatifs des moyennes régionales (La Motte et Chavière et Signal) ; tandis que les deux autres ont présentés des niveaux de charge soit bien inférieures, soit bien supérieures à ces moyennes (Distroit et Mays respectivement). Contrairement à nos attentes, le seul alpage pour lequel nos mesures de NDVI acquises au sol ont capturé l'effet

du pâturage sur la végétation n'a pas été celui soumis aux plus fortes charges pastorales. Le fait qu'une baisse de courte durée dans les valeurs du NDVI lors des périodes de pâturage ait été observée dans l'alpage de La Motte et Chavière et non pas dans celui du Signal, tous les deux soumis aux pressions de pâturage similaires, relève l'importance de ne pas réduire la caractérisation de la gestion pastorale aux seules valeurs de densité d'effectifs. Dans les cas de nos sites d'échantillonnage, il est par exemple probable que les troupeaux aient passé peu de temps à proximité des capteurs. La pression de pâturage n'étant pas homogène au sein de l'alpage, elle est donc nuancée en fonction de la mobilité des troupeaux, ce qui détermine en dernière instance la durée de l'action du pâturage sur des secteurs spécifiques. Ceci confirme l'importance des restrictions imposées par le pastoralisme à la mobilité des troupeaux (White et al., 2000; McNaughton, 1993) et souligne le besoin de tenir compte de ces informations lors des études destinées à comprendre les effets du pâturage sur la phénologie.

Dans ce contexte de faibles pressions pastorales, le pâturage façonne donc les communautés végétales des alpages notamment en exerçant une pression de sélection contre les ligneux et en contrôlant les populations d'espèces fortement compétitives qui détiennent en général un pauvre intérêt fourrager (comme par exemple, la fétuque paniculée). A l'inverse, l'intensification autant que l'abandon du pastoralisme peuvent avoir des effets négatifs sur les prairies. Ainsi, la dégradation, voire la perte des sols, ont été observées dans des prairies des milieux semi-arides soumises à l'intensification de l'activité pastorale (D'Odorico et al., 2013; Washington-Allen et al., 2010; Asner and Heidebrecht, 2003; Evans, 1998). Dans le cas de prairies en milieu tempéré, et notamment dans les Pyrénées, des changements d'orientation (de bovin à ovin) concomitant avec une forte augmentation des charges pastorales et la prévalence de modalités de conduite où les troupeaux sont peu surveillés ont eu comme conséquence une diminution de la capacité de production primaire (Gartzia et al., 2016). D'autre part, l'abandon du pâturage peut entraîner une diminution sur le long terme de la diversité et de l'hétérogénéité des communautés végétales, comme il a été observé sur des prairies subalpines des Alpes (Deléglise et al., 2011a, 2011b). L'abandon du pâturage peut également être associée à une diminution de la disponibilité des plantes fourragères (Deleglise, 2011), ainsi qu'à une augmentation des parties sénescentes des

plantes qui resteraient au sol en détriment des jeunes feuilles et des nouvelles pousses qui auront un accès plus limité à la lumière.

Nous émettons l'hypothèse que le bon potentiel des végétations d'alpage à maintenir leur capacité de production malgré le pâturage est lié à la biologie des espèces qui composent ces communautés. Il s'agit en effet d'espèces adaptées aux stress et perturbations qui sont caractéristiques des milieux de montagne (Körner, 2003), mais qui ont également été sélectionnées par l'activité pastorale ancienne dans ces milieux (Giguet-Covex et al., 2014), étant donné que l'ouverture du milieu nécessaire à la formation et le maintien de ces prairies dépend du pastoralisme. Ainsi, la diversité floristique observée dans ces prairies est le résultat d'une double sélection, la première physico-climatique et la deuxième anthropique. Cette double sélection favorise une forte plasticité des espèces qui leur offre notamment une capacité de réponse rapide aux conditions propices à la croissance végétale (De Boeck et al., 2016; Jung et al., 2014; Körner, 2003). La croissance rapide tout juste après la fonte de neiges et la repousse suite à la fin des courtes périodes de pâturage ou de sécheresse, comme celles que nous avons observées sur nos sites d'échantillonnage, seraient expliquées par la forte plasticité des plantes d'alpage. En ce qui concerne la repousse de la végétation, nous proposons qu'elle soit liée aux prairies où la courbe du NDVI présente un plateau de production maximal, plus qu'un pic. Nous pensons que ce plateau est indicatif d'un potentiel maximal de production qui n'est pas encore atteint sous les conditions environnementales actuelles. Cependant, il n'est pas possible avec nos analyses de connaître les limites de ce potentiel. Des études plus approfondies à cet égard seraient donc nécessaires, comme il sera discuté dans la dernière partie de ce manuscrit.

4. Discussion finale et conclusions

Les résultats de cette thèse ont contribué à une meilleure compréhension de l'effet des facteurs environnementaux sur le fonctionnement écologique des communautés végétales des prairies supra-forestières. Dans un premier temps nous avons mis en évidence des réponses positives de la végétation au réchauffement climatique et à certains événements extrêmes. En effet, un verdissement assez généralisé et sur le long terme à l'échelle des prairies des Alpes françaises a été observé ; ainsi que la diminution de la senescence et l'augmentation de la repousse à la suite de vagues de chaleur estivales, notamment en absence de périodes de sécheresse (Chapitre 2). Dans un deuxième temps, nous avons mis en évidence une influence du pâturage plus ténue que celle du climat sur la végétation. À l'échelle régionale et sur le long terme, une influence légère, mais positive, du pâturage sur le verdissement a été observée. A l'échelle locale et sur le court terme, les valeurs de NDVI ont diminué pendant les périodes de pâturage sur certains alpages. Toutefois, nous avons également observé une importante capacité de repousse de la végétation dans ces alpages (Chapitre 3). De manière générale, nos études ont montré l'existence de relations plus marquées entre les facteurs climatiques et la végétation des prairies, qu'entre cette dernière et les pressions de pâturage. À cet égard, nos différents résultats ont montré des tendances similaires malgré les différentes échelles spatio-temporelles couvertes par cette étude. Ils corroborent également des résultats reportés dans la bibliographie. Toutefois, on peut s'interroger sur les limitations des approches méthodologiques utilisées dans nos analyses, notamment en ce qui concerne l'utilisation des données de télédétection, le niveau de détail des données pastorales et les capacités de nos dispositifs de mesure sur le terrain. La discussion de ces limitations méthodologiques ainsi que des perspectives pouvant permettre d'améliorer des futures recherches sur nos sujets d'étude seront présentées par la suite.

Le verdissement des végétations des prairies dans les milieux de montagne a été expliqué comme la conséquence de l'augmentation des températures estivales et du rallongement des saisons de végétation, ce dernier résultant du raccourcissement des périodes nivales (Choler, 2015; Dedieu et al., 2016; Durand et al., 2009a; Jonas et al., 2008). Cependant, nos analyses ne nous permettent pas de comprendre totalement les réponses de la végétation à l'intrication entre le rallongement des périodes sans neige et le réchauffement estival dans

des contextes bioclimatiques différents. Il serait donc intéressant d'évaluer l'influence de l'augmentation de degré-jours de croissance sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières, aussi bien à l'échelle des populations que des surfaces végétalisées. Autrement dit, cela permettrait de distinguer les capacités spécifiques des plantes alpines, de différents contextes bioclimatiques, de profiter du rallongement des saisons et du réchauffement estival.

D'autre part, nous avons observé des réponses positives de la végétation au réchauffement estival, tout particulièrement lors des étés où les vagues de chaleur ne coïncidaient pas avec les périodes de sécheresse. Une tolérance aux températures atmosphériques très élevées, tant que l'humidité au sol reste suffisante, a également été mise en évidence pour les plantes des prairies supra-forestières dans le cadre d'une étude expérimentale (De Boeck et al., 2016). Ces faits relèvent l'importance de connaître les contraintes hydriques présentes sur les sites d'étude, encore méconnues pour les systèmes alpins. Cela nécessiterait la mise en œuvre de travaux de recherche pour étudier l'importance relative des contraintes thermiques et hydriques le long d'un gradient éco-hydrologique (comme par exemple : Alpes externes - Alpes internes ou Alpes du nord - Alpes du sud). À cet égard, il faudrait s'intéresser d'une part à évaluer la sensibilité phénologique de la végétation des prairies aux facteurs thermiques et hydriques ; et d'autre part à quantifier la magnitude des changements climatiques portant sur les régimes hydriques et thermiques. La synthèse de ces deux éléments devrait permettre d'avoir une vision plus globale des facteurs contribuant au verdissement le long de gradients bioclimatiques. Une telle approche a déjà été utilisée dans le contexte des milieux semi-arides pour étudier l'influence des facteurs climatiques sur la phénologie de la végétation à l'échelle planétaire à partir des données de télédétection (NDVI des images AVHRR GIMMS à 8 km) de la période de 1981 à 2007 (Fensholt et al., 2012). Cependant, appliquée à l'échelle des Alpes françaises, il serait plus judicieux d'utiliser des données de haute résolution afin de capturer l'hétérogénéité des milieux de montagne. Des données de télédétection de haute résolution sont de plus en plus disponibles à l'échelle régionale, toutefois, plus d'efforts sont nécessaires concernant l'évaluation des bilans hydriques en montagne. En outre, peu de dispositifs de suivi en continu de la teneur en eau des sols sont actuellement disponibles ; et il en est de même pour les régimes de précipitation qui sont toujours simulés avec beaucoup d'incertitude (Frei and Schär, 1998).

Des données précises de haute résolution sont en effet indispensables si l'on veut distinguer les réponses phénologiques des végétations alpines en distinguant les contextes bioclimatiques, et pas seulement les tendances générales comme nous l'avons fait dans nos travaux.

À l'échelle régionale et sur le long terme, nous avons montré un effet léger mais positif du pâturage sur la végétation des prairies supra-forestières que nous avons expliqué comme le résultat de l'intrication de deux facteurs : des adaptations biologiques des plantes au milieu alpin et des pratiques pastorales en adéquation avec la capacité de production des alpages. Il est évident que le pâturage est l'un des principaux responsables de l'ouverture des milieux indispensables à la formation et le maintien des prairies supra-forestières (Körner, 2003). Il est également connu que l'abandon du pâturage entraîne des effets négatifs sur ces prairies (Deleglise, 2011). Néanmoins, il semblerait qu'il y ait moins de connaissances concernant spécifiquement les effets positifs du pastoralisme dans ces milieux. À cet égard, comme nous l'avons suggéré dans le cas du climat, il serait nécessaire de se placer le long d'un gradient de charge pastorale plus important pour arriver à capturer et à quantifier les effets du pâturage sur la phénologie des prairies à l'échelle régionale. Nos résultats ont tendance à soutenir que le pâturage a un impact positif sur la capacité de charge des alpages étudiés. Autrement dit, nous n'avons pas détecté de situations dans lesquelles on peut présumer que le pâturage a eu un impact négatif sur la végétation. Cela pourrait signifier soit que cet impact négatif n'existe pas sur les alpages étudiés, soit que le gradient de pression de pâturage n'est pas assez marqué pour être détecté, soit que les charges pastorales estimées à l'échelle de l'alpage ne sont pas assez précises pour déceler cet impact. Une alternative pour combler ces limitations serait de réaliser des analyses plus ciblées sur des alpages où l'on connaît des charges pastorales inadaptées aux ressources disponibles, en s'appuyant sur l'expertise des agents des parcs. Une autre serait de s'intéresser à l'ensemble de zones où l'on a identifié, lors de nos études à l'échelle régionale, des tendances contraires au verdissement.

L'originalité des travaux de cette thèse a été de distinguer l'importance relative des influences climatiques et pastorales sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières à différentes échelles spatio-temporelles, tout en utilisant des données

pastorales et de télédétection provenant de sources variées. Concernant les technologies de télédétection, il est évident que leur utilisation en milieux de montagne est restreinte par les conditions très hétérogènes de ces surfaces. Nos résultats ont cependant confirmé le potentiel de la télédétection pour étudier la phénologie végétale dans ces systèmes en utilisant des données de moyenne résolution (MODIS, 250 m). À cet égard, nous soulignons l'importance de l'utilisation de métriques complémentaires à la valeur maximale ou intégrale du NDVI, qui sont les plus couramment employées dans la littérature scientifique (Carlson et al., 2017; Colombo et al., 2011; Fontana et al., 2008; Jolly et al., 2005b; Pettorelli et al., 2005), notamment afin de distinguer des dynamiques liées aux phases phénologiques (croissance, senescence, repousse). Concernant les données de télédétection acquises au sol, une distinction majeure s'impose entre les mesures à la volée et les suivis en continu sur des sites instrumentés. Une forte incertitude des mesures à la volée a été constatée, liée à l'incapacité du NDVI à capturer les variabilités entre différents types de communautés végétales. En conséquence, tant que les courbes du NDVI en fonction de la biomasse végétale ne sont pas calibrées spécifiquement par type de communauté végétale, les comparaisons spatiales avec ces mesures à la volée ne sont toujours pas pertinentes. Au contraire, les mêmes types de mesures réalisées en continu sur les alpages ont fourni des séries de NDVI suffisamment précises pour en extraire des métriques phénologiques et des cinétiques de biomasse. Ces observations justifient tout particulièrement la mise en œuvre d'un travail pour tester la capacité des données de télédétection satellite à déceler des situations de changements de la gestion pastorale sur des sites bien documentés.

Enfin, l'utilisation des données de télédétection est sans doute très prometteuse dans l'étude écologique des prairies supra-forestières situées dans les milieux de montagne. En particulier, nos résultats confirment une haute performance des données de télédétection pour capturer des réponses phénologiques des prairies supra-forestières. Les atouts de la télédétection l'emportent sur les limitations discutées ci-dessus. Il est attendu que l'augmentation rapide de la disponibilité des produits de télédétection satellite de haute résolution spatiale et temporelle permettra à l'avenir de mieux capturer les dynamiques phénologiques dans les milieux de montagne. Par la suite, il faudrait envisager la quantification des relations entre les forçages environnementaux et les réponses phénologiques de la végétation. Ces réponses étant très probablement non linéaires, ce

travail doit être capable d'identifier les effets seuils dont la connaissance est indispensable pour passer à une approche pronostique. L'objectif à terme serait donc de construire des relations semi-mécanistes entre les variables environnementales et phénologiques qui pourraient être incorporées dans des modèles climatiques (Arora and Boer, 2005).

Annexe 1

Produits d'imagerie spectrale

Ce tableau présente un récapitulatif des caractéristiques spatiales (résolution), temporelles (périodicité) et spectrales d'un bon nombre des produits d'imagerie spectrale parmi les plus utilisés de nos jours.

Caractéristiques des produits d'imagerie spectrale

Sigles	Description	Dates	Périodicité	Résolution spatiale	Bandes (µm)	Type spectral
Aster	Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer (japanese sensor on TERRA satellite, NASA)	2000-		Haute: 15 m	0.520–0.600 0.630–0.690 0.760–0.860 0.760–0.860 (VNIR : visible & near IR)	Multispectrale
				30 m	1.600–1.700 2.145–2.185 2.185–2.225 2.235–2.285 2.295–2.365 2.360–2.430 (SWIR : short wave IR)	
				90 m	8.125–8.475 8.475–8.825 8.925–9.275 10.250–10.950 10.950–11.650 (TIR : long-wave IR or thermal IR)	
GIMMS	Global Inventory Modeling and Mapping Studies (NDVI product derived from AVHRR from NOAA satellite series 7, 9, 11, 14, 16 and 17, corrected for calibration, view geometry, volcanic aerosols, and other effects not related to vegetation change)	1981-2006	15 d	8 km		
AVHRR	Advanced Very High Resolution Radiometer (TIROS-N, NOAA-6-19, MetOp-A)	1980-		Moyenne: 1000 m	0.58-0.68 0.725-1 1.58-1.64 3.55-3.93 10.30-11.30 11.50-12.50	Multispectrale

Sigles	Description	Dates	Périodicité	Résolution spatiale	Bandes (µm)	Type spectral
EO-1 ALI	Earth Observing-1 Mission, Advanced Land Imager (NASA)	2000-	16 j (Landsat 7 + 1')	Haute: 30 m	0.433-0.453 0.450-0.515 0.525-0.605 0.630-0.690 0.775-0.805 0.845-0.890 1.200-1.300 1.550-1.750 2.080-2.350 (including SWIR)	Multispectrale
GeoEye-1		2008-	2-8 j	Très haute: 1.84 m	0.480-0.690 (panchromatic)	Multispectrale
				0.46 m	0.450-0.510 0.510-0.580 0.655-0.690 0.780-0.920 (Blue, Green, Red, NIR)	
Landsat 1	Spaceborne multi-spectral Sensor (NASA)	1972-1978	18 j	Haute: 79 m	0,5-0,6 0,6-0,7 0,7-0,8 0,8-1,1	Multispectrale
Landsat 2	Spaceborne multi-spectral Sensor (NASA)	1975-1981	18 j	Haute: 79 m	0,5-0,6 0,6-0,7 0,7-0,8 0,8-1,1	Multispectrale
Landsat 3	Spaceborne multi-spectral Sensor (NASA)	1982-1993	18 j	Haute: 79 m	0,5-0,6 0,6-0,7 0,7-0,8 0,8-1,1	Multispectrale
Landsat 4	Spaceborne multi-spectral Sensor (NASA)	1972-1978	16 j	Haute: 30 m	0,45-0,52 0,52-0,6 0,63-0,69 0,76-0,9 1,55-1,75 2,08-2,35 10,4-12,5 (infrarouge thermique)	Multispectrale

Sigles	Description	Dates	Périodicité	Résolution spatiale	Bandes (µm)	Type spectral
Landsat 5	Spaceborne multi-spectral Sensor (NASA)	1972-1978	16 j	Haute: 30 m	0,45-0,52 0,52-0,6 0,63-0,69 0,76-0,9 1,55-1,75 2,08-2,35 10,4-12,5 (infrarouge thermique)	Multispectrale
Landsat 7	Spaceborne multi-spectral Sensor (NASA)	1999-	16 j	Haute: 30 m	0,45-0,52 0,52-0,6 0,63-0,69 0,76-0,9 1,55-1,75 2,08-2,35 10,4-12,5 (infrarouge thermique)	Multispectrale
LDCM	Landsat 8 - Spaceborne multi-spectral (NASA) sensor		16 j	Haute: 30 m	0,52-0,9 µm (panchromatique) 0,433-0,453 0,45-0,515 0,525-0,6 0,63-0,68 0,845-0,885 1,56-1,66 1,36-1,39 2,1-2,3 10,3-11,3 11.5-12.5 (infrarouge thermique)	Multispectrale
MODIS			1, 8 16 j	Moyenne: 250, 500, 1000 m	0,5-0,68 (panchromatique)	Multispectrale
QuickBird				Très haute: <2.5 m		Multispectrale
SPOT 1, 2, 3	Système Probatoire d'Observation de la Terre / Satellite Pour l'Observation de la Terre (satellite français, Centre National d'Etudes Spatiales CNES)	1986-1996	2-3 j	Très haute: 20 m 10 m	0.50-0.59 0.61-0.68 0.78-0.89 (Green, Red, NIR) 0.50-0.73 (panchromatique)	Multispectrale

Sigles	Description	Dates	Périodicité	Résolution spatiale	Bandes (µm)	Type spectral
SPOT 4	Système Probatoire d'Observation de la Terre / Satellite Pour l'Observation de la Terre (satellite français, Centre National d'Etudes Spatiales CNES)	1998-2013	2-3 j	Très haute: 20 m 10 m	0.50-0.59 0.61-0.68 0.78-0.89 1.58-1.75 (Green, Red, NIR, MIR) 0.61-0.68 (RED)	Multispectrale
SPOT 5	Système Probatoire d'Observation de la Terre / Satellite Pour l'Observation de la Terre (satellite français, Centre National d'Etudes Spatiales CNES)	2002-2015	2-3 j	Très haute: 10 m 5 m 2.5 m	0.50-0.59 0.61-0.68 0.78-0.89 1.58-1.75 (Green, Red, NIR, MIR) 0.48-0.71 (panchromatique) 0.48-0.71 (panchromatique)	Multispectrale
SPOT 6, 7	Système Probatoire d'Observation de la Terre / Satellite Pour l'Observation de la Terre (satellite français, Centre National d'Etudes Spatiales CNES)	2012-	2-3 j	Très haute: 1.5, 6 m 1.5 m	0.455-0.525 0.530-0.590 0.625-0.695 0.760-0.890 (Blue, Green, Red, NIR) 0.455-0.745 (panchromatique)	Multispectrale
AVIRIS	Airborne Visible/Infrared Imaging Spectrometer			Très haute: 4.5 m	Inclut SWIR pour calcul de CAI	Hyperspectrale
EO-1 Hyperion	Earth Observing-1 Mission (NASA)	2000-	16 j (Landsat 7 + 1')	Haute: 30 m	0.4-2.5 (220 contiguos bands of 0.01) (including VNIR, SWIR)	Hyperspectrale
EO-1 LEISA-LAC	Earth Observing-1 Mission, Linear Etalon Imaging Spectrometer Array – Atmospheric Corrector (NASA)	2000-	16 j (Landsat 7 + 1')		0.8-1.6 (micron wavelength IR band)	Hyperspectrale
HSI	LEWIS Hyperspectral Imaging Instrument				(including VNIR, SWIR)	Hyperspectrale

Annexe 2

Métriques de télédétection

Ce tableau présente un récapitulatif des métriques de télédétection utiles à l'étude de la végétation. Bien que le calcul d'un bon nombre d'entre elles dépend des réflectances de surface dans les bandes du rouge et du proche rouge - comme le très connu Indice de Différence Normalisé de la Végétation (NDVI) -, d'autres peuvent se servir des bandes alternatives comme le vert et le moyen infra-rouge.

Métriques de télédétection pour l'étude de la végétation

Indice	Description	Calcul	Source
<i>NIR / Red</i>			
DVI	Difference Vegetation Index	$NIR - Red$	(Jordan, 1969)
RVI (SR)	Ratio Vegetation Index Simple Ratio	NIR / Red	(Pearson and Miller, 1972) (Tucker, 1979)
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index	$(NIR - Red) / (NIR + Red)$	(Rouse et al., 1974)
GI	Growth Index	$(NDVI_m - NDVI_n) / (NDVI_m + NDVI_n)$ time m (May to September 2008) n (May to September 2003-2007)	(Xu et al., 2013)
RDVI	Renormalized Difference Vegetation Index	$(NIR - Red) / \sqrt{(NIR + Red)}$	(Roujean and Breon, 1995)
EVI	Enhanced Vegetation Index	$2.5 \times \frac{(R_{NIR} - R_{red})}{(R_{NIR} + 6 \times R_{red} - 7.5 \times R_{blue} + 1)}$	(Huete et al., 1994)
MSR	Modified Simple Ratio	$(NIR/Red - 1) / \sqrt{(NIR/Red + 1)}$	(Chen, 1996)
SAVI	Soil-Adjusted Vegetation Index	$(1+L) (NIR - Red) / (NIR + Red + L)$	(Huete, 1988)
MSAVI	Modified Soil-Adjusted Vegetation Index	$0.5 \{2 NIR + 1 - \sqrt{[(2 NIR + 1)^2 - 8(NIR - Red)]}\}$	(Qi et al., 1994)
SARVI	Soil and Atmospherically Resistant Vegetation Index	$(1 + L) (NIR - R_{rb}) / (NIR + R_{rb} + L)$ $R_{rb} = R_r - \gamma(R_b - R_r)$, where R_{rb} =corrected Red, R_r =Red and R_b =Blue, $\gamma=1$	(Kaufman and Tanre, 1992)
<i>Green</i>			
GNDVI	Green Normalized Difference Vegetation Index	$(NIR - Green) / (NIR + Green)$	(Gitelson et al., 1996)
GARI	Green Athmospherically Resistant Vegetation Index		(Gitelson et al., 1996)
MCARI1	Modified Chlorophyll Absorption Ratio Index 1	$1.2 [2.5(NIR - Red) - 1.3(NIR - Green)]$	(Haboudane, 2004)
MTVI1	Modified Triangular Vegetation Index 1	$1.2 [1.2(NIR - Green) - 2.5(Red - Green)]$	(Haboudane, 2004)
MCARI2	Modified Chlorophyll Absorption Ratio Index 1	$\frac{1.5[2.5(R_{800} - R_{670}) - 1.3(R_{800} - R_{550})]}{\sqrt{(2R_{800} + 1)^2 - (6R_{800} - 5\sqrt{R_{670}}) - 0.5}}$ R800 : NIR R670 : Red R550 : Green	(Haboudane, 2004)
MTVI2	Modified Triangular Vegetation Index 1	$\frac{1.5[1.2(R_{800} - R_{550}) - 2.5(R_{670} - R_{550})]}{\sqrt{(2R_{800} + 1)^2 - (6R_{800} - 5\sqrt{R_{670}}) - 0.5}}$ R800 : NIR R670 : Red R550 : Green	(Haboudane, 2004)
gCC	Green Chromatic Coordinate		(Sonnentag et al., 2012)
GEX	Excess Green		(Sonnentag et al., 2012)

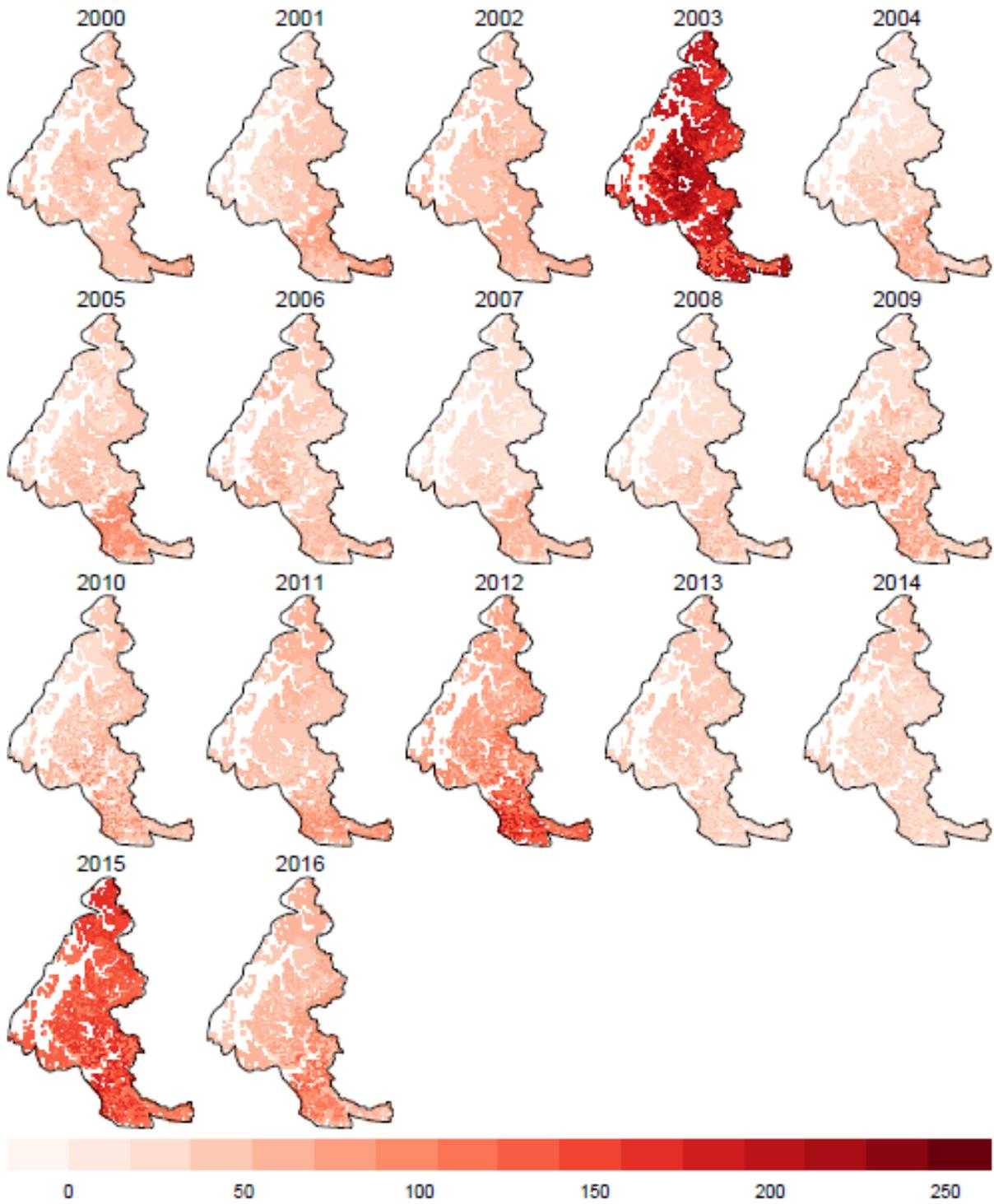
Indice	Description	Calcul	Source
<i>SWIR</i>			
ISR	Infrared Simple Ratio	$\text{NIR} / \text{SWIR1}$	(Fernandes et al., 2003)
NDI15 (NDWI)	Normalized Difference Infrared Index 5	$(\text{NIR} - \text{SWIR1}) / (\text{NIR} + \text{SWIR1})$	(Hardisky et al., 1983)
	Normalized Difference Water Index	R800 : NIR R1625 : SWIR1	(Gao, 1996)
NDI17	Normalized Difference Infrared Index 7	$(\text{NIR} - \text{SWIR2}) / (\text{NIR} + \text{SWIR2})$ R800 : NIR R2220 : SWIR2	(Hardisky et al., 1983)
<i>Blue</i>			
ARVI	Atmospherically Resistant Vegetation Index		(Kaufman and Tanre, 1992)
<i>Others</i>			
MASD	Mean Absolute Spectral Dynamic	$\text{MASD} = \frac{1}{m-1} \sum_{t=1}^{m-1} \left(\frac{1}{n} \sum_{i=b}^n \rho_i^t - \rho_i^{t+1} \right)$	(Franke et al., 2012)

Annexe 3

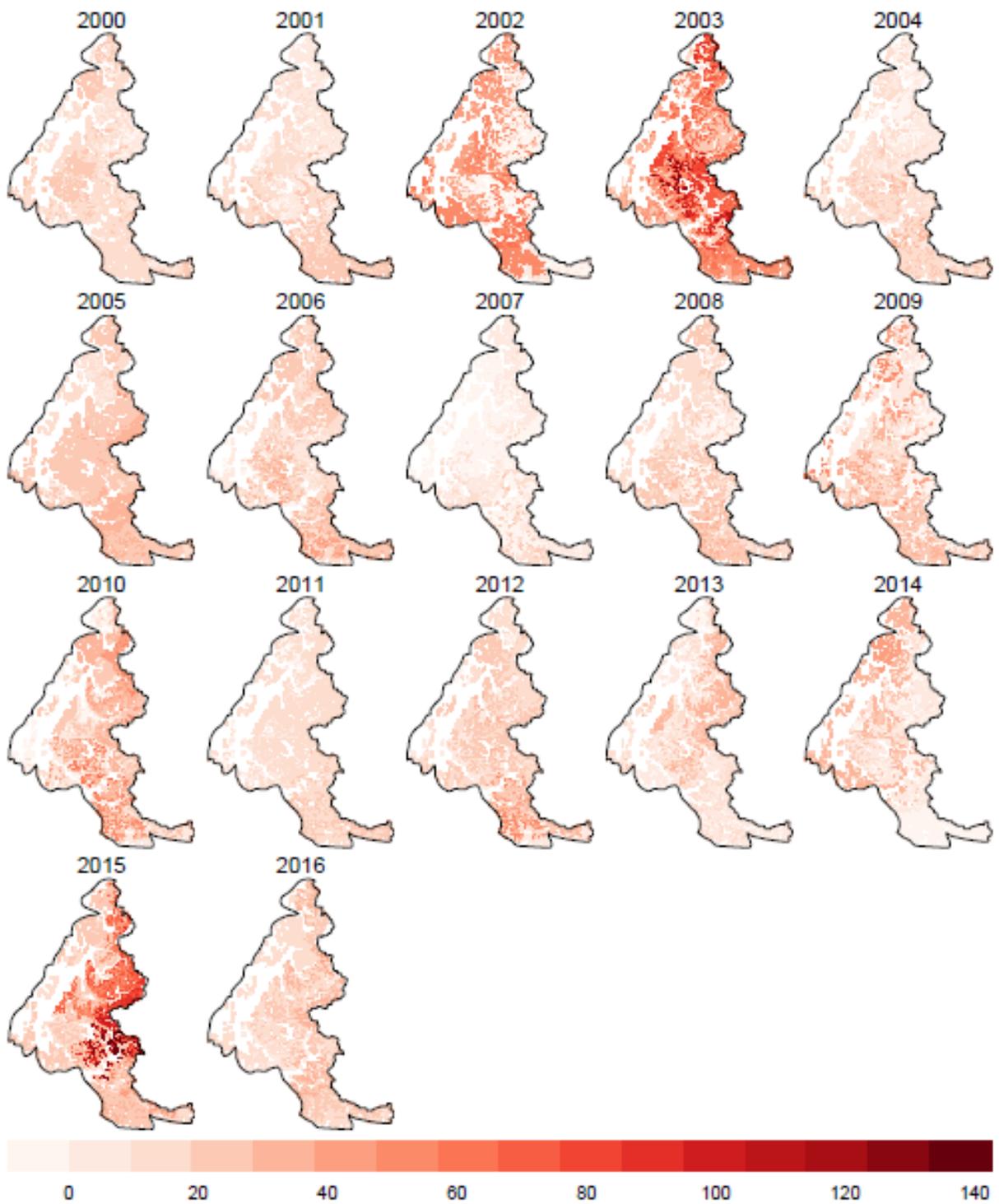
Cartes météorologiques 2000-2016 (HWI et précipitation) des prairies supra-forestières des Alpes françaises

La distribution spatiale des métriques météorologiques (Heat Wave Index et anomalie des précipitations) utilisées pour évaluer l'effet des vagues de chaleur et des sécheresses sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises est représentée dans les cartes à continuation qui ont été créées à partir des données du modèle du climat SAFRAN développé par Météo France.

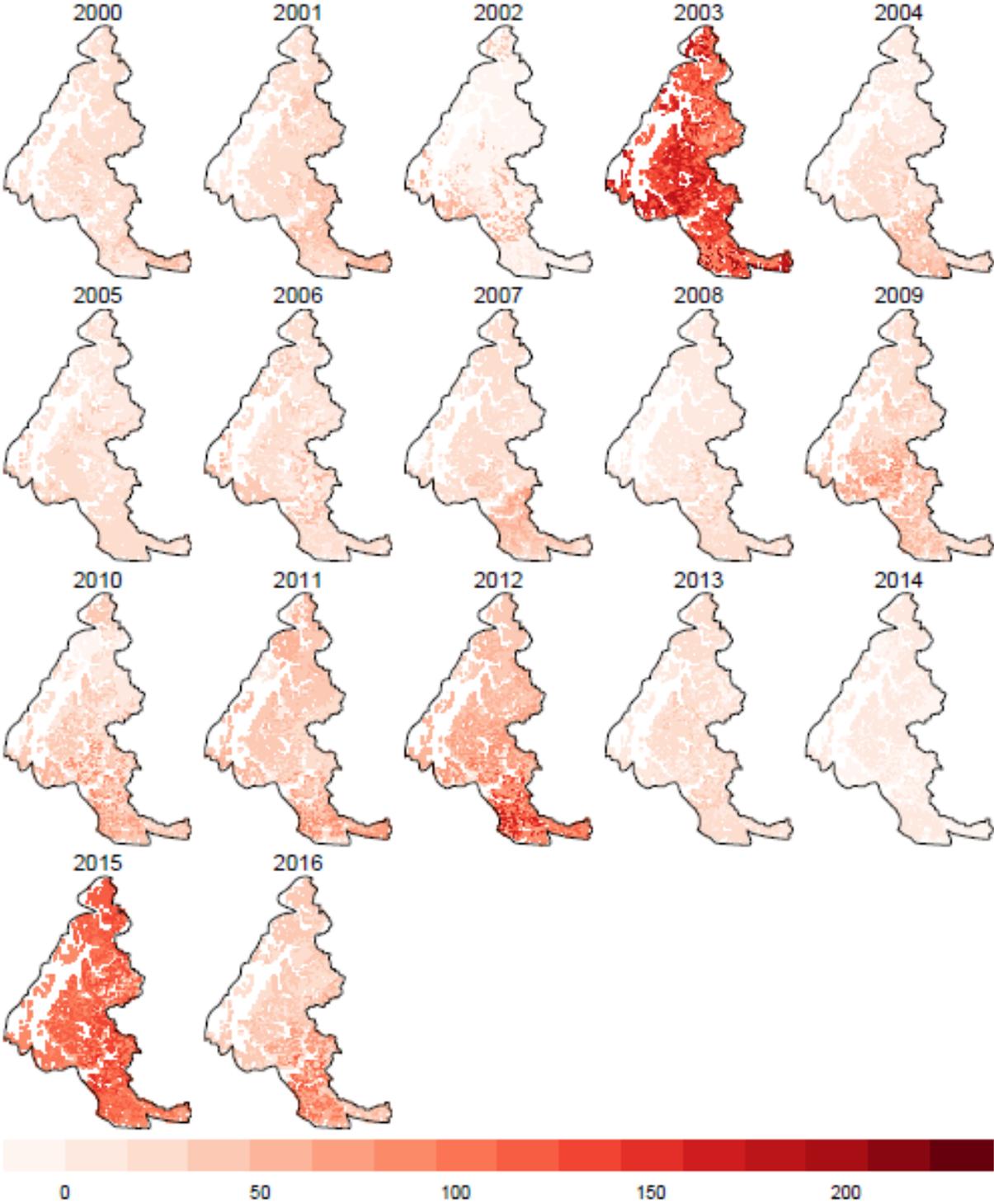
Heat Wave Index (HWI) de l'été météorologique (JJA)



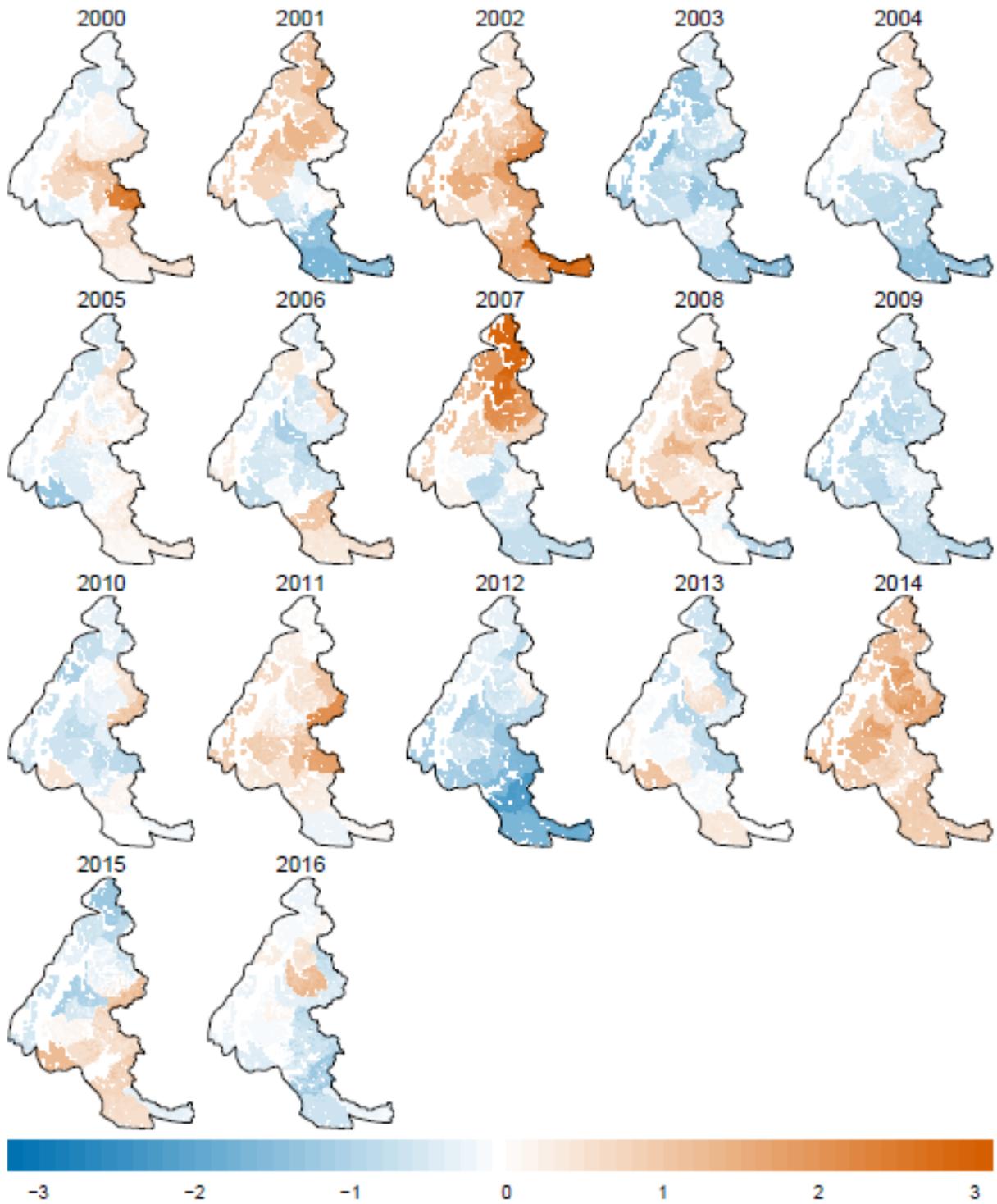
Heat Wave Index (HWI) des 30 jours précédant le pic de végétation (B30)



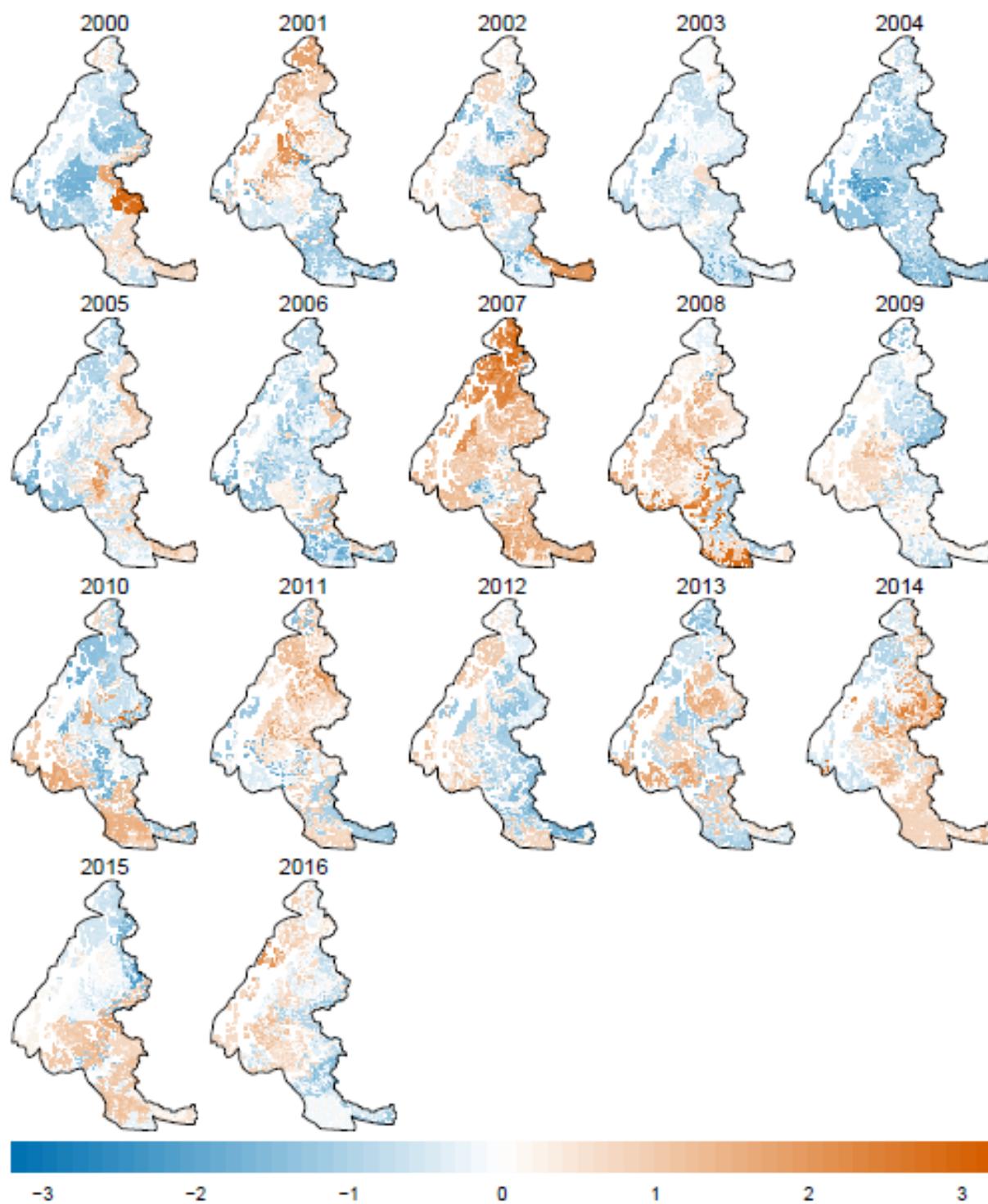
Heat Wave Index (HWI) des 60 jours suivant le pic de végétation (A60)



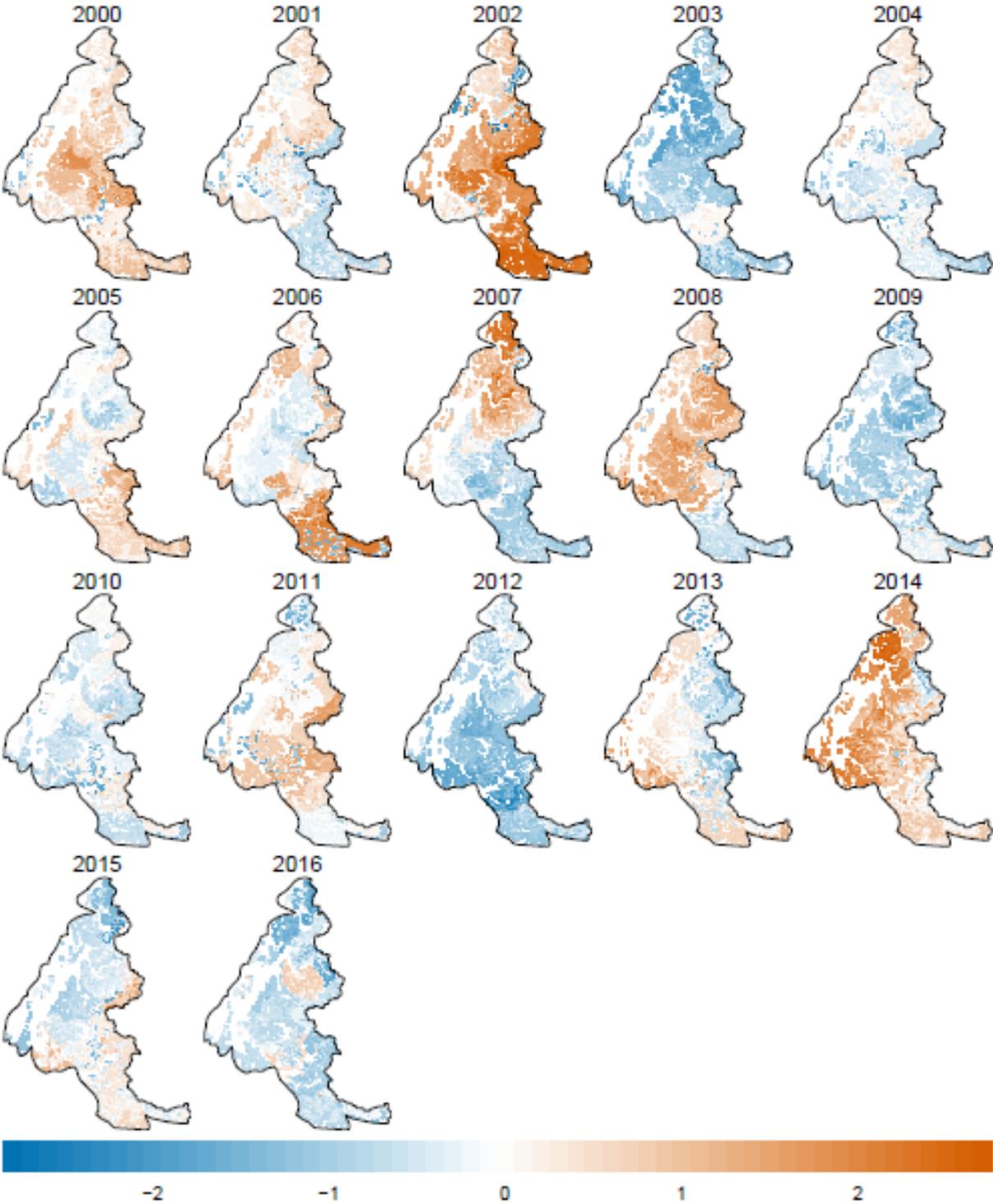
Anomalie des précipitations lors de l'été météorologique (JJJ)



Anomalie des précipitations lors des 30 jours précédant le pic de végétation



Anomalie des précipitations lors des 60 jours suivant le pic de végétation (A60)

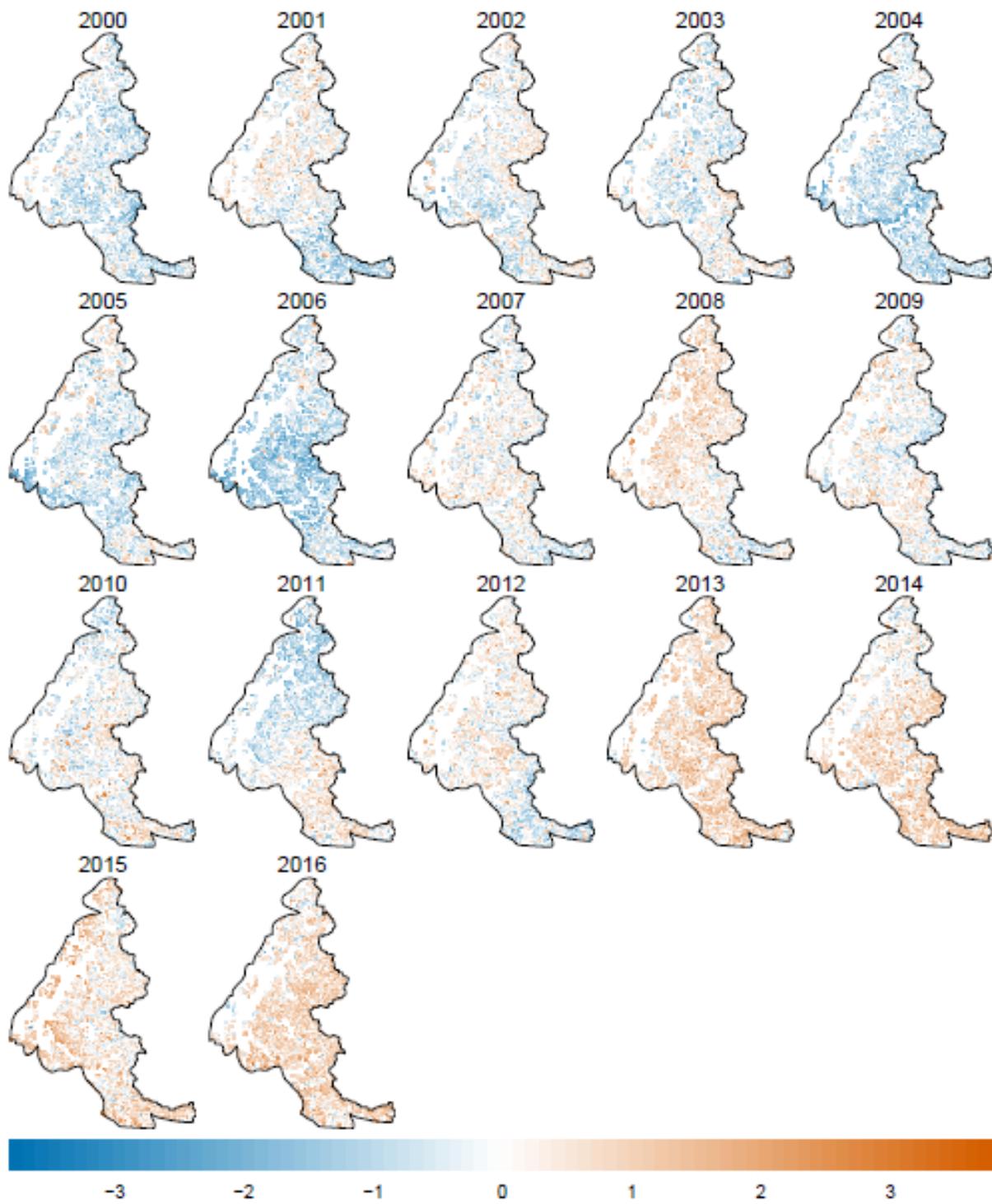


Annexe 4

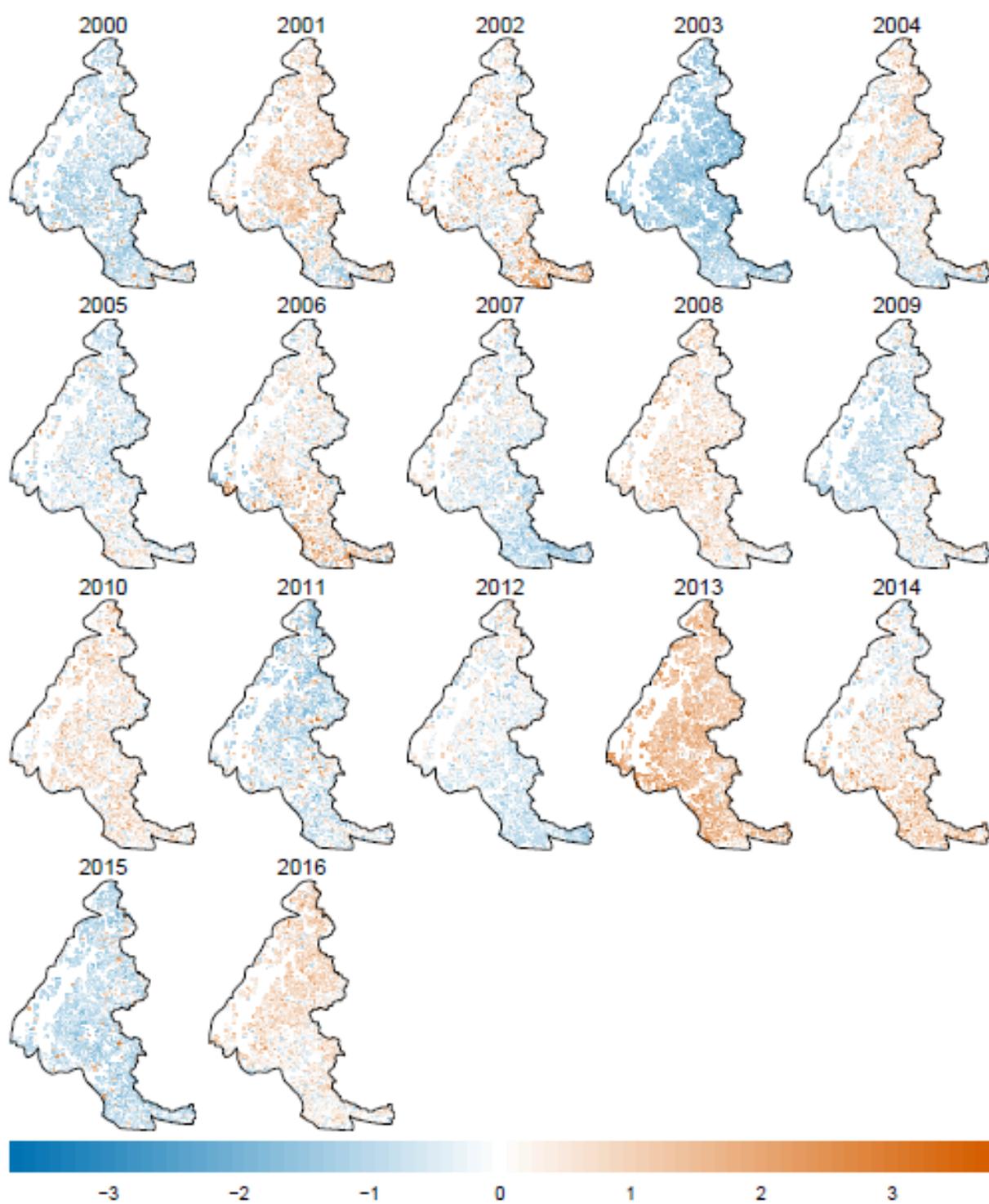
Cartes phénologiques 2000-2016 (pic de végétation, senescence et repousse) des prairies supra-forestières des Alpes françaises

La distribution spatiale des métriques phénologiques (pic de végétation, senescence et repousse) utilisées pour évaluer l'effet des vagues de chaleur et des sécheresses sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises est représentée dans les cartes à continuation qui ont été créées à partir des données de l'Indice de Différence Normalisé de Végétation (NDVI) issues des produits de télédétection de moyenne résolution (MODIS à 250 m).

Anomalie des magnitudes du pic productif de la saison de végétation (NDVI_{max})



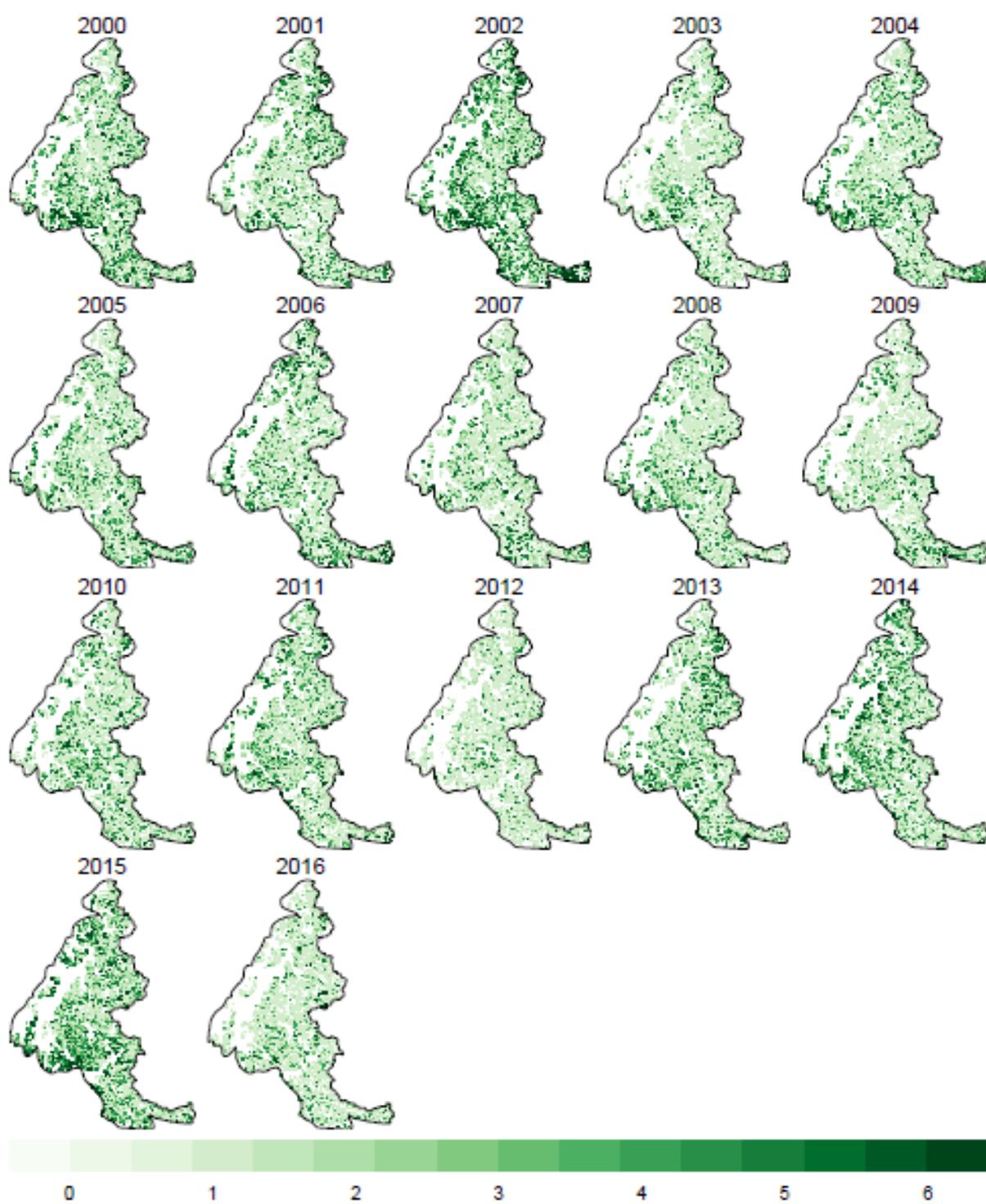
Anomalie des dates d'occurrence du pic productif de la saison de végétation ($TNDVI_{max}$)



Anomalie des senescences lors des 60 jours suivant le pic de végétation (SEN60)



Occurrence des repousses lors des 60 jours suivant le pic de végétation (REG60)

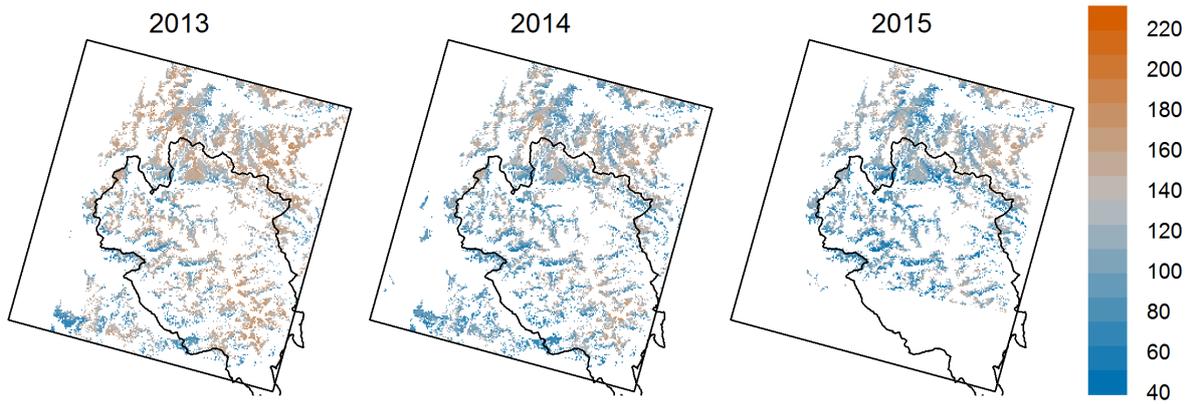


Annexe 5

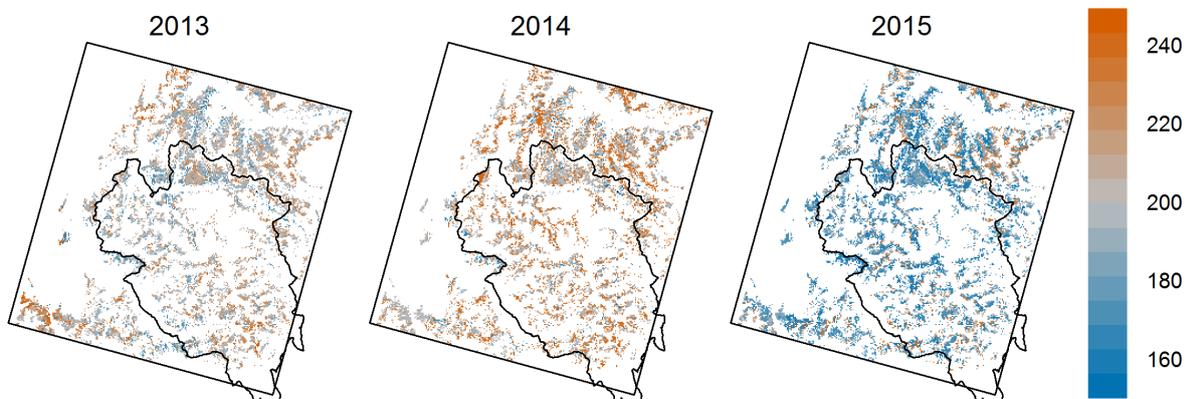
Cartes phénologiques 2013, 2014 et 2015 des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4

La distribution spatiale des métriques phénologiques utilisées pour étudier l'influence du pâturage sur la variabilité saisonnière de la phénologie des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4 est présentée dans les cartes suivantes qui ont été créées à partir des données de l'Indice de Différence Normalisé de Végétation (NDVI) issues des produits de télédétection de haute résolution (SPOT-4, SPOT-5 et Landsat-8).

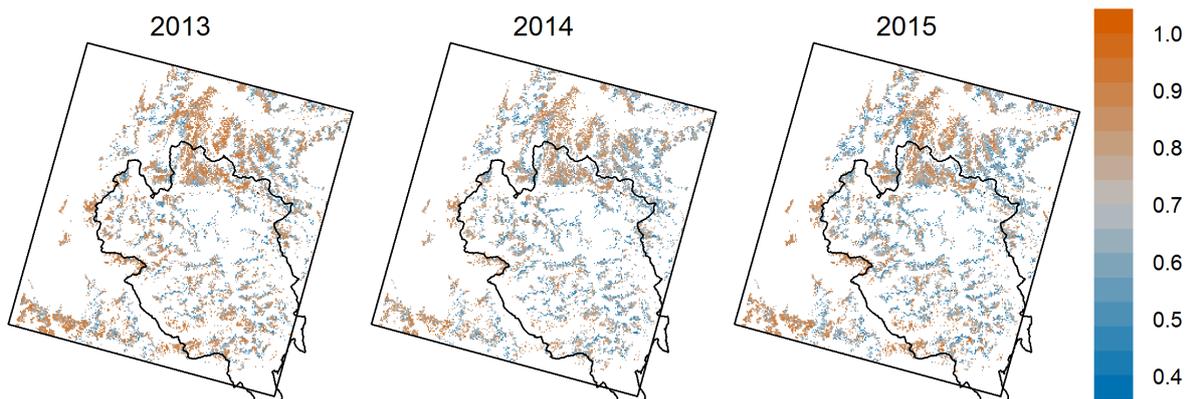
Date (jours juliens) de la fonte des neiges (FSFD)



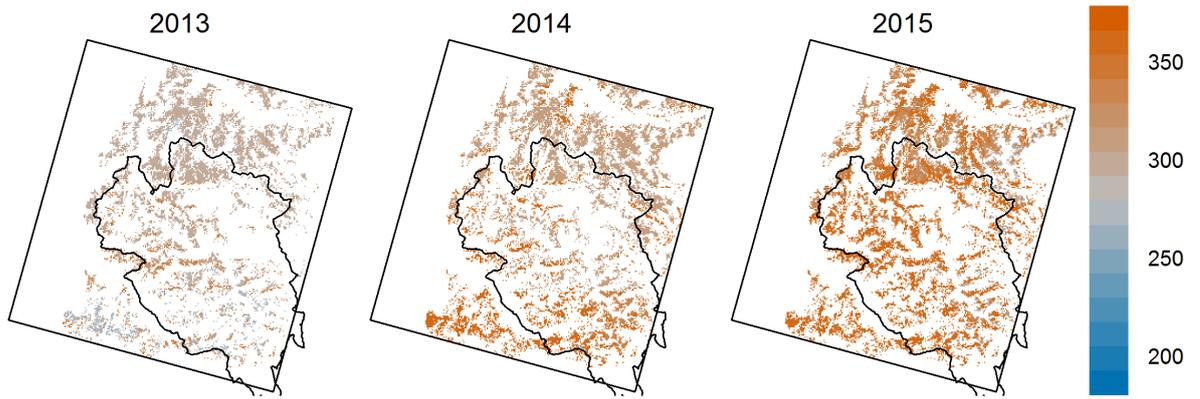
Date (jours juliens) au pic productif de la végétation ($TNDVI_{max}$)



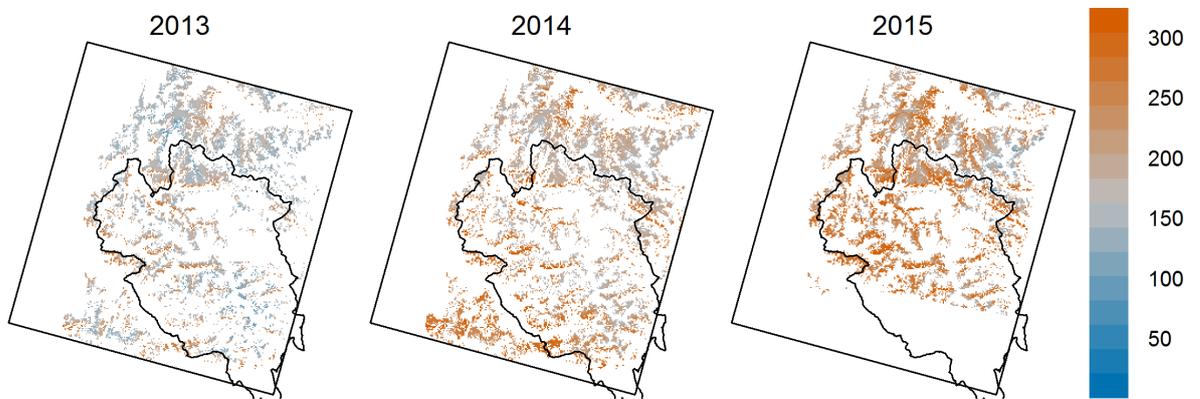
Intensité du pic productif de la végétation ($NDVI_{max}$)



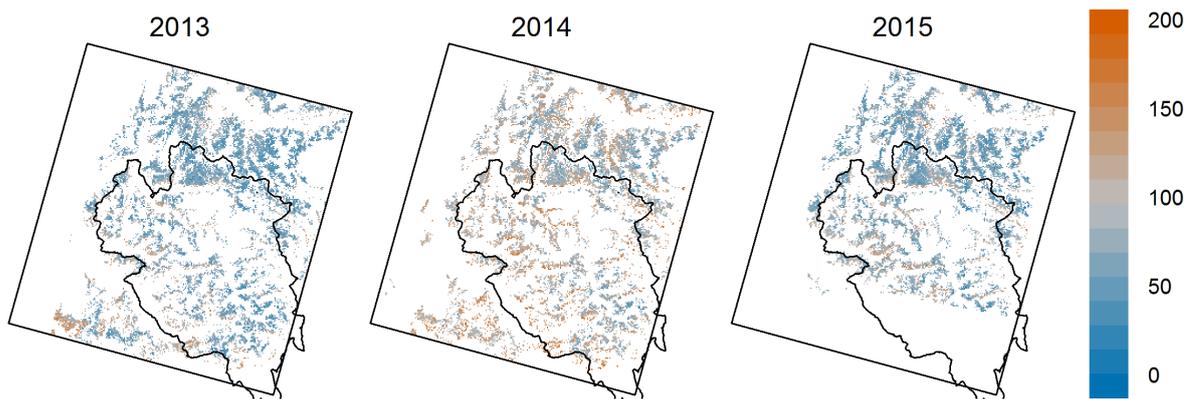
Date (jours juliens) de la remise en neige (LSFD)



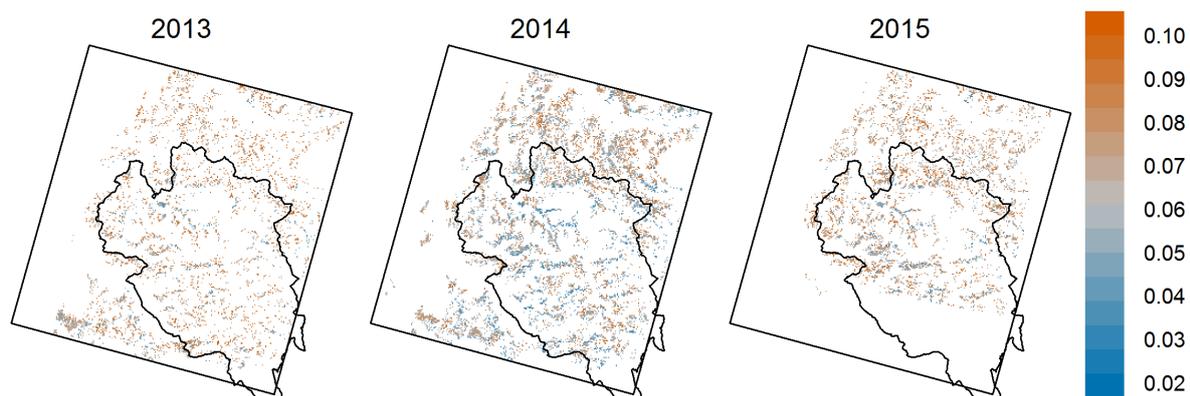
Durée (jours) de la période sans neige (SFP)



Durée (jours) de la phase de croissance de la végétation (GP)



Vitesse ($[10 \text{ jours}]^{-1}$) de croissance de la végétation (GSpeed)



Annexe 6

Phénologie végétale et pâturage dans les prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4

Résultats des tests statistiques de comparaison des métriques phénologiques issues des données de télédétection de haute résolution en fonction de l'intensité du pâturage estimée à partir de l'Enquête Pastorale 2012-2014 (SUACI et al., 2015) pour les prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4. Des tests paramétriques des étendues de Tukey ont été réalisés dans la comparaison de la magnitude du pic de la saison de végétation ($NDVI_{max}$) ; tandis que des tests non-paramétriques de Wilcoxon l'ont été dans celles des dates du pic de la saison de végétation ($TNDVI_{max}$), des longueurs des périodes sans neige (SFP), des longueurs des périodes de croissance (GP), et de la vitesse de cette dernière (GSpeed). Dans tous les cas, les tests ont considéré les trois années étudiées (2013, 2014 et 2015) ensemble et séparément.

Tests des étendues de Tukey pour la comparaison des NDVI_{max}

Métrique	Pâturage	Diff. ^a	IC 95% ^b	p ^c	Pâturage	Diff. ^a	IC 95% ^b	p ^c	
	<i>Toutes années confondues</i>				<i>Années séparément</i>				
NDVI _{max}	MED-LOW	0.04	(0.03, 0.05)	***	2013	MED-LOW	0.04	(0.02, 0.06)	***
	HIGH-LOW	0.08	(0.06, 0.09)	***		HIGH-LOW	0.07	(0.05, 0.10)	***
	HIGH-MED	0.03	(0.02, 0.05)	***		HIGH-MED	0.03	(0.01, 0.05)	***
					2014	MED-LOW	0.04	(0.02, 0.06)	***
						HIGH-LOW	0.07	(0.04, 0.09)	***
						HIGH-MED	0.03	(0.00, 0.05)	*
					2015	MED-LOW	0.04	(0.02, 0.06)	***
						HIGH-LOW	0.09	(0.06, 0.11)	***
						HIGH-MED	0.04	(0.02, 0.07)	***

^a Différence du NDVI_{max} estimé entre les catégories de pâturage.

^b Intervalle de confiance à 95%.

^c Significativité du test (*p*-valeur) : non significatif (NS), *p* < 0.1 (.), *p* < 0.05 (*), *p* < 0.01 (**), *p* < 0.001 (***).

Tests de Wilcoxon pour la comparaison des TNDVI_{max}, SFP, GP et GSpeed

Métrique	Pâturage	W ^a	Diff. ^b	p ^c	Pâturage	W ^a	Diff. ^b	p ^c	
	<i>Toutes années confondues</i>				<i>Années séparément</i>				
TNDVI_{max}	MED-LOW	274661.5	<1	*	2013	MED-LOW	34056.5	----	NS
	HIGH-LOW	96343.0	-7	***		HIGH-LOW	9539.5	-7	***
	HIGH-MED	132874.0	-6	***		HIGH-MED	11503.5	-7	***
					2014	MED-LOW	23863.5	<1	***
						HIGH-LOW	8390.5	-16	***
						HIGH-MED	15299.5	<1	**
					2015	MED-LOW	29843.5	<1	.
						HIGH-LOW	9292.0	-7	***
						HIGH-MED	13374.0	<1	***
SFP	MED-LOW	175257.0	-21	***	2013	MED-LOW	18384.5	-19	***
	HIGH-LOW	99947.0	----	NS		HIGH-LOW	13111.5	----	NS
	HIGH-MED	162899.5	25	***		HIGH-MED	23284.5	24	***
					2014	MED-LOW	21208.5	-16	***
						HIGH-LOW	13822.5	----	NS
						HIGH-MED	23062.5	29	***
					2015	MED-LOW	14404.5	-20	***
						HIGH-LOW	7580.0	----	NS
						HIGH-MED	12393.0	19	***
GP	MED-LOW	253949.0	-1	.	2013	MED-LOW	22808.0	-7	***
	HIGH-LOW	129884.5	8	***		HIGH-LOW	14200.5	7	*
	HIGH-MED	182304.0	12	***		HIGH-MED	22383.5	10	***
					2014	MED-LOW	30243.5	----	NS
						HIGH-LOW	16424.0	32	***
						HIGH-MED	22648.5	12	***
					2015	MED-LOW	26831.5	<1	*
						HIGH-LOW	15071.5	7	**
						HIGH-MED	21706.5	7	***
GSpeed	MED-LOW	309639.0	0.01	***	2013	MED-LOW	40633.0	0.01	***
	HIGH-LOW	118633.0	----	NS		HIGH-LOW	14965.5	0.01	**
	HIGH-MED	132392.5	<0.01	**		HIGH-MED	13072.0	<0.01	**
					2014	MED-LOW	31623.5	----	NS
						HIGH-LOW	10666.5	<0.01	*
						HIGH-MED	12775.5	-0.01	***
					2015	MED-LOW	39197.5	<0.01	***
						HIGH-LOW	16465.5	<0.01	***
						HIGH-MED	16378.0	----	NS

^a Statistique du test de Wilcoxon.

^b Différence estimée entre les catégories de pâturage en nombre des jours pour TNDVI_{max}, SFP et GP, et en unités du NDVI par 10 jours pour GSpeed.

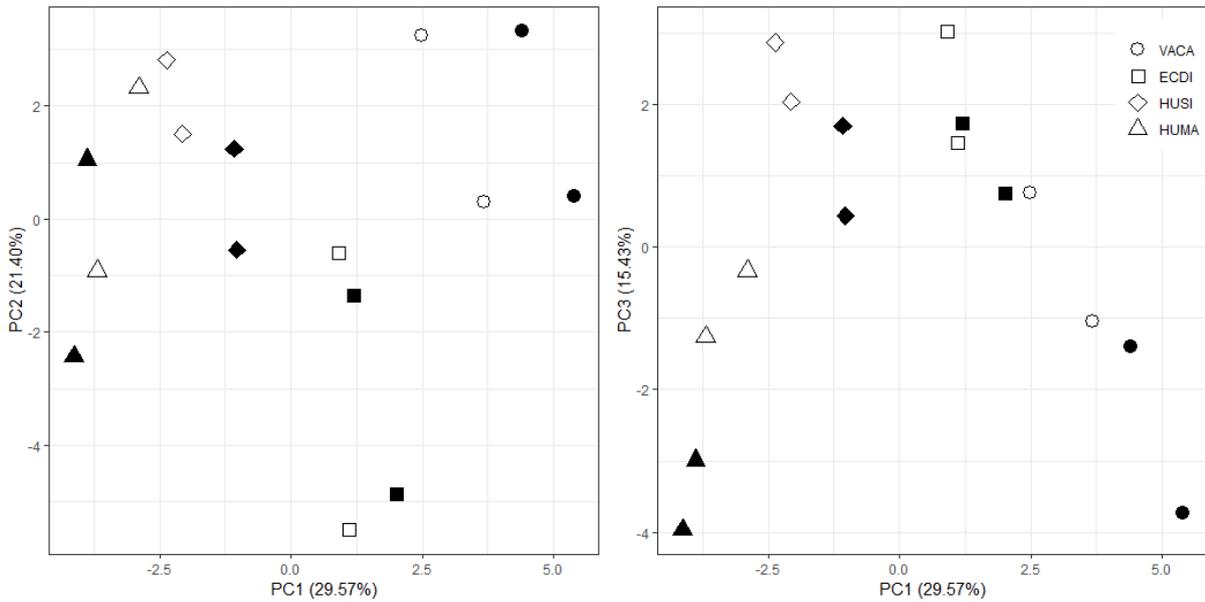
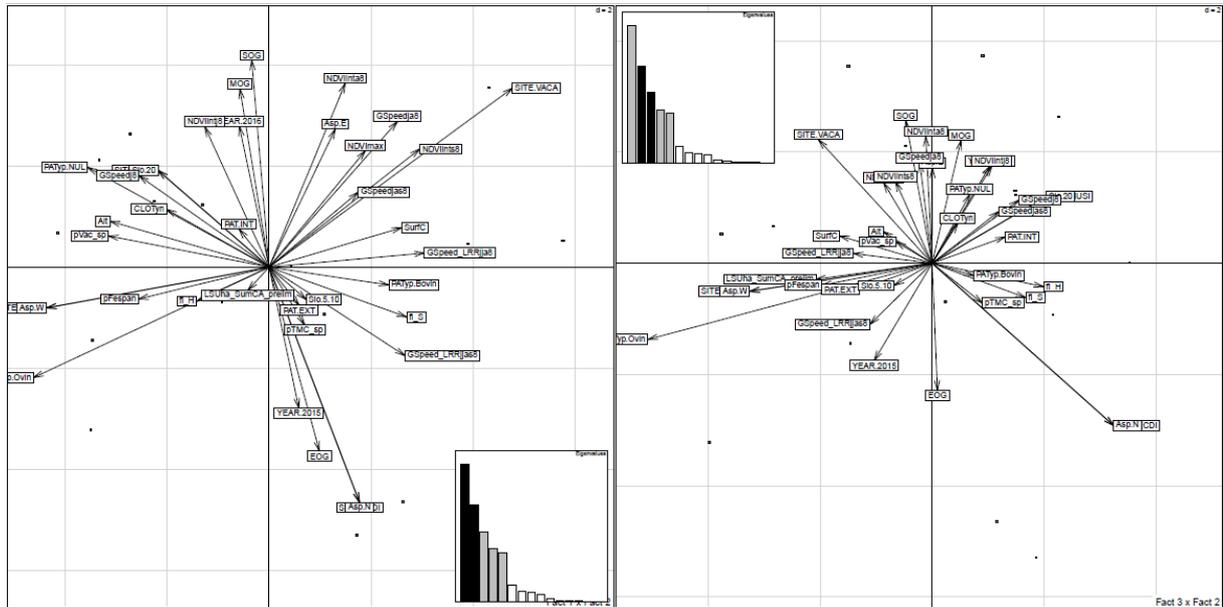
^c Significativité du test (*p*-valeur) : non significatif (NS), *p* < 0.1 (.), *p* < 0.05 (*), *p* < 0.01 (**), *p* < 0.001 (***).

Annexe 7

Analyse factorielle de données mixtes des alpages

Résultats de l'analyse factorielle de données mixtes qui a été réalisée pour explorer une possible structuration des alpages par des variables phénologiques et pastorales. Le jeu de données utilisé inclut un nombre des métriques liées à la topographie, la diversité floristique, la phénologie et les modalités de gestion pastorale. Voir la section 3.4.1.5 pour le détail des métriques utilisées.

Analyse factorielle de données mixtes des alpages de La Motte et Chavière, Distroit, Mays et Signal



* Les symboles à remplissage noire représentent les conditions pâturées (EXT : à l'extérieur des clôtures de pâturage), les symboles à remplissage blanc les conditions non-pâturées (INT : à l'intérieur des clôtures de pâturage).

Liste des figures

- Fig. 1.** Ecosystèmes terrestres du monde (carte élaborée à partir des données d'Olson et al. (2001))..... 2
- Fig. 2.** Classification des images spectrales de télédétection d'après ses résolutions spatiale, temporelle et spectrale (Tucker et al., 2004)..... 10
- Fig. 3.** Schéma des interrelations des principaux facteurs environnementaux (CL : variabilité du climat, PR : pratiques pastorales, CV : propriétés structurales des communautés végétales) contrôlant le fonctionnement écologique (PP : phénologie et productivité végétales) des prairies supra-forestières des Alpes françaises. 14
- Fig. 4.** Distribution spatiale des tendances au verdissement (LRR NDVI_{max}) des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 697739 pixels). La dernière carte est le consensus moyen des deux précédentes, c'est-à-dire qu'il présente les valeurs moyennes du LRR NDVI_{max} des pixels qui ont subi consécutivement soit du verdissement (LRR NDVI_{max} P1:P2 > 0 et LRR NDVI_{max} P1:P2 > 0), soit du brunissement (LRR NDVI_{max} P1:P2 < 0 et LRR NDVI_{max} P1:P2 < 0)..... 22
- Fig. 5.** Influence du NDVI_{max} initial de chaque période sur les tendances au verdissement (LRR NDVI_{max}) dans les prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV). 22
- Fig. 6.** (A) Distribution spatiale des prairies supra-forestières au sein des massifs des Alpes françaises (pixels de 250 m alignés avec les images MODIS). (B) Distribution de fréquences des pixels par altitude et (C) par massifs du modèle climatique SAFRAN..... 24
- Fig. 7.** Métriques météorologiques et phénologiques utilisées pour l'étude de l'effet des vagues de chaleur et des sécheresses sur la végétation des prairies supra-forestières des Alpes françaises. 26
- Fig. 8.** Intensité des vagues de chaleur de l'été météorologique (A) et des anomalies de précipitations (B) sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises entre 1958 et 2016 (la période étudiée est représentée par les boîtes à droite de la ligne verticale en pointillés ; le troisième quartile des valeurs HWI_JJA et la normale climatologique de précipitations, par rapport à la période de référence 1981-2010, sont représentées par les lignes horizontales en pointillés)..... 31
- Fig. 9.** Variabilité interannuelle des métriques phénologiques mesurées sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises. Dates de démarrage (A), du pic (B) et de la fin (C) des saisons de végétation ; magnitude du pic de la saison de végétation (D) ; et intensité de la senescence (E) et occurrence des repousses (F) lors des 60 jours suivant le pic de végétation. Toutes les métriques sont des anomalies standardisées et elles sont donc exprimées en unités de déviation standard, sauf la repousse qui correspond au pourcentage de la surface totale des prairies supra-forestières dans les Alpes françaises atteinte par chaque catégorie de repousse. 33

- Fig. 10.** Intensités des vagues de chaleur (HWI) et des anomalies de précipitation sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises lors de l'été météorologique (A), les 30 jours avant (B) et les 60 jours après (C) la date du pic de végétation. HWI est exprimé en degrés cumulés de chaleur et l'anomalie de précipitation en unités de déviation standard. Les coordonnées des années représentent la médiane annuelle des valeurs par massif et tranche altitudinale (n = 240) pondérées par leur surface. Les années en gras surlignent les quatre vagues de chaleur estivales les plus importantes entre 2000 et 2016 ; les lignes en pointillés représentent le troisième quartile (Q3) de HWI et un seuil de -0.75 de l'anomalie de précipitation..... 35
- Fig. 11.** Vue d'ensemble des réponses phénologiques aux vagues de chaleur et sécheresses des prairies supra-forestières des Alpes françaises distinguant la phase de croissance (A) et (B) de la phase de senescence (C) de la saison de végétation. Les années en gras surlignent les quatre vagues de chaleur les plus importantes entre 2000 et 2016 ; et les lignes grises indiquent les valeurs normales des métriques, sauf pour la repousse, où cette ligne représente la médiane..... 36
- Fig. 12.** Influence du pâturage sur le verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV) évaluée au moyen de deux modèles de régression linéaire. (A) Corrélation entre la tendance au verdissement (LRR NDVI_{max}) et l'état initial (NDVI_{max} initial) de la végétation. (B) Corrélation entre les résidus du modèle précédent (RES LRR NDVI_{max}) et l'intensité du pâturage des UPBV pâturées. À noter que les UPBV non-pâturées (intensité de pâturage = 0 UGB/ha), qui ont été exclues du modèle, sont représentées dans le graphique par les boîtes à moustaches. 45
- Fig. 13.** Prairies supra-forestières dans les massifs des Alpes françaises situés dans l'emprise des images satellites SPOT-4 qui ont été étudiées avec des données de télédétection de haute résolution SPOT et Landsat dans la période de 2013 à 2015. (A) Distribution de ces prairies à une résolution de 25 m correspondant au MNT de l'Institut de Géographie National (IGN). (B) Distribution de l'intensité du pâturage dans les UPBV représentée dans trois catégories : nulle/faible = (0-0.15], moyenne = (0.10-0.85] et forte = (0.85-3]. (C) Histogramme de la distribution altitudinale des pixels. (D) Histogramme de l'intensité de pâturage (UGB/ha) des UPBV. Dans ce dernier, les lignes en pointillés représentent les limites utilisées pour définir les catégories et la ligne en gras représente l'intensité moyenne du pâturage dans les Alpes du Sud en 2010 (Dobremez and Borg, 2015)..... 47
- Fig. 14.** Contexte climatologique des prairies supra-forestières dans l'emprise SPOT-4 à partir des données issues du modèle SAFRAN. Les graphiques représentent les anomalies standardisées des températures (A) et des cumuls des précipitations (B) de l'été météorologique (du 1er juin au 31 août) relatives à la période de référence de 1981 à 2010 (délimitée par les lignes verticales en pointillés)..... 52
- Fig. 15.** Cycles phénologiques des prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4 dans les années 2013, 2014 et 2015 à partir des données du NDVI de haute résolution (SPOT-4, SPOT-5 et Landsat-8). La médiane de l'ensemble des pixels étudiées est représenté par chaque point ; et leur écart interquartile par les barres verticales..... 53

- Fig. 16.** Densité de probabilité « Kernel » des métriques phénologiques utilisées pour caractériser la variabilité saisonnière des prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4 lors des années 2013, 2014 et 2015 estimées grâce aux données SPOT et Landsat : dates en jours juliens de la fonte des neiges (A), de sa remise (B), et du pic de la saison de végétation (C) ; magnitude du pic (D) ; durée en nombre de jours de la saison de végétation (E), et de sa phase de croissance (F) ; et vitesse en unités de NDVI par 10 jours de la phase de croissance (G). 54
- Fig. 17.** Phénologie des prairies supra-forestières des années 2013, 2014 et 2015 dans l'emprise SPOT-4 en fonction de l'intensité du pâturage. (A) Date du $NDVI_{max}$. (B) Valeur du $NDVI_{max}$. (C) Durée de la période sans neige. (D) Durée de la phase de croissance. (E) Vitesse de la phase de croissance. 56
- Fig. 18.** Détail de la localisation des prairies supra-forestières équipées avec des dispositifs de mesure des réflectances de surface en continu pendant les étés 2015 et 2016. Orthophotographies à gauche et carte d'occupation des sols (OSO CES 2017) à droite. Les sites d'étude sont représentés par les croix : La Motte et Chavière (VACA), Signal (HUSI), Mays (HUMA) et Distroit (ECDI). Les pixels MODIS de 250 m de côté sont indiqués avec le quadrillage. 58
- Fig. 19.** Illustration des dispositifs utilisés pour l'acquisition des données de télédétection sur le terrain : en itinérance sur des lignes de suivi permanent du dispositif Alpages Sentinelles (A) et en continu sur la végétation à l'intérieur et à l'extérieur d'une clôture d'exclusion de pâturage (B). Ces photographies ont été prises sur l'alpage de La Motte et Chavière, dans la Vanoise. 60
- Fig. 20.** (A) Couplage des capteurs des réflectance de surface conçus au laboratoire ESE aux enregistreurs des données NOVUS LogBox-AA. (B) Test de dispositifs réalisé dans l'Institut des Géosciences de l'Environnement (IGE) à Grenoble. (C) Exemple de l'installation sur le terrain des dispositifs préparés pour des mesures en continu des réflectances de surface des prairies supra-forestières des alpages étudiés ; la photographie a été prise dans l'alpage du Mays, dans le massif des Grandes Rousses. . 61
- Fig. 21.** Estimation de la variabilité interannuelle dans la production primaire des prairies supra-forestières des sites échantillonnés au moyen des NDVI intégrés ($NDVI_{int}$) calculés à partir des données MODIS (250 m). Les boîtes représentent les valeurs des $NDVI_{int}$ des pixels inclus dans l'étendue des alpages de La Motte et Chavière (VACA), Distroit (ECDI), Mays (HUMA) et Signal (HUSI). Dans les cas des alpages du dispositif Alpages Sentinelles, les quartiers bas du pâturage sont distingués des quartiers hauts. Les points dans les graphiques de gauche sont les valeurs observées pour les pixels entourant les sites d'échantillonnage. Les lignes en pointillé représentent la médiane, et les premier et troisième quartiles globaux. 67
- Fig. 22.** Valeurs moyennes des NDVI et des hauteurs de la végétation des prairies supra-forestières des sites de suivi permanent du dispositif Alpages Sentinelles. 68
- Fig. 23.** Intensité du pâturage (UGB/ha) dans les alpages du Distroit (ECDI), du Mays (HUMA), du Signal (HUSI) et de La Motte et Chavière (VACA) à partir des données extraites des Enquêtes Pastorales (EP) de 1996-1997 (CEMAGREF, 1997) et de 2012-2014 (SUACI et al., 2015) et des cahiers d'alpage (CA) produits dans le cadre du dispositif Alpages Sentinelles (Section 3.4.1.4). 69

Fig. 24. Comparaison des séries temporelles du NDVI des prairies supra-forestières des sites échantillonnés (VACA : La Motte et Chavière, ECDI : Distroit, HUMA : Mays et HUSI : Signal) issues des données de télédétection satellite (MODIS) et acquises au sol sur la végétation à l'intérieur (ESE_INT) et à l'extérieur (ESE_EXT) des clôtures d'exclusion de pâturage. Les courbes d'interpolation des données MODIS sont représentées par les lignes noires. Les lignes bleues en pointillées représentent le démarrage, le pic et la fin des saisons de végétations, ainsi que les points d'inflexion des courbes de NDVI ; celles en rouge représentent les périodes d'estive dans les quartiers de pâturage où les sites instrumentés étaient situés. 70

Fig. 25. Comparaison des métriques phénologiques à l'intérieur (ESE_INT) et à l'extérieur (ESE_EXT) des clôtures d'exclusion de pâturage ; et entre les données de télédétection acquises au sol (ESE_EXT) et par satellite (MODIS). Les résultats des tests de Wilcoxon sont présentés dans le texte. NDVImax : valeur du NDVI au pic de la saison de végétation ; TNDVImax : date d'occurrence du pic de végétation ; SEN45 : senescence pendant les 45 jours suivant le pic de végétation. 71

Liste des tableaux

Tab. 1.	Métriques dérivées des séries temporelles de NDVI pour l'étude de la productivité primaire et de la phénologie des communautés végétales.....	12
Tab. 2.	Paramètres des régressions linéaires ($y = \beta_0 + \beta_1 x$) des modèles mesurant l'influence du NDVI _{max} initial de chaque période sur les tendances au verdissement (LRR NDVI _{max}) dans les prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV).....	23
Tab. 3.	Variabilité interannuelle des métriques météorologiques et phénologiques de l'été météorologique (JJA), les 30 jours précédant (B30), et les 60 jours suivant (A60) le pic de végétation, mesurées sur les prairies supra-forestières des Alpes françaises entre 2000 et 2016.	30
Tab. 4.	Approches méthodologiques utilisées pour l'étude de l'influence des modalités de la gestion pastorale sur les dynamiques phénologiques saisonnières et interannuelles des prairies supra-forestières des Alpes françaises.	43
Tab. 5.	Paramètres des régressions linéaires ($y = \beta_0 + \beta_1 x$) des modèles évaluant l'influence du pâturage sur les tendances au verdissement des prairies supra-forestières du Parc National des Ecrins (n = 240 UPBV).....	45
Tab. 6.	Métriques phénologiques dérivées des séries temporelles de haute résolution (NDSI et NDVI) combinant des données de télédétection SPOT et Landsat.....	49
Tab. 7.	Variabilité saisonnière des métriques phénologiques dans les prairies supra-forestières de l'emprise SPOT-4 lors des années 2013, 2014 et 2015 estimées grâce aux données de télédétection de haute résolution SPOT et Landsat.....	55
Tab. 8.	Prairies supra-forestières étudiées avec des données de télédétection acquises au sol lors des campagnes de terrain réalisées pour cette thèse lors des étés 2015, 2016 et 2017.....	59
Tab. 9.	Ensemble des métriques topographiques, floristiques, phénologiques et pastorales des prairies supra-forestières des alpages de La Motte et Chavière, Distroit, Mays et Signal, considérées dans l'analyse factorielle de données mixtes.	65

Références

- Ahamed, T., Tian, L., Zhang, Y., Ting, K.C., 2011. A review of remote sensing methods for biomass feedstock production. *Biomass Bioenergy* 35, 2455–2469. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.02.028>
- Allen, V.G., Batello, C., Berretta, E.J., Hodgson, J., Kothmann, M., Li, X., Mclvor, J., Milne, J., Morris, C., Peeters, A., Sanderson, M., 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass Forage Sci.* 66, 2–28. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00780.x>
- Amiaud, B., Carrère, P., 2012. La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques 12.
- Arora, V., 2002. Modeling vegetation as a dynamic component in soil-vegetation-atmosphere transfer schemes and hydrological models. *Rev. Geophys.* 40. <https://doi.org/10.1029/2001RG000103>
- Arora, V.K., Boer, G.J., 2005. A parameterization of leaf phenology for the terrestrial ecosystem component of climate models. *Glob. Change Biol.* 11, 39–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00890.x>
- Asner, G.P., Heidebrecht, K.B., 2003. Imaging spectroscopy for desertification studies: Comparing AVIRIS and EO-1 Hyperion in Argentina drylands. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 41, 1283–1296. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2003.812903>
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2003. Herbivore mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84, 2258–2268.
- Belsky, A.J., 1986. Does Herbivory Benefit Plants? A Review of the Evidence. *Am. Nat.* 127, 870–892. <https://doi.org/10.1086/284531>
- Beniston, M., Diaz, H.F., Bradley, R.S., 1997. Climatic Change at High Elevation Sites: An Overview. *Clim. Change High Elev. Sites* 1–19. https://doi.org/10.1007/978-94-015-8905-5_1
- Carlson, B.Z., Corona, M.C., Dentant, C., Bonet, R., Thuiller, W., Choler, P., 2017. Observed long-term greening of alpine vegetation—a case study in the French Alps. *Environ. Res. Lett.* 12, 114006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa84bd>
- CEMAGREF, 1997. Enquête pastorale du massif Alpin, 1996-97.
- Chen, J., 1996. Evaluation of Vegetation Indices and a Modified Simple Ratio for Boreal Applications. *Can. J. Remote Sens.* 22. <https://doi.org/10.1080/07038992.1996.10855178>
- Choler, P., 2018. Winter soil temperature dependence of alpine plant distribution: Implications for anticipating vegetation changes under a warming climate. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst., Special issue on Alpine and arctic plant communities: a worldwide perspective* 30, 6–15. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.11.002>
- Choler, P., 2015. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. *Biogeosciences* 12, 3885–3897. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3885-2015>
- Churkina, G., Schimel, D., Braswell, B.H., Xiao, X., 2005. Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Glob. Change Biol.* 11, 1777–1787. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001012.x>
- Colombo, R.C., Busetto, L., Fava, F., di Mauro, B., Migliavacca, M., Cremonese, E., Galvagno, M., Rossini, M., Meroni, M., Cogliati, S., Panigada, C., Siniscalco, C., Mora di Cella, U., 2011. Phenological monitoring of grassland and larch in the Alps from Terra and Aqua MODIS images. *Ital. J. Remote Sens.* 43, 83–96. <https://doi.org/10.5721/ItJRS20114336>
- Corazza, M., Tardella, F.M., Ferrari, C., Catorci, A., 2016. Tall Grass Invasion After Grassland Abandonment Influences the Availability of Palatable Plants for Wild Herbivores: Insight into the Conservation of the Apennine Chamois *Rupicapra pyrenaica ornata*. *Environ. Manage.* 57, 1247–1261. <https://doi.org/10.1007/s00267-016-0679-1>
- Corona-Lozada, M.C., Morin, S., Choler, P., soumis. Drought offsets the positive effect of summer heat waves on the canopy greenness of mountain grasslands. *Agric. For. Meteorol.*
- Cremonese, E., Filippa, G., Galvagno, M., Siniscalco, C., Oddi, L., Morra di Cella, U., Migliavacca, M., 2017. Heat wave hinders green wave: The impact of climate extreme on the phenology of a mountain grassland. *Agric. For. Meteorol.* 247, 320–330. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.08.016>

- De Boeck, H.J., Bassin, S., Verlinden, M., Zeiter, M., Hiltbrunner, E., 2016. Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought. *New Phytol.* 209, 531–541. <https://doi.org/10.1111/nph.13601>
- Dedieu, J.-P., Carlson, B., Bigot, S., Sirguey, P., Vionnet, V., Choler, P., 2016. On the Importance of High-Resolution Time Series of Optical Imagery for Quantifying the Effects of Snow Cover Duration on Alpine Plant Habitat. *Remote Sens.* 8, 481. <https://doi.org/10.3390/rs8060481>
- Deleglise, C., 2011. Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale.
- Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011a. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities: Spatial patterns of species and plant traits. *J. Veg. Sci.* 22, 402–413. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01277.x>
- Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011b. Effects of grazing exclusion on the spatial variability of subalpine plant communities: A multiscale approach. *Basic Appl. Ecol.* 12, 609–619. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.08.006>
- Dobremez, L., Borg, D., 2015. L'agriculture en montagne. Évolutions 1988-2010 d'après les recensements agricoles. *AGRESTE Doss.* No 26.
- Dobremez, L., Bray, F., Borg, D., 2016. Analyser les données de l'Enquête Pastorale 2012/14 et les principales évolutions par rapport à l'Enquête de 1996/97 : Notice méthodologique.
- Dobremez, L., Nettier, B., Legeard, J.-P., Caraguel, B., Garde, L., Vieux, S., Lavorel, S., Della-Vedova, M., 2014. Les alpages sentinelles: Un dispositif original pour une nouvelle forme de gouvernance partagée face aux enjeux climatiques. *Rev. Géographie Alp.* <https://doi.org/10.4000/rga.2165>
- D'Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K.F., Ravi, S., Runyan, C.W., 2013. Global desertification: Drivers and feedbacks. *Adv. Water Resour.*, 35th Year Anniversary Issue 51, 326–344. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.01.013>
- Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists.
- Dullinger, S., Dirnböck, T., Grabherr, G., 2003. Patterns of Shrub Invasion into High Mountain Grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 35, 434–441. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0434:POSIH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0434:POSIH]2.0.CO;2)
- Durand, Y., Giraud, G., Laternser, M., Etchevers, P., Mérindol, L., Lesaffre, B., 2009a. Reanalysis of 47 Years of Climate in the French Alps (1958–2005): Climatology and Trends for Snow Cover. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 48, 2487–2512. <https://doi.org/10.1175/2009JAMC1810.1>
- Durand, Y., Laternser, M., Giraud, G., Etchevers, P., Lesaffre, B., Mérindol, L., 2009b. Reanalysis of 44 Yr of Climate in the French Alps (1958–2002): Methodology, Model Validation, Climatology, and Trends for Air Temperature and Precipitation. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 48, 429–449. <https://doi.org/10.1175/2008JAMC1808.1>
- Evans, R., 1998. The erosional impacts of grazing animals. *Prog. Phys. Geogr.* 22, 251–268.
- FAO, F. and A.O. of the U.N., 2005. *Grasslands of the World.* Food & Agriculture Org.
- Fensholt, R., Langanke, T., Rasmussen, K., Reenberg, A., Prince, S.D., Tucker, C., Scholes, R.J., Le, Q.B., Bondeau, A., Eastman, R., Epstein, H., Gaughan, A.E., Hellden, U., Mbow, C., Olsson, L., Paruelo, J., Schweitzer, C., Seaquist, J., Wessels, K., 2012. Greenness in semi-arid areas across the globe 1981–2007 — an Earth Observing Satellite based analysis of trends and drivers. *Remote Sens. Environ.* 121, 144–158. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2012.01.017>
- Fernandes, R., Butson, C., Leblanc, S., Latifovic, R., 2003. Landsat-5 TM and landsat-7 ETM + based accuracy assessment of leaf area index products for Canada derived from SPOT-4 VEGETATION data. *Can. J. Remote Sens.* 29, 241–258. <https://doi.org/10.5589/m02-092>
- Fontana, F., Rixen, C., Jonas, T., Aberegg, G., Wunderle, S., 2008. Alpine grassland phenology as seen in AVHRR, VEGETATION, and MODIS NDVI time series-A comparison with in situ measurements. *Sensors* 8, 2833–2853.
- Frank, D.A., Kuns, M.M., Guido, D.R., 2002. Consumer control of grassland plant production. *Ecology* 83, 602–606.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., Tracy, B.F., 1998. The Ecology of the Earth's Grazing Ecosystems. *BioScience* 48, 513–521. <https://doi.org/10.2307/1313313>

- Franke, J., Keuck, V., Siegert, F., 2012. Assessment of grassland use intensity by remote sensing to support conservation schemes. *J. Nat. Conserv.* 20, 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.02.001>
- Frei, C., Schär, C., 1998. A precipitation climatology of the Alps from high-resolution rain-gauge observations. *Int. J. Climatol.* 18, 873–900. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0088\(19980630\)18:8<873::AID-JOC255>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0088(19980630)18:8<873::AID-JOC255>3.0.CO;2-9)
- Gao, B., 1996. NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sens. Environ.* 58, 257–266. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00067-3](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00067-3)
- Gartzia, M., Pérez-Cabello, F., Bueno, C.G., Alados, C.L., 2016. Physiognomic and physiologic changes in mountain grasslands in response to environmental and anthropogenic factors. *Appl. Geogr.* 66, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2015.11.007>
- Giguet-Covex, C., Pansu, J., Arnaud, F., Rey, P.-J., Griggo, C., Gielly, L., Domaizon, I., Coissac, E., David, F., Choler, P., Poulénard, J., Taberlet, P., 2014. Long livestock farming history and human landscape shaping revealed by lake sediment DNA. *Nat. Commun.* 5. <https://doi.org/10.1038/ncomms4211>
- Gitelson, A.A., Kaufman, Y.J., Merzlyak, M.N., 1996. Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS. *Remote Sens. Environ.* 58, 289–298. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00072-7](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00072-7)
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M.R., Kazakis, G., Krajči, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I., Grabherr, G., 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nat. Clim. Change* 2, 111–115. <https://doi.org/10.1038/nclimate1329>
- Grignolio, S., Parrini, F., Bassano, B., Luccarini, S., 2003. Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Int. J. Vertebr. Zool.* 52, 113–120.
- Haboudane, D., 2004. Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies: Modeling and validation in the context of precision agriculture. *Remote Sens. Environ.* 90, 337–352. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2003.12.013>
- Hadley, W., 2018. *ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics*.
- Hardisky, M., Klemas, V., R. M. Smart, and, 1983. The influence of soil salinity, growth form, and leaf moisture on the spectral radiance of *Spartina Alterniflora* canopies. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 48, 77–84.
- Hayashi, M., Fujita, N., Yamauchi, A., 2007. Theory of grazing optimization in which herbivory improves photosynthetic ability. *J. Theor. Biol.* 248, 367–376. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.05.018>
- Hedges, L.V., Gurevitch, J., Curtis, P.S., 1999. The Meta-Analysis of Response Ratios in Experimental Ecology. *Ecology* 80, 1150–1156. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1150:TMAORR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2)
- Hijmans, R., J., 2017. *raster: Geographic data analysis and modeling*.
- Holland, E.A., Detling, J.K., 1990. Plant Response to Herbivory and Belowground Nitrogen Cycling. *Ecology* 71, 1040–1049. <https://doi.org/10.2307/1937372>
- Homolova, L., Maenovskyy, Z., Clevers, J.G.P.W., Garcia-Santos, G., Schaepnran, M.E., 2013. Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecol. Complex.* 15, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.06.003>
- Huete, A., Justice, C., Liu, H., 1994. Development of vegetation and soil indices for MODIS-EOS. *Remote Sens. Environ.* 49, 224–234. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)90018-3](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)90018-3)
- Huete, A.R., 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sens. Environ.* 25, 295–309. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(88\)90106-X](https://doi.org/10.1016/0034-4257(88)90106-X)
- IPCC, 2013. *Climate change 2013: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jolly, W.M., Dobbertin, M., Zimmermann, N.E., Reichstein, M., 2005a. Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps: VEGETATION RESPONSE TO ALPINE HEAT WAVE. *Geophys. Res. Lett.* 32, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2005GL023252>

- Jolly, W.M., Nemani, R., Running, S.W., 2005b. A generalized, bioclimatic index to predict foliar phenology in response to climate. *Glob. Change Biol.* 11, 619–632. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00930.x>
- Jonas, T., Rixen, C., Sturm, M., Stoeckli, V., 2008. How alpine plant growth is linked to snow cover and climate variability. *J. Geophys. Res.* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JG000680>
- Jordan, C.F., 1969. Derivation of Leaf-Area Index from Quality of Light on the Forest Floor. *Ecology* 50, 663–666. <https://doi.org/10.2307/1936256>
- Jung, V., Albert, C.H., Violle, C., Kunstler, G., Loucougaray, G., Spiegelberger, T., 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *J. Ecol.* 102, 45–53. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12177>
- Kaufman, Y.J., Tanre, D., 1992. Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 30, 261–270. <https://doi.org/10.1109/36.134076>
- Körner, C., 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems ; with 47 Tables.* Springer.
- Kullman, L., 2010. A Richer, Greener and Smaller Alpine World: Review and Projection of Warming-Induced Plant Cover Change in the Swedish Scandes. *AMBIO* 39, 159–169. <https://doi.org/10.1007/s13280-010-0021-8>
- Lieth, H., 1974. *Phenology and seasonality modelling.* Springer, Germany.
- Ligges, U., Short, T., Kienzle, P., 2015. *signal: Signal Processing.*
- McNaughton, S.J., 1993. Grasses and Grazers, Science and Management. *Ecol. Appl.* 3, 17–20. <https://doi.org/10.2307/1941782>
- McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an Optimization Process: Grass-Ungulate Relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113, 691–703. <https://doi.org/10.1086/283426>
- Minahi, K., Goudriaan, J., Lantiga, E.A., Kimura, T., 1993. Significance of grasslands in emission and absorption of greenhouse gases., in: Barker, M.J. (Ed.), *Grasslands for Our World.* SIR Publishing, Wellington, New Zealand.
- Myneni, R.B., Williams, D.L., 1994. On the relationship between FAPAR and NDVI. *Remote Sens. Environ.* 49, 200–211. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)90016-7](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)90016-7)
- Nettier, B., 2016. *Adaptation au changement climatique sur les alpages. Modéliser le système alpage-exploitations pour renouveler les cadres d’analyse de la gestion des alpages par les systèmes pastoraux.* Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II.
- Nettier, B., Dobremez, L., Lavorel, S., Brunschwig, G., 2017. Resilience as a framework for analyzing the adaptation of mountain summer pasture systems to climate change. *Ecol. Soc.* 22. <https://doi.org/10.5751/ES-09625-220425>
- Oosterheld, M., Sala, O.E., McNaughton, S.J., 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356, 234–236. <https://doi.org/10.1038/356234a0>
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D’Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51, 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Painter, E.L., Belsky, A.J., 1993. Application of Herbivore Optimization Theory to Rangelands of the Western United States. *Ecol. Appl.* 3, 2–9. <https://doi.org/10.2307/1941780>
- Pearson, R.L., Miller, L.D., 1972. Remote Mapping of Standing Crop Biomass for Estimation of the Productivity of the Shortgrass Prairie. Presented at the Remote Sensing of Environment, VIII, p. 1355.
- Peñuelas, J., Filella, I., 2001. Responses to a Warming World. *Science* 294, 793–795. <https://doi.org/10.1126/science.1066860>
- Perpinan Lamigueiro, O., Hijmans, R., 2018. *rasterVis: Visualization methods for Raster Data.*
- Petach, A.R., Toomey, M., Aubrecht, D.M., Richardson, A.D., 2014. Monitoring vegetation phenology using an infrared-enabled security camera. *Agric. For. Meteorol.* 195–196, 143–151. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.05.008>

- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J., Stenseth, N.C., 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* 20, 503–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011>
- Pielke, R.A., Pitman, A., Niyogi, D., Mahmood, R., McAlpine, C., Hossain, F., Goldewijk, K.K., Nair, U., Betts, R., Fall, S., Reichstein, M., Kabat, P., de Noblet, N., 2011. Land use/land cover changes and climate: modeling analysis and observational evidence. *Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Change* 2, 828–850. <https://doi.org/10.1002/wcc.144>
- Plantureux, S., Pottier, E., Carrère, P., 2012. La prairie permanente : nouveaux enjeux, nouvelles définitions ? 14.
- PNE, 2013. Charte du Parc national des Ecrins.
- PNE, 2010. Alpagnes sentineelles dans les Ecrins : un espace de dialogue pour anticiper l'impact des aléas climatiques.
- Pontailleur, J.-Y., Hymus, G.J., Drake, B.G., 2003. Estimation of leaf area index using ground-based remote sensed NDVI measurements: validation and comparison with two indirect techniques. *Can. J. Remote Sens.* 29, 381–387.
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A.R., Kerr, Y.H., Sorooshian, S., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sens. Environ.* 48, 119–126. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)90134-1](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)90134-1)
- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rammig, A., Jonas, T., Zimmermann, N.E., Rixen, C., 2010. Changes in alpine plant growth under future climate conditions. *Biogeosciences* 7, 2013–2024. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2013-2010>
- Richards, J.H., 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64, 21–25.
- Richardson, A.D., Keenan, T.F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O., Toomey, M., 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agric. For. Meteorol.* 169, 156–173. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>
- Roujean, J.-L., Breon, F.-M., 1995. Estimating PAR absorbed by vegetation from bidirectional reflectance measurements. *Remote Sens. Environ.* 51, 375–384. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)00114-3](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)00114-3)
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Deering, D.W., Schell, J.A., Harlan, J.C., 1974. Monitoring the Vernal Advancement and Retrogradation (Green Wave Effect) of Natural Vegetation. [Great Plains Corridor].
- Russo, S., Dosio, A., Graversen, R.G., Sillmann, J., Carrao, H., Dunbar, M.B., Singleton, A., Montagna, P., Barbola, P., Vogt, J.V., 2014. Magnitude of extreme heat waves in present climate and their projection in a warming world. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 119, 12,500–12,512. <https://doi.org/10.1002/2014JD022098>
- Savitzky, A., Golay, M.J.E., 1964. Smoothing and Differentiation of Data by Simplified Least Squares Procedures. *Anal. Chem.* 36, 1627–1639. <https://doi.org/10.1021/ac60214a047>
- Scurlock, J.M.O., Hall, D.O., 1998. The global carbon sink: a grassland perspective. *Glob. Change Biol.* 4, 229–233. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00151.x>
- Scurlock, J.M.O., Johnson, K., Olson, R.J., 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Glob. Change Biol.* 8, 736–753. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00512.x>
- Senn, O., 2016. Suivi des mesures agri-environnementales en alpage. Evolution de la végétation sur les lignes permanentes de 1995 à 2015 (Rapport pour le Parc National des Ecrins).
- Senn, O., 2011. Suivi des mesures agri-environnementales en alpage. Evolution de la végétation sur les lignes permanentes (Rapport pour le Parc National des Ecrins).
- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A.M., Friedl, M., Braswell, B.H., Milliman, T., O'Keefe, J., Richardson, A.D., 2012. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 152, 159–177. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.009>
- SUACI, IRSTEA, CERPAM (Eds.), 2015. Enquête pastorale du Massif Alpin et des territoires pastoraux des régions Rhône-Alpes et PACA, 2012-2014.

- Thierion, V., Mikolajczak, A., Isenmann, M., Renaud, J., Roig, J., Luque, S., Choler, P., 2014. Cartographie Haute résolution des Milieux Ouverts d'altitude : pelouses, prairies, landes de l'Isère (Rapport final). Isère Conseil Général, Grenoble, France.
- Tubiello, F.N., Soussana, J.-F., Howden, S.M., 2007. Crop and pasture response to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19686–19690. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701728104>
- Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sens. Environ.* 8, 127–150. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(79\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0034-4257(79)90013-0)
- Tucker, C.J., Pinzon, J.E., Brown, M.E., 2004. Global Inventory Modeling and Mapping Studies, NA94apr15b.n11-Vlg, 2.0, Global Land Cover Facility, University of Maryland, College Park, Maryland, 04/15/1994.
- Turner, B.L. (Ed.), 1990. The Earth as transformed by human action: global and regional changes in the biosphere over the past 300 years. Cambridge University Press with Clark University, Cambridge ; New York.
- UNDP, UNEP, World Bank, WRI, 2000. World Resources 2000-2001: People and ecosystems: The fraying web of life. World Resources Institute.
- Washington-Allen, R.A., West, N.E., Ramsey, R.D., Phillips, D.H., Shugart, H.H., 2010. Retrospective assessment of dryland soil stability in relation to grazing and climate change. *Environ. Monit. Assess.* 160, 101–121. <https://doi.org/10.1007/s10661-008-0661-3>
- Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Povirk, K.L., Bilbrough, C.J., Piper, R.E., 2004. Alpine Grassland CO₂ Exchange and Nitrogen Cycling: Grazing History Effects, Medicine Bow Range, Wyoming, U.S.A. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 36, 11–20. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0011:AGCEAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0011:AGCEAN]2.0.CO;2)
- White, R.P., Murray, S., Rohweder, M., 2000. Pilot analysis of global ecosystems: grassland ecosystems. World Resources Institute, Washington, DC.
- Xu, B., Yang, X.C., Tao, W.G., Miao, J.M., Yang, Z., Liu, H.Q., Jin, Y.X., Zhu, X.H., Qin, Z.H., Lv, H.Y., Li, J.Y., 2013. MODIS-based remote-sensing monitoring of the spatiotemporal patterns of China's grassland vegetation growth. *Int. J. Remote Sens.* 34, 3867–3878. <https://doi.org/10.1080/01431161.2012.762696>
- Zhang, Z., Zhang, R., Cescatti, A., Wohlfahrt, G., Buchmann, N., Zhu, J., Chen, G., Moyano, F., Pumpanen, J., Hirano, T., Takagi, K., Merbold, L., 2017. Effect of climate warming on the annual terrestrial net ecosystem CO₂ exchange globally in the boreal and temperate regions. *Sci. Rep.* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03386-5>

Papiers

Environmental Research Letters



LETTER

OPEN ACCESS

RECEIVED
20 April 2017

REVISED
1 August 2017

ACCEPTED FOR PUBLICATION
8 August 2017

PUBLISHED
31 October 2017

Original content from this work may be used under the terms of the [Creative Commons Attribution 3.0 licence](#).

Any further distribution of this work must maintain attribution to the author(s) and the title of the work, journal citation and DOI.



Observed long-term greening of alpine vegetation—a case study in the French Alps

Bradley Z Carlson^{1,2,4}, Monica C Corona^{1,2}, Cédric Dentant³, Richard Bonet³, Wilfried Thuiller^{1,2} and Philippe Choler^{1,2}

¹ Univ. Grenoble Alpes CNRS, LECA, F-38000 Grenoble, France

² LTER 'Zone Atelier Alpes', F-38000 Grenoble, France

³ Parc National des Ecrins, Domaine de Charance, F-05000 Gap, France

⁴ Author to whom any correspondence should be addressed.

E-mail: brad.z.carlson@gmail.com

Keywords: NDVI, MODIS, Landsat, peak productivity, climate change, temperate mountains, European Alps

Supplementary material for this article is available [online](#)

Abstract

We combined imagery from multiple sources (MODIS, Landsat-5, 7, 8) with land cover data to test for long-term (1984–2015) greening or browning trends of vegetation in a temperate alpine area, the Ecrins National Park, in the context of recent climate change and domestic grazing practices. We showed that over half (56%) of the Ecrins National Park displayed significant increases in peak normalized difference vegetation index (NDVI_{max}) over the last 16 years (2000–2015). Importantly, the highest proportional increases in NDVI_{max} occurred in rocky habitats at high elevations (> 2500 m a.s.l.). While spatial agreement in the direction of change in NDVI_{max} as detected by MODIS and Landsat was high (76% overlap), correlations between log-response ratio values were of moderate strength (approx. 0.3). In the context of above treeline habitats, we found that proportional increases in NDVI_{max} were higher between 1984 and 2000 than between 2000 and 2015, suggesting a slowing of greening dynamics during the recent decade. The timing of accelerated greening prior to 2000 coincided with a pronounced increase in the amount of snow-free growing degree-days that occurred during the 1980s and 1990s. In the case of grasslands and low-shrub habitats, we did not find evidence for a negative effect of grazing on greening trends, possibly due to the low grazing intensity typically found in the study area. We propose that the emergence of a longer and warmer growing season enabled high-elevation plant communities to produce more biomass, and also allowed for plant colonization of habitats previously characterized by long-lasting snow cover. Increasing plant productivity in an alpine context has potential implications for biodiversity trajectories and for ecosystem services in mountain landscapes. The presented evidence for long-term greening trends in a representative region of the European Alps provides the basis for further research on mechanisms of greening in alpine landscapes.

Introduction

Changes in the productivity of vegetation cover observed by satellite can provide insight into ground-level shifts in the structure and functioning of terrestrial ecosystems (Kerr and Ostrovsky 2003, Pettorelli *et al* 2005). Potential drivers of spatial and temporal trends in vegetation greening (increased productivity) and browning (decreased productivity), often quantified using the normalized difference vegetation

index (NDVI), include climate or land-use change (Jia *et al* 2003, Metternicht *et al* 2010), disturbance (Goetz *et al* 2005) or plant succession dynamics (Walker *et al* 1995). NDVI provides a remotely-sensed proxy of standing biomass and photosynthetic activity (Myneni and Williams 1994), and when integrated over time can generate a number of metrics for the study of vegetation dynamics, including the duration of the growing season, peak greenness, and rates of green-up and senescence (Busetto *et al* 2010).

In temperate mountain ecosystems such as the European Alps, quantifying potential shifts in NDVI is of interest in order to monitor responses of alpine vegetation to global change and to complement observational field data. Furthermore, shifts in the productivity of mountain vegetation have strong implications for ecosystem services in alpine landscapes, including erosion control through root systems (Meusburger *et al* 2010) and pasture resource for livestock (Launchbaugh *et al* 1990).

Greening and browning dynamics in alpine study areas have received substantially less attention than in Arctic and sub-Arctic regions, where multiple field and remote sensing-based studies indicate widespread patterns of recent greening, mostly caused by shrub expansion into tundra (Tape *et al* 2006, Myers-Smith *et al* 2011). However, there are a number of reasons to expect temporal trends in NDVI in the context of the European Alps, including recent increases in air temperature above the global average increase (Beniston 2005, Durand *et al* 2009a), decreases in snow cover duration (Durand *et al* 2009b, Hantel and Hirt-Wielke 2007), glacier retreat and ensuing plant colonization (Cannone *et al* 2008), tree line rise and forest expansion (Améztegui *et al* 2010, Carlson *et al* 2014), observed increases in species richness plant diversity observed on European summits (Pauli *et al* 2012, Kammer *et al* 2007) and shifts in alpine land use practices (Gartzia *et al* 2016).

One possible explanation for the lack of NDVI trend studies in alpine environments is that the 1 km spatial resolution of the widely used Advanced Very High Resolution Radiometer satellite (AVHRR) is poorly suited to quantify change in heterogeneous mountain landscapes (Fontana *et al* 2008). Currently, there is a need to exploit available time series of moderate to high-resolution satellite imagery in order to improve our understanding of vegetation dynamics in alpine landscapes. The Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer on Terra/Acqua platforms (MODIS), which was launched in 1999 and provides 8 day composite NDVI products at 250 m resolution, currently allows for NDVI trend analysis over more than 15 years in temperate mountain study areas. A recent study utilizing MODIS NDVI between 2000 and 2012 demonstrated that inter-annual variability in the productivity of alpine grasslands in the French Alps is largely determined by snow free period, although temporal trends in peak NDVI were not investigated specifically (Choler 2015). Considering that MODIS spectral data have been used for vegetation trend analysis at the global scale (Zhao and Running 2010), and have been validated with respect to ground measurements and other sensors (Fisher and Mustard 2007), trends in NDVI detected with MODIS can be considered to provide reliable measures of change in vegetation cover. In an alpine context, however, the 250 m ground resolution limits the interpretation of NDVI trends with respect to

spatially heterogeneous patterns of alpine vegetation (Virtanen and Ek 2014).

With the launch of the Landsat-8 satellite in 2013, the Landsat data program continues to provide the longest available record of earth surface observations at a relatively high ground resolution of 30 m (Roy *et al* 2014). The higher spatial resolution of Landsat imagery as compared to MODIS allows for the quantification of changes in NDVI closer to the spatial resolution of both (i) heterogeneity of alpine habitats and plant communities (Dedieu *et al* 2016) and (ii) drivers of vegetation change, for example domestic grazing or other land-use practices. Using Landsat-5 imagery, a study conducted in the Pyrenees between the late-1980s and the late 2000s demonstrated decreased productivity in grasslands characterized by high stocking rates, and increasing productivity in unmanaged alpine grasslands (Gartzia *et al* 2016). To complement existing research on NDVI dynamics in temperate mountain ecosystems, we believe that it is necessary to consider results from multiple satellite platforms to confirm greening and browning trends in alpine areas, and also to intersect satellite data with independent, ground-level field observations in order to attribute observed changes to specific habitats and vegetation types.

In this observational study, we investigated changes in peak NDVI in a 918 km² protected area of the southwestern French Alps. We selected the Ecrins National Park for our study as an emblematic territory representative of vegetation in the European Alps, and also in order to take advantage of spatially continuous field mapping of land cover and domestic grazing activity. To investigate the question of recent greening or browning of vegetation in the Ecrins National Park, we sought to (i) quantify trends in peak NDVI (NDVI_{max}) between 2000 and 2015; (ii) assess agreement between MODIS and Landsat data in terms of measured NDVI response; (iii) identify which land cover types showed the most change; (iv) quantify the temporal dynamics of shifts in NDVI_{max} in the context of changes in snow cover duration and summer air temperature; and (v) to test for potential influences of domestic grazing pressure on observed NDVI_{max} dynamics. We conclude our study by discussing potential local-scale processes contributing to satellite-detected shifts in alpine plant productivity as well as directions for further research.

Methods

Study area and vegetation mapping

The Ecrins National Park is a mountainous area including more than 150 summits over 3000 m a.s.l., with elevations ranging from 700 to 4102 m a.s.l.. Bedrock in the interior of the park consists of granite and gneiss on the highest summits, with zones of sedimentary rock frequently occurring in peripheral areas

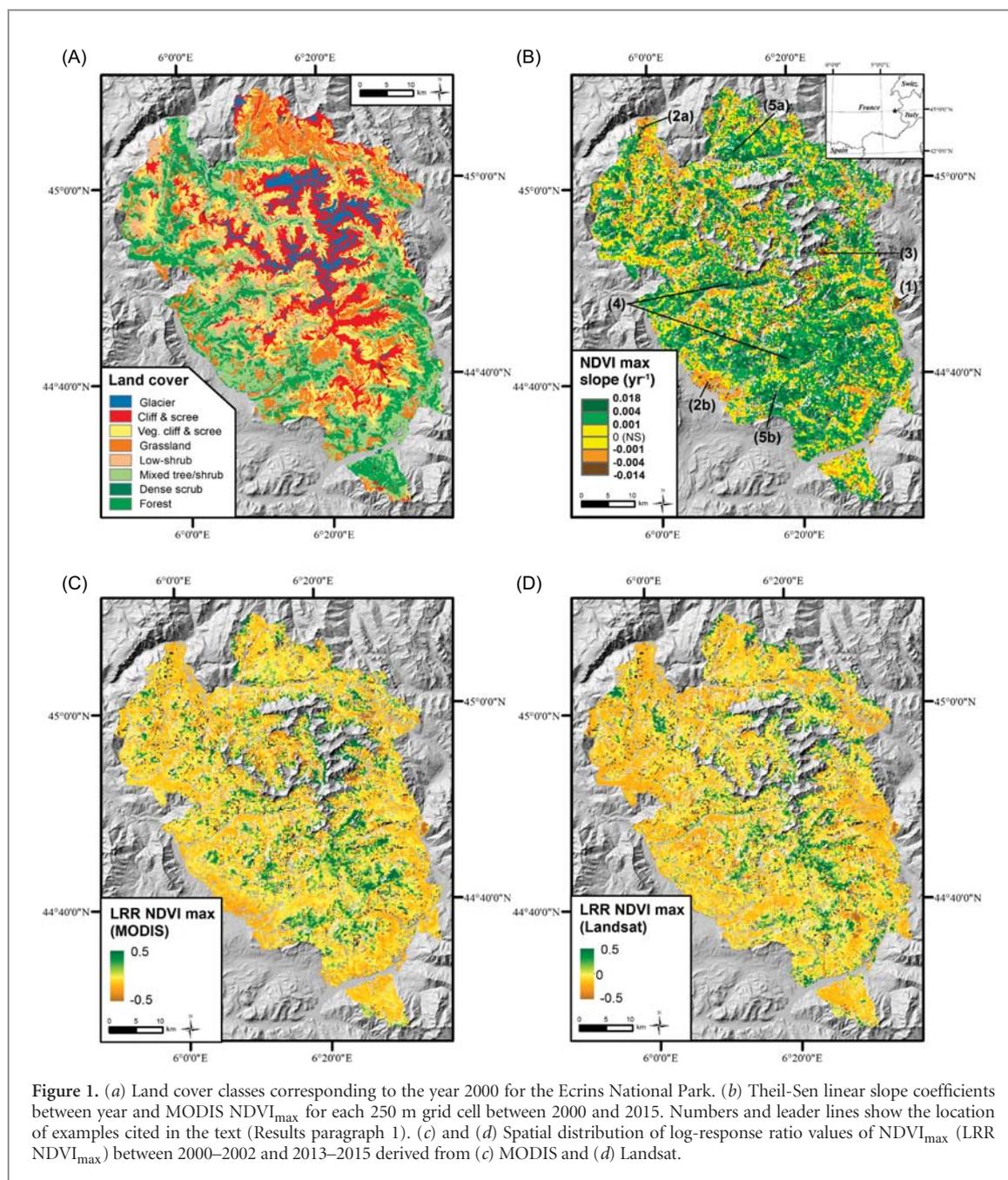


Figure 1. (a) Land cover classes corresponding to the year 2000 for the Ecrins National Park. (b) Theil-Sen linear slope coefficients between year and MODIS $NDVI_{max}$ for each 250 m grid cell between 2000 and 2015. Numbers and leader lines show the location of examples cited in the text (Results paragraph 1). (c) and (d) Spatial distribution of log-response ratio values of $NDVI_{max}$ (LRR $NDVI_{max}$) between 2000–2002 and 2013–2015 derived from (c) MODIS and (d) Landsat.

of the park. Between 1995 and 2000, an exhaustive and fine-scale mapping of habitats within the national park was conducted as part of the DELPHINE program at 100 m resolution (Godron and Salomez 1995). The resulting typology of land cover classes utilized in this study is listed in the legend of figure 1(a).

Image processing and $NDVI_{max}$ trend estimation

MODIS surface reflectance images (MOD09Q1) covering the study area were downloaded for the months of June, July and August between 2000 and 2015 from the Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC; <http://e4ftl01.cr.usgs.gov/MOLT/>). Data consisted of composite reflectance, i.e. representing the highest cloud-free observed value over an 8 day period. Surface reflectance in the red and near-infrared (NIR)

were used to calculate the NDVI ($[NIR - Red] / [NIR + Red]$). NDVI time series were gap-filled and smoothed as described in Choler (2015).

Level 1T Landsat-5 (Thematic Mapper), Landsat-7 (ETM+, SLC-on) and Landsat-8 (OLI) images were obtained from the Landsat Earth Explorer data portal managed by the United States Geologic Survey (<http://earthexplorer.usgs.gov>). We downloaded available Landsat images covering the Ecrins National Park for the months of June, July and August for the years 1984, 1985 and 1987 (P1), 2000, 2001 and 2002 (P2) and 2013, 2014 and 2015 (P3; see supplementary figure S1, available at stacks.iop.org/ERL/12/114006/mmedia for the distribution of dates for utilized Landsat-5, 7 and 8 images). We calculated NDVI for each available Landsat date using the formula provided above. Supplementary appendix 1 provides further details on

image processing aimed at harmonizing NDVI values between Landsat-5, 7 and 8 satellites.

To estimate peak photosynthetic activity within the Ecrins National Park, we extracted the highest summer value of NDVI ($NDVI_{max}$) for each grid cell and for each study year, as detected by both MODIS and Landsat. We utilized two approaches for estimating temporal change in $NDVI_{max}$. First, we assessed trends in MODIS NDVI between 2000 and 2015 by applying Theil-Sen single median linear regression (Sen 1968) to each 250 m grid cell using year as the explanatory variable and $NDVI_{max}$ as the response variable. Second, we used the log-response ratio (Hedges *et al* 1999) to quantify proportional change in $NDVI_{max}$ (LRR $NDVI_{max}$) for two different time periods and two spatial resolutions: (i) between P2 (2000–2002) and P3 (2013–2015) at 250 m resolution, to compare change as detected by Landsat and MODIS and (ii) between P1 (1984, 1985, 1987) and P2, and between P2 and P3 at initial Landsat 30 m resolution. $NDVI_{max}$ for a given time period, for example P3, was calculated as follows:

$$NDVI_{maxP3} = \text{mean}(NDVI_{max2013}, NDVI_{max2014}, NDVI_{max2015})$$

where $NDVI_{max2013}$ is the map of peak NDVI for the year 2013, and so forth. We calculated the log-response ratio of $NDVI_{max}$ for each grid cell and for a given time period, for example between P2 and P3, as follows:

$$LRR\ NDVI_{max} = \ln(NDVI_{maxP3}/NDVI_{maxP2})$$

where \ln is the natural logarithm. To compare LRR $NDVI_{max}$ values between Landsat and MODIS platforms, we (i) mapped LRR $NDVI_{max}$ for both sensors and calculated overlap between positive and negative change in LRR $NDVI_{max}$ and (ii) generated random samples of grid cells stratified by land cover class, and estimated Pearson correlations between MODIS and Landsat LRR values.

We utilized the higher spatial resolution of Landsat to analyze change in NDVI with respect to elevation and land cover. To align layers, the land cover map was resampled to 30 m using the nearest neighbor algorithm, and a digital elevation model at 25 m resolution provided by the French National Institute of Geographic Information was resampled to the same 30 m grid using bilinear interpolation. For further details on $NDVI_{max}$ trend estimation, see supplementary appendix 2.

Climate and domestic grazing data

Annual values of growing degree-days and length of the snow free period between 1959 and 2015 were provided by the SAFRAN-SURFEX/Crocus-MEPRA model chain (S2M) developed by Météo-France for the French Alps (Durand *et al* 2009a, Durand *et al* 2009b, Vionnet *et al* 2012). This non-spatial model provides daily estimates of air temperature and snow cover depth

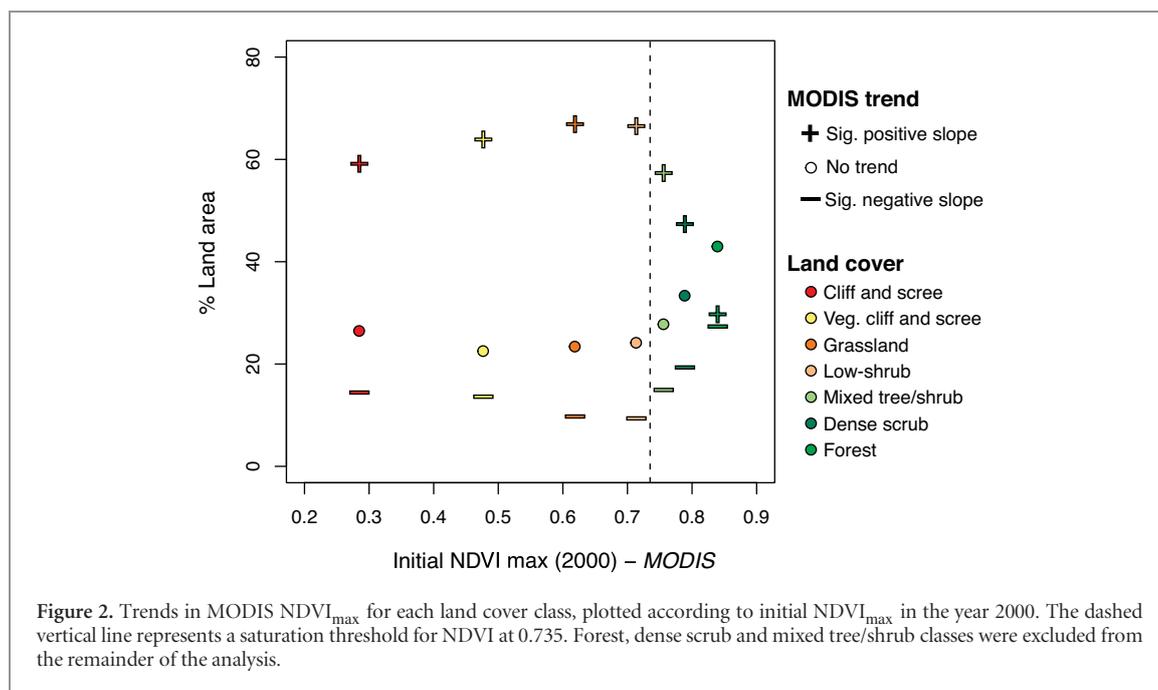
for 300 m elevation bands for massifs within the French Alps. We estimated a combined metric of ‘snow-free growing degree-days’ for the Oisans massif by summing temperatures above 0 °C in the absence of snow cover. Values presented here represent averages between 1800 and 2500 m a.s.l.. Due to its physical basis and the non-spatial structure of the S2M model chain, we utilized model outputs to provide long-term regional climate trends and not to predict local thermal conditions.

Domestic grazing intensity of non-forested habitats (grassland and low-shrub) was quantified based on grazing surveys available for the French Alps (1996–1997 and 2012–2014; SUACI, IRSTEA and CERPAM 2015) that best aligned with P1:P2 and P2:P3 covered by remote sensing data. We estimated summer grazing intensity for 240 pastoral units within the Ecrins National Park (on 15th July) as the coefficient of total livestock units per hectare (LSU ha⁻¹). For each temporal period (P1:P2 and P2:P3), we fitted two linear models to test effects of grazing intensity on observed greening dynamics: (i) with initial $NDVI_{max}$ as the explanatory variable and LRR $NDVI_{max}$ as the response variable and (ii) with grazing pressure as the explanatory variable and residuals of the first model as the response variable. Further explanation of grazing data is provided in supplementary appendix 3.

Results

Spatial trends in MODIS and Landsat $NDVI_{max}$

The distribution of $NDVI_{max}$ linear trend slope values estimated using MODIS NDVI time series had a slight positive skew (mean = 0.0014 yr⁻¹, max. = 0.018 yr⁻¹, min. = -0.013 yr⁻¹) and values were highly spatially structured (figure 1(b)). Areas of concentrated negative slope values shown in dark brown in figure 1(b) could generally be attributed to local factors, i.e. (1) a forest fire occurring near the town of Argentière-la-Bessée in 2003; (2a–b) areas of agricultural activity; and (3) a forest that was destroyed by either avalanche or landslide activity in a steep valley, according to aerial photos. Areas of significant positive slope values (shown in green) were more widespread, and the highest slope values occurred in the interior region of the park at mid- to high elevations. South-facing slopes above east-west oriented valleys showed consistent greening trends (4), as well as grassland plateaus (5a–b; figure 1(b)). Overall, 56% of grid cells had a significant positive slope value above 0.001 yr⁻¹ and 16% had a significant negative slope value below -0.001 yr⁻¹. The remaining 28% of grid cells had non-significant slope values between -0.001 and 0.001 yr⁻¹. The spatial distributions of log-response ratios of $NDVI_{max}$ (LRR $NDVI_{max}$) derived from Landsat and MODIS sensors showed strong agreement (figure 1(c) and (d)), and were spatially coherent with respect to the distribution of slope values shown in figure 1(b). Concerning spatial



agreement between Landsat and MODIS LRR values, 52% of grid cells were characterized by a consensus increase in LRR $NDVI_{max}$, 34% showed no consensus trend and 15% were characterized by a consensus decrease in LRR $NDVI_{max}$.

Change in $NDVI_{max}$ in relation to land cover and elevation

Habitats with a mean $NDVI_{max}$ less than 0.75 (non-vegetated cliff and scree, vegetated cliff and scree, grassland and low-shrub) expressed a generally consistent pattern, with the majority of grid cells (60%–65%) exhibiting significant increases in MODIS $NDVI_{max}$ between 2000 and 2015 (figure 2). Above the 0.75 $NDVI_{max}$ threshold (dense scrub, mixed tree/shrub and forest), however, the relationship deteriorated and the number of grid cells showing no significant trend increased sharply (figure 2). It is well known that NDVI tends to saturate when measuring the photosynthetic activity of high leaf area canopies (Gitelson *et al* 1996) and for this reason, we were unable to quantify change in $NDVI_{max}$ in the case of tree-covered grid cells expressing high initial values of $NDVI_{max}$. Accordingly, we excluded forest, dense scrub and mixed tree/shrub classes from the remainder of the analysis, and chose to focus on above treeline habitats.

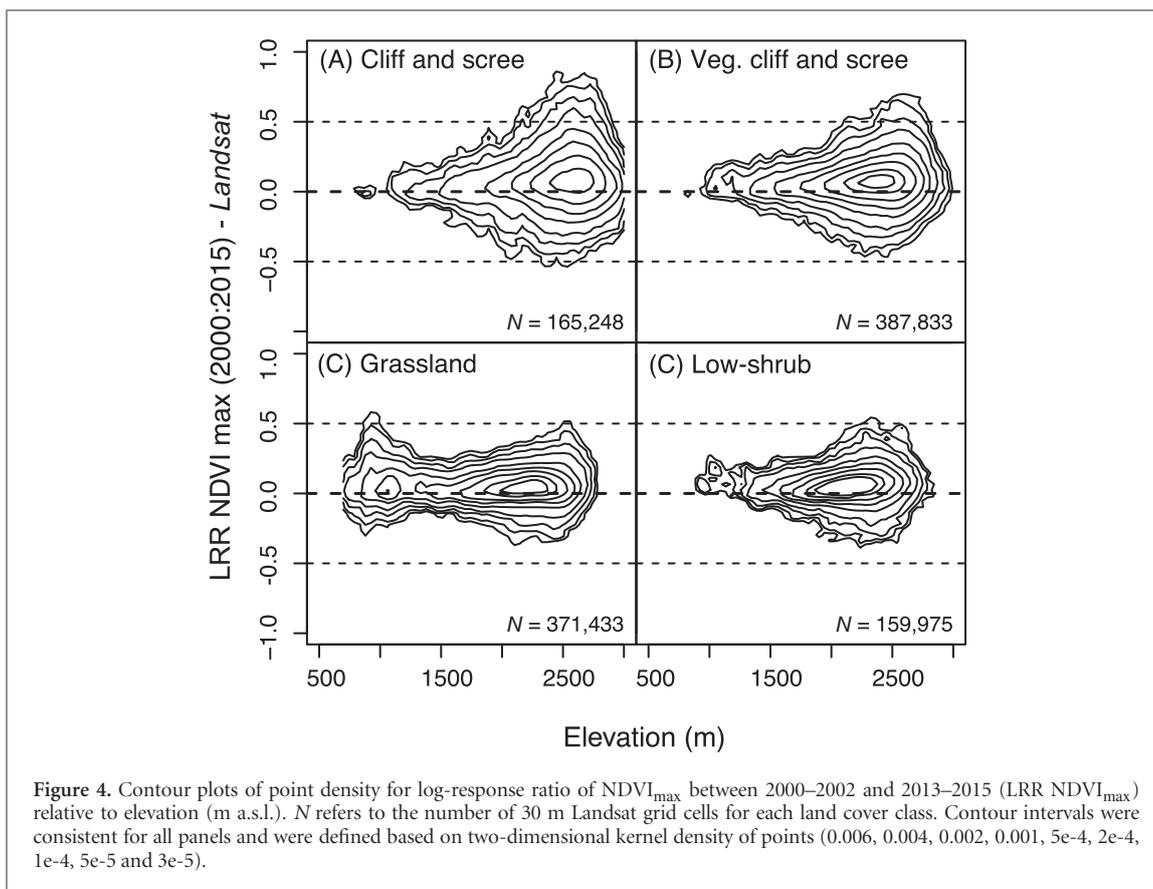
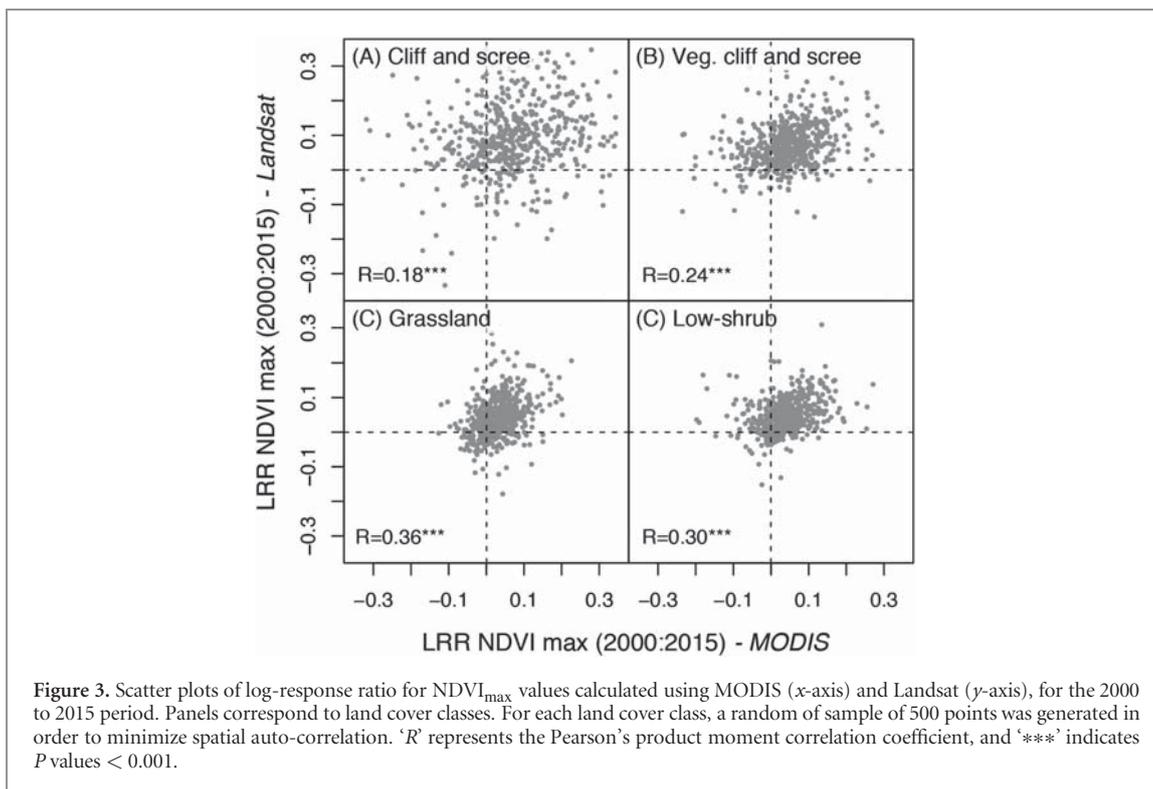
Correlations between Landsat and MODIS LRR $NDVI_{max}$ at 250 m resolution were significant ($P < 0.001$), with correlation coefficients ranging from 0.18 (non-vegetated cliff and scree) to 0.36 (grasslands; figure 3). While sensors tended to agree on which grid cells showed increases or decreases in $NDVI_{max}$ between 2000 and 2015, the high scatter and fairly weak correlations demonstrated that the magnitude of the measured response varied strongly between MODIS and Landsat (figure 3).

LRR $NDVI_{max}$ for non-vegetated cliff and scree, vegetated cliff and scree, grasslands and low-shrub habitats exhibited a triangular relationship with respect to elevation, with a consistent peak occurring around 2500 m a.s.l. (figure 4). Grasslands showed a second peak in LRR $NDVI_{max}$ around 900 m a.s.l. Mid-elevations (between 1000 and 2000 m a.s.l.) were characterized by a consistent majority greening trend across land cover classes. The highest values of LRR $NDVI_{max}$, occurred in the context of non-vegetated cliff and scree, and were concentrated above 2500 m a.s.l. (figure 4).

Long-term greening dynamics relative to climate and domestic grazing

According to the long-term Landsat record, 67% of above treeline habitats showed consistent increases in LRR $NDVI_{max}$ between 1984 and 2015 (table 1). In comparison, less than two percent of 30 m grid cells in the study area were characterized by long-term browning between 1984 and 2015. Decreases in LRR $NDVI_{max}$ were observed in 23% of habitats from 2000 onward, pointing to the emergence of recent browning trends in certain contexts. While overall only 8% of above treeline habitats showed greening dynamics beginning in 2000, 16% of grid cells in non-vegetated cliff and scree habitats showed increases in LRR $NDVI_{max}$ initiated after 2000 (table 1).

Across land cover classes, greening trends in the Ecrins National Park were stronger between 1984 and 2002 (P1:P2) as compared to between 2000 and 2015 (P2:P3; figure 5). LRR $NDVI_{max}$ mode values for P1:P2 were centered at 0.15, whereas values for P2:P3 were centered at 0.05. Higher values of LRR $NDVI_{max}$ during P1:P2 coincided with a pronounced increase in the quantity of snow-free growing degree-days (GDD)



above 1800 m a.s.l. during the mid-1980s (figure 6). Figure S2 shows independent time series for the length of the snow free period and for July–August growing degree days, and while we did not disentangle their relative contributions, it appears that change in both snow

cover duration and air temperature led to the increase in energy availability shown in figure 6.

Greening trends of pastoral units were consistent with those assessed for grasslands and low-shrub habitats overall. Regardless of the period (P1:P2 or P2:P3),

Table 1. Percentage of grid cells showing greening (LRR NDVI max > 0) or browning (LRR NDVI max < 0) trends during the study period and for each land cover class.

	% greening (1984–2015)	% browning (1984–2015)	% greening (beginning in 2000)	% browning (beginning in 2000)
Cliff and scree	55.44	2.99	16.43	25.13
Veg. cliff and scree	68.38	1.54	7.99	22.09
Grassland	66.90	1.06	7.55	24.48
Low-shrub	76.64	0.58	2.27	20.52
All	67.12	1.46	8.28	23.14

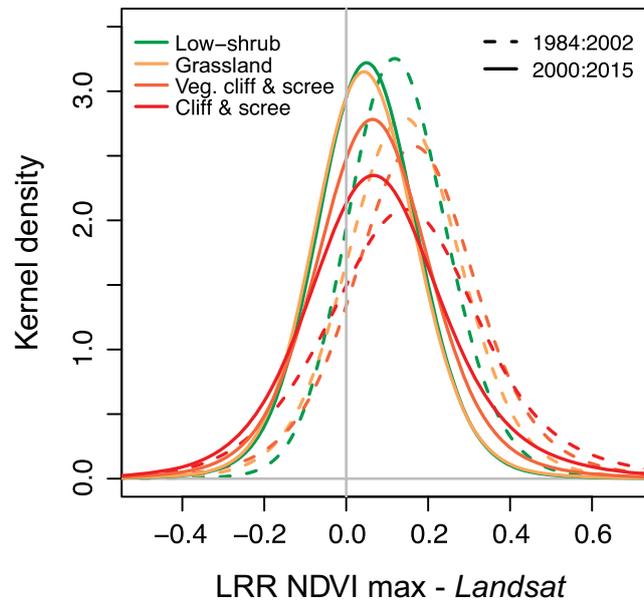


Figure 5. Kernel density of LRR NDVI_{max} values between 1984 and 2002 (dashed lines) and between 2000 and 2015 (solid lines). Colors correspond to land cover classes. Bandwidth was fixed using the standard deviation of the original data.

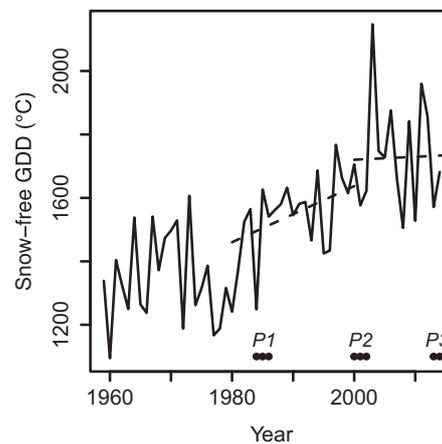


Figure 6. Time series of annual snow-free growing degree-days (GDD) (1959–2014), estimated using outputs from the SAFRAN-SURFEX/Crocus-MEPRA model chain (S2M) developed by Météo-France. Degree days were counted if daily mean air temperature was above 0° C and snowpack height was at 0 cm. Values represent averages for elevations between 1800 and 2500 m a.s.l.. Dashed lines represent linear trends between year and snow-free GDD for the two time periods considered in this study (1980–2000 and 2000–2015). Respective slope values were 8.84 between 1980 and 2000 and 0.94 between 2000 and 2015. Points indicate years with available Landsat imagery utilized in this study. Separate time series for July–August growing degree-days and for the length of snow-free period are shown in figure S2.

a stronger greening response was observed for the least productive pastoral units (i.e. higher LRR NDVI_{max} for lower initial NDVI_{max}), suggesting that the most productive pastures were already closer to their potential

maximum. This negative linear relationship was significantly more pronounced for P1:P2 than for P2:P3 ($P < 0.001$, $F_{3479} = 250.3$, $R^2 = 0.6102$), which is in agreement with the general greening trends observed

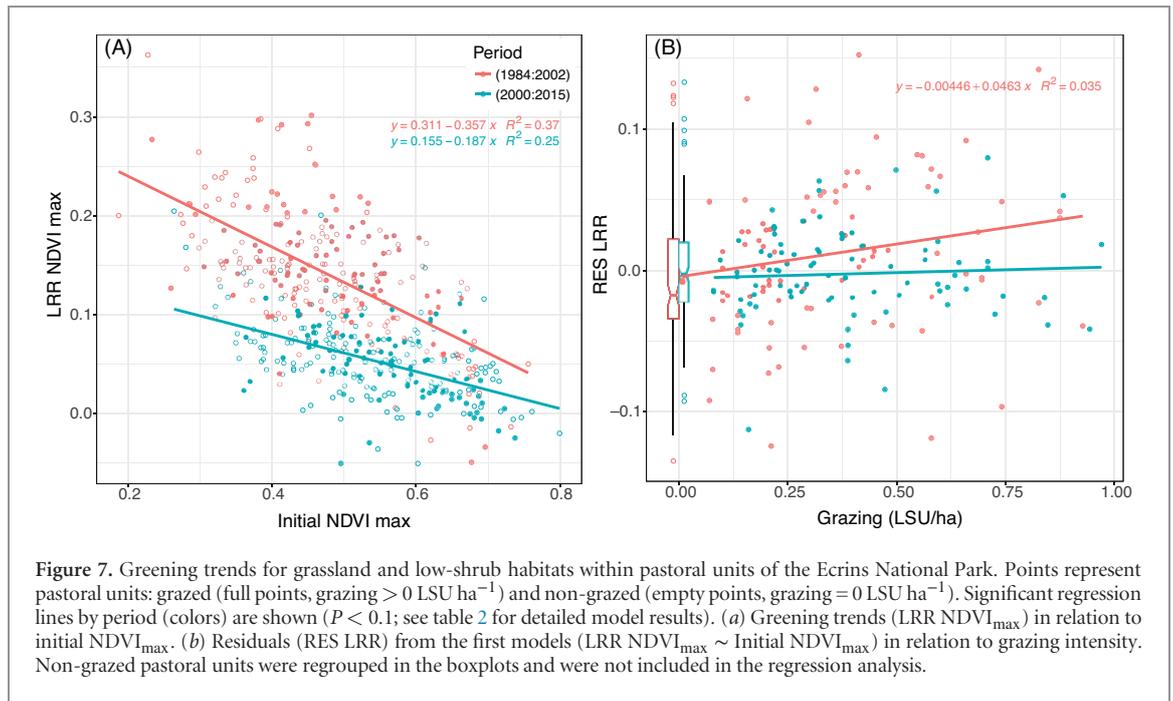


Figure 7. Greening trends for grassland and low-shrub habitats within pastoral units of the Ecrins National Park. Points represent pastoral units: grazed (full points, grazing > 0 LSU ha $^{-1}$) and non-grazed (empty points, grazing = 0 LSU ha $^{-1}$). Significant regression lines by period (colors) are shown ($P < 0.1$; see table 2 for detailed model results). (a) Greening trends (LRR NDVI $_{\max}$) in relation to initial NDVI $_{\max}$. (b) Residuals (RES LRR) from the first models (LRR NDVI $_{\max} \sim$ Initial NDVI $_{\max}$) in relation to grazing intensity. Non-grazed pastoral units were regrouped in the boxplots and were not included in the regression analysis.

Table 2. Linear regression parameters ($y = \beta_0 + \beta_1 x$) for models assessing the influence of summer grazing intensity on greening trends within the Ecrins National Park. Statistical analyses were carried out for a total of 240 pastoral units for which similar grazing intensities were documented across the two studied periods (difference smaller than 0.15 LSU h $^{-1}$).

Variables		Period	Regression parameters			
y	x		$\beta_0 \pm \text{SE}^a$	$\beta_1 \pm \text{SE}^a$	R^2	p -value
LRR NDVI $_{\max}^b$	Initial NDVI $_{\max}^b$	(1984–2002)	0.3114 \pm 0.0145	−0.3573 \pm 0.0301	0.3696	<0.001
		(2000–2015)	0.1551 \pm 0.0116	−0.1873 \pm 0.0211	0.2462	<0.001
RES LRR c	Grazing (LSU ha $^{-1}$)	(1984–2002) d	−0.0045 \pm 0.0106	0.0463 \pm 0.0255	0.0246	< 0.1
		(2000–2015) d	−0.0056 \pm 0.0069	0.0081 \pm 0.0157	0.0086	NS e

^a Standard error.

^b Median aggregated values for the pastoral unit.

^c Residuals from the models with LRR NDVI $_{\max}$ (y) and Initial NDVI $_{\max}$ (x) as variables.

^d Only pastoral units with grazing > 0 LSU ha $^{-1}$ were included.

^e Non-significant.

for the studied habitats (figure 7(a), table 2). We only found a significant relationship between the residuals of the precedent models (RES LRR) and grazing intensity for P1:P2 ($P < 0.1$, $F_{1,90} = 3.297$, $R^2 = 0.0246$), suggesting a slight positive influence of grazing on NDVI $_{\max}$ trends. The latter is also supported by the negative skew of RES LRR of non-grazed pastoral units observed also for P1:P2 (figure 7(b), table 2).

Discussion

Our study combined imagery from multiple sources (MODIS, Landsat-5, 7, 8) with independent field mapping to investigate changes in peak plant productivity in a French high mountain national park over the last 30 years. We found overall concordance between trends detected by Landsat and MODIS platforms (figures 1(c) and (d); figure 3), which supported full exploitation of the Landsat record at 30 m ground resolution. Increases in NDVI $_{\max}$ over the last 16 years (2000–2015) were concentrated in above-tree line habitats at high

elevation (~ 2500 m a.s.l.), and the main observed greening dynamic in our study area consisted of increased productivity in grassland, low-shrub and rocky habitats. The long-term (1984–2015) Landsat record indicated ongoing greening trends in over half (67%) of above treeline habitats in the Ecrins National Park, as well as recent greening dynamics initiated since 2000 in previously non-vegetated cliff and scree habitats. We also found that increase in NDVI $_{\max}$ was more pronounced between 1984 and 2002 than between 2000 and 2015, suggesting a slowing of greening dynamics during recent years. Finally, greening trends were largely unaffected by summer grazing intensity, although we did observe a slight decrease in greening response in non-grazed areas for the 1984 to 2002 period.

Potential mechanisms and causes of alpine vegetation greening

In the case of alpine grasslands and low-shrub habitats, we hypothesize that increases in NDVI $_{\max}$ may have been the result of two possible mechanisms: (i)

gradual densification and increases in the height and biomass of herbaceous plant cover (figure S3 (a)–(c)); and (ii) encroachment of low stature shrubs into grassland communities (Dullinger *et al* 2003). The first mechanism has been visually observed along permanent transects within the Ecrins National Park (Senn 2016), however repeat measures of standing biomass need to be carried out in order to confirm this hypothesis. The second mechanism has also been observed in the study area in the form of local increases in *Vaccinium myrtillus* (Senn 2011) and *Juniperus communis* subsp. *nana* within grassland communities. Expanding shrub cover has also been reported during recent decades in the nearby central Italian Alps at elevations up to 2500 m a.s.l. (Cannone *et al* 2007). Field observations carried out in the Ecrins National Park suggest that both increased herbaceous biomass and increasing shrub cover likely contributed to the observed NDVI_{max} signal.

We consider that decreases in snow cover duration and increases in air temperature since the 1980s (figure 6; Durand *et al* 2009a, Durand *et al* 2009b) had stronger effects on long-term vegetation dynamics than domestic grazing practices within our study area. Indeed, stronger greening trends observed between 1984 and 2002 than between 2000 and 2015 coincided with a sharp increase in snow-free growing degree-days occurring during the 1980s (figures 5 and 6). Additionally, when grazing intensities remained stable across periods (1984–2002 and 2000–2015) rates of greening were negatively correlated with initial NDVI_{max}, regardless of the magnitude of grazing intensity (figure 7, table 2).

A lack of influence of grazing intensity on greening trends is contrary to observations in the Spanish Pyrenees by Gartzia *et al* (2016), where multi-temporal analysis of Landsat-derived vegetation indices showed that grassland biomass and greenness decreased in grazed areas. We explain this discrepancy by the fact that, unlike the Spanish Pyrenees, the southwestern French Alps are subject to relatively low grazing intensities and have undergone less dramatic transformations of land-use practices during recent decades. From a regional-scale standpoint, the pastoral units of the Ecrins National Park are actually among those characterized by the lowest grazing intensity values of all massifs of the French Alps (Dobremez and Borg 2015), despite the existence of local areas of intensive grazing. Pastoral activity has been increasing for several years in the Ecrins massif, however, pointing out a new issue for future vegetation dynamics. While there is no consensus concerning whether the effects of grazing on grassland productivity are positive or negative, we hypothesize that moderate grazing could limit the accumulation of senescent material and improve plant productivity through nutrient inputs, both of which could lead to increased greenness during the growing season. In our study area, a potential positive effect of moderate grazing on greening trends is supported by

the observed decrease in greening trend when domestic grazing was totally absent during the 1984–2002 period (figure 7, table 2). Further comparative analysis, however, including a wider range of grazing intensities, is required in order to confirm this hypothesis.

Cliff and scree habitats above 2000 m a.s.l. exhibited strong greening trends during both the 1984–2002 and 2000–2015 time periods (figures 4–5). As illustrated by aerial photographs in figures S3 (d) and (f), steep screes with shrubs and small trees already present appear to have become more densely colonized since the early 1990s, leading to an increase in measured NDVI_{max} signal. It is likely that plant colonization dynamics in steep terrain have contributed to this trend, as tree establishment contributes to slope stability (Meusburger *et al* 2010) and can ameliorate local environmental conditions (Batllori *et al* 2009), which in turn further facilitate tree colonization. Field observations suggest that pioneer trees *Pinus cembra* and *Larix decidua*, as well as *Sorbus* spp., *Populus tremula*, *Acer* spp. and *Rosa* spp. on southern slopes, have colonized steep rock faces, screes and grasslands in many areas of the park during recent years and could be contributing to the widespread increase in NDVI_{max} observed in vegetated rocky habitats.

We attribute shifts in NDVI_{max} in the context of low elevation grasslands (<1500 m a.s.l.; figure 4) largely to the effects of local land-use practices, including agriculture, grazing and forestry. Specifically, we consider the increase in NDVI_{max} in montane fields and low elevation grasslands to be linked to forest expansion since 2000 following pasture abandonment. Observational studies elsewhere in the Alps (Carlson *et al* 2014) and Pyrenees (Améztegui *et al* 2010) point to the widespread nature of land-use related forest expansion throughout European mountain ranges. In our case, this interpretation is supported by a monitoring program lead by the scientific department of the Ecrins National Park (SOPHIE program; Merhan 2015). Relying on systematic field surveys, similar trends have been described, including a sharp increase in heath and forest cover up to 1998, followed by a slowing expansion of woody vegetation during the last 15 years. Other disturbances affecting the position of the forest-grassland ecotone include fire and logging, however we consider that these drivers are relevant only for small, isolated areas of the Ecrins National Park.

The highest proportional changes in NDVI_{max} between 2000 and 2015 occurred in initially non-vegetated cliff and scree habitats (i.e. mapped in 2000 as scree, talus, ridges and cliffs with less than 10% vegetation cover; figure 4). We propose three external drivers that could be responsible for greening trends in this context. First, glacier retreat during recent decades has been especially pronounced in the southern French Alps (Gardent *et al* 2014), and as described elsewhere in the Alps (i.e. Raffl *et al* 2006), has been followed in Ecrins National Park by plant colonization of ice-free moraines and exposed bedrock. Observed plant

colonization in the study area following glacier retreat consists of forbs or shrubs and small trees, including *Salix* sp., *Acer* sp., *Alnus alnobetula* or *Larix decidua*. This process is illustrated in figure S3 (g)–(i), where vegetation colonized a recently de-glaciated zone and caused a substantial proportional increase in $NDVI_{max}$. Second, in addition to vegetation dynamics in periglacial areas, we believe it is possible that the decrease in snow cover duration and increase in growing degree days since the 1980s may have led to the emergence of a brief growing season in high-elevation contexts previously characterized by perennial snowfields. This hypothesis could also help to explain the higher rates of greening observed between 1984 and 2002 as compared to more recent years, given the occurrence of a ‘step effect’ of sudden increase in air temperature and decrease in snow cover duration occurring in the 1980s followed by more gradual climate change during recent years (figure 6, Durand *et al* 2009a, Durand *et al* 2009b). Although we expect that colonization in these contexts likely consists of sparse scree vegetation, with time this process could lead to the emergence of novel snowbed communities.

Finally, increased atmospheric deposition of nitrogen has been observed in other temperate alpine study systems (Seastedt *et al* 2004), and it is possible that enhanced nutrient availability has concurred with observed increases in high-elevation plant productivity. In the context of acidic grasslands, increased nitrogen inputs have been linked to increased biomass and conversion of species-rich communities into tall, species-poor swards (Bobbink *et al* 1998). Further observational studies are required in an alpine context to improve understanding of interactive effects of nutrient availability and climate parameters on the productivity of alpine plant communities.

Implications of long-term greening dynamics and main conclusions

Increased plant productivity in alpine environments has a number of implications for ecological functioning and land management in protected mountain areas such as the Ecrins National Park. For example, increased biomass in alpine grasslands and in rocky areas could affect the spatial distribution of herbivore habitat, both (i) from the perspective of shepherds concerned by the amount and quality of grazing resource; and (ii) for wild herbivores optimizing foraging strategy based on vegetation quality and availability (e.g. Grignolio *et al* 2003). However, increased biomass is not synonymous with increased fodder quality, and this difference may have substantial consequences for large herbivores (Corazza *et al* 2016). A study from the Austrian Alps measured significant herbivory of nival vegetation up to 3000 m a.s.l. (Diemer 1996), which suggests that shifts even in high-elevation plant composition may have implications for other trophic levels, including soil micro-organisms and insects. Also, higher plant cover in alpine and nival habitats

may contribute to slope stability and soil water retention capacity, particularly in the context of unstable glacial moraines and steep scree slopes. Decreased erosion would affect local hydrology and runoff (Lehning *et al* 2006) as well as slope-related risk assessment in alpine watersheds (Descroix and Mathys 2003). Finally, the combination of ongoing glacier retreat and more prevalent plant cover at high elevation has the potential to affect landscape aesthetics and perception, particularly for tourists associating snow and rock with a pristine high-mountain environment and who travel to the mountain areas such as the Ecrins National Park with this landscape image in mind.

Conclusion

This work provides evidence for long-term greening of alpine vegetation in a protected area of the French Alps, especially in above-tree line ecosystems. We hypothesize that increasing air temperatures, decreased snow cover duration and to a lesser extent changes in land-use practices are the main drivers of observed greening dynamics. Although we restricted our study to the Ecrins National Park in order to take advantage of available field data, future studies should expand the spatial scale considered and test for greening and browning trends at the scale of the European Alps. In addition to quantifying extrinsic factors affecting changes in peak productivity, i.e. climate forcing or grazing pressure, further fieldwork is necessary to elucidate vegetation dynamics contributing to the measured greening signal, i.e. shrub encroachment, expansion of herbaceous plant cover, increases in plant height and biomass or colonization by pioneer species. Very promising is the opportunity to combine multi-temporal satellite imagery with repeat field surveys of plant diversity and multi-trophic community composition, in order to explore links between biodiversity and ecosystem functioning in mountain environments.

Acknowledgments

We are grateful to Vincent Vionnet and Déborah Verfaillie from the Centre d’Études de la Neige (Météo France) for providing climate and snow cover data. We also thank the personnel of the Ecrins National Park, whose many summers of field mapping made this work possible. Our work received funding from the Auvergne-Rhône-Alpes Region. This research was conducted within the long-term research site Zone Atelier Alpes, a member of the ILTER-Europe network.

References

- Améztegui A, Brotons L and Coll L 2010 Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees *Glob. Ecol. Biogeogr.* **19** 632–41

- Batllore E, Camarero J J, Ninot J M and Gutiérrez E 2009 Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming *Glob. Ecol. Biogeogr.* **18** 460–72
- Beniston M 2005 Mountain climates and climatic change: an overview of processes focusing on the European Alps *Pure Appl. Geophys.* **162** 1587–606
- Bobbink R, Hornung M and Roelofs J G M 1998 The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation *J. Ecol.* **86** 717–38
- Busetto L, Colombo R, Migliavacca M, Cremonese E, Meroni M, Galvagno M, Rossini M, Siniscalco U, Morra di Cella U and Pari E 2010 Remote sensing of larch phenological cycle and analysis of relationships with climate in the Alpine region *Glob. Change. Biol.* **16** 2504–17
- Carlson B Z, Renaud J, Biron P E and Choler P 2014 Long-term modeling of the forest–grassland ecotone in the French Alps: implications for land management and conservation *Ecol. Appl.* **24** 1213–25
- Cannone N, Diolaiuti G, Guglielmin M and Smiraglia C 2008 Accelerating climate change impacts on alpine glacier forefield ecosystems in the European Alps *Ecol. Appl.* **18** 637–48
- Cannone N, Sgorbati S and Guglielmin M 2007 Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation *Front. Ecol. Environ.* **5** 360–4
- Choler P 2015 Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration *Biogeosciences* **12** 3885–97
- Corazza M, Tardella F M, Ferrari C and Catorci A 2016 Tall grass invasion after grassland abandonment influences the availability of palatable plants for wild herbivores: insight into the conservation of the Apennine chamois *Rupicapra pyrenaicaornata Environ. Manage.* **57** 1247–61
- Descroix L and Mathys N 2003 Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: a review *Earth Surf. Proc. Land.* **28** 993–1011
- Dedieu J P, Carlson B Z, Bigot S, Sirguey P, Vionnet V and Choler P 2016 On the importance of high-resolution time series of optical imagery for quantifying the effects of snow cover duration on alpine plant habitat *Remote Sens.* **8** 481
- Diemer M 1996 The incidence of herbivory in high-elevation populations of *Ranunculus glacialis*: a re-evaluation of stress-tolerance in alpine environments *Oikos* **75** 486–92
- Dobremez L and Borg D 2015 L'agriculture en montagne. Évolutions 1988–2010 d'après les recensements agricoles *AGRESTE Les Dossiers No. 26*, July (<http://agreste.agriculture.gouv.fr/>)
- Dullinger S, Dirnbock T and Grabherr G 2003 Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria *Arctic Antarct. Alpine Res.* **35** 434–41
- Durand Y, Laternser M, Giraud G, Etchevers P, Lesaffre B and Mérindol L 2009a Reanalysis of 44 yr of climate in the French Alps 1958–2002: methodology, model validation, climatology, and trends for air temperature and precipitation *J. Appl. Meteorol. Climatol.* **48** 429–49
- Durand Y, Giraud G, Laternser M, Etchevers P, Mérindol L and Lesaffre B 2009b Reanalysis of 47 years of climate in the French Alps 1958–2005: climatology and trends for snow cover *J. Appl. Meteorol. Climatol.* **48** 2487–512
- Fisher J I and Mustard J F 2007 Cross-scalar satellite phenology from ground, landsat, and MODIS data *Remote Sens. Environ.* **109** 261–73
- Fontana F, Rixen C, Jonas T, Aberegg G and Wunderle S 2008 Alpine grassland phenology as seen in AVHRR, VEGETATION, and MODIS NDVI time series—a comparison with *in situ* measurements *Sensors* **8** 2833–53
- Gardent M, Rabatel A, Dedieu J P and Deline P 2014 Multitemporal glacier inventory of the French Alps from the late 1960s to the late 2000s *Glob. Planet. Change* **120** 24–37
- Gartzia M, Pérez-Cabello F, Bueno C G and Alados C L 2016 Physiognomic and physiologic changes in mountain grasslands in response to environmental and anthropogenic factors *Appl. Geogr.* **66** 1–11
- Gitelson A A, Kaufman Y J and Merzlyak M N 1996 Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS *Remote Sens. Environ.* **58** 289–98
- Godron M and Salomez P 1995 Inventaire et cartographie des milieux *Documents scientifiques du Parc national des Ecrins* **6** 36
- Goetz S J, Bunn A G, Fiske G J and Houghton R A 2005 Satellite-observed photosynthetic trends across boreal North America associated with climate and fire disturbance *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **102** 13521–5
- Grignolio S, Parrini F, Bassano B, Luccarini S and Apollonio M 2003 Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex Folia Zool.* **52** 113–20
- Hantel M and Hirt-Wielke L 2007 Sensitivity of Alpine snow cover to European temperature *Int. J. Climatol.* **27** 1265–75
- Hedges L V, Gurevitch J and Curtis P S 1999 The meta-analysis of response ratios in experimental ecology *Ecology* **80** 1150–6
- Jia G J, Epstein H E and Walker D A 2003 Greening of Arctic Alaska, 1981–2001 *Geophys. Res. Lett.* **30** 2067
- Kerr J T and Ostrovsky M 2003 From space to species: ecological applications for remote sensing *Trends Ecol. Evol.* **18** 299–305
- Kammer P M, Schöb C and Choler P 2007 Increasing species richness on mountain summits: upward migration due to anthropogenic climate change or re-colonisation? *J. Veg. Sci.* **18** 301–6
- Launchbaugh K L, Stuth J W and Holloway J W 1990 Influence of range site on diet selection and nutrient intake of cattle *J. Range Manage.* **43** 109–16
- Lehning M, Völkisch I, Gustafsson D, Nguyen T A, Stähli M and Zappa M 2006 ALPINE3D: a detailed model of mountain surface processes and its application to snow hydrology *Hydrol. Process.* **20** 2111–28
- Merhan B 2015 Programme de suivi à long terme des pratiques et des habitats naturels à l'échelle du Parc National des Ecrins (programme SOPHIE) *Internship Report for the Ecrins National Park* 44
- Metternicht G, Zinck J A, Blanco P D and Del Valle H F 2010 Remote sensing of land degradation: experiences from Latin America and the Caribbean *J. Environ. Qual.* **39** 42–61
- Meusburger K, Konz N, Schaub M and Alewell C 2010 Soil erosion modelled with USLE and PESERA using QuickBird derived vegetation parameters in an alpine catchment *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* **12** 208–15
- Myers-Smith I H *et al* 2011 Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities *Environ. Res. Lett.* **6** 045509
- Myneni R B and Williams D L 1994 On the relationship between FAPAR and NDVI *Remote Sens. Environ.* **49** 200–11
- Pauli H *et al* 2012 Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits *Science* **336** 353–5
- Pettorelli N, Vik J O, Mysterud A, Gaillard J M, Tucker C J and Stenseth N C 2005 Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change *Trends Ecol. Evol.* **20** 503–10
- Raffl C, Mallaun M, Mayer R and Erschbamer B 2006 Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, Central Alps, Austria *Arctic Antarct. Alpine Res.* **38** 421–8
- Roy D P *et al* 2014 Landsat-8: science and product vision for terrestrial global change research *Remote Sens. Environ.* **145** 154–72
- Seastedt T R, Bowman W D, Caine T N, McKnight D, Townsend A and Williams M W 2004 The landscape continuum: a model for high-elevation ecosystems *Bioscience* **54** 111–21
- Sen P K 1968 Estimates of the regression coefficient based on Kendall's tau *J. Am. Stat. Assoc.* **63** 1379–89
- Senn O 2011 Suivi des mesures agri-environnementales en alpage Evolution de la végétation sur les lignes permanentes *Report for the Ecrins National Parc* 28
- Senn O 2016 Suivi des mesures agri-environnementales en alpage. Evolution de la végétation sur les lignes permanentes de 1995 à 2015 *Report for the Ecrins National Parc* 68

- SUACI, IRSTEA, and CERPAM 2015 'Enquête Pastorale Du Massif Alpin et Des Territoires Pastoraux Des Régions Rhône-Alpes et PACA, 2012–4' (<http://enquete-pastorale.irstea.fr>) (Accessed: 17 December 2015)
- Tape K, Sturm M and Racine C 2006 The evidence for shrub expansion in northern Alaska and the Pan-Arctic *Glob. Change Biol.* **12** 686–702
- Vionnet V, Brun E, Morin S, Boone A, Faroux S, Le Moigne P and Willemet J M 2012 The detailed snowpack scheme Crocus and its implementation in SURFEX v7.2. *Geosci. Model Dev.* **5** 773–91
- Virtanen T and Ek M 2014 The fragmented nature of tundra landscape *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* **27** 4–12
- Walker D, Auerbach N and Shippert M 1995 NDVI, biomass, and landscape evolution of glaciated terrain in northern Alaska *Polar Rec.* **31** 169–78
- Zhao M and Running S W 2010 Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009 *Science* **329** 940

Manuscript Number: AGRFORMET-D-18-01015

Title: Drought offsets the positive effect of summer heat waves on the canopy greenness of mountain grasslands

Article Type: Research Paper

Section/Category: Regional Scales, remote sensing and Urban

Keywords: European Alps; drought; heat wave; MODIS; mountain grasslands; phenology

Corresponding Author: Dr. Philippe CHOLER,

Corresponding Author's Institution: CNRS

First Author: Monica Cecilia CORONA-LOZADA

Order of Authors: Monica Cecilia CORONA-LOZADA; Samuel MORIN; Philippe CHOLER

Abstract: Heat waves are becoming more frequent in a warming climate and understanding the impacts of these extreme events on terrestrial ecosystems remains a major challenge. Seasonally snow-covered mountain grasslands are temperature-limited ecosystems and one may question whether the summer heat waves there have the same negative effect on primary productivity as they have on lowland ecosystems. Using remote sensing, we performed a comparative analysis of the phenology of mountain grasslands in the French Alps with a particular focus on the four unusually warm summers that occurred in 2003, 2012, 2015, and 2016. Our results showed that an early and rapid senescence and a lack of end-of-season regrowth were the most significant responses in 2003 and 2012 when heat waves coincided with summer droughts. In contrast, we found low senescence and moderate to high regrowth in 2015 and 2016 which were years unaffected by severe droughts. When precipitation was non-limiting, warm and even very warm summers have a positive effect on canopy greenness, particularly by extending the green period in late summer and early fall. Our study highlights the pivotal role that summer drought has in the phenological response of mountain grasslands exposed to heat waves.

Suggested Reviewers: Edoardo CREMONESE
e.cremonese@arpa.vda.it
has published a recent paper on the topic in this journal

Christian RIXEN
rixen@slf.ch

Niklaus ZIMMERMANN
niklaus.zimmermann@wsl.ch

Fabio FONTANA
ffontana@interchange.ubc.ca

1 **Drought offsets the positive effect of summer heat waves on the canopy greenness of mountain**
2 **grasslands**

3

4

5 **M.C. Corona-Lozada¹, S. Morin² & P. Choler^{1,3}**

6 ¹ Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, F-38000 Grenoble, France

7 ² Univ. Grenoble Alpes, Université de Toulouse, Météo-France, CNRS, CNRM, Centre d'Études de
8 la Neige, F-38000 Grenoble, France

9 ³ Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LTSER Zone Atelier Alpes, F-38000
10 Grenoble, France

11

12 Corresponding author: Philippe CHOLER

13 philippe.choler@univ-grenoble-alpes.fr

14 Tel: +33 4 76 51 48 96

15 ORCID : 0000-0002-9062-2721

16

17

18 **Keywords**

19 European Alps; drought; heat wave; MODIS; mountain grasslands; phenology.

20

21 **Highlights**

22 1. The frequency of summer heat waves has increased over the last decades in the French Alps.

23 2. Canopy greenness significantly increased during warmer summers when rainfall was non

24 limiting

25 3. Heat waves coinciding with drought lead to an accelerated canopy senescence and a lack of

26 regrowth at the end of summer

27 **Abstract (195 words)**

28 Heat waves are becoming more frequent in a warming climate and understanding the impacts
29 of these extreme events on terrestrial ecosystems remains a major challenge. Seasonally snow-
30 covered mountain grasslands are temperature-limited ecosystems and one may question whether the
31 summer heat waves there have the same negative effect on primary productivity as they have on
32 lowland ecosystems. Using remote sensing, we performed a comparative analysis of the phenology
33 of mountain grasslands in the French Alps with a particular focus on the four unusually warm
34 summers that occurred in 2003, 2012, 2015, and 2016. Our results showed that an early and rapid
35 senescence and a lack of end-of-season regrowth were the most significant responses in 2003 and
36 2012 when heat waves coincided with summer droughts. In contrast, we found low senescence and
37 moderate to high regrowth in 2015 and 2016 which were years unaffected by severe droughts. When
38 precipitation was non-limiting, warm and even very warm summers have a positive effect on canopy
39 greenness, particularly by extending the green period in late summer and early fall. Our study
40 highlights the pivotal role that summer drought has in the phenological response of mountain
41 grasslands exposed to heat waves.

42

43

44 **Introduction**

45 There has been a marked increase in air temperature in the European Alps from the 1980s
46 onwards and this has caused warmer and longer snow-free periods for mountain vegetation (Beniston
47 et al., 2018; Durand et al., 2009a; Gobiet et al., 2014). A growing body of evidence indicates that
48 above treeline ecosystems have undergone significant changes over the last decades, including
49 changes in community composition (Cannone and Pignatti, 2014; Gottfried et al., 2012) and
50 ecosystem functioning (Choler, 2015). Many of these documented changes, such as the upward shift
51 of species (Lenoir et al., 2008; Steinbauer et al., 2018), the thermophilization of high summit flora
52 (Gottfried et al., 2012), or the long-term greening of vegetation at high elevation (Carlson et al.,
53 2017), are consistent with the expected positive effects of rising temperatures in temperature-limited
54 ecosystems. Nonetheless, recent reports indicate that earlier frost exposure due to the earlier onset of
55 the snow melt (Liu et al., 2018; Wheeler et al., 2014), more frequent heat waves (Cremonese et al.,
56 2017) and droughts (Marchin et al., 2018) may be additional effects of on-going climate change
57 which could attenuate this positive response. These studies highlighted the need to consider both
58 trends and extreme events when assessing mountain vegetation response to climate change.

59 In a warming climate, the duration, intensity, and frequency of heat waves is expected to
60 markedly increase (Stocker et al., 2013). The few reports that examine the response of mountain
61 grasslands to summer heat waves have yielded contrasting results. Using both remote sensing and *in*
62 *situ* measurements, Jolly et al. (2005) found a positive effect of the 2003 heat wave on the summer
63 greenness of high-elevation ecosystems in the Swiss Alps, and that this was in stark contrast with
64 what was happening in lowland ecosystems. Cremonese et al. (2017) used flux data and time-lapse
65 cameras to characterize the effect of the 2015 heat wave on a subalpine *Nardus*-rich community and
66 noted a reduction of canopy development in addition to advanced senescence. Experimental
67 approaches using monolith transplantation have highlighted that the negative effect of an increased
68 air temperature only occurred when it coincided with reduced water supply (De Boeck et al., 2016).

69 This calls for a comparative study that includes a broader range of temperature-precipitation
70 combinations to better capture the interplay of heat waves and drought on mountain grassland
71 phenology.

72 The remote sensing of vegetation phenology provides a unique opportunity to track ecosystem
73 responses to climate change at a regional scale and over decades (Pettorelli et al., 2005; Richardson
74 et al., 2013). In mountainous environments, several studies have successfully used high or medium
75 resolution satellite images to examine the relationships between climate and the growth response of
76 mountain grasslands (Choler, 2015; Dunn and de Beurs, 2011; Fontana et al., 2008; Zhang et al.,
77 2013b). For seasonally snow-covered ecosystems, the use of snow and vegetation indices may
78 provide several phenological metrics including the onset of growth, the date and magnitude of
79 maximum canopy greenness, the dynamics of senescence, and the date of the first snowfalls.
80 However, many comparative studies (either interannual or interspatial comparisons) have focused on
81 the maximum or averaged summer greenness and, by doing so, have largely overlooked the end of
82 season phenology (Gallinat et al., 2015; Garonna et al., 2018). Yet extreme events occurring after the
83 date of peak standing biomass, such as heat wave or drought, may accelerate the senescence or
84 diminish the possibility of regrowth and this has important consequences for the management of
85 mountain pastures (Nettier et al., 2017). We believe that remotely-sensed phenological metrics that
86 capture the kinetics of both growth and senescence phases will provide a more comprehensive
87 assessment of mountain grassland responses to heat waves.

88 In this paper, we used time series of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) for
89 the period 2000 - 2016 to examine how the phenology of mountain grasslands has been impacted by
90 the summer heat waves in 2003, 2012, and 2015. We performed our comparative analysis by using
91 the NDVI from Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) and meteorological
92 variables from the SAFRAN reanalysis system for various elevation bands (Durand et al., 2009a,
93 2009b). We focused on the French Alps for which the availability of high resolution land cover data

94 allowed us to select MODIS pixels with predominant coverage of mountain grasslands. More
95 specifically, we addressed the following three sets of questions: (1) what was the intensity, duration,
96 and timing of summer heat waves in the French Alps from 2000 to 2016 and to what extent did these
97 events coincide with summer precipitation deficits, (2) what are the remotely-sensed indicators that
98 best capture the impact of summer heat waves on the phenology of mountain grasslands, and (3) how
99 do heat wave and drought interfere on the growth and senescence of mountain grasslands?

100

101 **Materials and Methods**

102 The distribution of mountain grasslands in the French Alps was derived from a 10 m resolution
103 land cover map of France produced by the Centre d'Expertise Scientifique Occupation des sols,
104 downloadable at <http://osr-cesbio.ups-tlse.fr/~oso/>. To obtain a binary map of mountain grasslands,
105 we aggregated the three land cover classes corresponding to meadows (“pelouses”, code 34),
106 heathlands (“landes ligneuses”, code 36) and grasslands (“prairies”, code 211). We noticed that the
107 class “landes ligneuses” included a limited number of pixels and was not very reliable due to the
108 difficulty in distinguishing mountain low shrubs from nearby grasslands and meadows. We
109 calculated the percent cover of the aggregated class at a 250 m resolution to align with the MODIS
110 data, selecting those with >90% cover and a mean elevation ranging from 1200 to 2700 m a.s.l.. This
111 yielded a total of 45,055 pixels for further analyses (Fig. 1).

112 For meteorological data, we used the SAFRAN reanalysis that simulates surface conditions as
113 a function of elevation in 300 m increments and for the entire French Alps, divided into 23 ranges
114 that are assumed to be climatologically homogeneous (Durand et al., 2009a; Durand et al., 2009b).
115 Hourly surface values were daily-averaged. We calculated the median elevation, slope, and aspect of
116 each MODIS pixel and extracted the corresponding time series of air temperature and precipitation.
117 Data from 1981 to 2010 were used to calculate a reference climatology and to identify anomalies in
118 our period of interest (2000-2016). For each year, air temperatures/precipitation were

119 averaged/summed over the three periods of interest: (i) the climatological summer (June, July and
120 August), hereafter JJA, (ii) the growth phase defined as the 30 days preceding the date of maximum
121 observed NDVI, hereafter B30, and (iii) the senescent phase defined as the 60 days following the
122 date of maximum observed NDVI, hereafter A60 (Fig. 2). We examined the sensitivity of the final
123 results to the length of the latter two periods and did not find any significant effect if periods were
124 increased or decreased by 10 to 15 days. To obtain the time series of anomaly of meteorological
125 conditions at the scale of a SAFRAN massif, we calculated a weighted mean based on all elevation
126 bands, with weights corresponding to the fraction of MODIS pixels located in a given elevation
127 band.

128 We simplified the methodology proposed by Russo et al. (2014) to calculate a Heat Wave
129 Magnitude Index, hereafter HWI, that accounts for both magnitude and duration of heat waves. First,
130 we computed a daily threshold temperature defined as the 80th percentile of the daily maxima over
131 the 30 year-long reference period (1981-2010). The threshold was calculated by considering a 31-day
132 window centred on the day of interest. Second, we selected all episodes of at least three consecutive
133 days during which the maximum air temperature exceeded the threshold and summed the daily
134 maximum temperature of each episode to obtain an unscaled magnitude of the heat wave. Last, we
135 summed the unscaled magnitudes of all heat waves occurring during the periods of interest, (i) to (iii)
136 above, to obtain three metrics of heat wave intensity named HWI_JJA, HWI_B30, and HWI_A60.
137 Compared to Russo et al. (2014), we did not consider sub-heat waves and did not rescale heat wave
138 magnitude into probability values. As for the other climate variables, we averaged the HWI values at
139 the massif level by calculating a weighted mean with weight corresponding to the fraction of pixels
140 in a given elevational band.

141 Our remote sensing analysis was based on the surface reflectance acquired by MODIS, a
142 sensor onboard the Terra satellite. We downloaded the collection 6 of the MOD09Q1 products,
143 corresponding to tile h18.v4 (40–50° N, 0–15.6° E), from the Land Processes Distributed Active

144 Archive Center (<https://e4ftl01.cr.usgs.gov/>). The 8-day composite at 250 m resolution, covering the
 145 period from 18 February 2000 to 27 December 2016, was processed following Choler (2015). To
 146 summarize, re-projected surface reflectance values (ρ) in the red and near-infrared (NIR) bandwidths
 147 were used to calculate a NDVI according to Eq. 1, keeping only reflectance values of optimum
 148 quality (according to the MOD09Q1 Quality Control flag). We removed outliers defined as NDVI
 149 values that were two times larger or smaller than the average value of the two preceding and the two
 150 following observations. Missing values and removed outliers were gap-filled using a cubic spline
 151 interpolation. A Savitzky and Golay low pass filter with a moving window of length $n=2$ was then
 152 applied to further reduce noise in the NDVI time series (Savitzky and Golay, 1964). Finally, we used
 153 cubic splines to interpolate the NDVI time series onto a daily time step in order to derive the
 154 following phenological metrics (Fig. 2): (i) the growth onset (ONSET) defined as the Julian day on
 155 which NDVI reached half its maximum, (ii) the NDVI maximum (NDVImax) as a proxy for the
 156 maximum canopy greenness, (iii) the Julian day of NDVImax (TNDVImax), (iv) the absolute NDVI
 157 decrease during the 60 days following NDVImax (SEN_A60, see Eq. 2) as a proxy for the canopy
 158 senescence, and (v) the absolute NDVI increase during the 60 days following NDVImax (REG_A60,
 159 see Eq. 3) as a proxy for the end-of-season regrowth. To handle the zero-inflated distribution of
 160 REG_A60, we categorized them into six classes using the percentiles C1: 0-75%, C2: 75-80%, C3:
 161 80-85%, C4: 85-90%, C5: 90-95%, C6: 95-100%.

$$NDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Red}}{\rho_{NIR} + \rho_{Red}} \quad (1)$$

$$SEN_A60 = \sum_{i=TNDVImax}^{TNDVImax+59} \text{abs}(\min(0, NDVI_{i+1} - NDVI_i)) \quad (2)$$

$$REG_A60 = \sum_{i=TNDVImax}^{TNDVImax+59} \text{max}(0, NDVI_{i+1} - NDVI_i) \quad (3)$$

162

163 All statistical analyses were performed in *R* (R Core Team, 2017), using the *signal* library
164 (signal developers, 2013) for the time series analyses and the *raster* library (Hijmans, 2017) for the
165 spatial analysis. All figures were produced using the *ggplot2* (Wickham, 2016) and the *rasterVis*
166 (Perpinan Lamigueiro and Hijmans, 2018) libraries.

167

168

169 **Results**

170 Since the 1980s, warm to very warm summers with above normal HWI have become more
171 frequent in the French Alps (Fig. 3A). The intensity of summer heat waves reached a maximum in
172 2003 with an HWI_JJA median of 177.3 and lasting for 60 days (Table 1 & Fig. 3A). Another very
173 warm summer occurred in 2015, although the HWI_JJA median value was 25% lower than
174 compared to 2003. The 2012 and 2016 years also had warm summers with HWI_JJA values two to
175 three times lower than in 2003 (Fig. 3A). While the 2003 and 2015 HWI did not exhibit any marked
176 variability between mountain ranges, the 2012 and 2016 heat waves were more severe in the
177 southernmost ranges that are influenced by the Mediterranean, namely Parpaillon, Ubaye, Haut Var –
178 Haut Verdon, and Mercantour (Suppl. Fig. 1). In summary, four of the five summers with the highest
179 HWI occurred in the last 15 years. These findings are in agreement with other reports and highlight
180 the increased probability of heat waves in a warming climate (Russo et al., 2014; Stocker et al.,
181 2013).

182 During our study period we found a wide range of meteorological conditions with years when
183 heat waves and severe droughts co-occurred and other years when they occurred independently.
184 Severe summer droughts coincided with the 2003 and 2012 heat waves, while summer precipitation
185 was close to normal in 2015 and 2016 (Fig. 3B). The French Alps also experienced a drought in
186 2009, but this was not accompanied by a significant heat wave (Fig. 3B). Overall, inter-regional
187 differences were more pronounced for precipitation anomalies than heat waves (Suppl. Fig. 1).

188 Plant growth onset in mountain grasslands typically occurred in the second half of May (median
189 DOY of 142) with maximum canopy greenness following around 1.5 months later (median DOY of
190 190) (Table 1). Inter-annual comparisons showed that NDVImax had a smaller range of variability
191 (from 0.74 in 2006 to 0.80 in 2016) than the DOY of growth onset or maximum canopy greenness
192 (Table 1 & Fig. 4). Noticeably, the last four years (2013-2016) were among the five greenest years of
193 the study period, while the four strongest negative anomalies of NDVImax occurred before 2006
194 (Fig. 4D). The summers of 2003, 2012, and to a lesser extent of 2016, were characterized by an
195 above normal senescence and a lack of regrowth, although the NDVImax was close to normal (Figs.
196 4E, F). In comparison, 2015 exhibited a slight increase in NDVImax, a below normal senescence,
197 and a moderate to high regrowth (Fig. 4). Overall, the NDVImax response to summer heat waves did
198 not exhibit any marked regional contrast, while the patterns were more heterogeneous for senescence
199 and regrowth (Supp. Fig. 2).

200 We further analysed the phenological response of mountain grasslands by considering the
201 within-summer distribution of heat wave and precipitation. First, years exhibiting a severe drought
202 before NDVImax were years with negative NDVImax anomalies, for example 2000, 2004, and 2006
203 (Figs. 4D & 5B). By comparison, early heat waves that did not coincide with a severe drought - as in
204 2002, and to a lesser extent in 2003 - did not significantly impact NDVImax (Figs. 4 & 5). These
205 findings suggest that the maximum canopy greenness was more sensitive to drought than to heat
206 waves. Secondly, we observed that a late heat wave coinciding with a severe drought, as in 2003 and,
207 to a lesser extent, in 2012 and 2016 (Fig. 5C), resulted in an increased senescence and very low
208 regrowth (Fig. 4E, F). By comparison, the late heat wave of 2015 was not accompanied by such a
209 pronounced drought and showed no decrease in canopy greenness while senescence was diminished
210 and regrowth substantial (Fig. 4E, F).

211 Figure 6 provides an overview of the year-to-year phenology of mountain grasslands by
212 combining three metrics for the growth period (ONSET, TNDVImax and NDVImax) and two for the

213 senescence-regrowth period (SEN_A60 and REG_A60). For a given onset anomaly, those years with
214 an early heat wave and/or drought (e.g., 2000, 2003, 2012, and 2015) showed an earlier occurrence
215 of TNDVImax (Fig. 5A). Overall, an advanced phenology (including advanced onset and
216 senescence) did not translate into a higher NDVImax (Fig. 5B). Finally, years showing an increased
217 senescence also showed a limited regrowth (Fig. 5C), with years 2003 and 2012 representing
218 extreme examples of this type of end-of-season phenology.

219

220 **Discussion**

221 Our remote sensing study of mountain grassland phenology in the French Alps for the period from
222 2000 to 2016 has provided the framework to analyse more thoroughly how these ecosystems respond
223 to heat waves. Using data from the past two decades, we could show that (i) warmer summers
224 generally have a positive effect on mountain canopy greenness, (ii) severe droughts offset the
225 positive temperature effect of heat waves on canopy greenness, and (iii) earlier senescence and a lack
226 of end-of-season regrowth are the main negative effects of heat waves that co-occur with droughts.
227 Our findings emphasize the need to consider both the growth and senescent phases to fully capture
228 the effect of climate extremes on phenology. We also highlighted the pivotal role of the magnitude of
229 summer precipitation and its within-summer distribution for understanding whether mountain
230 grasslands can benefit from higher summer temperatures.

231 We found a general increase in canopy greenness (NDVImax) in the French Alps during the study
232 period (2000-2016) which is consistent with our previous remote sensing study that showed a
233 greening trend for high-elevation ecosystems in the Ecrins Massif (Carlson et al., 2017). This
234 greening has also been documented in other temperate mountains (Xu et al., 2011) as well as in the
235 arctic and sub-arctic (Forbes et al., 2010; Jia et al., 2003). The combination of earlier snow melt and
236 higher summer temperatures has been put forward as the main driver of changes in primary
237 productivity (Choler, 2015; Choler, 2018; Dedieu et al., 2016; Jonas et al., 2008; Zhang et al.,

238 2013a). Besides temperature, other factors such as the increased deposition of atmospheric nitrogen
239 possibly led to some eutrophication of upland ecosystems and further contributed to greening
240 (Bowman et al., 2018). In alpine plants, nitrogen addition may induce stronger phenological changes
241 than warming alone (Smith et al., 2012). Our study indicated that sparsely vegetated meadows in the
242 French Alps are the most prone to greening, and we hypothesized that the prolonged growing season
243 in high-elevation contexts has created new thermally suitable niches for early plant colonizers which
244 could lead to an increase in primary productivity (Carlson et al., 2017). These conclusions are in
245 agreement with ground-based observations of community dynamics that emphasise the densification
246 of plant cover in open grasslands and/or the upward/northward shift of more productive functional
247 groups (Kullman, 2010; Myers-Smith et al., 2011; Steinbauer et al., 2018).

248 Our study demonstrated that the 2015 heat wave did not have the same effect on mountain
249 grassland phenology as compared to similar events in 2003, 2012, and 2016. This discrepancy
250 pertains to the interaction between temperature and precipitation. Drought coincided with heat wave
251 in 2003 and 2012, and also in 2016 but with a drought that was less severe. We hypothesize that a
252 precipitation deficit threshold was reached in these three years and led to the observed diminished
253 canopy greenness at the end of the season. Other reports have suggested that the disproportionate
254 effect of the 2003 summer heat wave may not only be due to the unusually warm temperatures, but
255 also to a negative soil water anomaly at the beginning of the growth period (Loew et al., 2009).
256 Compared to the lowland ecosystems, mountain grasslands did not exhibit a strong reduction of
257 NDVImax in 2003 and 2012, probably because the snowmelt provided sufficient water for the initial
258 growth period, at least in the Northern Alps. Subsequently, the soil water content has likely
259 decreased during the summer due to a precipitation deficit causing a significant reduction of canopy
260 greenness at the end of the season. In their study of the 2003 heat wave, Jolly et al. (2005) reported
261 marked regional differences in the response of high elevation ecosystems. In particular, it was
262 striking that mountain ecosystems of the Southern Alps showed a reduced canopy greenness

263 compared to the Northern French or Swiss Alps, which was likely related to the interplay of heat
264 wave and water availability. Similarly, Cremonese et al. (2017) pointed out the co-limitation of high
265 temperature and soil water content to impede the greening of a *Nardus*-rich grassland in 2015.
266 Recent experimental studies conducted on temperate mountain grasslands showed that the direct
267 effects of air temperature on photosynthesis and aboveground phytomass production strongly depend
268 on soil water content (De Boeck et al., 2016). These findings should prompt us to improve our
269 understanding and regional modelling of the soil water balance of mountain grasslands.
270 Unfortunately, this remains notoriously difficult due to the many unknowns (e.g., the soil water
271 capacity and lateral run-offs). However, with further temperature increases looming in the not so
272 distant future, there is an urgent need to formulate eco-hydrological models of seasonal leaf
273 dynamics and to identify the different thresholds that drive ecosystem response, particularly for the
274 mountain grasslands of the Southern Alps.

275 Numerous studies on arctic and alpine ecosystems have underlined that the response to
276 warming does vary across functional groups (Arft et al., 1999; Jonas et al., 2008; Jung et al., 2014;
277 Livensperger et al., 2016). In relation to the recent observed greening it is plausible that the
278 expansion of more productive habitats has changed the responsiveness of mountain grasslands to
279 climate extremes. The coexistence of a richer set of plant life forms may arise, e.g., through the
280 migration of low shrubs onto the grasslands, or of tall perennial grasses into otherwise low-stature
281 habitats. There are several lines of evidence that an increased functional diversity may provide some
282 ecosystem insurance by buffering the impact of environmental changes (Diaz and Cabido, 2001).
283 However, further studies are needed to examine a possible relationship between plant functional
284 diversity and the phenological responses of mountain grasslands to heat waves and drought. For
285 example, the combined use of high resolution satellite imagery in combination with a regional-scale
286 data base of vegetation could provide new insights into this line of enquiry.

287 Our comparative analysis of mountain grassland phenology over the last two decades
288 provides a knowledge base to help anticipate the long-term response of grasslands under future
289 climate conditions. Regional climate models used to compute climate projections are operating at
290 coarse resolutions (10-50 km) (Jacob et al., 2014) and are insufficient to provide ecologically-relevant
291 surface parameters in mountainous regions (Ford et al., 2013). Although downscaling methods can
292 refine projections of meteorological variables and snow cover dynamics (Verfaillie et al., 2017),
293 further work is needed to translate these model outputs into bioclimatic indicators and assess to what
294 extent they are driving canopy greenness. In the longer term, efforts have to be conducted towards
295 prognostic models of mountain grassland phenology that capture both temperature and soil water
296 constraints. The dynamics of leaf growth and senescence remains poorly represented in land surface
297 models (Arora and Boer, 2005; Richardson et al., 2013), and this holds particularly true for
298 seasonally snow-covered mountain grasslands. Our study has focused on inter-annual fluctuations to
299 provide a broad picture over the French Alps. Further work examining between-site phenological
300 variation along elevational and bioclimatic gradients will provide a complementary view and will be
301 helpful to improve our representation of the feedback between phenology and climate within
302 process-oriented models.

303

304 **Conclusions**

305 Our study highlighted the combined effect of summer temperature and precipitation on the
306 phenology of temperate mountain grasslands. In the European Alps, the increase or prolonged
307 canopy greenness of mountain grasslands that result from warmer conditions becomes less
308 pronounced when precipitation is limiting. While there has been a significant decadal-scale increase
309 in both the summer temperature and the frequency of heat waves, summer precipitation did not show
310 a similar trend and exhibited large inter-annual variability. In addition, there is a growing body of
311 evidence to support long-term changes of mountain vegetation in relation to climate warming and

312 land use change. The extent to which these changes modify the sensitivity of mountain grassland to
313 extreme events will also be pivotal to possible prediction of canopy greenness under a future climate.

314

315 **Acknowledgements**

316 Thanks are due to Brad Carlson for helpful discussions and to Deborah Verfaillie, Matthieu
317 Lafaysse and Matthieu Vernay (CNRM/CEN) for maintenance and provision of the SAFRAN
318 reanalysis used in this study. This research was conducted within the Long-Term Socio-Ecological
319 Research (LTSER) Zone Atelier Alpes, a member of the eLTER-Europe network. It received
320 funding from the LTSER Zone Atelier Alpes and from a scholarship of CONACYT. LECA and
321 CNRM/CEN are part of Labex OSUG@2020 (ANR10 LABX56).

322

323 Table 1. Inter-annual variability of the meteorological variables and phenological metrics

324

Metric	Period	Abbreviation	Min. (year)	1 st quartile	2 nd quartile	Mean	3 rd quartile	Max. (year)
<i>Meteorological^a</i>								
Heat Wave magnitude Index	Summer	HWI_JJA	21.94 (2007)	37.94	41.66	55.87	50.78	177.28 (2003)
	Preceding the peak	HWI_B30	0.00 (2007)	11.20	17.30	19.08	23.58	54.76 (2003)
	Following the peak	HWI_A60	0.00 (2002)	13.26	23.64	33.41	37.56	131.38 (2003)
Precipitation (mm)	Summer	PREC_JJA	204.90 (2012)	256.90	267.10	284.79	337.10	370.40 (2002)
	Preceding the peak	PREC_B30	56.80 (2004)	84.10	95.40	96.49	108.30	139.10 (2007)
	Following the peak	PREC_A60	99.10 (2012)	148.70	167.50	177.84	198.80	287.30 (2002)
<i>Phenological</i>								
Onset of growth		Onset DOY	30 Apr 120 (2011)	15 May 136	22 May 142	21 May 141	26 May 146	10 Jun 161 (2013)
Date of maximum NDVI		TNDVImax DOY	22 Jun 173 (2003)	3 Jul 184	10 Jul 191	8 Jul 189	14 Jul 195	30 Jul 211 (2013)
Offset of growth		Offset DOY	14 Oct 287 (2003)	28 Oct 301	30 Oct 303	2 Nov 306	11 Nov 315	19 Nov 323 (2011)
Maximum NDVI		NDVImax	0.74 (2006)	0.76	0.77	0.77	0.78	0.80 (2016)
Senescence	Following the peak	SEN_A60	0.12 (2000)	0.15	0.15	0.15	0.16	0.18 (2001)
Regrowth	Following the peak	REG_A60	12.84 (2012)	19.99	23.48	24.19	27.00	38.09 (2015)
^a Values are averages for the French Alps represented by the SAFRAN massifs in which mountain grasslands occur. See Material and Methods for the computation of these meteorological values.								

325

326

327

328 **Figure legends**

329

330 **Figure 1.** Location of the 45,055 250 m-resolution MODIS pixels within the 23 SAFRAN mountain
331 massifs. (A) elevational distribution of the pixels. (B) number of pixels per massif.

332

333 **Figure 2.** An idealized yearly course of vegetation indices showing the different phenological
334 metrics and periods that were used to capture the phenology of the mountain grasslands in this study.

335

336 **Figure 3.** Inter-annual variation of (A) the Heat Wave Magnitude Index and (B) summer precipitation
337 in mountain grasslands of the French Alps between years 1958 and 2016. Meteorological values are
338 estimated using the SAFRAN reanalysis (see Materials and Methods for details). The period during
339 which mountain grassland phenology was studied started in 2000 (dashed line).

340

341 **Figure 4.** Inter-annual variation of phenology in mountain grasslands of the French Alps between
342 years 2000 and 2016: (A) onset of growth, (B) date of maximum NDVI (TNDVImax), (C) offset of
343 growth, (D) maximum canopy greenness (NDVImax), (E) senescence during the 60 days following
344 NDVImax (SEN_A60), and (F) regrowth during the 60 days following NDVImax (REG_A60). All
345 values are standardized anomalies except for REG_A60 which shows the topmost percentiles starting
346 from 75% with 5% increments. Gray boxplots represent the four main summer heat waves (2003,
347 2012, 2015, and 2016).

348

349 **Figure 5.** Heat Wave Magnitude Index (HWI) and precipitation anomalies during: (A) the
350 climatological summer (JJA), (B) the 30 days before (B30), and (C) the 60 days after (A60) peak
351 vegetation. The dashed lines indicate arbitrary thresholds of HWI and precipitation anomaly fixed at
352 the third quartile and -0.75 respectively.

353

354 **Figure 6.** General view of the phenological responses of mountain grasslands for the period from
355 2000 to 2016 highlighting (A, B) the growth period and (C) the senescence period. Years in bold
356 correspond to main heat waves. See Fig. 2 for the significance of phenological metrics.

357

358 **Supplementary Figure 1.** Year-to-year spatial distribution of summer heat waves index (HWI_JJA,
359 HWI_B30, and HWI_A60) and precipitation anomalies (PREC_JJA, PREC_B30, and PREC_A60)
360 in mountain grasslands. Meteorological variables were derived from the SAFRAN reanalysis.
361 Anomalies were calculated using 1981-2010 as a reference period.

362

363 **Supplementary Figure 2.** Year-to-year spatial distribution of anomalies for phenological metrics
364 including maximum canopy greenness (NDVImax), day-of-year of NDVImax (TNDVImax),
365 senescence (SEN_A60), and regrowth (REG_A60). Metrics were calculated using MODIS NDVI
366 time-series (see Materials & Methods for details).

367

368 **References**

- 369 Arft, A.M. et al., 1999. Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the
370 international tundra experiment. *Ecol. Monogr.*, 69(4): 491-511.
- 371 Arora, V.K. and Boer, G.J., 2005. A parameterization of leaf phenology for the terrestrial ecosystem
372 component of climate models. *Global Change Biol.*, 11(1): 39-59.
- 373 Beniston, M. et al., 2018. The European mountain cryosphere: a review of its current state, trends,
374 and future challenges. *Cryosphere*, 12(2): 759-794.
- 375 Bowman, W.D. et al., 2018. Limited ecosystem recovery from simulated chronic nitrogen
376 deposition. *Ecological applications* : a publication of the Ecological Society of America.
- 377 Cannone, N. and Pignatti, S., 2014. Ecological responses of plant species and communities to climate
378 warming: upward shift or range filling processes? *Clim. Change*, 123(2): 201-214.
- 379 Carlson, B.Z. et al., 2017. Observed long-term greening of alpine vegetation-a case study in the
380 French Alps. *Environmental Research Letters*, 12(11).
- 381 Choler, P., 2015. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in
382 snow cover duration. *Biogeosciences*, 12(12): 3885-3897.
- 383 Choler, P., 2018. Winter soil temperature dependence of alpine plant distribution: Implications for
384 anticipating vegetation changes under a warming climate. *Perspectives in Plant Ecology*
385 *Evolution and Systematics*, 30: 6-15.
- 386 Cremonese, E. et al., 2017. Heat wave hinders green wave: The impact of climate extreme on the
387 phenology of a mountain grassland. *Agric. For. Meteorol.*, 247: 320-330.
- 388 De Boeck, H.J., Bassin, S., Verlinden, M., Zeiter, M. and Hiltbrunner, E., 2016. Simulated heat
389 waves affected alpine grassland only in combination with drought. *New Phytol.*, 209(2): 531-
390 541.

391 Dedieu, J.-P. et al., 2016. On the Importance of High-Resolution Time Series of Optical Imagery for
392 Quantifying the Effects of Snow Cover Duration on Alpine Plant Habitat. *Remote Sensing*,
393 8(6): 481-481.

394 Diaz, S. and Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem
395 processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11): 646-655.

396 Dunn, A.H. and de Beurs, K.M., 2011. Land surface phenology of North American mountain
397 environments using moderate resolution imaging spectroradiometer data. *Remote Sens.*
398 *Environ.*, 115(5): 1220-1233.

399 Durand, Y. et al., 2009a. Reanalysis of 47 Years of Climate in the French Alps (1958–2005):
400 Climatology and Trends for Snow Cover. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*,
401 48(12): 2487-2512.

402 Durand, Y. et al., 2009b. Reanalysis of 44 Yr of Climate in the French Alps (1958-2002):
403 Methodology, Model Validation, Climatology, and Trends for Air Temperature and
404 Precipitation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48(3): 429-449.

405 Fontana, F., Rixen, C., Jonas, T., Aberegg, G. and Wunderle, S., 2008. Alpine grassland phenology
406 as seen in AVHRR, VEGETATION, and MODIS NDVI time series - a comparison with in
407 situ measurements. *Sensors*, 8(4): 2833-2853.

408 Forbes, B.C., Macias Fauria, M. and Zetterberg, P., 2010. Russian Arctic warming and 'greening' are
409 closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biol.*, 16(5): 1542-1554.

410 Ford, K.R., Ettinger, A.K., Lundquist, J.D., Raleigh, M.S. and Lambers, J.H.R., 2013. Spatial
411 Heterogeneity in Ecologically Important Climate Variables at Coarse and Fine Scales in a
412 High-Snow Mountain Landscape. *Plos One*, 8(6).

413 Gallinat, A.S., Primack, R.B. and Wagner, D.L., 2015. Autumn, the neglected season in climate
414 change research. *Trends Ecol. Evol.*, 30(3): 169-176.

415 Garonna, I. et al., 2018. Shifting relative importance of climatic constraints on land surface
416 phenology. *Environmental Research Letters*, 13(2).

417 Gobiet, A. et al., 2014. 21st century climate change in the European Alps-A review. *Sci. Total*
418 *Environ.*, 493: 1138-1151.

419 Gottfried, M. et al., 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature*
420 *Climate Change*, 2(2): 111-115.

421 Hijmans, R.J., 2017. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.6-7.
422 <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.

423 Jacob, D. et al., 2014. EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for
424 European impact research. *Regional Environmental Change*, 14(2): 563-578.

425 Jia, G.S.J., Epstein, H.E. and Walker, D.A., 2003. Greening of arctic Alaska, 1981-2001. *Geophys.*
426 *Res. Lett.*, 30(20).

427 Jolly, W.M., Dobbertin, M., Zimmermann, N.E. and Reichstein, M., 2005. Divergent vegetation
428 growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophys. Res. Lett.*, 32(18):
429 NIL_1-NIL_4.

430 Jonas, T., Rixen, C., Sturm, M. and Stoeckli, V., 2008. How alpine plant growth is linked to snow
431 cover and climate variability. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 113(G3).

432 Jung, V. et al., 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland
433 communities to extreme drought events. *J. Ecol.*, 102(1): 45-53.

434 Kullman, L., 2010. Alpine flora dynamics - a critical review of responses to climate change in the
435 Swedish Scandes since the early 1950s. *Nord. J. Bot.*, 28(4): 398-408.

436 Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P. and Brisse, H., 2008. A significant upward
437 shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884): 1768-
438 1771.

439 Liu, Q. et al., 2018. Extension of the growing season increases vegetation exposure to frost. *Nature*
440 *Communications*, 9.

441 Livensperger, C. et al., 2016. Earlier snowmelt and warming lead to earlier but not necessarily more
442 plant growth. *Aob Plants*, 8.

443 Loew, A., Holmes, T. and de Jeu, R., 2009. The European heat wave 2003: Early indicators from
444 multisensoral microwave remote sensing? *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*,
445 114.

446 Marchin, R.M. et al., 2018. Productivity of an Australian mountain grassland is limited by
447 temperature and dryness despite long growing seasons. *Agric. For. Meteorol.*, 256: 116-124.

448 Myers-Smith, I.H. et al., 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and
449 research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4).

450 Nettier, B., Dobremez, L., Lavorel, S. and Brunschwig, G., 2017. Resilience as a framework for
451 analyzing the adaptation of mountain summer pasture systems to climate change. *Ecol. Soc.*,
452 22(4).

453 Perpignan Lamigueiro, O. and Hijmans, R., 2018. rasterVis. R package version 0.45. URL:
454 <http://oscarperpignan.github.io/rastervis/>.

455 Pettorelli, N. et al., 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to
456 environmental change. *Trends Ecol. Evol.*, 20(9): 503-510.

457 R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. [http://www.R-](http://www.R-project.org/)
458 [project.org/](http://www.R-project.org/). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

459 Richardson, A.D. et al., 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation
460 feedbacks to the climate system. *Agric. For. Meteorol.*, 169: 156-173.

461 Russo, S. et al., 2014. Magnitude of extreme heat waves in present climate and their projection in a
462 warming world. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 119(22): 12500-12512.

463 Savitzky, A. and Golay, M.J.E., 1964. Smoothing and Differentiation of Data by Simplified Least
464 Squares Procedures. *Analytical Chemistry*, 36: 1627-1639.

465 signal developers, 2013. signal: Signal processing. URL: <http://r-forge.r-project.org/projects/signal/>.

466 Smith, J.G., Sconiers, W., Spasojevic, M.J., Ashton, I.W. and Suding, K.N., 2012. Phenological
467 Changes in Alpine Plants in Response to Increased Snowpack, Temperature, and Nitrogen.
468 *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 44(1): 135-142.

469 Steinbauer, M.J. et al., 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is
470 linked to warming. *Nature*, 556(7700): 231-+.

471 Stocker, T.F. et al., 2013. *Climate change 2013: the physical science basis*. Intergovernmental panel
472 on climate change, working group I contribution to the IPCC fifth assessment report (AR5).
473 New York.

474 Verfaillie, D., Deque, M., Morin, S. and Lafaysse, M., 2017. The method ADAMONT v1.0 for
475 statistical adjustment of climate projections applicable to energy balance land surface models.
476 *Geoscientific Model Development*, 10(11): 4257-4283.

477 Wheeler, J.A. et al., 2014. Increased spring freezing vulnerability for alpine shrubs under early
478 snowmelt. *Oecologia*, 175(1): 219-229.

479 Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.

480 Xu, W.X. et al., 2011. High positive correlation between soil temperature and NDVI from 1982 to
481 2006 in alpine meadow of the Three-River Source Region on the Qinghai-Tibetan Plateau.
482 *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 13(4): 528-535.

483 Zhang, G., Zhang, Y., Dong, J. and Xiao, X., 2013a. Green-up dates in the Tibetan Plateau have
484 continuously advanced from 1982 to 2011. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 110(11): 4309-
485 4314.

486 Zhang, L. et al., 2013b. Vegetation greenness trend (2000 to 2009) and the climate controls in the
487 Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Applied Remote Sensing*, 7.