

# FORÊTS ET CHANGEMENT CLIMATIQUE

Comprendre et modéliser  
le fonctionnement hydrique des arbres

F. Courbet, C. Doussan, J.-M. Limousin,  
N. Martin-StPaul, G. Simioni





# Forêts et changement climatique

Comprendre et modéliser  
le fonctionnement hydrique des arbres

François Courbet, Claude Doussan, Jean-Marc Limousin,  
Nicolas Martin-StPaul, Guillaume Simioni

Éditions Quæ  
RD 10, 78026 Versailles Cedex

## Collection Synthèses

### *Le bruit en mer*

#### *Développement des activités maritimes et protection de la faune marine*

F. Schneider et H. Glotin, coord., 2022, 160 p.

### *Les productions fruitières à l'heure du changement climatique*

#### *Risques et opportunités en régions tempérées*

J.-M. Legave, coord., 2022, 464 p.

### *Blé dur*

#### *Synthèse des connaissances pour une filière durable*

J. Abécassis, J. Massé, A. Allaoua, coord., 2021, 320 p.

### *One health, une seule santé*

#### *Théorie et pratique des approches intégrées de la santé*

J. Zinsstag, E. Schelling, D. Waltner-Toews, M.A. Whittaker, M. Tanner, coord., 2020, 584 p.

### *Alerter la population face aux crues rapides*

#### *Compréhension et évaluation d'un processus en mutation*

J. Douvinet, 2020, 256 p.

### *L'eau en milieu agricole*

#### *Outils et méthodes pour une gestion intégrée et territoriale*

D. Leenhardt, M. Voltz, O. Barreteau, coord., 2020, 288 p.

### *Biomasse*

#### *Une histoire de richesse et de puissance*

B. Daviron, 2020, 392 p.

### *Agriculture et qualité de l'air*

#### *Comprendre, évaluer, agir*

C. Bedos, S. Générumont, J.-F. Castell, P. Cellier, coord., 2019, 324 p.

**Pour citer cet ouvrage :** Courbet F., Doussan C., Limousin J.-M., Martin-StPaul N., Simioni G., 2022. *Forêts et changement climatique. Comprendre et modéliser le fonctionnement hydrique des arbres*, Versailles, éditions Quæ, 144 p., DOI : 10.35690/978-2-7592-3458-5.

Cet ouvrage est diffusé sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Pour toutes questions, remarques ou suggestions : [quae-numerique@quae.fr](mailto:quae-numerique@quae.fr)

Éditions Quæ  
RD 10  
78026 Versailles Cedex

[www.quae.com](http://www.quae.com)  
[www.quae-open.com](http://www.quae-open.com)

© Éditions Quæ, 2022

ISBN : 978-2-7592-3457-8  
ISBN PDF : 978-2-7592-3458-5  
ISBN ePub : 978-2-7592-3459-2  
ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6<sup>e</sup>.

# Table des matières

---

<b>Introduction</b> .....	5
<b>Chapitre 1. Fonctionnement hydrique des arbres forestiers</b> .....	7
Les voies de transfert de l'eau dans le système sol-arbre-atmosphère.....	7
L'eau dans le sol.....	8
L'eau dans l'arbre.....	8
Transfert de l'eau : concepts et formalisation.....	16
Le fonctionnement d'un arbre en cas de sécheresse.....	25
Les paramètres de la vulnérabilité à la sécheresse.....	29
Les indicateurs des effets de la sécheresse.....	35
Récapitulatif.....	48
<b>Chapitre 2. Bilan hydrique et modèles : des outils au service des chercheurs et des praticiens</b> .....	50
Caractériser le niveau de sécheresse subie par les arbres : le bilan hydrique.....	50
Des modèles intérateurs des connaissances sur le fonctionnement des arbres.....	52
Conclusion.....	59
<b>Chapitre 3. Fiches variables écophysologiques</b> .....	61
1. Le potentiel hydrique.....	61
2. Flux hydrique.....	64
3. Conductance et conductivité.....	66
4. Efficience d'utilisation de l'eau (WUE pour <i>Water Use Efficiency</i> ).....	69
5. Rapports isotopiques.....	70
6. Cavitation.....	72
<b>Chapitre 4. Processus et paramètres impliqués dans les modèles de fonctionnement de la végétation</b> .....	75
Principaux processus impliqués dans les modèles de fonctionnement.....	75
Principaux paramètres et variables impliqués dans les modèles de fonctionnement.....	80
<b>Chapitre 5. Fiches modèles fonctionnels</b> .....	86
Biljou.....	86
CASTANEA.....	89
CONTINUUM.....	92
ForCEEPS.....	95
GO+.....	98
ISBA.....	101
MAIDEN.....	105
MuSICA.....	108
NOTG.....	111

ORCHIDÉE .....	114
PHENOFIT4 .....	117
RReShar .....	120
SAMSARA2.....	122
SIERRA .....	124
SurEau .....	127
<b>Glossaire .....</b>	<b>131</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>137</b>
<b>Auteurs principaux .....</b>	<b>140</b>
<b>Rédacteurs des fiches modèles.....</b>	<b>141</b>

## Remerciements

---

Les auteurs remercient les personnes dont la relecture critique a permis d'améliorer le manuscrit : Myriam Legay (AgroParisTech) ; Jérôme Rosa (CNPf-CRPF Île-de-France–Centre-Val de Loire) ; Céline Perrier (CNPf-IDF) ; Philippe Balandier, Nathalie Bréda et Hervé Cochard (INRAE) ; Jean Ladier, Christine Deleuze et Christine Micheneau (ONF).

Ils remercient également les structures dont la participation financière a permis l'édition de cet ouvrage : le réseau mixte technologique Adaptation des forêts au changement climatique (RMT Aforce), le département Écologie et biodiversité d'INRAE (Écodiv), l'unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes d'INRAE (URFM), l'unité de recherche Environnement méditerranéen et modélisation des agro-hydrosystèmes (Emmah), le ministère de l'Agriculture et de l'alimentation, l'interprofession nationale France bois forêt et le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive du CNRS (CEFE).

Ils remercient les rédacteurs des fiches modèles, ainsi que les éditeurs et personnes qui ont accepté de mettre gracieusement à disposition leurs illustrations. Lorsque ces illustrations ne viennent pas des auteurs de l'ouvrage ou des fiches modèles, leur nom est crédité sous les figures.

Enfin, ils remercient les personnes qui ont permis la mise en forme de l'ouvrage, texte et figures : Mickaël Legrand, Gwendolin Butter, Anne-Lise Prodel (éditions Quæ), Marie-Christine Lemayeur (atelier Lemayeur Alunni), Élise Druon.

Avec le soutien de :



## Introduction

---

Face au réchauffement climatique en cours et à venir, la forêt est le siège d'un double enjeu, d'atténuation et d'adaptation. Cette modification du climat étant due pour partie à l'effet de serre résultant de l'augmentation du taux de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) dans l'atmosphère, la forêt peut jouer un rôle important dans l'atténuation du phénomène par la séquestration du carbone dans les arbres sur pied et dans le sol, et son stockage dans les produits de la filière bois. Or, si on a pu mettre en évidence des cas d'augmentation de la productivité, les dépérissements constatés et plus encore les projections climatiques (Déqué, 2007) indiquent que la forêt est menacée sous sa forme actuelle.

Le changement climatique est fait de changements directs des conditions environnementales : enrichissement de l'atmosphère en CO<sub>2</sub>, modification des régimes thermique et pluviométrique, conséquences sur les sols. Il va également nécessiter une modification des pratiques agricoles et forestières. Les questions d'adaptation à ces nouvelles contraintes sont donc au centre des préoccupations des forestiers. Pour nourrir leurs réflexions, des recherches sont menées entre autres sur la plasticité des populations en place ; la migration et la modification des aires de répartition ; l'adaptation génétique par la sélection et la régénération naturelle ; la recherche de matériel forestier à substituer aux espèces vulnérables ; la sylviculture adaptative.

Sur toutes ces questions, que ce soit pour constater les effets du changement climatique, pour estimer la vulnérabilité des peuplements en place ou pour mesurer l'impact de la modification des pratiques, l'observation et l'étude du fonctionnement des arbres forestiers sous contraintes climatiques sont donc devenues essentielles dans le travail des personnes impliquées dans la recherche et le développement forestiers (Gauquelin, 2010 ; Chapelet et Havet, 2017 ; Département de la Santé des forêts, 2017).

Les symptômes de dépérissement (mortalité, dessèchement partiel du houppier) sont souvent les effets les plus visibles du changement climatique sur les forêts. Ce dépérissement peut avoir de multiples causes et résulter d'une succession ou d'une interaction de plusieurs facteurs. Pour autant, dans le contexte du changement climatique, la sécheresse joue souvent un rôle central dans la détérioration de l'état de santé des arbres. Plus globalement, l'évolution défavorable du climat

peut constituer un facteur fragilisant les arbres en les exposant à des évènements climatiques ponctuels extrêmes (sécheresse, canicule ou froid excessif) ou biotiques (attaques d'insectes ou de champignons) qui vont déclencher leur dépérissement ou aggraver leur état sanitaire (Vennetier, 2012).

L'observation des effets du climat et de son évolution sur le fonctionnement des arbres peut se faire bien avant d'atteindre la phase critique de leur déclin sanitaire. De nombreuses variables\*<sup>1</sup> directes ou indirectes, liées à un processus écophysiologique particulier ou intégrant plusieurs mécanismes fonctionnels, permettent d'évaluer le niveau de stress — l'état physiologique des arbres — en particulier vis-à-vis du facteur hydrique, très prégnant dans le cas du changement climatique. Elles permettent à la fois de comprendre les modifications qu'il provoque sur le fonctionnement de l'arbre et d'anticiper ses effets délétères éventuels.

Dans la première partie de cet ouvrage seront rappelés les mécanismes biologiques et physiologiques qui régissent le transfert et l'utilisation de l'eau par les arbres, en conditions non limitantes et en cas de sécheresse. Ces mécanismes sous-tendent la vulnérabilité des plantes au changement climatique. Les principales variables mesurées et liées au fonctionnement hydrique — les indicateurs directs, indirects et intégrateurs du niveau de stress hydrique — seront ensuite présentés. Leur observation, leur mesure et leur interprétation seront également détaillées.

L'observation instantanée n'étant pas suffisante, il est aussi nécessaire de pouvoir anticiper l'évolution de ces mécanismes dans le temps sous différentes conditions climatiques. En effet, compte tenu de la longue durée de renouvellement des peuplements forestiers (50 à 180 ans selon les espèces), les conditions climatiques que connaîtront la plupart d'entre eux en fin de révolution seront très différentes de celles qu'ils ont connues au moment de leur installation. Il est donc important d'anticiper et de prévoir l'effet de ces nouvelles conditions, encore inobservées, sur les peuplements en place. Cela implique d'acquérir les connaissances nécessaires sur le fonctionnement des arbres et les mécanismes écophysiologiques, et de les intégrer dans des modèles capables de rendre compte des effets, principaux et en interaction, immédiats et différés, des changements de conditions environnementales (température, pluviométrie, CO<sub>2</sub>...). Ce travail sera présenté dans la seconde partie du document qui traite des modèles de fonctionnement, de leur intérêt et de leurs limites actuelles. Le principe de la modélisation fonctionnelle y sera décrit avant de passer en revue les principaux modèles fonctionnels développés en France. Leurs fonctionnalités, leur prise en compte des processus hydriques et les conditions de leur utilisation opérationnelle y seront aussi détaillées.

---

1. Les termes assortis d'un astérisque sont définis dans le glossaire, en fin d'ouvrage.



## Chapitre 1

# Fonctionnement hydrique des arbres forestiers

### » Les voies de transfert de l'eau dans le système sol-arbre-atmosphère

L'eau joue un rôle central dans la biologie des plantes. C'est un élément indispensable qui permet de maintenir les feuilles hydratées et de les alimenter en minéraux pour la réalisation de la photosynthèse\*. Celle-ci transforme le dioxyde de carbone et l'eau en substances constitutives du bois et du reste de la biomasse végétale. L'ordre de grandeur de la quantité d'eau consommée est d'environ 150 m<sup>3</sup> pour 1 m<sup>3</sup> de bois produit.

Elle est puisée au niveau du sol par le système racinaire des arbres. L'arbre rejette cette eau sous forme de vapeur dans l'atmosphère lors du processus de transpiration, qui permet de réguler la température des feuilles. Elle est ensuite restituée au sol sous forme de précipitations.

Lorsque les conditions sont favorables, les arbres transpirent de grandes quantités d'eau durant le jour, entre dix et plusieurs centaines de litres par jour selon les espèces, leur taille et la période de l'année (tableau 1).

**Tableau 1.** Quelques données de transpiration maximale journalière d'individus de différentes espèces forestières. D'après Office national des forêts (1999).

Espèce	Diamètre (cm)	Hauteur (m)	Transpiration (l/jour)
Chêne sessile	9	15	10
Épicéa	15	14	19
Épicéa	16	12	27
Épicéa	23	15	33
Épicéa	36	25	175
Hêtre	54	35	137
Mélèze	—	20	74
Pin d'Alep	—	9	49
Pin maritime	34	20	161
Pin maritime	35	26	125

## ►► L'eau dans le sol

Les arbres puisent l'eau dans le sol. Que connaît-on de l'état de l'eau dans le sol ?

Le sol est un milieu poreux constitué :

- d'éléments minéraux de différentes tailles, depuis les blocs/graviers ( $> 2$  mm) jusqu'aux argiles ( $< 2$   $\mu\text{m}$ ) ;
- de matière organique non vivante plus ou moins transformée (litière, humus...) ;
- de matière organique vivante (racines, microfaune, microorganismes...).

Ces éléments sont répartis dans l'espace selon une certaine structure qui ménage des vides entre eux. Ces vides peuvent être occupés par de l'air ou par de l'eau. Le volume total des vides par unité de volume d'un sol représente la porosité. Le volume d'eau dans le sol par unité de volume de sol représente l'humidité volumique.

L'eau est plus ou moins liée aux particules du sol sous l'action de différentes forces d'intensités variables, par ordre décroissant :

- la gravité ;
- les forces matricielles\*, qui représentent les forces d'attraction exercées par les éléments solides du sol sur les molécules d'eau. Elles comprennent les forces capillaires, liées à des phénomènes de tension superficielle, qui retiennent l'eau dans les interstices fins du sol (allant de moins d'un micromètre à une centaine de micromètres), et l'adsorption de l'eau à la surface des particules par les forces électrostatiques qui s'établissent entre les charges négatives des particules minérales et organiques et les charges positives des molécules d'eau ;
- les forces osmotiques dues à l'attraction exercée sur l'eau par les ions\* en solution. Elles peuvent être considérées comme négligeables par rapport aux forces précédentes.

Selon son comportement vis-à-vis de ces forces, l'eau peut être classée en trois catégories :

- l'eau de gravité, qui circule dans les interstices les plus grossiers sous l'effet de la gravité ;
- l'eau capillaire, retenue dans les agrégats et la méso- et microporosité du sol malgré les forces de gravité. Elle peut être absorbée ou non par les racines selon l'intensité des forces matricielles qui la lient aux particules du sol ;
- l'eau hygroscopique, retenue très énergiquement par les particules élémentaires du sol et qui ne peut être extraite par l'arbre.

## ►► L'eau dans l'arbre

L'eau du sol, absorbée par les racines, circule ensuite dans le tronc et les branches par des vaisseaux conducteurs pour être ensuite transpirée sous forme de vapeur au niveau des feuilles (figure 1).

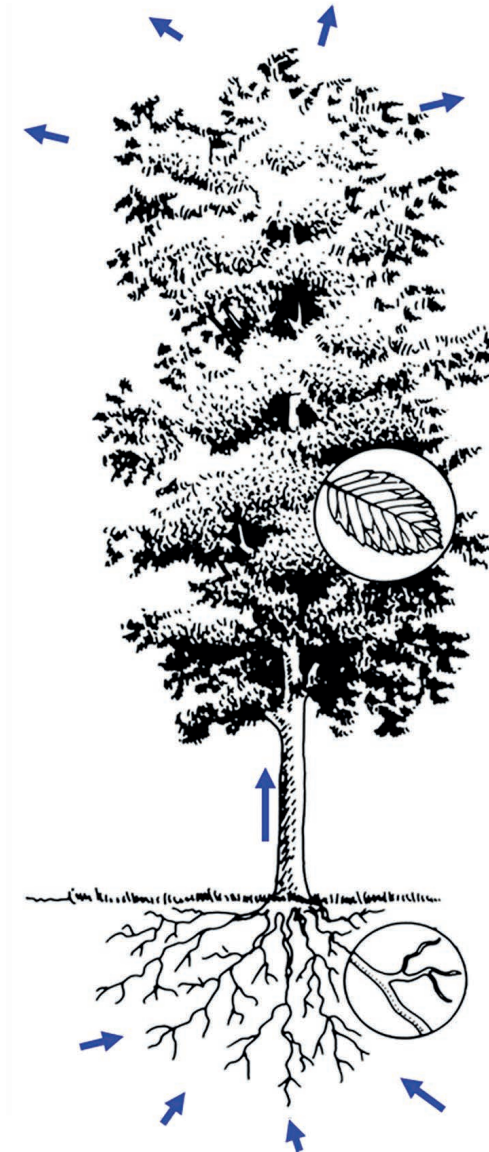
Quand elle est dans l'arbre, l'eau se retrouve principalement sous forme liquide dans deux types de compartiments :

- à l'intérieur du cytoplasme\* des cellules dans lequel ont lieu les réactions chimiques du métabolisme\*. Des canaux ou **plasmodesmes\*** traversent les parois cellulaires\* et

relient ainsi les membranes plasmiques\* et les cytoplasmes des cellules adjacentes, qui forment alors un compartiment continu, le **symplasme\*** ;

– à l'extérieur des cellules dans un compartiment appelé **apoplasme\***, qui inclut les parois cellulaires et les espaces vides entre les cellules, dont les conduits de l'aubier\* où monte la sève brute\*, qui contient de l'eau et des sels minéraux en solution.

Selon le compartiment, les transferts d'eau sont régis par des mécanismes sensiblement différents.



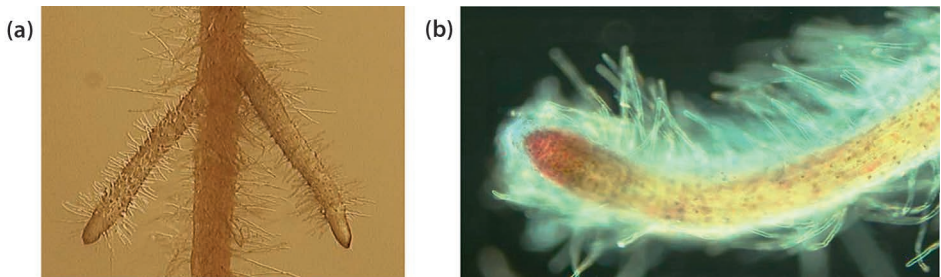
**Figure 1.** Trajet de l'eau dans l'arbre : absorption par les racines, transfert *via* le tronc et les branches, transpiration par le feuillage. © Hervé Cochard.

## L'absorption de l'eau par les racines

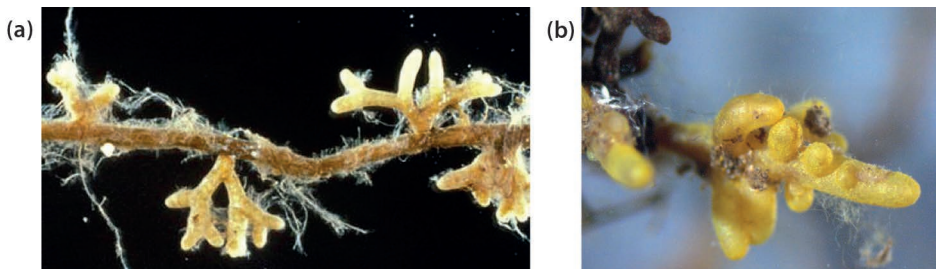
L'eau pénètre dans les tissus racinaires tout au long des racines, mais avec une facilité plus marquée au niveau des zones jeunes, en partie grâce à deux systèmes permettant d'augmenter la surface de contact entre le sol et la plante :

– les **poils absorbants** (figure 2), qui sont des prolongements filamenteux, de quelques millimètres de long, de cellules de la couche externe des jeunes racines. Ils sont particulièrement adaptés à l'absorption de l'eau (paroi fine, grande surface d'échange avec le milieu extérieur). Ces poils absorbants apparaissent dans la zone apicale des jeunes racines au fur et à mesure de leur élévation. À leur niveau, le passage de l'eau s'effectue en partie par **osmose\***, du fait de la différence de concentration en ions entre les cellules, où ils s'accumulent, et le milieu extérieur ;

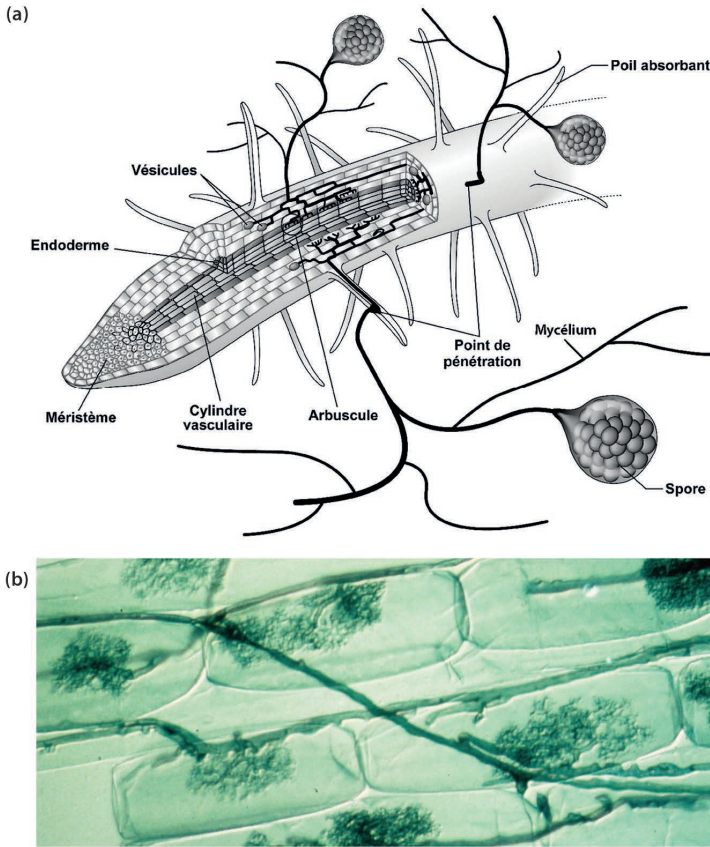
– les **mycorhizes**, association symbiotique (c.-à-d. à bénéfice réciproque) entre l'arbre et un champignon qui développe un réseau de filaments de faible diamètre autour des jeunes racines. Comme les poils absorbants, elles prospectent le sol autour de la racine et augmentent la surface de contact sol-racine, facilitant la conduction de l'eau du sol vers la racine. Selon que le champignon reste à l'extérieur ou pénètre dans les cellules de la plante hôte, on distingue les ectomycorhizes (figure 3) présentes chez les sapins, pins, épicéas, cèdres, chênes, châtaignier, hêtre, et les endomycorhizes présentes chez l'if, les séquoias, frênes, ormes, érables (Boulard, 1974) (figure 4).



**Figure 2.** Poils absorbants de racines fines de peuplier en microscopie épiscopique (a) et optique (b). L'épaisseur des racines est d'environ 200  $\mu\text{m}$ . © Aurélie Deveau, INRAE.



**Figure 3.** Ectomycorhizes (a) formées de l'association entre une racine de *Pinus radiata* et le champignon *Suillus brevipes*. Ectomycorhize (b) de russule ocre et blanche (*Russula ochroleuca*) sur racine fine de hêtre. © Nicholas Malajczuk (a) ; Marc Buée, INRAE (b).



**Figure 4.** Schéma (a) et photo (b) de la structure d'une endomycorhize arbusculaire, association entre une plante et un champignon endomycorhyzien. Sont représentés en (a) les différents tissus de la racine : les vaisseaux conducteurs qui forment le cylindre vasculaire ; le méristème\* qui est la zone de multiplication cellulaire apicale ; l'endoderme\* et les poils absorbants. Du côté du champignon sont représentés les spores, organes de dissémination du champignon à partir desquels se développent les filaments du mycélium qui vont pénétrer dans la racine ; les vésicules contenant des réserves carbonées provenant de l'arbre ; les arbuscules, visibles aussi en (b), qui pénètrent dans les cellules, permettant le transfert d'eau et d'éléments minéraux vers la racine. Source : Fortin *et al.* (2015).

Si l'apoplasme est aussi utilisé directement, la voie symplasmique est la voie privilégiée utilisée par l'eau du sol pour atteindre les premiers vaisseaux conducteurs de l'apoplasme des racines (figure 5). Pour ce faire, l'eau doit franchir un certain nombre de barrières. Tout d'abord, ce transfert nécessite :

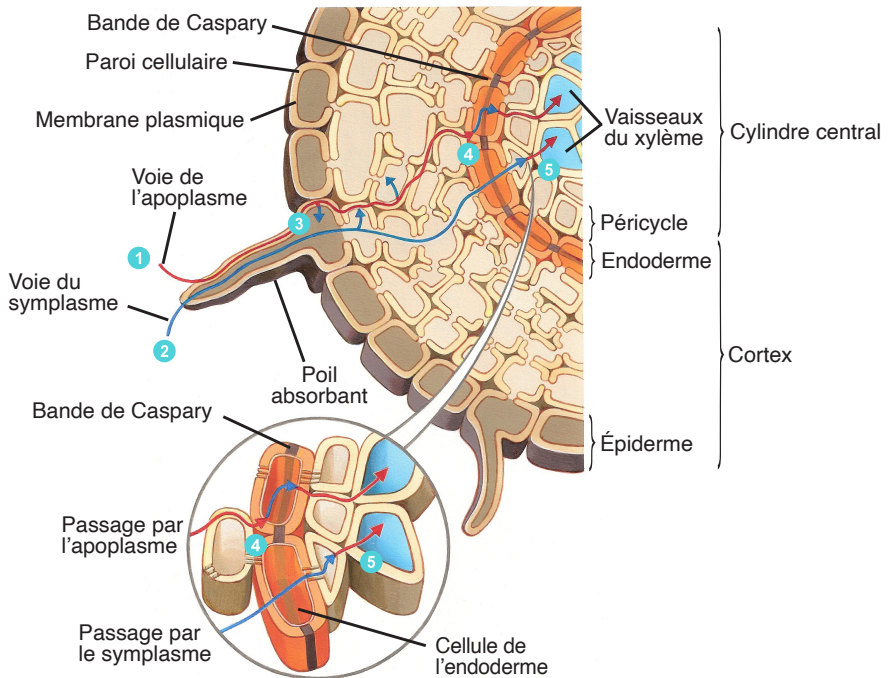
1. La traversée de parois cellulaires pectocellulosiques, que l'eau franchit à travers les **plasmodesmes**. Au niveau d'une assise cellulaire spécifique, l'endoderme\*, qui sépare le parenchyme des vaisseaux conducteurs<sup>2</sup>, les parois des cellules s'imprègnent de substances hydrophobes telles que la subérine et la lignine.

2. Un exoderme à la périphérie de la racine peut également exister.

Ces dépôts dans les parois de l'endoderme forment la bande de Caspary (figures 5 et 6) dans les zones plus âgées de la racine, l'imperméabilisant dans le sens radial. Les pointes, encore jeunes, des racines, qui en sont dépourvues, sont de ce fait plus perméables à l'eau ;

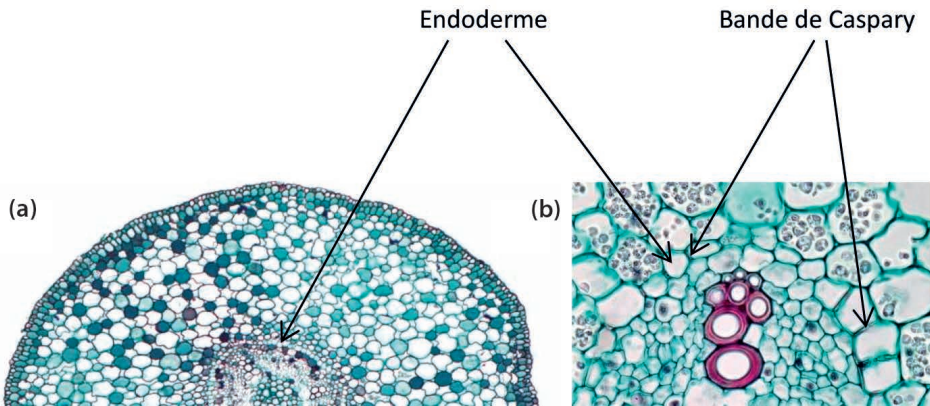
2. Le passage de membranes plasmiques à travers des **aquaporines\***, qui sont des protéines membranaires formant des « pores » perméables aux molécules d'eau.

L'apoplasme et le symplasma ne sont pas étanches et il existe des transferts d'eau et d'éléments minéraux entre ces deux compartiments.



- 1 La paroi hydrophile des poils absorbants permet l'entrée de la solution du sol dans l'apoplasme. L'eau et les sels minéraux progressent ensuite vers le cylindre central en suivant le réseau des parois et des espaces extracellulaires.
- 2 L'eau et les sels minéraux traversent la membrane plasmique des poils absorbants et pénètrent dans le symplasma. Les sels minéraux utilisent des protéines transmembranaires : les aquaporines. Pour l'eau, ce passage se fait en outre par osmose. Le passage des parois cellulaires se fait par des canaux, les plasmodesmes.
- 3 De l'eau et les sels minéraux peuvent passer de l'apoplasme au symplasma. Le passage peut se faire également en sens inverse.
- 4 La bande de Caspary bloque le passage de l'eau et des minéraux par l'apoplasme. Ils peuvent rejoindre le symplasma en traversant la membrane plasmique des cellules endodermiques.
- 5 L'eau et les sels minéraux déjà présents dans le symplasma évitent la bande de Caspary et rejoignent les vaisseaux du xylème dont la paroi et la cavité interne font partie de l'apoplasme et où s'effectue l'ascension de la sève brute.

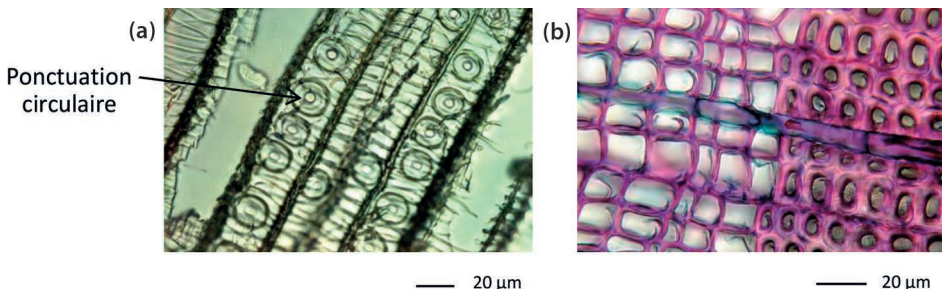
**Figure 5.** Transfert radial de l'eau et des minéraux dans les racines : voies symplasmique et apoplasmique. L'eau et les minéraux dissous sont aussi absorbés par les mycorhizes, association symbiotique entre la plante et un champignon, non illustrée ici. © Marie-Christine Lemayeur et Bernard Alunni, d'après Urry *et al.* (2020).



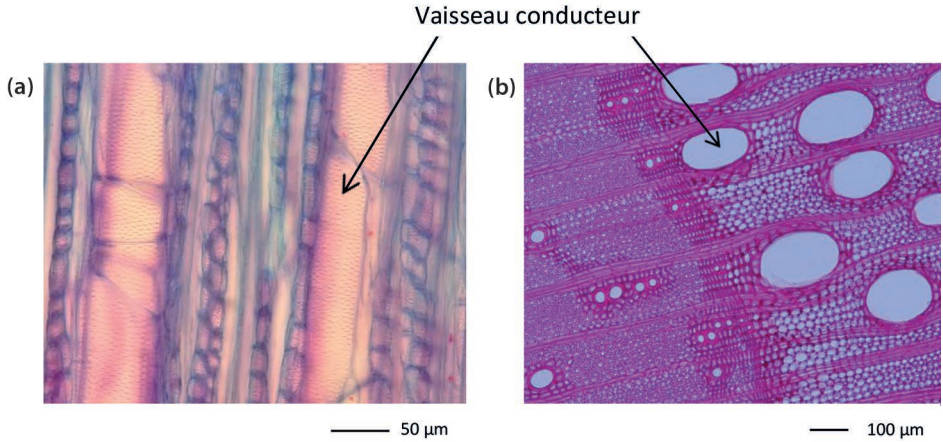
**Figure 6.** Endoderme dans une racine de saule (a) et dans une racine de Renonculacée (Dicotylédones) (b). L'endoderme apparaît sous forme d'un anneau de cellules entourant le cylindre central. En (b) les anneaux de Caspary apparaissent nettement sous forme d'épaississements latéraux des parois cellulaires. Photos : © Berkshire Community College, Bioscience Image Library.

## L'ascension de la sève brute

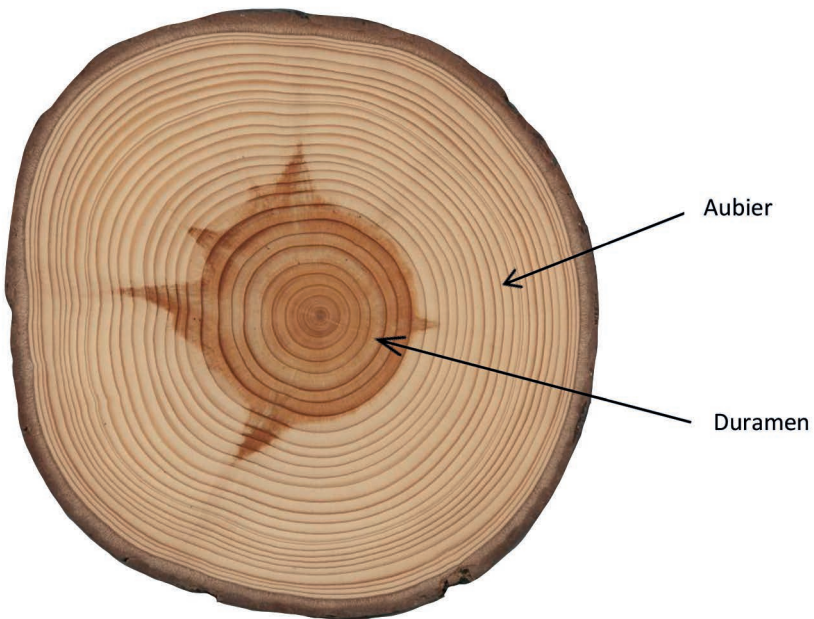
Après un transfert radial de cellule en cellule, depuis l'épiderme jusqu'aux vaisseaux du xylème\* racinaire, l'ascension de la sève brute depuis les racines jusqu'aux feuilles se fait principalement par l'apoplasme, au sein d'un réseau de tuyaux formés du squelette de cellules mortes vidées de leur contenu (trachéides chez les résineux, figure 7 ; éléments de vaisseaux chez les feuillus, figure 8). Ce réseau est situé dans la partie périphérique du xylème, l'aubier, qui permet d'alimenter ensuite en eau les cellules vivantes des feuilles (figure 9).



**Figure 7.** Vue en coupe radiale (a) et transversale (b) de trachéides (éléments conducteurs de la sève brute chez les résineux) du bois d'un sapin de Douglas (a) et d'un pin laricio (b). On notera en (a) les ponctuations circulaires qui permettent les échanges entre trachéides contiguës. En (b), on pourra remarquer la différence de taille entre les vaisseaux du bois formé au printemps (à gauche) et ceux formés en été (à droite). © Ralph Roletschek (a), Christian Aubert (b).



**Figure 8.** Vue en coupe radiale (a) et transversale (b) de bois de frêne montrant les vaisseaux conducteurs du xylème. © MIKROSCOPIA.com (a), Marie-Christine Trouy (b).



**Figure 9.** Coupe du tronc d'un cèdre de l'Atlas. L'aubier (bois plus clair) se distingue bien du duramen (bois plus sombre), ce qui n'est pas toujours le cas selon les espèces. L'aubier conduit la sève brute ascendante, qui alimente l'arbre en eau et sels minéraux. Le duramen correspond à du bois où se sont accumulées différentes substances qui obstruent les éléments conducteurs (duraminisation). Il n'est donc plus fonctionnel pour le transport de sève.

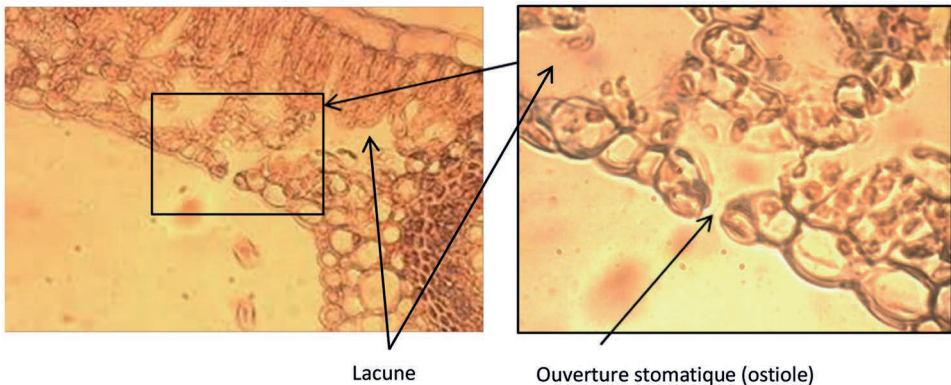


## La transpiration par le feuillage

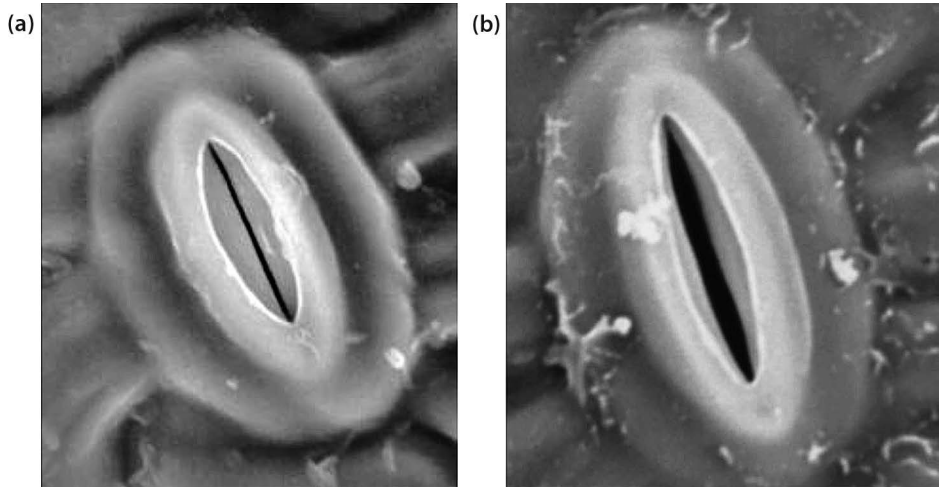
L'essentiel de ce flux ascendant gagne ensuite les feuilles, alimentant en eau les cellules chlorophylliennes du parenchyme où s'effectuent les réactions chimiques de la photosynthèse. Dans les feuilles, l'eau passe essentiellement par la voie symplasmique. Elle gagne ensuite les espaces intercellulaires du parenchyme lacuneux où, en se vaporisant, elle se retrouve sous forme de vapeur d'eau. Puis elle est transpirée dans l'atmosphère au travers des stomates\*, minuscules pores présents à la surface des feuilles (figure 10) et de la cuticule. La transpiration permet de réguler la température au niveau des feuilles, l'empêchant de dépasser un seuil létal. À noter que l'entrée du dioxyde de carbone nécessaire au processus de photosynthèse se fait aussi par ces mêmes stomates.

Ainsi, le transfert d'eau du sol aux feuilles se fait sous forme liquide tandis qu'il s'effectue sous forme gazeuse des feuilles vers l'atmosphère. Les mécanismes responsables de ce transfert entre ces différents compartiments permettent de comprendre ce qui se passe en cas de sécheresse.

L'ouverture des stomates varie en fonction de la **turgescence\*** des deux cellules de garde qui entourent l'ostiole\*, orifice par lequel passe la vapeur d'eau. Quand les vacuoles\* de ces cellules sont remplies d'eau, leur membrane se tend et l'ostiole s'ouvre (figure 11). À l'inverse, si les cellules se vident d'eau, la turgescence cesse, les vacuoles se rétractent et l'ostiole se referme. Ce phénomène a des conséquences sur l'importance des échanges gazeux (vapeur d'eau, gaz carbonique, oxygène) s'effectuant par ces stomates.



**Figure 10.** Coupe transversale de feuille de hêtre ( $\times 400$ ) et détail d'un stomate ( $\times 600$ ).  
© ENS Lyon.



**Figure 11.** Vue d'un stomate fermé à gauche et partiellement ouvert à droite. Son degré d'ouverture a pour conséquence des échanges gazeux plus ou moins importants entre la plante et l'atmosphère : entrée de gaz carbonique pour la photosynthèse, d'oxygène pour la respiration, sortie de vapeur d'eau par transpiration. © Hervé Cochard.

## Transferts d'eau entre apoplasme et symplasma

Comme on l'a déjà vu pour les racines, les deux voies, apoplasmique et symplasmique, ne sont pas étanches entre elles et des échanges sont nécessaires dans les deux sens :

- du symplasma vers l'apoplasme, pour transférer l'eau absorbée par les racines vers le xylème. Le symplasma joue aussi le rôle de réservoir d'eau pour alimenter l'apoplasme ;
- de l'apoplasme (xylème) vers le symplasma, pour alimenter en eau les cellules vivantes et permettre l'accomplissement des réactions chimiques du métabolisme, en particulier la photosynthèse dans les cellules des feuilles.

Comme dans les racines, ce transfert nécessite le passage de parois cellulaires pecto-cellulosiques à travers les canaux ou **plasmodesmes**, ainsi que celui de membranes plasmiques à travers des **aquaporines**.

### ►► Transfert de l'eau : concepts et formalisation

Le transfert de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère est régi par des lois physicochimiques. Ces connaissances, formalisées en modèles simples, aident à comprendre la vulnérabilité des arbres à la sécheresse.

## Le potentiel hydrique : une notion importante du sol à la feuille

L'eau, quel que soit le compartiment dans lequel elle est située (sol, cytoplasme, éléments de vaisseau conducteur, espace intercellulaire...), est soumise à des

forces de rétention plus ou moins fortes et de différentes natures selon les compartiments (cf. p. 8, L'eau dans le sol). L'ensemble des effets de ces forces est rassemblé dans une variable, le **potentiel hydrique\*** total  $\Psi$ . Celui-ci est défini comme l'opposé du travail qu'il faut fournir pour faire passer l'eau de l'état lié à l'état libre (c.-à-d. sous forme d'eau liquide pure, extraite du système à température et pression standard). C'est une énergie (fournie ou à fournir) par unité de masse du système (J/kg). Rapporté à l'unité de volume, il s'exprime sous forme de pression en mégapascal (MPa) ou en bar (1 MPa = 10 bars). Dans les végétaux et le sol, ce potentiel prend donc une valeur négative, rendant compte de l'état de liaison de l'eau aux particules de sol ou aux tissus. Des valeurs de plus en plus négatives traduisent un état de liaison de plus en plus fort. Il est donc d'autant plus faible (plus grand en valeur absolue) que l'eau est fortement retenue dans le système considéré. Quand le potentiel hydrique est uniforme dans le système, celui-ci est à l'équilibre et il n'y a pas de mouvement d'eau. À l'inverse, quand le potentiel hydrique n'est pas uniforme entre différentes parties du système, ce déséquilibre entraîne un mouvement de l'eau des zones de potentiel hydrique les plus élevées vers les zones de potentiel hydrique les plus faibles. Le potentiel hydrique est donc une variable qui permet de caractériser l'état hydrique de l'élément considéré et les échanges d'eau entre éléments du système<sup>3</sup>.

## Réserve en eau et potentiel hydrique du sol

Après une pluie importante, sous l'effet de la gravité, une partie de l'eau va s'écouler assez rapidement en profondeur ou par drainage latéral. Une fois cette eau gravitaire évacuée, il reste une importante quantité d'eau dans le sol, dans un équilibre où la force de gravité contrebalance les forces matricielles d'attraction de l'eau par les solides. Cette teneur en eau correspond alors à la **capacité au champ\***. Elle peut diminuer ensuite sous l'effet de l'évaporation et de l'absorption d'eau par les végétaux jusqu'à atteindre le **point de flétrissement permanent\***, qui est la teneur en eau minimale à laquelle les végétaux peuvent extraire l'eau du sol. En deçà de ce seuil, l'eau est trop fortement retenue par les forces matricielles dans le sol. La quantité d'eau utilisable par les végétaux, entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent, est appelée **réserve utile\*** du sol. Elle peut être estimée par la formule suivante (appliquée horizon par horizon du sol prospecté par les racines) :

$$RU = (\Theta_{cc} - \Theta_{pf}) \times E \times (100 - \%EG)$$

où RU est la réserve utile en mm,  $\Theta_{cc}$  la capacité au champ et  $\Theta_{pf}$  le point de flétrissement exprimés en pourcentage d'humidité volumique, E l'épaisseur de l'horizon considéré en décimètres, et %EG le pourcentage volumique d'éléments grossiers (graviers, cailloux...).

Si on connaît la classe de texture\* de l'horizon (pourcentage de sable, d'argile et de limon), sa teneur en matière organique, on peut estimer la réserve utile, en se référant à des valeurs tabulées ou à des fonctions empiriques appelées fonctions de pédotransfert, appliquée à la terre fine débarrassée des éléments grossiers.

3. Voir la fiche variable écophysio-logique n° 1.

Quand la force de succion des racines est supérieure aux forces matricielles qui retiennent l'eau dans le sol (c.-à-d. que le potentiel hydrique des racines est plus négatif que le potentiel hydrique ou matriciel  $\Psi$  du sol), l'eau est alors disponible pour les plantes. Seule une partie de l'eau dans le sol est donc extractible par les racines. Il existe une relation entre **le potentiel matriciel  $\Psi$**  du sol, qui rend compte de l'importance des liaisons entre les molécules d'eau et les particules du sol, et la teneur en eau du sol. Cette relation est représentée par la courbe de rétention (figure 12). Elle traduit le fait que plus un sol est sec, plus il est difficile d'en extraire l'eau. Elle permet donc de situer les teneurs en eau et potentiels hydriques correspondant à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent.

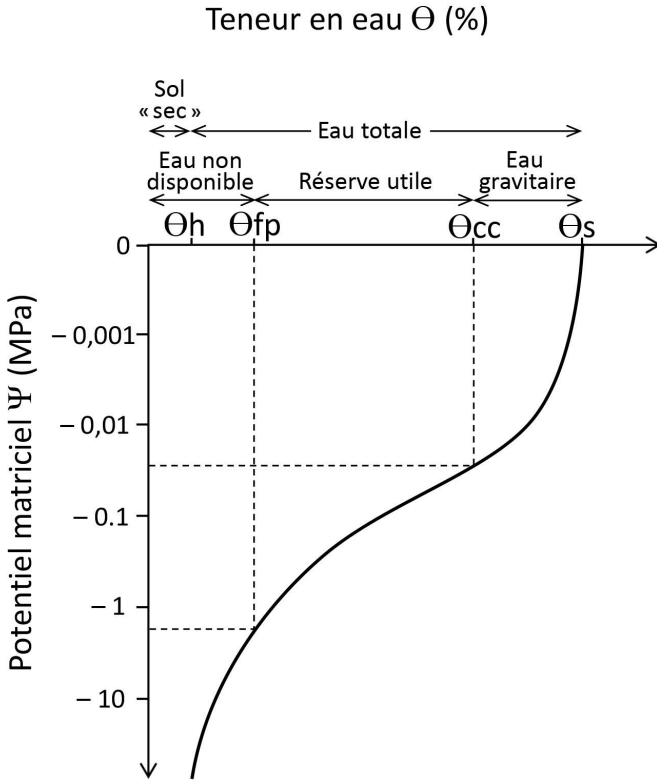
#### **Les limites de la notion de réserve utile et de son estimation**

L'intérêt du calcul de la réserve utile est de pouvoir disposer rapidement d'ordres de grandeur des quantités d'eau potentiellement disponibles pour l'évapotranspiration\* et de comparer les sols entre eux. La réserve utile est aussi une variable indispensable à considérer pour compléter un diagnostic relatif à l'adéquation entre climat, peuplement forestier et sol. Ce concept présente cependant des limites importantes.

D'une part, la notion de capacité au champ reste imprécise (le ressuyage du sol après une pluie est un phénomène continu, dont l'arrêt est difficile à situer nettement dans le temps). Elle est parfois remplacée par des valeurs fixes précises, mais arbitraires (par exemple, la teneur en eau lorsque le potentiel matriciel du sol est égal à  $-0,03$  MPa).

D'autre part, le point de flétrissement permanent n'est pas une référence physiologique universelle (des plantes peuvent ainsi extraire de l'eau pour des potentiels inférieurs à  $-1,5$  MPa, qui est la valeur de potentiel couramment utilisée pour les plantes cultivées). De plus, cette notion de réserve utile fait apparaître des notions de seuils ou des discontinuités brutales dans le domaine des mouvements de l'eau dans le sol et la plante, alors que les transferts hydriques dans le sol et l'absorption racinaire sont des phénomènes continus et progressifs.

Enfin, cette approche globale en termes de quantité d'eau disponible ne fait pas apparaître le rôle central des propriétés conductrices du milieu et de l'interface sol-racines dans la satisfaction de l'alimentation hydrique des plantes. La plante y est très simplifiée (une profondeur racinaire et un point de flétrissement). Les remontées capillaires ne sont pas considérées dans cette conception du sol, alors qu'elles peuvent être non négligeables dans le cas de milieux fortement conducteurs vis-à-vis de l'eau et lorsqu'une nappe est située à faible profondeur. En outre, la profondeur de sondage accessible à la tarière ou à la pelle mécanique, utilisée pour le calcul de la réserve utile, ne reflète pas toujours la profondeur de prospection réelle des racines. Il est alors nécessaire de dépasser l'analyse en termes de quantité globale d'eau disponible pour aborder l'analyse du transport de l'eau entre le sol et les racines en termes de flux, en tenant compte des facteurs qui vont les déterminer. La dynamique de l'absorption hydrique doit être considérée ainsi que l'équilibre instantané entre l'offre du sol et la demande de la plante.



**Figure 12.** Relation entre le potentiel hydrique du sol (dit matriciel pour le sol) et l'humidité du sol (courbe de rétention). Les points remarquables d'humidité sont identifiés :  $\Theta_h$  (teneur en eau hygroscopique, sol sec en équilibre avec l'humidité de l'air),  $\Theta_{fp}$  (point de flétrissement permanent),  $\Theta_{cc}$  (capacité au champ) et  $\Theta_s$  (teneur en eau à saturation). Le stock d'eau entre  $\Theta_{fp}$  et  $\Theta_{cc}$  sur la profondeur racinaire définit la réserve utile en eau du sol (RU). L'eau gravitaire est l'eau pouvant circuler sous l'action de la gravité et qui est drainée en profondeur. L'eau non disponible représente la gamme de teneur en eau trop retenue par le sol pour être exploitée par la plante.

## L'eau dans l'arbre : voies, forces et flux

Qu'est-ce qui fait monter la sève brute dans l'arbre ? Dans la théorie de la « tension-cohésion », le déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air, caractérisé par le déficit de pression de vapeur de l'atmosphère ( $VPD^*$ ), génère une demande évapotranspiratoire ou évapotranspiration potentielle\* (ETP). Ce déficit de vapeur d'eau est à l'origine de l'évaporation de l'eau et de la transpiration des arbres au niveau des stomates des feuilles, provoquant une tension (c.-à-d. une chute du potentiel hydrique) qui « tire » sur l'eau du xylème des feuilles (figure 13). Dans l'arbre, la sève brute forme une colonne verticale continue des racines (surfaces absorbantes) aux feuilles (surfaces transpirantes). Ce continuum assurant la circulation de l'eau du sol à l'atmosphère est rendu possible par les liaisons entre les molécules d'eau, forces qui assurent la cohésion de cette colonne. Sous l'effet de cette tension, c'est

donc l'ensemble de la colonne d'eau (c.-à-d. la sève brute) qui se déplace en direction ascendante du sol aux feuilles, en passant par les racines et les branches (figure 14). Ce mécanisme dit de la « **tension-cohésion** » a été énoncé il y a plus d'un siècle (Dixon et Joly, 1895) et constitue encore aujourd'hui la théorie permettant d'expliquer l'ascension de la sève et la vulnérabilité à la sécheresse (cf. Le fonctionnement en cas de sécheresse, p. 25 et suiv.).

Comme pour l'eau dans le sol, l'eau de la sève brute dans l'arbre est soumise à un certain nombre de forces et de résistances à sa circulation. Selon la voie, symplasmique ou apoplasmique, leur nature et leur importance sont différentes.

## La voie symplasmique

Cette voie, qui concerne essentiellement le transfert de l'eau entre cellules vivantes, est la voie utilisée par l'eau pour :

- dans les racines, passer des poils absorbants et des cellules de l'endoderme aux premiers vaisseaux conducteurs ;
- dans les feuilles, passer à travers le parenchyme des vaisseaux conducteurs aux stomates.

Dans ce compartiment cellulaire, l'eau est soumise à différentes forces, qui contraignent sa circulation :

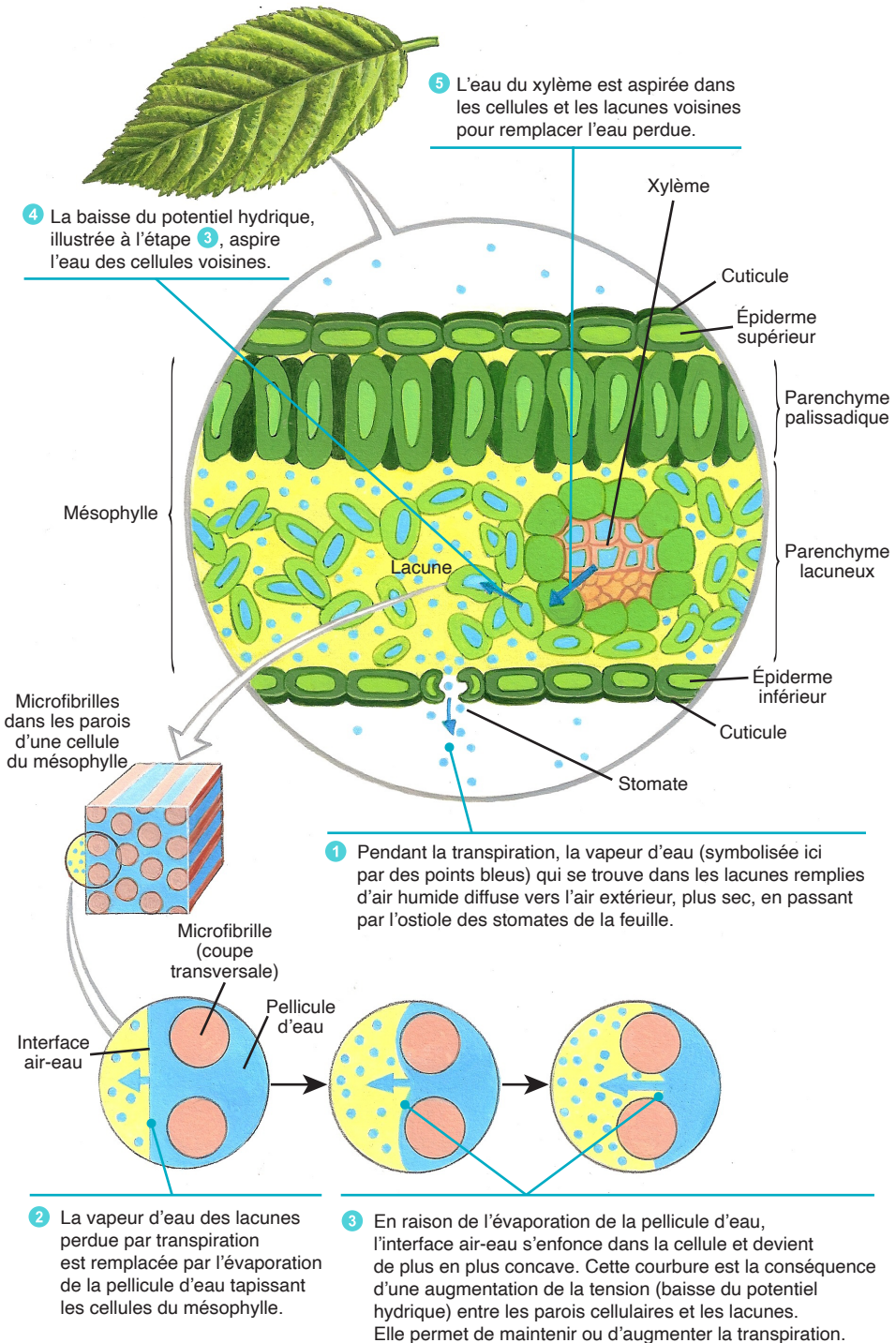
- les forces osmotiques dues à l'attraction exercée sur l'eau par les ions en solution ;
- les forces de turgescence liées à la paroi cellulaire\* qui oppose une certaine résistance aux variations du volume des cellules.

Dans et entre les cellules vivantes, le transfert de l'eau s'effectue sous l'effet d'un gradient de concentration en solutés qui génère des forces osmotiques. Dans les cellules végétales, les vacuoles ont pour fonction, entre autres, de stocker l'eau. En cas de bonne alimentation hydrique, tant que le milieu est moins concentré que la vacuole de la cellule, l'eau a tendance à entrer dans les vacuoles cellulaires du fait des forces osmotiques. Quand la ressource en eau n'est pas limitée, les cellules sont en état de turgescence. Dans ce cas, l'eau des cellules exerce une certaine pression, positive, sur les parois végétales : c'est la pression de turgescence.

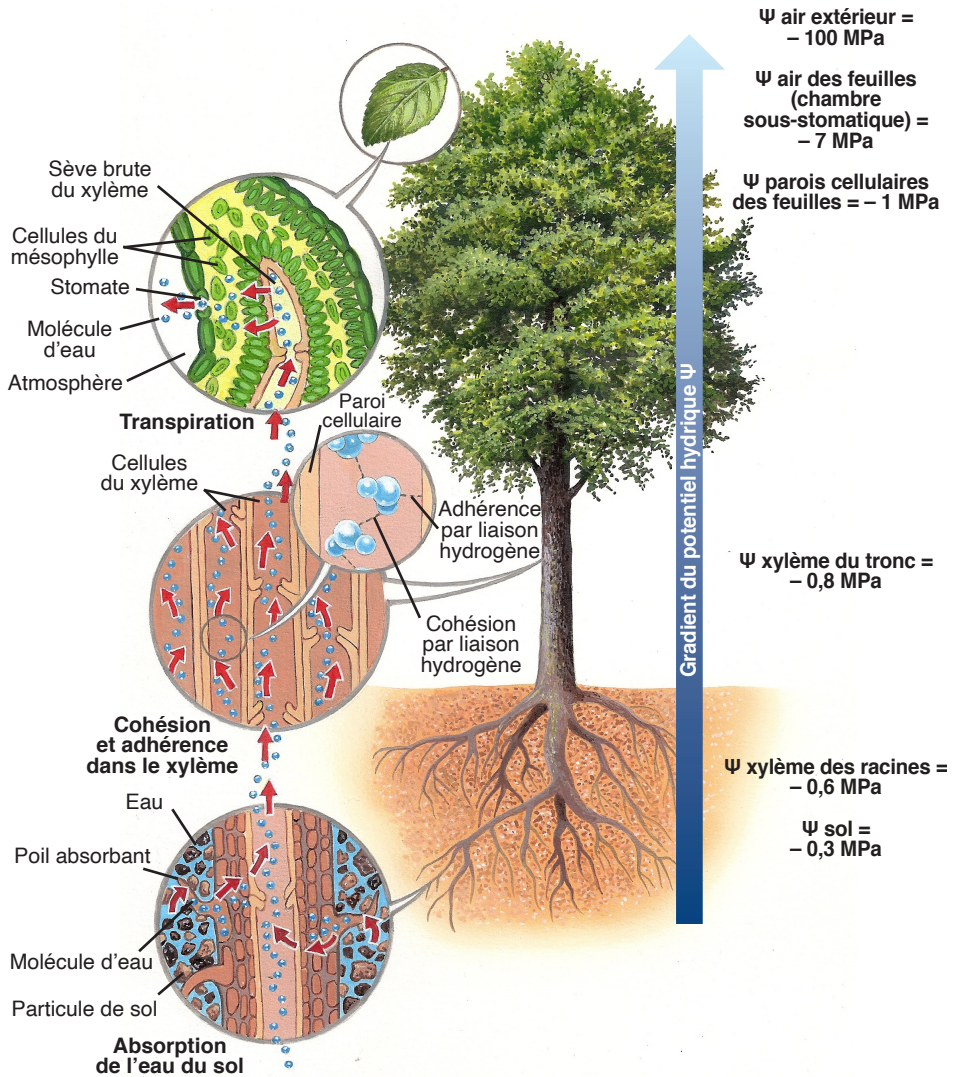
## La voie apoplasmique

Dans l'arbre, l'eau forme une colonne verticale continue des racines (surfaces absorbantes) aux feuilles (site d'évaporation). Sous l'effet de la tension sur l'eau créée par la transpiration foliaire, la sève brute circule des racines aux feuilles par les éléments conducteurs de l'aubier du xylème qui, vidés du contenu vivant de leurs cellules, représentent le compartiment apoplasmique. Les liaisons entre les molécules d'eau voisines assurent la cohésion de cette colonne (figure 14).

La résistance à l'écoulement dans l'apoplasme vient essentiellement des forces de frottement et de la géométrie des conduits (sinuosité, rétrécissements, taille des perforations ou pores entre éléments de vaisseaux ou trachéides contigus). Dans une moindre mesure, elle vient aussi des forces de gravité et des forces matricielles, qui représentent les forces d'attraction entre les molécules des parois cellulaires et les molécules d'eau.



**Figure 13.** Transpiration et transfert de l'eau entre les différents compartiments de la feuille.  
 © Marie-Christine Lemayeur et Bernard Alunni, d'après Urry *et al.* (2020).



**Figure 14.** Transfert sol-arbre-atmosphère de l'eau. L'eau forme un continuum du sol à l'atmosphère dont la cohésion est assurée par les liaisons entre atomes de molécules d'eau voisines. L'ascension de la sève est assurée par la transpiration au niveau des stomates des feuilles qui met la colonne d'eau en tension (potentiel hydrique  $\Psi$  négatif décroissant du sol vers l'atmosphère). Les valeurs données sont un « instantané ». Elles peuvent varier, notamment selon le moment de la journée, mais le sens du gradient reste le même. © Marie-Christine Lemayeur et Bernard Alunni, d'après Urry *et al.* (2020).

L'intensité de la circulation d'eau ou **flux hydrique**<sup>\*4</sup> est donc contrainte par la **conductance\* hydraulique**<sup>5</sup> (c.-à-d. l'inverse de la résistance hydraulique) de l'arbre, qui

4. Voir la fiche variable écophysioologique n° 2.

5. Voir la fiche variable écophysioologique n° 3.



caractérise la plus ou moins grande facilité avec laquelle ce transfert hydrique s'effectue et qui dépend des caractéristiques anatomiques et fonctionnelles du xylème. On parle de conductance hydraulique spécifique lorsqu'elle est rapportée à la surface transversale d'aubier et de conductance spécifique foliaire lorsqu'elle est rapportée à la surface de feuilles. Lorsque cette conductance est rapportée à la distance parcourue par la sève le long de l'axe considéré (racine, tronc, branche, pétiole), on parle non plus de conductance mais de **conductivité\*** (spécifique, spécifique foliaire).

Si on assimile le flux d'eau à un courant électrique, par analogie avec la loi d'Ohm, le flux d'eau entre deux points est égal à la différence de potentiel hydrique entre ces deux points divisée par la résistance opposée à ce flux le long du trajet. On peut ainsi définir pour chaque trajet élémentaire de l'eau (segment de tige, de racine) une résistance R au transfert de l'eau. On obtient, avec un flux hydrique constant dans la plante, du sol aux feuilles :

$$\text{Flux d'eau} = \frac{\Delta\Psi (\text{sol} - \text{racine})}{R (\text{sol} - \text{racine})} = \frac{\Delta\Psi (\text{racine} - \text{feuille})}{R (\text{racine} - \text{feuille})}$$

La conductance est l'inverse de la résistance (conductance =  $\frac{1}{\text{résistance}}$ ). Entre la feuille et l'atmosphère, le transfert d'eau s'effectue en phase gazeuse à travers les stomates. On parle alors de **conductance stomatique**. La transpiration entre feuille et atmosphère dépend de la différence de concentration en vapeur d'eau  $\Delta C$  entre la chambre sous-stomatique et l'atmosphère et de la conductance stomatique<sup>6</sup>. On peut donc écrire aussi :

$$\text{Flux d'eau} = \frac{\Delta C (\text{feuille} - \text{atmosphère})}{R (\text{feuille} - \text{atmosphère})} = \text{conductance stomatique} \times \Delta C (\text{feuille} - \text{atmosphère})$$

Transpiration, conductance spécifique foliaire, conductance stomatique et potentiels hydriques sont donc liés par la formule suivante :

$$E = k_L (\Psi_{\text{sol}} - \Psi_{\text{feuille}}) = g_s \frac{\text{VPD}}{\text{Pa}} \quad (\text{Eq. 1})$$

dans laquelle :

$E$  = transpiration par unité de surface foliaire ( $\text{mmol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ )

$k_L$  = conductance spécifique foliaire totale (c.-à-d. pour l'arbre entier) ( $\text{mmol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{MPa}^{-1}$ ).

$\Psi_{\text{sol}} - \Psi_{\text{feuille}}$  = différence entre le potentiel hydrique du sol et le potentiel hydrique du feuillage (MPa). Cette différence constitue le moteur de l'ascension de la sève.

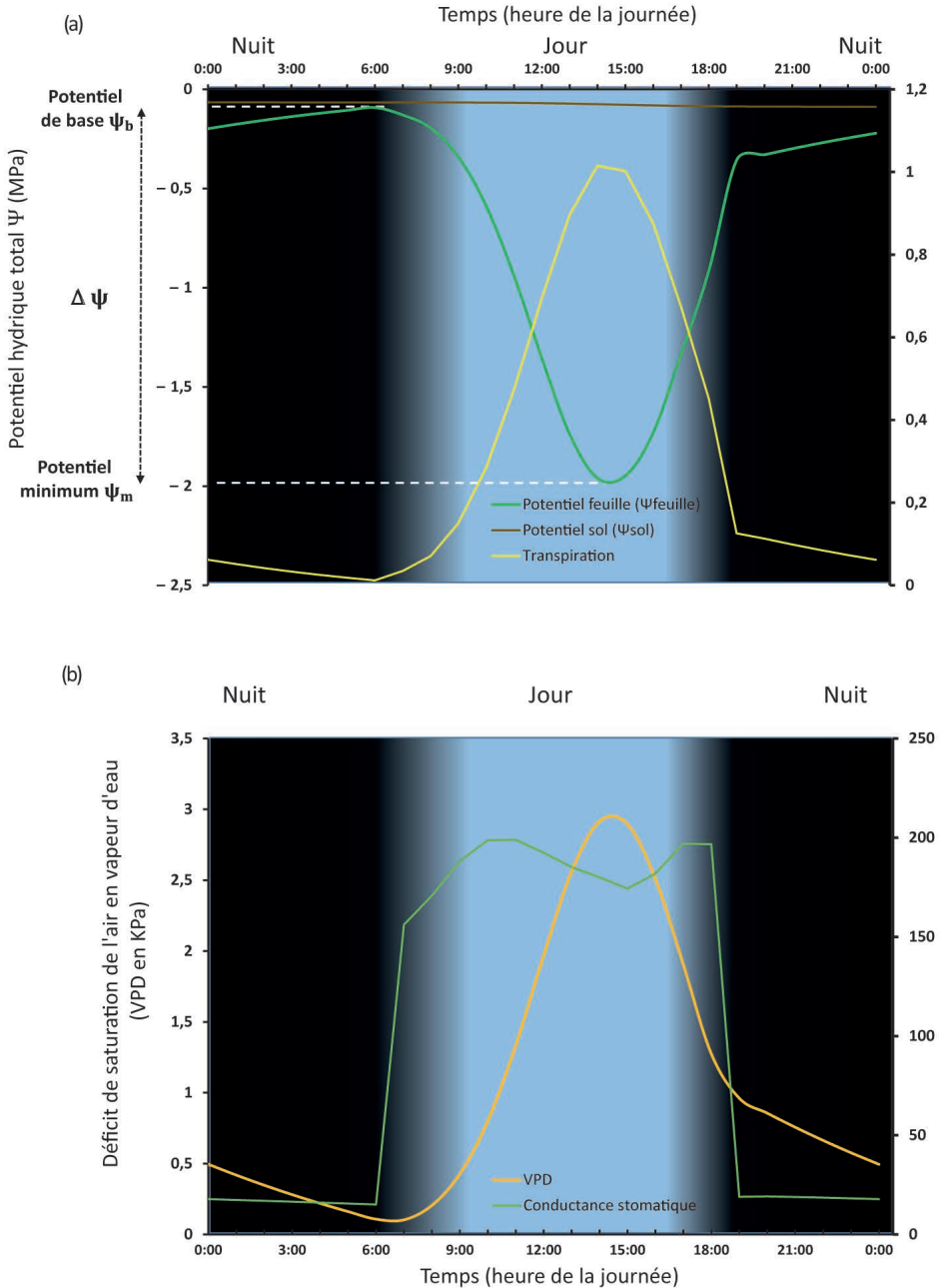
$g_s$  = conductance stomatique ( $\text{mmol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

$\text{VPD}^*$  = différence entre la pression de vapeur à saturation et la pression de vapeur réelle dans l'air (kPa). Cette grandeur quantifie le déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air.

Pa = pression atmosphérique (kPa)

Dans cette formule,  $\Psi_{\text{feuille}} - \Psi_{\text{air}}$  peut être assimilé au VPD, sous l'hypothèse que l'intérieur de la feuille est saturé en eau. Cette relation est illustrée par la figure 15.

6. Lors de cette phase, la résistance foliaire pour la vapeur d'eau comprend aussi, outre la résistance stomatique, la résistance aérodynamique, liée à l'existence de la couche limite\* à l'interface entre la feuille et l'air.



**Figure 15.** Représentation modélisée des variations des potentiels hydriques foliaire et du sol et de la transpiration (a), de la conductance stomatique et du déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air (b) au cours d'une journée à Nancy. Le potentiel de base est atteint au lever du soleil, le potentiel minimum au midi solaire à 14 h (modèle\* SurEau sur chêne sessile ; Cochard *et al.*, 2021).

## Évolution journalière du potentiel hydrique

Le potentiel hydrique varie au cours de la journée en fonction de la transpiration : la valeur maximale est atteinte en fin de nuit lorsque la transpiration de l'arbre est minimale, car les stomates se ferment pendant la nuit. Le potentiel hydrique de l'arbre est alors en équilibre avec celui du sol au voisinage des racines. Il peut toutefois être inférieur à celui du sol à cause d'une transpiration résiduelle due aux stomates mal fermés et à la cuticule non parfaitement hermétique. Sa valeur mesurée en général à l'aube est le **potentiel de base**. Ce potentiel diminue ensuite au cours de la journée en fonction de la demande évapotranspiratoire, dictée par le VPD et l'ouverture des stomates, jusqu'à atteindre une valeur minimale en milieu de journée lorsque la transpiration est maximale : c'est le **potentiel minimum** (figure 15). Les variations du potentiel entre le jour et la nuit peuvent être substantielles, sans être forcément liées au stress hydrique.

### ► Le fonctionnement d'un arbre en cas de sécheresse

Lorsque la quantité d'eau dans le sol diminue sous l'effet de l'évapotranspiration, le potentiel hydrique du sol et celui de l'arbre diminuent (Eq. 1). Sans pluie ou lors d'une vague de chaleur entraînant un fort déficit en vapeur d'eau dans l'atmosphère, ce phénomène s'accroît.

Sous l'effet de la baisse du potentiel hydrique, une succession de réactions se met en place graduellement en fonction de son importance, allant de simples modulations adaptatives du fonctionnement, pour des sécheresses de faible intensité de fréquence annuelle, jusqu'à des symptômes plus graves et irréversibles, pour des sécheresses plus intenses de fréquence décennale à séculaire.

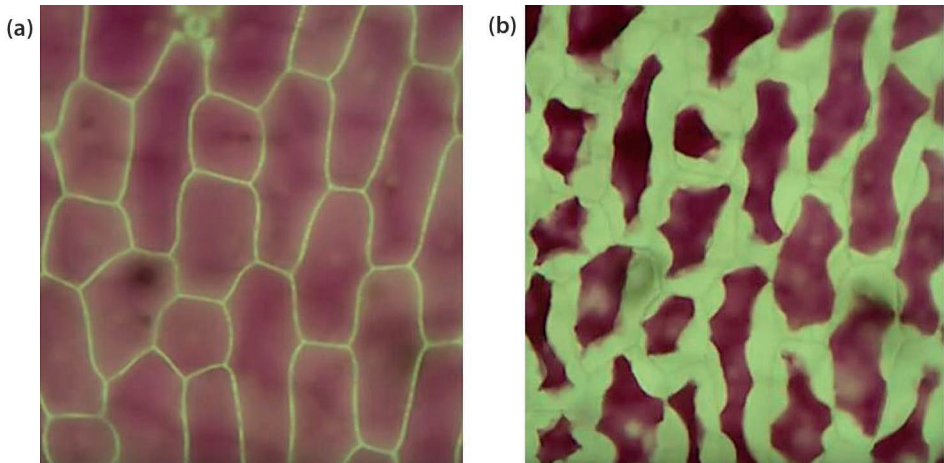
### Sécheresse de faible intensité

Une sécheresse de faible intensité cause des symptômes mesurables mais réversibles rapidement, en quelques heures, quelques jours ou une saison. Ce type de sécheresse survient à une fréquence assez élevée, typiquement annuelle en région méditerranéenne ou décennale en milieu tempéré. La baisse du potentiel hydrique du sol et de l'arbre reste modérée. Elle peut impliquer une baisse de la croissance, une fermeture des stomates et un ralentissement des flux mais n'implique pas de dégâts sanitaires significatifs sur les arbres d'un peuplement.

### Impact à l'échelle cellulaire : la perte de turgescence

La chute du potentiel hydrique dans l'apoplasme provoque un flux d'eau depuis l'intérieur des cellules (le symplasma) vers les conduits du xylème (l'apoplasme), et donc une baisse du potentiel hydrique du symplasma. Les forces osmotiques et la rigidité des parois peuvent ne plus suffire à maintenir les cellules à l'état de turgescence. La pression de turgescence du symplasma décroît jusqu'à s'annuler au **point de perte de turgescence**, qui correspond au début de la plasmolyse\* : les vacuoles

perdent de l'eau et se contractent. La membrane plasmique\* qui sépare le contenu cellulaire des parois végétales se décolle des parois plus rigides (figure 16), sauf au niveau des plasmodesmes. Ce phénomène est progressif et réversible.



**Figure 16.** Les mêmes cellules de l'épiderme d'un oignon rouge en état de turgescence (a) puis de plasmolyse (b). Lors de la plasmolyse, on observe le décollement de la membrane plasmique de la paroi cellulaire et une contraction du cytoplasme. Le potentiel de turgescence (pression exercée sur les parois) devient alors nul. © Catherine Fol, Collège Sainte-Marcelline, Montréal, Canada.

Cette baisse de la turgescence a des conséquences négatives sur la division et sur l'élongation cellulaires. Le nombre et la taille des cellules formées diminuent.

L'arbre peut contrôler la pression osmotique interne par l'accumulation d'**osmolytes** (sucres, acides aminés...) dans les cellules, maintenant ainsi leur turgescence plus longtemps en cas de sécheresse. On parle alors d'**osmorégulation**.

### Effet sur les échanges gazeux feuille-atmosphère

Une autre conséquence de la chute du potentiel hydrique en deçà d'un certain seuil est la régulation des échanges d'eau avec l'atmosphère. En effet, la baisse de turgescence des cellules de garde des stomates provoque la fermeture progressive de l'ostiole (cf. La transpiration par le feuillage, p. 15-16), ce qui conduit à une diminution de la transpiration et du flux de sève ascendante. L'arbre, en diminuant sa conductance stomatique, limite sa transpiration et sa consommation d'eau. Il régule ainsi la baisse du potentiel hydrique durant la journée. On parle de stratégie d'évitement par rapport à la sécheresse. Les autres échanges gazeux s'en trouvent simultanément affectés, conduisant à une diminution de la fixation de  $\text{CO}_2$  par la photosynthèse.

De ce point de vue, il existe une variabilité entre espèces qui a conduit à distinguer celles qui évitent la sécheresse en fermant leurs stomates rapidement dès que le potentiel hydrique baisse (stratégie **isohydrique**), et celles, plus tolérantes, qui maintiennent leurs stomates ouverts jusqu'à des niveaux de sécheresse prononcés (stratégie **anisohydrique**). Ce seul critère est toutefois insuffisant pour conclure à la supériorité de telle ou telle espèce en matière d'adaptation à la sécheresse.

## Répercussions sur la croissance et le feuillage

La baisse de la pression de turgescence limitant directement l'expansion et la division cellulaires, les cellules formées sont moins nombreuses et de plus petite taille, ce qui se traduit naturellement par une baisse de la croissance et de la production. Ce phénomène est encore aggravé par la diminution de la quantité de CO<sub>2</sub> fixé par la photosynthèse<sup>7</sup>.

C'est une des premières manifestations du manque d'eau. Alors qu'en altitude ce sont les basses températures qui constituent souvent le principal facteur limitant, sous climat tempéré et plus encore méditerranéen, les variations de croissance sont généralement corrélées aux variations du bilan hydrique\*.

Certaines espèces à feuilles caduques peuvent perdre leurs feuilles prématurément, ce qui a pour conséquence de diminuer la consommation en eau et pour corollaire une perte de croissance (Bréda *et al.*, 2006).

## Sécheresse de forte intensité

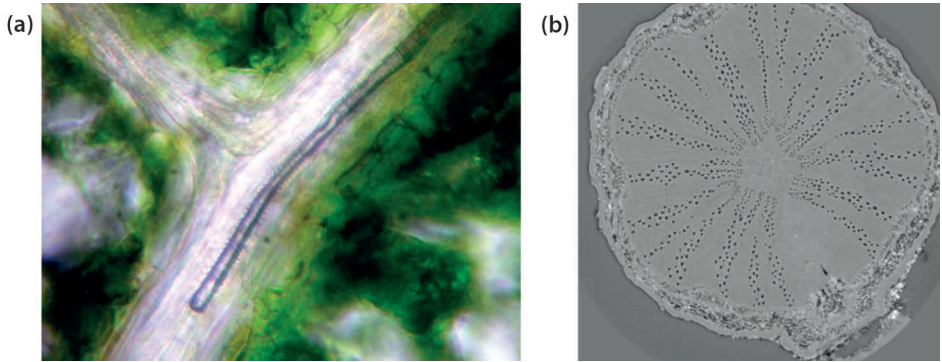
Une sécheresse de forte intensité peut avoir des conséquences irréversibles, à l'échelle d'une saison ou plus, sur le fonctionnement physiologique de l'arbre, son état sanitaire voire sa survie. Ce type de sécheresse est caractérisé par des potentiels hydriques plus faibles que ceux responsables de la perte de turgescence et de la fermeture stomatique. Lorsque la sécheresse perdure, l'arbre continue, malgré ses stomates fermés, de perdre de l'eau à travers la cuticule des feuilles et par les fuites stomatiques. Le potentiel hydrique du sol et celui de l'arbre continuent de chuter. Cette baisse peut être qualifiée de « non contrôlée » puisque les principaux mécanismes de contrôle par les stomates et la surface foliaire ont déjà été utilisés.

## La cavitation et l'embolie du xylème

Lorsque le sol se dessèche et que la demande évaporatoire est très forte, la chute du potentiel hydrique s'accompagne d'une tension de plus en plus forte sur les colonnes d'eau du xylème. Sous l'effet de cette tension grandissante, l'eau peut alors passer en phase gazeuse (phénomène appelé **cavitation**<sup>\*8</sup>) et laisser la place à des bulles d'air conduisant à l'embolie\* des éléments conducteurs, c'est-à-dire à la rupture de la colonne d'eau dans le xylème (figure 17). Le transport de la sève brute s'interrompt alors brutalement dans les vaisseaux affectés, limitant l'approvisionnement en eau et en éléments minéraux des organes situés en aval de ce point de rupture et jusqu'alors approvisionnés par ces vaisseaux.

7. Il faut noter que photosynthèse et croissance ne sont pas systématiquement liées dans le temps. Les produits carbonés issus de la photosynthèse peuvent, au moins partiellement, être mis en réserve (Sevanto *et al.*, 2014), puis remobilisés plus tard (Sala *et al.*, 2010).

8. Voir la fiche variable écophysologique n° 6.



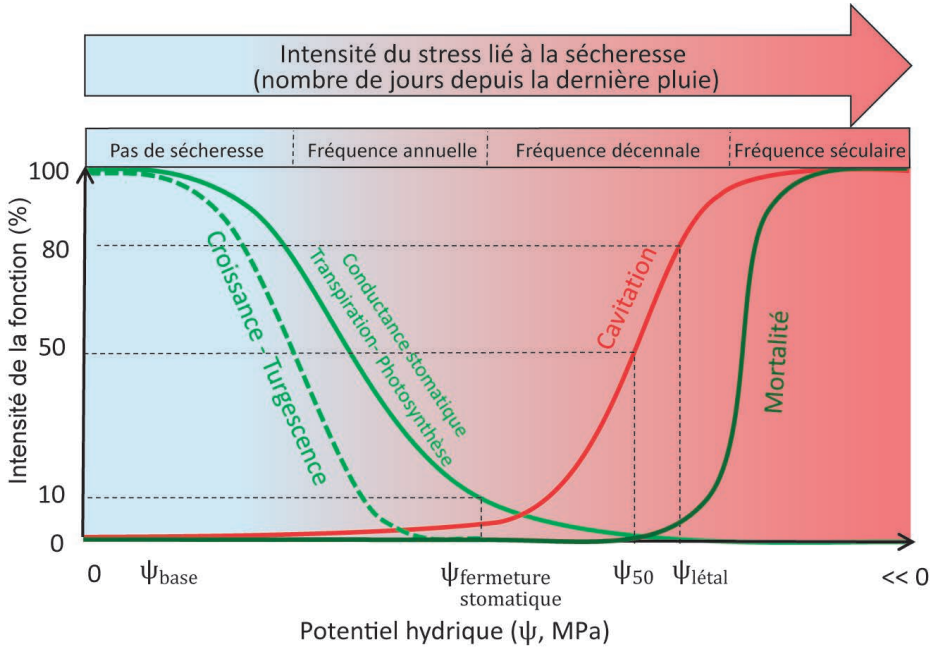
**Figure 17.** Vaisseaux du xylème embolisés par suite d'évènements de cavitation. (a) Vue longitudinale sur feuille de noyer. La bulle de gaz obstruant le vaisseau apparaît nettement. (b) Vue transversale en microtomographie aux rayons X sur un plant de chêne vert de 3 ans. Les vaisseaux embolisés apparaissent sous forme de points plus sombres. © Hervé Cochard (a), in Cochard et Delzon (2013).

## Dépérissement et mortalité

Suite à des taux élevés de cavitation (figure 18), les feuilles ne sont plus alimentées en eau et se dessèchent, provoquant la mortalité d'une partie du houppier. On a pu montrer, chez le hêtre, que la résistance à la cavitation est plus forte pour les parties du houppier situées à la lumière (Herbette *et al.*, 2010) ou augmente avec la hauteur chez les deux espèces de séquoia (Ambrose *et al.*, 2009). Malgré cela, le potentiel hydrique diminuant avec la hauteur dans l'arbre, les parties les plus hautes sont en général affectées en priorité. La mortalité peut s'étendre aux cellules des derniers tissus survivants, les méristèmes\*, ce qui empêche toute possibilité de rétablissement au retour des conditions favorables. L'individu finit par mourir.

Il est communément admis que la mortalité des conifères est associée à des niveaux d'embolie de 50 % alors que celle des feuillus est associée à des niveaux d'embolie de 90 % (Choat *et al.*, 2012), bien que ces chiffres soient encore débattus.

Les symptômes constatés lors de la sécheresse varient selon son intensité. La figure 18 résume leurs ordre et fréquence d'apparition. Étant donné que le changement climatique entraînera une augmentation de l'intensité et de la fréquence des sécheresses, il en résultera une probable augmentation de la fréquence et de la gravité des symptômes du mauvais fonctionnement hydrique des arbres, et de leur mortalité.



**Figure 18.** Relation entre intensité de la sécheresse, potentiel hydrique et symptômes constatés. Pour des sécheresses modérées, la croissance (multiplication et élongation cellulaires) est la première affectée. Quand la sécheresse s'aggrave, la conductance stomatique diminue au fur et à mesure de la fermeture des stomates, réduisant les échanges gazeux (transpiration, photosynthèse). Ce phénomène se passe couramment en été. Des sécheresses plus sévères entraînent l'embolie progressive des vaisseaux pouvant conduire à la mort de l'arbre lorsqu'une grande partie du xylème est touché, car l'alimentation en eau des organes est insuffisante. D'après Delzon et Cochard (2014).

## ► Les paramètres de la vulnérabilité à la sécheresse

Il existe un certain nombre de paramètres mesurables qui, toutes choses égales par ailleurs, témoignent d'une plus ou moins grande adaptation à la sécheresse. Ils sont souvent utiles, voire nécessaires pour l'usage de certains modèles de fonctionnement (cf. chapitre 2), pour caractériser l'espèce, la population ou même l'individu.

### Les courbes pression-volume

La courbe pression-volume constitue une méthode permettant de caractériser la résistance à la sécheresse des tissus vivants (symplasme). Elle consiste à suivre l'évolution du potentiel hydrique en fonction du niveau de dessèchement (contenu en eau) de l'organe étudié (feuille, rameau, racine).

Le potentiel hydrique total est ici le résultat de plusieurs composantes :

- le potentiel de turgescence, positif, qui représente la pression exercée par les parois cellulaires sur le contenu de la vacuole ;
- le potentiel osmotique, négatif, qui dépend de la concentration en substances dissoutes dans la vacuole ;
- le potentiel matriciel, négatif, qui correspond aux forces de rétention intermoléculaires exercées par les parois cellulaires sur l'eau. Difficile à distinguer, il est intégré au potentiel osmotique.

La méthode la plus couramment utilisée pour mesurer le potentiel hydrique consiste à placer l'échantillon végétal dans une enceinte hermétique dont on fait monter la pression à l'aide d'un gaz, la section du végétal étant laissée à l'air libre. Lorsque la sève apparaît à la surface de cette section, la pression exercée compense exactement le potentiel hydrique total. En laissant le végétal se dessécher, on peut suivre l'évolution du potentiel hydrique en fonction de la teneur en eau de l'organe, mesurée par pesée, relative à la pleine turgescence. On établit de cette manière une courbe pression-volume qui permet d'estimer un certain nombre de valeurs repères du potentiel : potentiel osmotique à turgescence nulle, à pleine turgescence, potentiel de perte de turgescence, contenu en eau au point de perte de turgescence, module d'élasticité de la paroi (figure 19).

## Les potentiels hydrique, osmotique et de turgescence

Ces différents paramètres présentent un intérêt certain comme indicateurs des effets de la sécheresse.

La valeur du potentiel osmotique à pleine turgescence est liée à la quantité de soluté de la vacuole, car, à ce moment-là, son volume est maximal. Ce potentiel varie en fonction de la sécheresse. La concentration vacuolaire en soluté augmente alors, ce qui provoque une diminution du potentiel osmotique. Ce phénomène contribue à augmenter la force de rétention de l'eau dans la cellule, donc à limiter le dessèchement du végétal, et traduit une adaptation aux conditions de sécheresse. En effet, un potentiel osmotique à pleine turgescence bas permet de maintenir plus longtemps la turgescence des cellules lors d'une sécheresse. Cet état de turgescence rend possible à son tour le maintien de la photosynthèse et de la croissance.

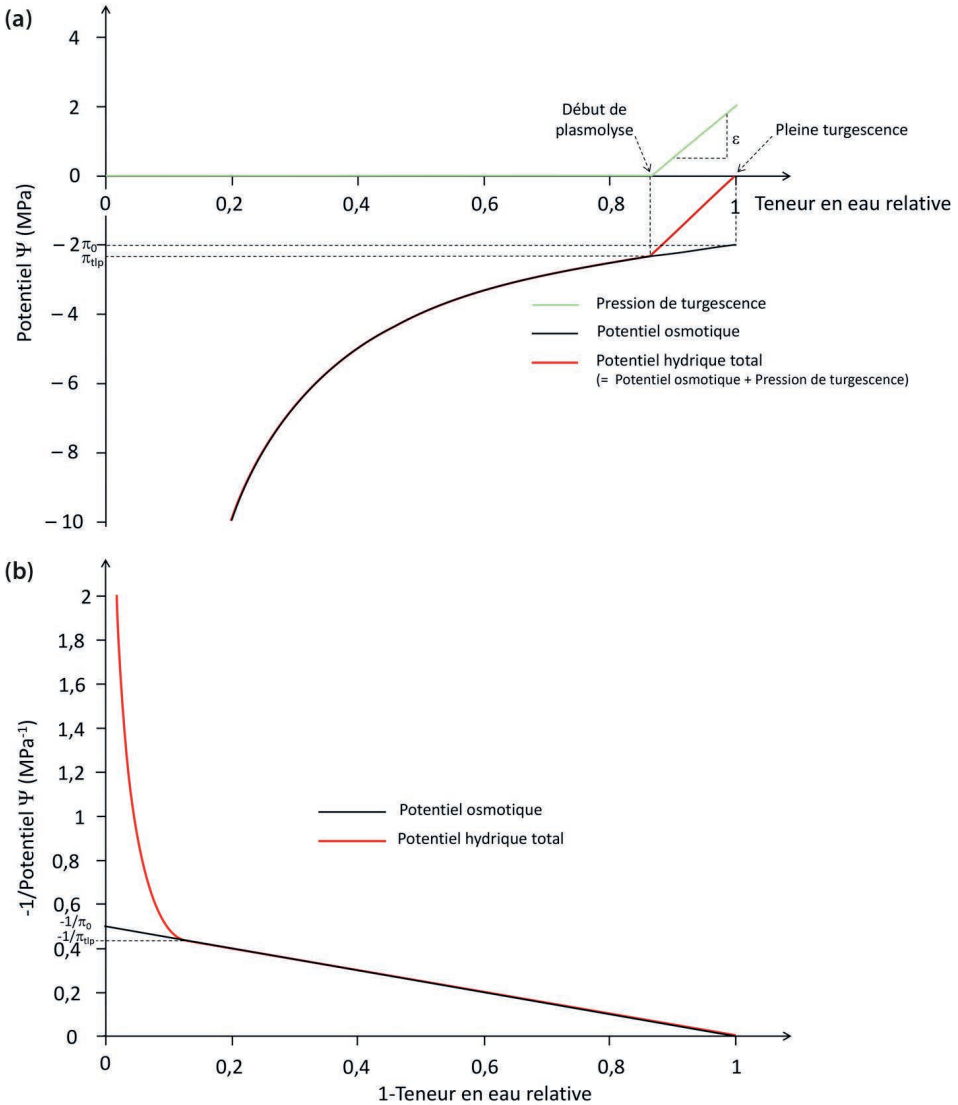
## Vulnérabilité à la cavitation

Le suivi du taux d'embolie en fonction du potentiel hydrique et la courbe ajustée sur les valeurs observées (figure 20) permettent de dégager des paramètres de vulnérabilité à ce phénomène :

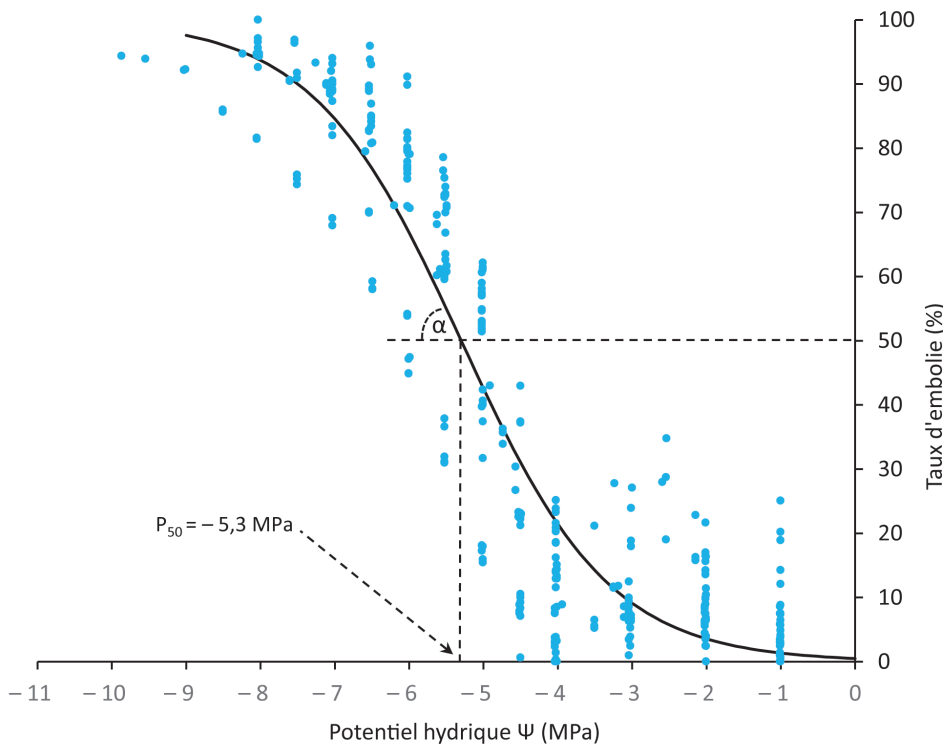
- le P50, qui est la valeur du potentiel entraînant 50 % de perte de conductivité par cavitation. Cette valeur varie selon les espèces (Choat *et al.*, 2012). Une espèce est d'autant plus vulnérable que cette valeur est élevée (l'espèce cavite tôt) ;
- la pente  $\alpha$  de la courbe au voisinage du point correspondant au P50. Cette pente reflète la vitesse d'évolution de la cavitation par unité de diminution du potentiel hydrique. Une valeur absolue élevée indique une évolution plus rapide de la cavitation.

La connaissance de P50 et  $\alpha$  permet de déduire le taux de cavitation à partir du potentiel.





**Figure 19.** (a) Évolution et décomposition du potentiel hydrique total en fonction de la teneur en eau (courbe pression-volume).  $\pi_{tip}$  ( $\pi$  turgor loss point) : potentiel osmotique à turgescence nulle.  $\pi_0$  : potentiel osmotique à pleine turgescence.  $\epsilon$  : module d'élasticité des parois (pente de la droite verte) ; entre  $\pi_{tip}$  et  $\pi_0$ , la paroi se déforme sous la variation de pression. Le module d'élasticité de la paroi se mesure par la variation de potentiel constaté pour une variation de 1 % de la teneur en eau. Teneur en eau relative (RWC ou *Relative Water Content*) = (poids état frais – poids à l'état sec) / (poids état à saturation en eau dit aussi à pleine turgescence). (b) Cette courbe reprend la courbe (a) en modifiant les variables des axes pour faciliter la paramétrisation des courbes. L'endroit où la courbe se sépare de la droite permet de déterminer le potentiel osmotique à turgescence nulle, c'est-à-dire en début de plasmolyse, ainsi que la teneur relative en eau correspondante. Le prolongement de la droite jusqu'à l'axe vertical permet de déterminer le potentiel osmotique à pleine turgescence. D'après Ducrey, 1988.



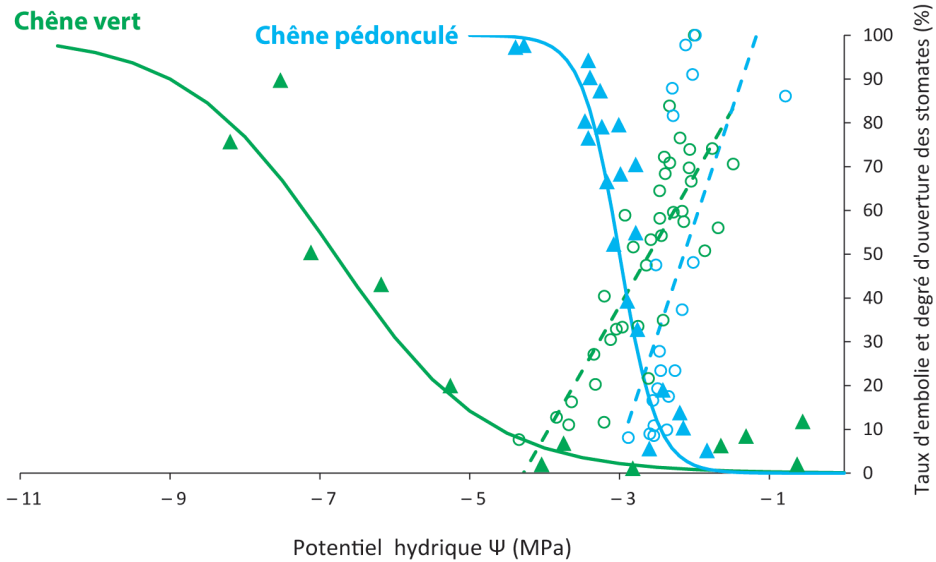
**Figure 20.** Courbe de vulnérabilité à l'embolie (données issues de l'étude de dix cèdres de l'Atlas et ajustement).  $P_{50}$  représente la valeur de  $\Psi$  entraînant 50 % de cavitation et  $\alpha$  représente la pente de la courbe en ce point.

Cette courbe de vulnérabilité peut être superposée à la courbe d'évolution de la conductance stomatique (figure 21). La différence de potentiel entre la fermeture des stomates et le début de la cavitation définit une **marge de sécurité** permettant d'éviter l'effet néfaste de l'embolie. Les espèces tolérantes comme le chêne vert peuvent descendre leur potentiel très bas sans caviter, soit grâce à un système racinaire développé qui puise l'eau en profondeur, soit grâce à un système conducteur peu vulnérable à la cavitation.

Chez certaines espèces comme le noyer, l'embolie se développe plus rapidement dans les pétioles, entraînant la chute des feuilles, que dans les branches et le tronc. Les pertes en eau ne sont ainsi pas seulement régulées par la fermeture des stomates, mais aussi par la chute précoce des feuilles par abscission foliaire.

## Conductance stomatique minimale

Lorsque la sécheresse perdure, l'arbre continue, malgré ses stomates fermés, de perdre de l'eau à travers la cuticule des feuilles et les fuites stomatiques. On définit ainsi une conductance stomatique minimale  $g_{\min}$ , qui limite d'autant plus les pertes en eau que sa valeur est faible. Si ces pertes sont importantes (valeur de  $g_{\min}$  élevée), les effets peuvent être graves et irréversibles. La valeur de  $g_{\min}$  varie selon les espèces (Duursma *et al.*, 2019).



**Figure 21.** Évolution du taux d'embolie (triangles pleins et modèles en trait plein) et du degré d'ouverture des stomates (cercles et modèles en traits pointillés), chez deux espèces de chênes (chêne pédonculé en bleu et chêne vert en vert). La marge de sécurité entre la fermeture stomatique et le début de l'embolie est plus forte pour le chêne vert (stratégie d'évitement) que pour le chêne pédonculé (stratégie de tolérance). D'après Bréda *et al.* (1993) ; Martin-StPaul *et al.* (2014) ; Sargent *et al.* (2020).

## Morphologie

Les arbres, selon les espèces, mais aussi parfois en réaction à la sécheresse, peuvent présenter des signes d'adaptation morphologique, leur permettant de modifier leur bilan hydrique, soit en diminuant leur consommation, soit en augmentant leur alimentation en eau.

Ainsi, l'importance des différents compartiments de l'arbre impliqués dans le bilan hydrique (absorption par les racines, consommation par les feuilles, transfert par les tissus conducteurs) fournit une appréciation sur son état d'équilibre. Les valeurs de ces caractéristiques et leurs rapports peuvent être modifiés en cas de sécheresse.

## Feuillage

La perte d'eau par transpiration se produit essentiellement par les feuilles et les stomates. Une faible partie de l'eau peut aussi passer à travers la cuticule. Les feuilles peuvent ainsi présenter des signes d'adaptation par leur nombre de stomates ou l'épaisseur de leur cuticule.

La surface foliaire est mesurée par l'indice foliaire (ou LAI\* pour *Leaf Area Index*) d'un arbre ou d'un peuplement. Il est égal à la surface de toutes les feuilles par unité de surface de sol. Il est donc sans dimension. C'est une variable clé dans l'estimation du bilan hydrique puisque cet indice est directement lié à l'interception des

précipitations et à la consommation en eau, qui peut être régulée par la fermeture des stomates. Des modifications de la surface foliaire peuvent être des signes apparents d'un état de stress : dépérissement d'une partie du houppier, chute anormalement importante ou prématurée des feuilles, microphyllie. Il existe plusieurs méthodes pour estimer cette surface foliaire (Bréda *et al.*, 2002 ; Bertin *et al.*, 2016) :

- méthode directe par récolte et pesage de feuilles. On mesure la surface d'un échantillon de feuilles pesées, qui permet d'établir le rapport surface/poids ou surface foliaire spécifique<sup>9</sup> et de passer de la biomasse à la surface des feuilles pesées ;
- méthodes indirectes par l'utilisation d'appareils en forêt (capteurs de rayonnement, analyse de photos hémisphériques, technologie laser ou Lidar<sup>10</sup>...).

La surface foliaire, si elle peut signifier un état de stress en cas de valeur anormalement basse, est aussi pour l'arbre un moyen d'ajuster sa consommation en eau en cas de sécheresse si les autres variables anatomiques (surface d'aubier, quantité de racines) restent inchangées.

## Tissus conducteurs

La **surface transversale d'aubier** qui conduit la sève brute est directement en rapport avec la surface foliaire transpirante, avec laquelle elle est en équilibre fonctionnel. Toutes choses égales par ailleurs, une surface conductrice plus importante favorise la satisfaction des besoins en eau du feuillage. C'est pourquoi on analysera plutôt le rapport entre surface d'aubier et surface foliaire. Ce rapport est connu sous le terme de valeur de Huber (*Huber value*, notée HV en anglais). Plus cette valeur est haute, moins un arbre sera stressé, car cela signifie qu'il est doté d'un aubier plus important pour alimenter une même surface foliaire.

La surface d'aubier, différenciée du duramen par l'aspect ou la couleur, ne fournit qu'une valeur surestimée de la surface conductrice réelle puisque celle-ci se limite à la somme de la surface des lumens des vaisseaux de l'aubier par lesquels circule la sève. La différence liée à l'épaisseur des parois peut être importante et très variable. De plus, dans l'aubier, la sève circule de plus en plus difficilement de la périphérie vers le centre de l'arbre.

## Racines

L'alimentation en eau étant assurée par les racines, leur développement est un indice important d'adaptation aux contraintes hydriques. Il permet à l'arbre d'éviter la sécheresse en améliorant son alimentation en eau. L'allocation préférentielle de carbone aux racines est utilisée comme indicateur sous la forme du rapport biomasse partie aérienne / biomasse système racinaire ou du rapport surface foliaire / importance du système racinaire. Le système racinaire est difficilement accessible dans son intégralité en conditions naturelles, où on se contente, lorsque c'est observable, de la profondeur de prospection racinaire qui permet de calculer la réserve utile. Ce caractère\* est plus souvent mesuré sur de jeunes plants élevés en pépinière sur

9. SFS (en anglais, SLA\* pour *Specific Leaf Area*). Le LMA\* (*Leaf Mass per Area*) est l'inverse du SLA\* :

$$LMA = \frac{1}{SLA}$$

10. Lidar pour *Light detection and ranging*, en anglais.

substrat meuble. Rappelons ici que la présence de mycorhizes est un facteur important, qui améliore sensiblement l'absorption racinaire (cf. p. 10-11).

## ► Les indicateurs des effets de la sécheresse

La mesure d'un certain nombre de paramètres\* corrélés au fonctionnement écophysiological permet de juger plus ou moins directement des effets de la sécheresse.

On distingue :

- les variables indicatrices directes, le plus souvent écophysiological, en relation avec le fonctionnement instantané ou à court terme ;
- les variables indicatrices plus indirectes ou intégratives, utilisées comme marqueur de la réponse individuelle aux variations climatiques.

Elles ne sont bien sûr pas indépendantes les unes des autres. Par exemple, un abaissement du potentiel hydrique aura pour conséquence de diminuer la largeur de cerne, mais aussi de modifier la densité du bois produit, voire de provoquer cavitation et dépérissement en cas de chute importante. Ces indicateurs de stress sont à la fois des signaux et des ajustements de l'arbre aux nouvelles conditions, dont l'efficacité varie selon les espèces et les individus. Par exemple, la perte de feuilles en condition de stress a pour effet de réduire la consommation d'eau et le risque de cavitation. De nombreux mécanismes d'ajustement de ce type sont autant de sujets de recherche actuels.

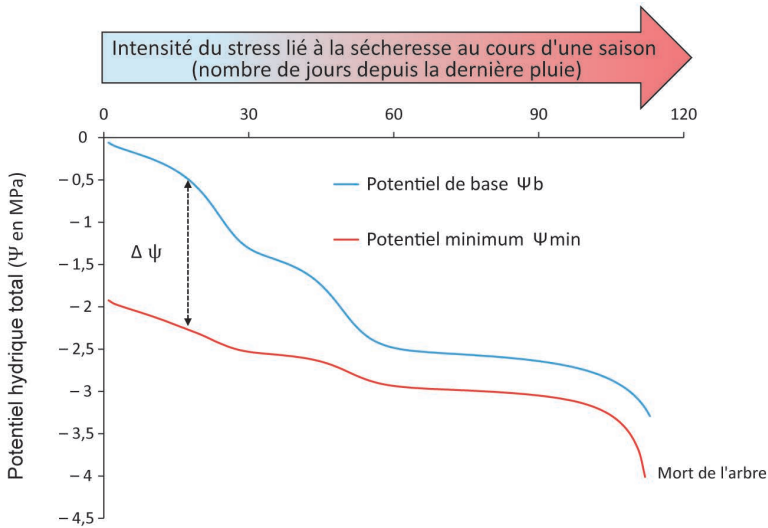
### Les indicateurs directs

Ces indicateurs révèlent les conditions d'un stress instantané, qui affecte plus ou moins gravement le fonctionnement de l'arbre selon son importance.

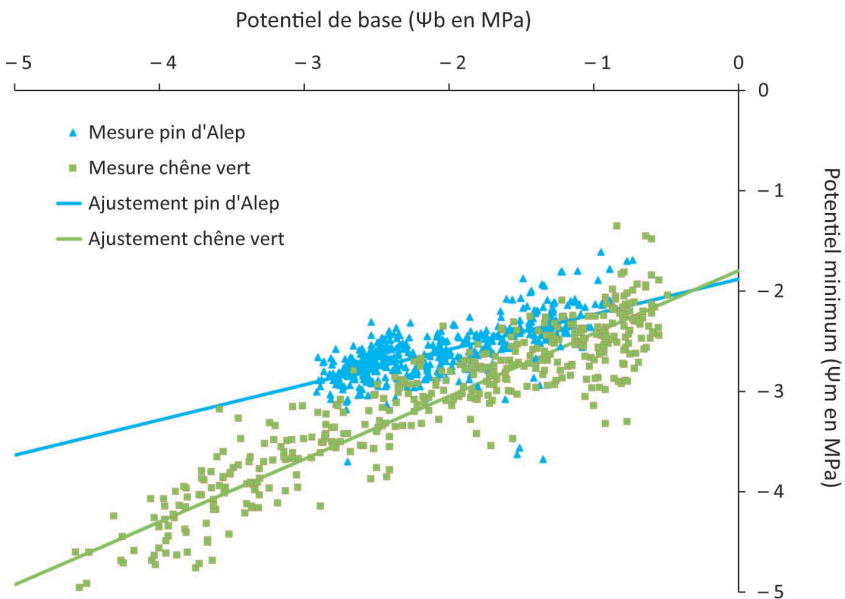
### Évolution saisonnière du potentiel hydrique

Au cours d'une période de sécheresse, l'écart entre le potentiel de base et le potentiel minimum évolue en fonction de l'offre et de la demande en eau. Le potentiel de base diminue au cours de la sécheresse et a tendance à se rapprocher du potentiel minimum qui, lui, diminue moins vite (fermeture des stomates ou incapacité à faire descendre son potentiel pour extraire l'eau très liée du sol) (figure 22).

La relation entre le potentiel de base mesuré à l'aube et le potentiel minimum mesuré à midi est un indicateur de la stratégie des espèces face à la sécheresse. Une pente forte indique que les arbres continuent à fonctionner et donc à perdre de l'eau par transpiration. C'est le cas du chêne vert. À l'inverse, une pente faible indique que les arbres essaient de contrôler leur perte en eau par la fermeture plus précoce de leurs stomates. C'est le cas des pins en général et du pin d'Alep en particulier (figure 23). Le chêne vert est une espèce qui peut être qualifiée d'anisohydrique comparée au pin d'Alep, qui est une espèce isohydrique (cf. Effet sur les échanges gazeux feuille-atmosphère, p. 26).



**Figure 22.** Représentation modélisée des variations du potentiel hydrique (potentiels de base et minimum) au cours d'une période de sécheresse. Modèle SurEau sur chêne sessile (Cochard *et al.*, 2021) ; voir figure 28 pour le dispositif d'exclusion de pluie.



**Figure 23.** Relation entre potentiel de base mesuré à l'aube et potentiel de midi ou minimum chez deux espèces méditerranéennes. Les mesures ont été faites sur huit arbres de chaque espèce, mesurés régulièrement au cours de huit saisons de végétation consécutives (2009-2017). Chaque point représente une mesure journalière sur un arbre. La pente plus forte de l'ajustement linéaire pour le chêne vert (0,63) que pour le pin d'Alep (0,35) indique un meilleur contrôle des pertes en eau chez le pin (espèce isohydrique) que chez le chêne (espèce anisohydrique), qui puise l'eau plus en profondeur.

## Les échanges gazeux foliaires (transpiration, photosynthèse, conductance stomatique)

La mesure du flux de sève brute et des mécanismes permettant de le contrôler sert à étudier la réaction des arbres à la sécheresse.

Les stomates sont le siège des échanges gazeux, non seulement de vapeur d'eau, mais aussi du gaz carbonique assimilé lors de la photosynthèse. Le degré d'ouverture des stomates, mesuré par la conductance\* stomatique, permet à la plante de contrôler la perte de vapeur d'eau par transpiration. La conductance stomatique est donc un paramètre\* important indiquant le comportement des arbres en cas de sécheresse, qui régulent plus ou moins leur consommation d'eau en jouant sur l'ouverture de leurs stomates.

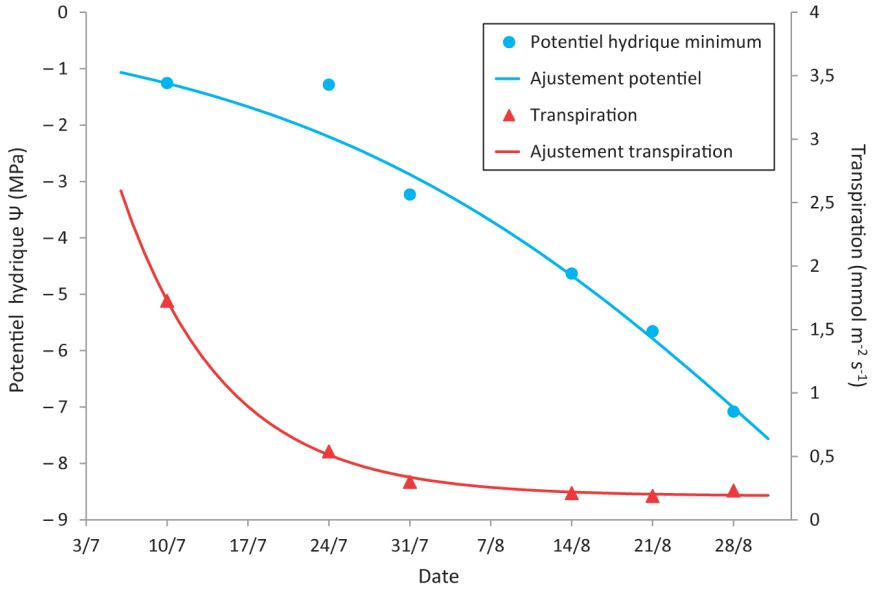
Une plus faible conductance stomatique réduit la consommation d'eau. En cas de sécheresse, la transpiration diminue avec le potentiel hydrique minimum (figure 24) et reprend en cas d'irrigation (figure 25).

## Les variations de diamètre en continu

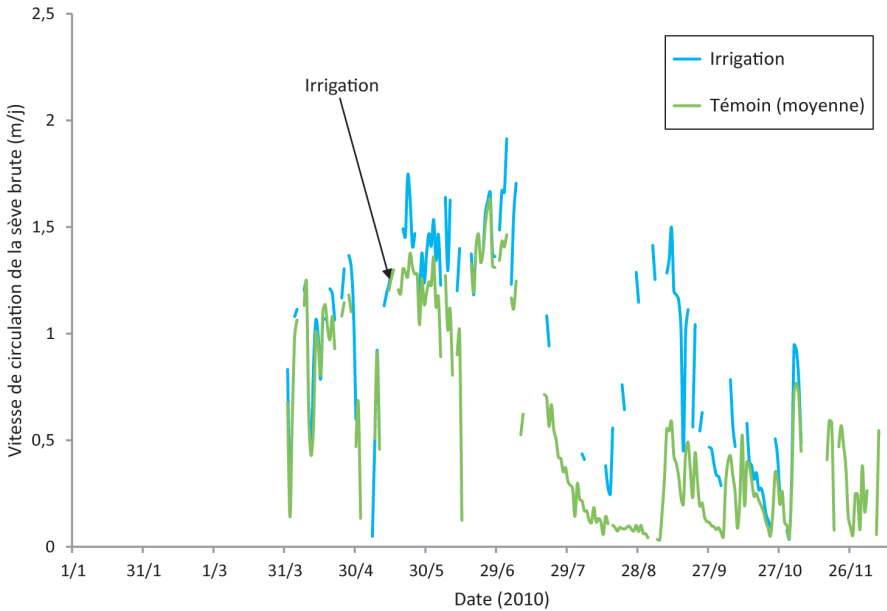
La fermeture des stomates en cas de sécheresse limite l'entrée du  $\text{CO}_2$  et donc la fixation de carbone par la photosynthèse. La croissance s'en trouve diminuée. Elle est également limitée par le manque d'eau.

Les faibles variations, au pas infrajournalier, du diamètre du tronc et des branches dépendent de la croissance, mais aussi des variations du contenu en eau d'un arbre. Sous l'effet de la déshydratation diurne, quand l'absorption ne compense pas la transpiration, le diamètre diminue. C'est essentiellement la conséquence de la contribution des réserves en eau des cellules des écorces à cette transpiration. La nuit, en l'absence de transpiration, la réhydratation de l'arbre permet une récupération du diamètre voire son augmentation si les conditions ont été favorables à la croissance.

On a pu montrer que ces faibles variations de diamètre étaient corrélées à la différence de potentiel hydrique entre l'écorce et le xylème (Cochard *et al.*, 2001). Le suivi en continu des variations de diamètre renseigne donc sur l'état hydrique de l'arbre et sa croissance journalière, et sur leurs variations saisonnières notamment en cas de sécheresse (figures 26 et 27).

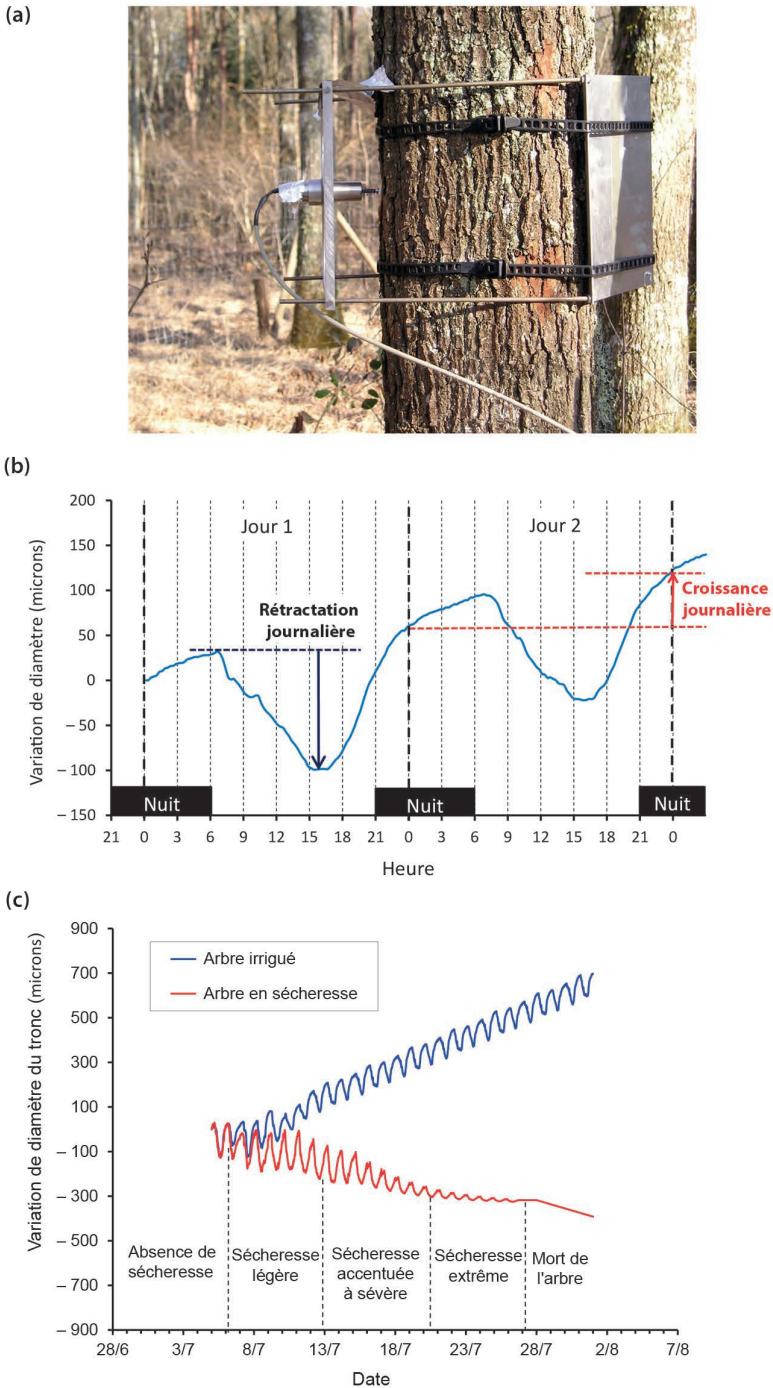


**Figure 24.** Contrôle des pertes d'eau par transpiration en fonction du degré de sécheresse chez le pin d'Alep. Évolution au cours d'une sécheresse de la consommation en eau (triangles et courbe ajustée rouges) et du potentiel hydrique minimum (points et courbe ajustée bleue). Chaque point est égal à la moyenne de six individus. Le pin d'Alep adopte une stratégie d'évitement : la fermeture précoce de ses stomates lui permet de limiter ses pertes en eau.

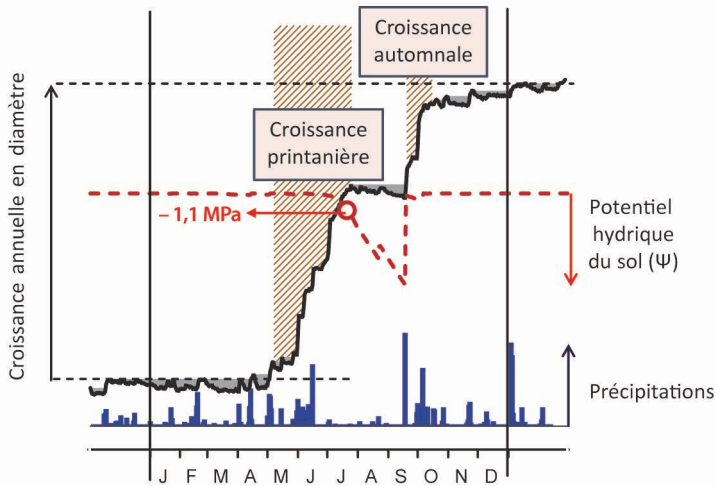


**Figure 25.** Évolution de la vitesse du flux de sève en fonction de l'alimentation en eau chez le pin d'Alep. En cas de sécheresse (courbe verte), la diminution du flux correspond à la fermeture progressive des stomates qui diminue la quantité d'eau transpirée.





**Figure 26.** Variations infra-annuelles du diamètre. (a) Dispositif de mesure sur chêne (Pépipiaf). (b) Variation jour/nuit sur pêcher. RJ : rétraction journalière. CJ : croissance journalière. (c) Évolution sur plusieurs jours selon l'alimentation en eau, mesurée jusqu'au 21/07 puis schématisée. D'après Thierry Améglio, INRAE.



**Figure 27.** Enregistrement en continu de la croissance en diamètre du chêne vert en 2007, en relation avec les précipitations (histogramme en bleu) et le potentiel hydrique du sol modélisé (potentiel hydrique de base, courbe rouge en pointillés). Les zones hachurées représentent les périodes de croissance au printemps et en automne. On constate que la croissance s'arrête en été, pour des valeurs de potentiel hydrique du sol inférieures à  $-1,1$  MPa. D'après Lempereur *et al.* (2015, 2016).

## La cavitation

On peut suivre l'évolution de l'importance de la cavitation<sup>11</sup> lors d'un dessèchement sur le végétal en place (figure 28) ou en soumettant artificiellement des échantillons prélevés à des pressions croissantes. On obtient ainsi des courbes d'évolution du taux de cavitation ou d'embolie en fonction de la pression, dites courbes de vulnérabilité à l'embolie (figure 29). Un arbre sera d'autant plus résistant que l'embolie interviendra pour des pressions de sève (négatives) faibles. La vulnérabilité à l'embolie du xylème diffère selon les espèces, les individus et les organes considérés. Un critère retenu est la valeur atteinte par le potentiel hydrique provoquant 50 % de perte de conductivité de l'organe considéré ( $P_{50}$ , cf. Vulnérabilité à la cavitation, p. 30, et figure 20). Plus ce seuil de vulnérabilité (négatif) est faible, plus l'arbre peut supporter des stress hydriques sévères avant de perdre sa conductance hydraulique.

## Les indicateurs indirects et intégrateurs

Ce sont des indicateurs intégrant les effets du stress sur une durée plus ou moins longue, annuelle ou pluriannuelle, la sécheresse pouvant avoir sur eux des effets différés.

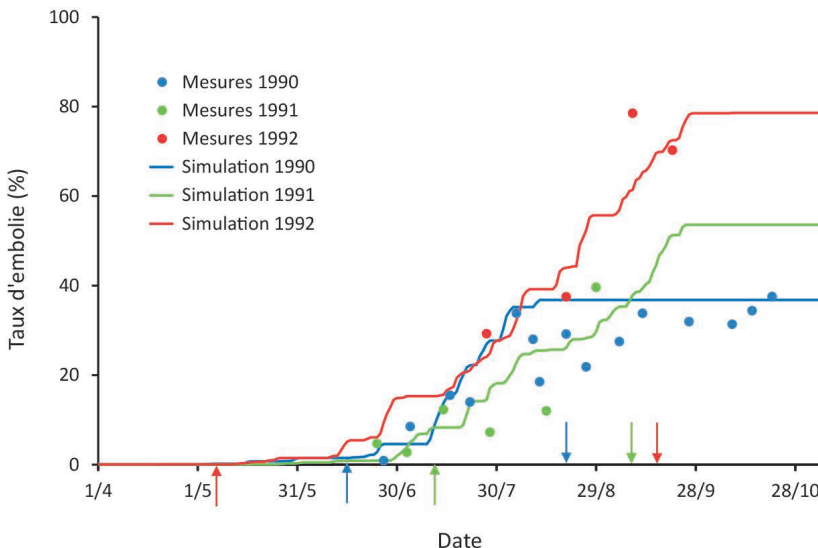
Les sécheresses conduisent à des modifications (biochimique, anatomique, morphologique) à différents niveaux (cellule, tissu, organe, individu), dépendant des processus décrits dans Le fonctionnement en cas de sécheresse, p. 25 et suivantes. Ces modifications constituent des indicateurs indirects du stress subit par les arbres. Ces indicateurs sont variés et peuvent être interprétés comme autant de signaux de

11. Voir la fiche variable écophysiological n° 6.

l'adaptation des arbres ou de leur déclin. Ils incluent la croissance, l'état sanitaire, la survie d'arbres et de peuplements dont l'observation ou la mesure ne nécessitent pas d'appareillage spécifique ou coûteux. Faciles à mesure, ces indicateurs sont d'un intérêt direct pour les gestionnaires. D'autres sont moins accessibles, comme la densité du bois et la signature isotopique du bois. Il faut néanmoins tenir compte du fait que l'origine des modifications observées est souvent plurifactorielle. Par conséquent, les indicateurs qui en découlent n'intègrent pas seulement les effets du climat.



**Figure 28.** Dispositif d'observation des effets de la sécheresse, provoquée par l'exclusion de pluie, sur un jeune peuplement mélangé de hêtre, chêne, bouleau et charme, en forêt de Hesse (57). © Hervé Cochard, INRAE.



**Figure 29.** Taux d'embolie observé (points) et simulé (courbes) par le modèle SurEau (Cochard *et al.*, 2021) au cours de trois saisons de végétation (1990-1992), dans un dispositif expérimental de chêne sessile en forêt de Champenoux (54), permettant de pratiquer l'exclusion de pluie (figure 28). Les flèches verticales sur l'axe horizontal marquent les dates de début (vers le haut) et de fin (vers le bas) de l'exclusion de pluie pratiquée. Leur couleur correspond à celle des points et courbes de l'année correspondante. Source : Cochard *et al.*, 2021.

## Approche dendrométrique : la croissance annuelle en diamètre

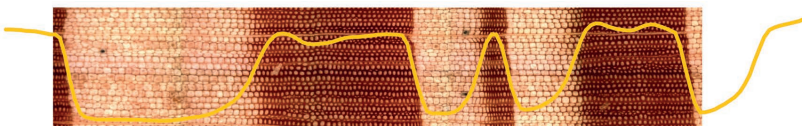
Les arbres qui ont la meilleure production en cas de sécheresse sont *a priori* les plus adaptés. La croissance est une variable intéressante, car elle est le résultat du fonctionnement de l'arbre et de la disponibilité des ressources. La croissance est sous la dépendance de nombreux facteurs : âge, taille initiale, génome de l'arbre, environnement. Parmi les facteurs du milieu impliqués, les conditions climatiques sont en grande partie responsables de la variabilité interannuelle constatée de la croissance. Entre autres, et c'est souvent un facteur limitant sous nos latitudes, une bonne croissance est conditionnée par une bonne alimentation en eau. On préfère en général utiliser la croissance en diamètre que la croissance en hauteur. Elle est plus facile à mesurer, notamment rétrospectivement sur les cernes annuels observés sur rondelle ou carotte de sondage. Elle peut être exprimée en surface terrière qui présente l'avantage d'être plus proche de la croissance en volume ou en biomasse que la croissance en circonférence ou en diamètre.

Le suivi de la croissance à intervalles rapprochés (annuels ou infra-annuels) peut se faire par la pose de dendromicromètres sur les troncs dont on peut enregistrer régulièrement la valeur affichée (cf. Les variations de diamètre en continu p. 37 et figures 26-27) (par exemple Bello *et al.*, 2019). Cette méthode reste néanmoins imprécise, car la croissance n'est pas seule responsable de faibles variations dimensionnelles. D'autres facteurs interviennent, notamment les variations de teneur en eau du bois et de l'écorce, en relation avec l'humidité de l'air et les précipitations.

C'est pourquoi, pour quantifier précisément les variations infra-annuelles de croissance, on a recours à des mesures rétrospectives sur échantillons de bois. Des micro-carottes (environ 2 mm de diamètre et 20 mm de longueur) sont prélevées une fois par semaine à l'aide d'un outil spécifique qui évite d'endommager le cambium\*. On peut aussi utiliser des aiguilles permettant de placer des repères colorés dans le bois à intervalles réguliers. On récolte ensuite ces échantillons marqués et on peut mesurer la croissance réalisée entre deux repères. Ces techniques sont aussi utilisées pour étudier l'anatomie du bois formé pendant les périodes considérées (cf. ci-dessous).

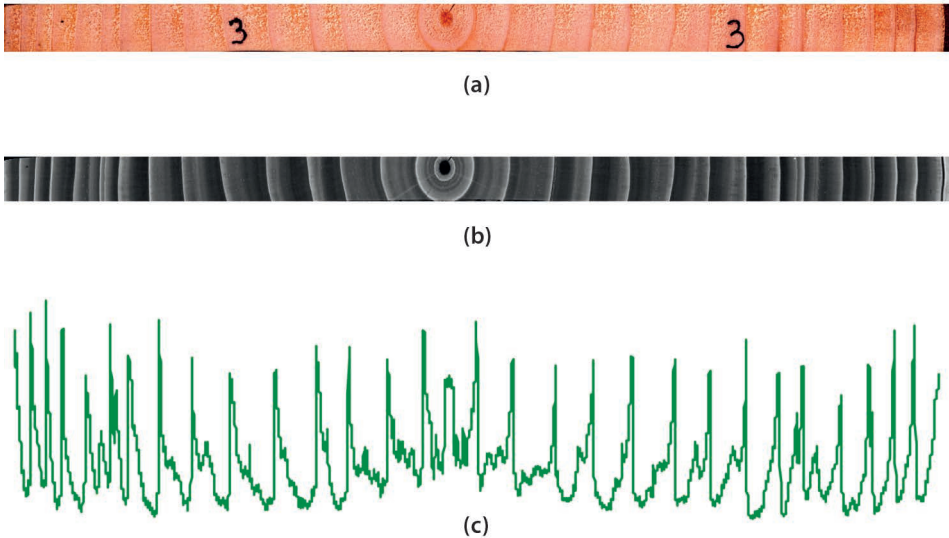
## Approche anatomique

Toutes choses égales par ailleurs, des vaisseaux moins nombreux mais plus longs et larges favorisent la conduction de la sève. Or la sécheresse entraîne une diminution de la taille et un épaississement des parois des éléments conducteurs. *A contrario*, une augmentation du diamètre des vaisseaux, à surface d'aubier constante, conduit à une meilleure conductivité spécifique. La densité du bois étant directement liée à la proportion de parois pleines et de lumens vides (figure 30), elle permet d'étudier indirectement l'anatomie du bois et l'effet de la sécheresse.



**Figure 30.** Profil microdensitométrique de trois cernes successifs de Douglas, superposé aux images anatomiques (coupe transversale) des cernes correspondants. On peut noter que le bois d'été (plus sombre), formé alors que la disponibilité en eau est plus faible, est plus dense que le bois formé au printemps (plus clair). © Philippe Rozenberg, INRAE.

Cette densité peut être mesurée sur radiographie aux rayons X de sections radiales du bois. Le taux de rayons X traversant les échantillons pour impressionner le film radiographique est d'autant plus important que la densité du bois est faible. On peut ainsi établir le profil microdensitométrique du bois produit de la moelle vers l'écorce (figure 31).



**Figure 31.** (a) Photo d'un échantillon de bois d'épicéa commun en coupe transversale. (b) Radiographie correspondante. (c) Profil microdensitométrique correspondant. © Philippe Rozenberg, INRAE.

De façon plus détaillée, on peut observer directement l'anatomie du bois formé, mesurer les variables par analyse d'images prises au microscope (taille, nombre et répartition des vaisseaux ou trachéides, épaisseur des parois), puis les mettre en relation avec le climat ayant régné au moment de sa formation. Ces données morphologiques et anatomiques peuvent indiquer un état de « confort » physiologique révélant un bilan hydrique favorable, une meilleure conductivité de la sève brute ou au contraire un état de stress.

## Approche moléculaire

De nombreuses molécules sont bien sûr impliquées dans les différents mécanismes jouant dans la tolérance des plantes à la déshydratation. On peut citer Maury *et al.* (2011) :

- l'acide abscissique impliqué dans la chute des feuilles et la fermeture des stomates ;
- les osmolytes (ou molécules d'ajustement osmotique) permettant de maintenir un équilibre osmotique au niveau cellulaire dans des conditions de déshydratation (sucres, acides aminés...) ;
- des protéines membranaires qui modifient la conductivité hydraulique des tissus, comme les aquaporines qui facilitent le transport de l'eau à travers les membranes ;
- des protéines et des molécules antioxydantes capables de protéger les structures cellulaires et de maintenir l'intégrité des fonctions physiologiques en cas de stress hydrique ;

– les gènes contrôlant la synthèse et l'activité des molécules impliquées dans la tolérance au stress hydrique, comme les composants de la cuticule.

## Approche sanitaire

L'évolution du climat peut causer des symptômes sanitaires d'origine abiotique. La mortalité redoutée des arbres s'accompagne souvent de signes précurseurs comme le déficit foliaire, qui peut prendre plusieurs formes : microphyllie, dépérissement partiel du houppier, descente de cime\*, chute précoce des feuilles ou des aiguilles.

Le changement climatique peut aussi avoir un effet précurseur ou déclencheur dans le phénomène de dépérissement. La sécheresse peut ainsi modifier la sensibilité et la résistance des arbres à des agents pathogènes secondaires (champignons, bactéries, virus) ou des attaques d'insectes.

Pour quantifier et évaluer ces symptômes, on peut utiliser avec profit les protocoles en usage, en particulier ceux centrés sur l'état des houppiers : le protocole de notation du Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (Renecofor), les protocoles spécifiques de surveillance et de notation du déficit foliaire comme le protocole européen ICP (Eichhorn *et al.*, 2020) et le protocole DEPERIS (Goudet et Nageleisen, 2019) mis en œuvre par le Dispositif national de surveillance de la santé des forêts (Département de la santé des forêts, 2017, 2018).

## Approche architecturale

La notation du dépérissement basée sur le déficit foliaire peut se doubler d'observations de l'architecture du houppier qui permettent dans certains cas de se prononcer sur son caractère réversible et de poser un diagnostic de résilience (Gauquelin, 2010 ; Sabatier *et al.*, 2014).

Outre l'état de dégradation du houppier, il s'agit de noter la présence d'indicateurs de sa reconstruction, signes du retour potentiel à l'état sain : ramification normale (présence de tous les types d'axes de référence pour l'espèce), présence de gourmands, direction préférentielle de leur croissance, descente de cime.

Une clé de détermination basée sur l'état sanitaire, le type de ramification, leur localisation et leur direction de croissance débouche sur une typologie de la résilience. Entre un arbre sain et un arbre mort sont définis quatre stades possibles : arbre en état de stress, arbre en descente de cime, arbre résilient et arbre en dépérissement irréversible (figure 32).

Cette méthode d'observation et de diagnostic, nommée Archi (Sajdak, 2019 ; Drénou et Caraglio, 2019), a débouché sur la mise au point de clés spécifiques disponibles en téléchargement pour sept espèces feuillues (chêne pédonculé, chêne sessile, chêne pubescent, chêne vert, chêne-liège, hêtre, châtaignier) et sept espèces résineuses (douglas, épicéa commun, sapin pectiné, pin sylvestre, pin laricio de Corse, pin à crochets et pin de Salzmann)<sup>12</sup>.

---

12. <https://www.cnpf.fr/n/archi/n:4135> (consulté le 15/02/2022).



**Figure 32.** Chênes dans différents états de dépérissement. De haut en bas, (a) arbre sain, (b) arbre résilient, qui, après la mortalité d'une partie du houppier, a développé de nombreux gourmands à croissance verticale et à ramification normale, signes d'un houppier en voie de reconstitution, (c) arbre à dépérissement irréversible, dont les gourmands peu ramifiés et développés sans direction préférentielle ne pourront pas remplacer les branches dépérissantes. © Jean Lemaire, CNPF (Centre national de la propriété forestière).

## L'efficacité d'utilisation de l'eau (*Water Use Efficiency*)

Cette notion rapporte la production (photosynthèse, biomasse, **production primaire nette\*** ou **brute\***) à la consommation en eau. Plus la production est importante pour une consommation en eau donnée, plus l'arbre est efficace dans son utilisation de l'eau.

### Définition

*Stricto sensu*, l'efficacité\* d'utilisation de l'eau (*Water Use Efficiency* ou WUE)<sup>13</sup> est définie comme le rapport entre la photosynthèse nette et la transpiration, que ce soit à l'échelle de la feuille, de l'arbre ou du couvert. On fait souvent le rapport entre la photosynthèse ou assimilation (A), qui traduit le flux de CO<sub>2</sub> entrant, et la transpiration foliaire (E), qui traduit le flux d'eau sortant de la feuille, ce qui donne : WUE = A/E. Comme la transpiration foliaire dépend de la demande évaporatoire de l'atmosphère (E = g<sub>s</sub> × VPD)<sup>14</sup>, on définit parfois l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE<sub>i</sub>, indépendante des conditions atmosphériques) comme le rapport entre A et la conductance stomatique g<sub>s</sub>, ce qui donne : WUE<sub>i</sub> = A/g<sub>s</sub>.

### Approche isotopique

Les isotopes\* sont des atomes d'un même élément chimique qui ne diffèrent que par le nombre de neutrons de leur noyau. Par exemple, le carbone possède deux isotopes stables : le carbone 12 noté <sup>12</sup>C, qui est le plus abondant, et le carbone 13 (<sup>13</sup>C), en proportion beaucoup plus faible dans l'atmosphère.

Le rapport isotopique<sup>15</sup> d'un élément chimique est le rapport des nombres d'atomes de deux isotopes dans un échantillon. Pour obtenir des valeurs plus faciles à manipuler, ce rapport de l'échantillon est exprimé sous la forme d'un delta (δ) en ‰ par rapport à un standard conventionnel :

$$\delta = \frac{\text{rapport isotopique échantillon} - \text{rapport isotopique standard}}{\text{rapport isotopique standard}} \times 1000$$

Les caractéristiques différentes des isotopes, en particulier leur masse, induisent des discriminations dans les processus physicochimiques et biologiques qui modifient leur proportion relative.

### La discrimination isotopique du carbone (δ<sup>13</sup>C ou delta C treize)

La discrimination isotopique du carbone par la photosynthèse est une façon indirecte d'estimer l'efficacité d'utilisation de l'eau. En effet, la photosynthèse discrimine les atomes de carbone en assimilant préférentiellement le <sup>12</sup>C, plus léger que le <sup>13</sup>C. Toutefois, lorsque la photosynthèse est limitée par l'ouverture stomatique, comme c'est le cas en période de sécheresse, le carbone est moins disponible pour

13. Voir la fiche variable écophysiological n° 4.

14. Pour rappel, g<sub>s</sub> étant la conductance\* stomatique et VPD\* la différence entre la pression de vapeur à saturation et la pression de vapeur réelle dans l'air.

15. Voir la fiche variable écophysiological n° 5.



la photosynthèse et cette discrimination isotopique diminue, de sorte que le  $\delta^{13}\text{C}$  augmente.

Il existe donc une relation entre la composition isotopique des tissus de l'arbre et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, au moment de l'assimilation du carbone qui les constitue. Cette relation a été formalisée par Farquhar *et al.* (1982) :

$$\text{WUE}_i = \frac{C_a}{1,6(b-a)} (b - \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} + \delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}})$$

où

$\text{WUE}_i$  = efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau en  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$

$C_a$  = fraction molaire de  $\text{CO}_2$  dans l'atmosphère, en ppm (partie par million)

$a$  = discrimination lors de la diffusion du  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère aux cellules chlorophylliennes en passant par les stomates (soit 4,4 ‰)

$b$  = discrimination dans la réaction de carboxylation de la photosynthèse (soit 30 ‰)

#### La discrimination isotopique de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ou delta O dix-huit)

L'oxygène est un second élément pour lequel il peut être utile de mesurer la discrimination isotopique, en  $^{18}\text{O}$ . Il faut alors distinguer les mesures effectuées dans la sève brute de celles effectuées sur les tissus comme le bois.

Dans la sève, plusieurs facteurs peuvent influencer sur la discrimination isotopique en  $^{18}\text{O}$ .  $^{18}\text{O}$  étant plus lourd que  $^{16}\text{O}$ , lors d'une évaporation, la vapeur d'eau est moins concentrée en  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  que le liquide dont elle est issue. Lorsque la demande évaporatoire de l'atmosphère augmente et que la plante se déshydrate, la concentration en  $^{18}\text{O}$  dans la sève augmente donc. Cependant, l'eau de référence, dans laquelle puisent les racines, peut avoir un rapport isotopique différent selon son origine (eau de surface, nappe souterraine, eau de pluie, neige...), les années et les saisons. La comparaison des  $\delta^{18}\text{O}$  de la sève brute et de ces différentes sources permet d'ailleurs de connaître la provenance de l'eau utilisée.

L'interprétation des mesures de  $\delta^{18}\text{O}$  dans le bois formé se complique encore du fait que les atomes d'oxygène fixés dans la cellulose peuvent provenir du dioxyde de carbone ou de l'eau (Gessler *et al.*, 2014). C'est pourquoi le  $\delta^{18}\text{O}$  mesuré dans la matière organique est rarement interprété seul, mais plutôt en association avec des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées parallèlement (Scheidegger *et al.*, 2000). Par exemple, une augmentation de  $\delta^{18}\text{O}$  mesurée dans le bois peut être due à une diminution de la conductance stomatique (à capacité photosynthétique  $A_{\text{max}}$  constante<sup>16</sup>) ou à une diminution de  $A_{\text{max}}$  à conductance stomatique constante. La variation du  $\delta^{13}\text{C}$  permet de trancher entre ces deux hypothèses. S'il augmente, c'est signe que la conductance stomatique diminue. S'il diminue, c'est un signe de la diminution de la capacité photosynthétique  $A_{\text{max}}$ .

16.  $A_{\text{max}}$  représente la photosynthèse foliaire en conditions non limitantes de  $\text{CO}_2$ , lumière et VPD ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

## ► Récapitulatif

En guise de conclusion de cette première partie sur le fonctionnement hydrique des arbres forestiers, rappelons l'effet de la sécheresse sur les indicateurs de fonctionnement, de vulnérabilité ou d'adaptation des arbres ainsi que les différentes stratégies possibles mises en place pour résister à la sécheresse<sup>17</sup>.

### Sens de variation des indicateurs en cas de sécheresse

Le tableau 2 récapitule le sens de variation des principaux indicateurs de sensibilité et de vulnérabilité à la sécheresse. Chaque facteur cité ici est pris isolément, les autres étant supposés stables.

**Tableau 2.** Sens de variation des principaux indicateurs en cas de sécheresse, toutes choses égales par ailleurs.

Caractère*	Variation en cas de sécheresse
Potentiel hydrique minimum	Diminue
Potentiel hydrique de base	Diminue
Conductance stomatique	Diminue
Conductance spécifique	Diminue
Allocation carbone aux racines	Augmente
$\delta^{13}\text{C}$	Augmente
$\delta^{18}\text{O}$	Augmente dans l'eau de la feuille
P50	Stable
Taille des vaisseaux	Diminue
Développement du houppier	Diminue
Valeur de Huber (surface aubier/feuilles)	Diminue
Flux hydrique	Diminue
Transpiration	Diminue

### Stratégies de résistance à la sécheresse

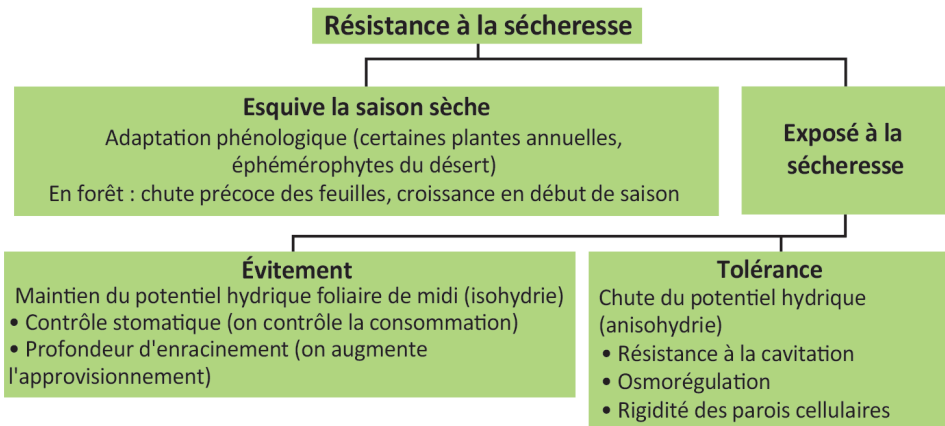
Il existe une dynamique de réponse physiologique à la sécheresse conduisant au dessèchement des organes, qui est globalement commune entre les plantes (figure 18). Selon ce schéma, les réponses physiologiques sont liées à la diminution du potentiel hydrique dans le sol et dans la plante, sous l'effet de la baisse de la teneur en eau du sol. Elles incluent la diminution de la croissance puis de la turgescence cellulaire, ce qui conduit à la baisse des échanges gazeux entre les feuilles et l'atmosphère. Les pertes en eau cuticulaires sont responsables d'une diminution continue du potentiel hydrique pouvant entraîner la cavitation, l'altération du transport de la sève et donc le dessèchement des organes et des méristèmes.

17. On peut rappeler ici qu'en dehors du contexte forestier qui prévaut dans ce document, certaines plantes ont une phénologie qui leur permet d'éviter la saison sèche : certaines plantes annuelles bouclent leur cycle de reproduction avant l'apparition des premières sécheresses ou à l'occasion de rares pluies (éphémérophytes des déserts). En forêt, la chute précoce des feuilles caduques constatée lors de sécheresses inhabituelles permet aux arbres d'éviter l'exposition aux sécheresses tardives. Un débournement et un arrêt de croissance plus précoces permettent de profiter de la période moins sujette à la sécheresse.

À partir de ce schéma commun, différentes stratégies sont déployées selon les espèces pour limiter le développement de la cavitation et *in fine* le dessèchement des organes. Les arbres peuvent jouer sur les deux termes du bilan hydrique, en minimisant les pertes et en maximisant les prélèvements d'eau pour le rendre le plus favorable possible.

Ces stratégies peuvent viser l'**évitement** du stress, en contrôlant les pertes en eau et donc la diminution du potentiel hydrique ou en développant des systèmes racinaires profonds permettant de s'alimenter en l'eau lors de la sécheresse. Le contrôle de la transpiration est possible grâce à une fermeture stomatique précoce et une faible conductance minimale (très caractéristique des pins), voire une perte de feuilles pour limiter davantage les pertes en eau. Ces stratégies peuvent aussi cibler la **tolérance** du stress, en développant un système vasculaire très résistant à la cavitation (comme le chêne vert, le cyprès) ou en augmentant la tolérance du symplasma au potentiel hydrique faible (c.-à-d. très négatif) par des parois plus rigides et l'accumulation d'osmolytes. Ainsi les espèces plus tolérantes font état de valeurs de P50 (potentiel entraînant 50 % de taux de cavitation) plus faibles (c.-à-d. plus négatifs), de potentiels osmotiques foliaires plus faibles (c.-à-d. plus négatifs) et de parois cellulaires moins déformables.

Les qualificatifs pour distinguer les stratégies abondent dans la littérature scientifique et diffèrent selon les auteurs. Les approches physiologiques opposent les termes isohydrique et anisohydrique pour différencier les espèces. Ces termes peuvent qualifier différents aspects du fonctionnement. Ce peut être, par exemple, la réponse de la fermeture stomatique au potentiel hydrique (c.-à-d. le niveau de stress) : une espèce qui ferme ses stomates rapidement avec le potentiel hydrique est qualifiée de plus isohydrique qu'une espèce fermant ses stomates plus progressivement (cf. Effet sur les échanges gazeux feuille-atmosphère, p. 26). La relation entre le potentiel hydrique de base (mesuré à l'aube) et le potentiel hydrique de midi est également un indicateur. Une espèce ne montrant pas de corrélation marquée entre ces deux variables est qualifiée d'isohydrique, alors qu'une espèce présentant une relation marquée est qualifiée d'anisohydrique (cf. Évolution saisonnière du potentiel hydrique p. 35 et figure 23). La figure 33 résume ces différentes stratégies possibles.



**Figure 33.** Stratégies de résistance des végétaux face à la sécheresse. Source : Zapater *et al.* (2013), d'après Delzon (2015).

## **Bilan hydrique et modèles : des outils au service des chercheurs et des praticiens**

Pour comprendre, tester des hypothèses, anticiper, prévoir le fonctionnement des arbres face au changement climatique, il est nécessaire de formaliser les connaissances disponibles sous forme d'outils opérationnels synthétiques, comme le bilan hydrique ou les modèles.

### **►► Caractériser le niveau de sécheresse subie par les arbres : le bilan hydrique**

Le fonctionnement hydrique des arbres, que nous avons vu dans le chapitre 1, est très dépendant du niveau de sécheresse du milieu dans lequel ils se trouvent. Pour préciser les relations entre sécheresse et les indicateurs fonctionnels précédemment décrits, il est essentiel de caractériser l'intensité des contraintes hydriques subies. Deux niveaux interviennent : le sol, où se localise la ressource en eau, et les conditions climatiques, dont dépend fortement la consommation en eau.

**La ressource en eau disponible** peut être appréhendée au travers du **bilan hydrique**\*<sup>18</sup>. Calculé à l'instant  $t$ , il est le résultat du stock d'eau disponible dans le sol<sup>19</sup> calculé à l'instant précédent  $t-1$  et des variations constatées entre  $t-1$  et  $t$  : flux entrant et flux sortant.

Les entrées d'eau se résument :

- aux précipitations incidentes, qui arrivent directement au sol ou de manière différée, après égouttement du feuillage ou écoulement le long des troncs ;
- aux éventuels apports latéraux par écoulement.

Les sorties correspondent à la fraction de l'eau évaporée après avoir été interceptée par le feuillage ou évaporée depuis le sol. Une partie de l'eau est aussi transpirée

---

18. Pour plus de détails, on se référera à l'ouvrage dédié au bilan hydrique de Bertin *et al.* (2016).

19. Ce stock dépend de la profondeur du sol, de sa charge en éléments grossiers, de sa texture\*. Parfois les arbres peuvent aussi puiser l'eau directement dans les nappes phréatiques.

par le feuillage. Ces termes d'évaporation et de transpiration\* sont regroupés sous le terme **évapotranspiration\***. Une autre partie s'évacue par drainage ou écoulement latéral.

Si les espèces entrent le plus souvent en compétition pour l'eau, elles peuvent aussi s'en affranchir en partie en s'approvisionnant à partir de ressources différentes, décalées dans le temps ou dans l'espace. Ainsi, dans certains cas, elles puisent l'eau à des moments distincts dans la saison du fait d'une phénologie décalée, ou à des profondeurs différentes. C'est le cas, par exemple, lorsqu'il y a un enracinement plus superficiel des espèces herbacées comparées aux arbres dont les racines sont plus profondes. Au sein des espèces arborées, il existe aussi des différences. Par exemple, les pins sont connus pour avoir en général un enracinement plus traçant que celui des chênes, bien que cela dépende aussi du type de sol présent.

**Le climat** influence aussi directement la ressource en eau, sa consommation et le niveau de sécheresse subie. Il joue sur les termes du bilan hydrique par l'intermédiaire des précipitations (flux entrant), mais aussi de la température, de l'ensoleillement quantifié par le rayonnement global, de la vitesse du vent et de l'humidité de l'air (VPD) qui influencent l'évapotranspiration (flux sortant). **L'évapotranspiration potentielle\***<sup>20</sup> correspond à l'évapotranspiration d'une pelouse référence<sup>21</sup> bien alimentée en eau. **L'évapotranspiration réelle\*** est l'évapotranspiration d'un couvert végétal particulier dans les conditions réelles d'alimentation en eau. La consommation en eau dépend donc également de la composition du peuplement et du développement de la végétation. Le forestier sylviculteur, par le choix des espèces ou en régulant la compétition, peut agir sur le bilan hydrique.

Les arbres forestiers, du fait de leur longue durée de vie, sont confrontés à l'évolution rapide de l'environnement, essentiellement climatique. L'augmentation constatée du taux de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère a des répercussions importantes sur eux. Si on a pu noter une augmentation de la productivité d'un certain nombre d'espèces, elle s'est accompagnée d'une augmentation des besoins en eau. Sous l'intensification de l'effet de serre, les modèles d'évolution du climat prévoient une augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses, essentiellement du fait de l'augmentation de la température et de précipitations plus irrégulièrement réparties.

L'évolution du climat dépendant directement des émissions anthropiques des gaz à effet de serre, dont le CO<sub>2</sub>, le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (Giec) a défini quatre scénarios de référence d'évolution du climat liée à l'évolution de ces émissions, baptisés RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 et RCP 8.5 (RCP ou *Representative Concentration Pathway*, le nombre suivant indiquant le changement du bilan radiatif en W/m<sup>2</sup> dans la troposphère, suite à l'évolution d'un facteur d'évolution du climat comme la concentration des gaz à effet de serre)<sup>22</sup>.

---

20. L'évapotranspiration potentielle est souvent calculée par la formule de Penman-Monteith, reconnue pour donner les meilleurs résultats.

21. Cette définition permet de caractériser la demande climatique indépendamment du couvert végétal existant. Dans certains cas ou selon les modèles, l'évapotranspiration potentielle peut aussi caractériser l'évapotranspiration de la couverture végétale existante en condition d'alimentation en eau non limitante.

22. D'autres scénarios dits SSP (*Shared Socioeconomic Pathways*), cohérents avec les RCP, incluent des hypothèses socioéconomiques, comme l'éducation, la démographie ou la coopération entre les pays.

## ► Des modèles intégrateurs des connaissances sur le fonctionnement des arbres

Face aux défis posés par le changement climatique à la gestion forestière, l'observation et la récolte ponctuelle de mesures des effets de la sécheresse ne sont pas toujours suffisantes. D'abord, parce qu'il est généralement nécessaire de tenir compte d'autres facteurs, en effet principal et en interaction, comme les températures extrêmes, l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique, des polluants et dépôts azotés... Ensuite, parce qu'il est important d'évaluer leurs effets intégrés sur l'ensemble des cycles et des fonctions vitales des arbres et des autres composantes de l'écosystème. Enfin, parce que les données récoltées sont contingentes aux conditions dans lesquelles elles ont été acquises et qu'il est nécessaire d'anticiper les effets de conditions à venir non encore observées.

### Pourquoi avoir recours aux modèles ?

Les modèles\* sont un ensemble de relations logiques ou mathématiques formalisant les connaissances. Ils sont censés représenter la réalité, en la simplifiant au service d'un objectif. Un modèle est à la réalité ce que la carte est au terrain, par exemple.

Il existe différents modèles destinés à prévoir les conséquences probables des changements environnementaux sur le devenir des cultures et des forêts. En intégrant les facteurs climatiques, ces modèles peuvent simuler l'effet des évolutions prévues par les modèles climatiques, par exemple de ceux utilisés par les différents scénarios du Giec.

Parmi eux, les modèles de niche qui prévoient le déplacement de l'aire de distribution des espèces, à partir de corrélations statistiques entre les aires de distribution constatées et les facteurs du milieu qui y règnent, sont insuffisants. Il faut disposer d'outils intégrateurs de connaissances physiologiques, formalisant l'effet des facteurs environnementaux sur le fonctionnement des arbres.

Les **modèles de fonctionnement** des forêts, encore appelés **modèles basés sur les processus\*** ou **modèles mécanistes**, sont des outils développés par les chercheurs depuis plusieurs décennies pour explorer de façon théorique le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Les efforts de validation récents de ces modèles ainsi que l'accessibilité grandissante de ces outils<sup>23</sup> et des données nécessaires à leur utilisation (climat, mais aussi caractéristiques du sol, des peuplements et des espèces) en font un outil pertinent pour étudier les questions liées à l'adaptation des forêts au changement climatique. Ce sont des **outils de recherche et d'investigation**. En permettant la réalisation de nombreuses simulations, ils ouvrent la possibilité de tester un grand nombre d'hypothèses dont les résultats servent à orienter les programmes de recherche, dans le but notamment de les valider.

En matière forestière, le fonctionnement des écosystèmes est complexe. Il fait intervenir des niveaux allant de la molécule (CO<sub>2</sub>) au niveau planétaire (flux globaux), ainsi que de nombreux processus, qui dépendent de nombreux facteurs, parfois en interaction. Les modèles, en intégrant les connaissances disponibles, favorisent la

---

23. Grâce aux plateformes de modélisation telles que Capsis (Dreyfus et Bonnet, 1995 ; Dufour-Kowalski *et al.*, 2012).

compréhension globale de ce fonctionnement. Ils représentent aussi parfois des **outils d'aide à la décision** à un niveau variable, pour le gestionnaire forestier opérant au niveau de la parcelle ou pour les personnes chargées de définir et de mettre en place les stratégies et politiques publiques au niveau régional, national ou international. Certains modèles disposent de modules de gestion prévus pour répondre à des questions du type « que se passera-t-il si... ? » ou des modules d'optimisation, parfois multicritères, pour répondre à des questions du type « comment faire pour... ? ».

## Quelques éléments pour comprendre les modèles de fonctionnement

Il existe de nombreux modèles de fonctionnement du fait des nombreuses questions posées. Leur point commun est de s'appuyer sur une représentation de certains mécanismes biologiques, biophysiques ou écologiques élémentaires, pour modéliser des composantes importantes du fonctionnement de l'arbre et des peuplements forestiers, telles que les bilans hydrique, d'énergie et de carbone (directement lié à la productivité), la répartition de la biomasse entre les différents compartiments, la survie des arbres ou encore leur reproduction (figure 34). Ils sont formés d'une suite d'équations simulant les processus biophysiques qui conditionnent ces fonctions. Ce sont typiquement :

- des processus physiologiques comme la **conductance stomatique** et son couplage avec la transpiration et la photosynthèse, la respiration des différents organes, **l'allocation du carbone** et de la biomasse, la nutrition minérale, le potentiel hydrique, la cavitation et le dessèchement des organes ;
- des processus écologiques comme la compétition pour la lumière, pour l'eau ;
- des processus de nature météorologique, biophysique ou pédologique comme les transferts d'eau dans le sol, l'évaporation de l'eau depuis le sol ou la canopée...

Ils se distinguent des modèles de croissance purement statistiques qui n'intègrent pas explicitement de processus comme la photosynthèse, le transfert hydrique ou la nutrition azotée. Pour autant, la frontière entre les deux types de modèles n'est pas toujours très nette (Bouchon, 1995). Les modèles statistiques comprennent souvent une ou des relations dont la formulation est plus ou moins fonctionnelle : par exemple une relation de croissance en diamètre de type potentiel  $\times$  réducteur, où le potentiel tient compte de la fertilité du milieu et le réducteur de la compétition liée à la densité du peuplement. Par ailleurs, les modèles dits fonctionnels utilisent aussi souvent des relations allométriques purement statistiques, notamment pour répartir entre arbres la surface foliaire ou la biomasse.

Les modèles qui nous intéressent utilisent en entrée les données climatiques qui leur permettent de tenir compte explicitement du climat (à des pas de temps allant de la seconde au mois) ainsi que des paramètres\*, souvent mesurables, caractérisant la structure et la biologie propres à une strate de végétation, un peuplement, une espèce, une provenance. Théoriquement, leur caractère mécaniste est un atout pour étudier leur comportement dans des conditions climatiques ou pédologiques différentes de celles pour lesquelles ils ont été initialement calibrés, ce qui est un argument fort à leur utilisation pour l'adaptation au changement climatique. Ils sont un outil potentiel pour estimer par exemple les changements de productivité liés à l'augmentation des sécheresses ou de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique. Ils ne sont pas pour

autant automatiquement extrapolables et leur validité dépend bien évidemment des hypothèses sous-jacentes (c.-à-d. la formulation mathématique des phénomènes qu'ils décrivent). En outre, leurs performances dépendent de l'état des connaissances. Certains processus sont mieux documentés que d'autres. Les processus qui concernent la partie aérienne (interception de la lumière, photosynthèse, transpiration) sont souvent mieux connus que ceux qui touchent au compartiment racinaire (profondeur de prospection, développement des racines fines pour l'absorption de l'eau). Dans certains milieux, on ignore souvent la profondeur de la prospection racinaire, ce qui nuit à la précision de l'estimation des contraintes hydriques et donc des résultats.

Enfin, certains processus ne sont pas représentés de façon mécaniste. Par exemple, l'allocation du carbone ou de la biomasse aux différents compartiments de l'arbre se fait sous forme de relations allométriques plus ou moins empiriques dont le domaine de validité est souvent restreint.

La figure 34 illustre, de façon schématique, un modèle de fonctionnement et ses principales composantes (compartiments, processus\*, entrées, sorties, variables\*, paramètres\*).

## Caractéristiques et critères de choix des modèles de fonctionnement

Il existe une grande diversité de ces modèles qui s'explique par la variété des questions scientifiques pour lesquelles ils ont été créés. Ils se distinguent par :

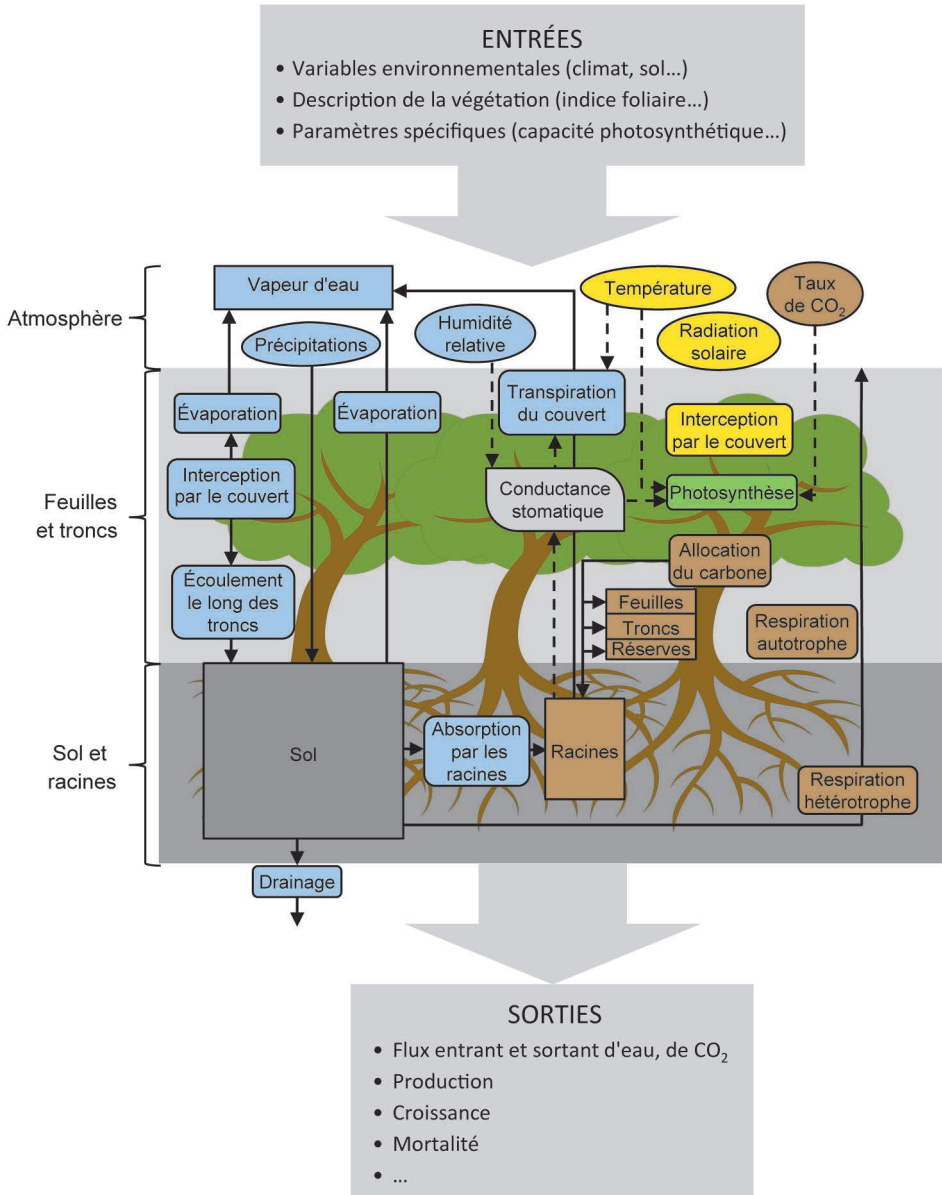
– **le type de processus représenté** (tableau 3). Certains modèles traitent uniquement du transfert d'eau et d'énergie entre le sol, la plante et la basse atmosphère. Ces modèles sol-végétation-atmosphère (SVAT) constituent la base de nombreux modèles de fonctionnement d'écosystèmes forestiers. Les modèles de bilan hydrique des peuplements comme Biljou peuvent être considérés comme des SVAT. La modélisation des bilans d'eau et d'énergie est parfois couplée à des modèles de bilan de carbone et d'allocation de la biomasse, ce qui permet de simuler la séquestration du carbone et la croissance (CASTANEA, MuSICA, NOTG...). Certains, comme le modèle SurEau, simulent aussi le fonctionnement hydraulique qui intègre le bilan hydrique, le transport de la sève et la dynamique de l'eau dans les différents organes de la plante, ce qui permet de représenter les effets des sécheresses extrêmes sur le fonctionnement de la plante et les risques de dépérissement associés. D'autres modèles, en cours d'évolution, se concentrent dans leur version actuelle sur des processus particuliers, comme la transmission de la lumière (SAMSARA2), la phénologie (PHENOFIT4)...

– **l'entité de fonctionnement** (figure 35). Elle est très variable et concerne, de la plus fine à la plus large, l'organe (SurEau), l'arbre avec (SAMSARA2, NOTG) ou sans (ForCEEPS, GO+) structure spatiale, le peuplement pur (CASTANEA, CONTINUUM, GO+, Maiden) ou mélangé (Sierra, ForCEEPS), la végétation agrégée par strate (MuSICA, RReShar) ou par grand type de culture (ORCHIDÉE, ISBA).

Les modèles diffèrent aussi selon :

– **la manière dont les processus sont représentés**. Par exemple, la conductance stomatique, la photosynthèse ou encore les transferts d'eau dans le sol peuvent être représentés de façon plus ou moins détaillée ;





**Figure 34.** Représentation schématique d'un exemple de modèle de fonctionnement. Les ellipses correspondent à des variables, les rectangles à des compartiments ou stocks, les rectangles à coins arrondis à des processus. Le cycle de l'eau est représenté sur fond bleu, celui du carbone sur fond marron. Le jaune représente la température et la lumière. Les lignes représentent les flux (trait plein) ou l'influence d'une variable sur un processus (pointillés). La conductance stomatique est calculée par le modèle.

– **le pas de temps de fonctionnement (horaire, journalier, annuel...)**. Ces critères influent sur le degré de précision des modèles et déterminent les échelles de temps et d'espace à laquelle ceux-ci sont opérants (peuplement, massif, région, aire de répartition, biosphère continentale, planète) ;

– **les composantes de l'écosystème et du cycle de vie prises en compte**. Si certains modèles se focalisent uniquement sur la phase de croissance des arbres adultes, d'autres intègrent la reproduction et la régénération naturelle, le sous-bois...

Par exemple, Biljou et CASTANEA ont une représentation simplifiée, mono-dimensionnelle et agrégative de la distribution des feuilles, troncs et racines. Certains modèles un peu plus détaillés comme MuSICA distinguent les différentes strates (herbacée, arbustive et arborescente), les espèces d'arbres ou les classes d'âge des arbres d'une même espèce. Les modèles peuvent être **spatialisés** ou non. La répartition dans l'espace des arbres d'un même peuplement est alors utilisée par le modèle pour fournir des résultats qui en dépendent (c.-à-d. il existe une interaction entre arbres ou entre cellules voisines) : NOTG et SAMSARA2 sont des modèles individu-centrés qui permettent de calculer, pour chaque individu d'un peuplement, les relations de compétition avec ses voisins (la quantité d'eau absorbée pour NOTG, de lumière interceptée pour NOTG et SAMSARA2). Enfin, les modèles peuvent différer selon qu'ils sont complètement **déterministes** ou qu'ils comptent une part **aléatoire** (deux simulations ne donneront pas strictement les mêmes résultats pour tenir compte de la variabilité observée).

#### **Bilan radiatif et bilan d'énergie**

La plupart des modèles basés sur les processus calculent la répartition du rayonnement solaire tel que décrit dans Transfert radiatif et bilan d'énergie (p. 78-79), établissant ainsi le bilan radiatif.

La conversion du rayonnement solaire absorbé en rayonnement thermique, le flux d'eau des plantes et du sol vers l'atmosphère, et le changement de température de surface des feuilles ou du sol constituent le bilan d'énergie qui dépend beaucoup de l'eau disponible. Son évaluation néglige souvent les processus qui consomment peu d'énergie comme la photosynthèse ou la respiration. Le rayonnement net accumulé au sein de la végétation est égal au rayonnement solaire global diminué du rayonnement atmosphérique (dépendant de la température de l'air) et du rayonnement émis par la végétation (dépendant de sa température). Ce rayonnement net est aussi égal à l'énergie dissipée sous trois formes : un flux de chaleur vers l'atmosphère, un flux de chaleur dans le sol, et l'évapotranspiration\*.

Les modèles représentent les processus du bilan de façon plus ou moins détaillée. Les plus complexes décrivent explicitement le bilan d'énergie. Dans d'autres, ce bilan est simplifié par la formule de Penman-Monteith, qui fait référence pour les calculs d'évapotranspiration (flux d'eau) mais pas pour les effets thermiques (cf. Bertin *et al.*, 2016) — il existe en outre aussi des formulations beaucoup plus simples. Le choix de l'une ou l'autre dépend de l'objectif du modèle, de l'échelle d'application, des moyens de calcul et des données existantes sur la structure de la canopée. Plus un modèle est détaillé, plus il nécessite des temps de calcul et des jeux de données importants.

## Utilisation des modèles de fonctionnement

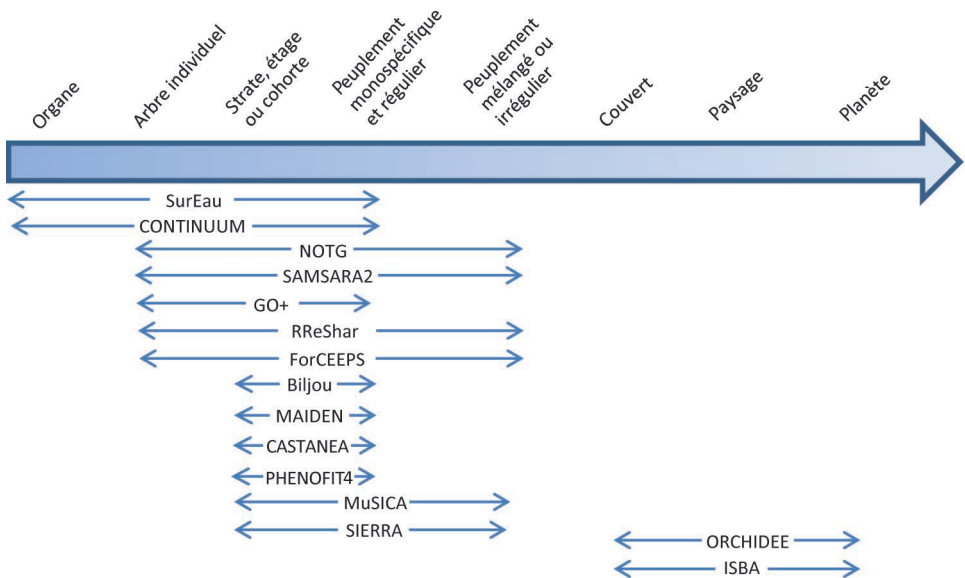
Selon la question posée, certains modèles seront plus adaptés que d'autres. Le choix s'appuiera sur plusieurs critères (niveau de fonctionnement, variables et échelles de temps et d'espace des sorties attendues, degré de précision...). Par exemple, un modèle représentant la végétation sous forme d'une couche indifférenciée entre individus peut être suffisant pour répondre aux modifications d'aire de répartition d'une espèce dans le cadre du changement climatique, s'il est prévu pour en tenir compte. Par contre, pour évaluer l'effet de la sylviculture (éclaircie au profit des arbres d'avenir, élagage...) sur l'adaptation d'un peuplement au climat futur *via* l'amélioration du bilan hydrique, on se tournera plutôt vers un modèle dans lequel on peut faire varier certains descripteurs du peuplement dépendant de la sylviculture : modèle individu-centré, éventuellement spatialisé et en trois dimensions. Le modèle SurEau, s'il permet de rendre compte de la mortalité liée à la cavitation, ne prédit pas la mortalité par déficit de photosynthèse (pas de bilan carboné). Pour modéliser la modification des flux à l'échelle de la planète, on se tournera vers des modèles prévus pour cela et dont les sorties ont un sens à cette échelle (ISBA, ORCHIDÉE). Certains modèles ne prennent en compte la gestion qu'au travers de la modification par l'utilisateur des variables d'entrée descriptives du peuplement, quand d'autres possèdent un module dédié à la gestion permettant de simuler des éclaircies. Enfin, il arrive que certains modèles intègrent des processus ou composants particuliers de l'écosystème forestier : incendie (SIERRA), développement de microhabitats dans les arbres (SAMSARA2), abroutissement\* (ForCEEPS)...

Les fiches situées en fin d'ouvrage récapitulent les caractéristiques de chacun des quinze modèles présentés, classés par ordre alphabétique. Le tableau 3 récapitule par modèle les grandes fonctions représentées et la figure 35 compare leur niveau de fonctionnement.

Enfin, il ne faut pas perdre de vue que les modèles sont par définition une représentation simplifiée de la réalité, limités par les connaissances dont on dispose au moment de leur construction. Parmi les processus fonctionnels, le fonctionnement hydrique peut s'appuyer sur un corpus de connaissances suffisamment cohérent pour être formalisé sous forme de modèle opérationnel. Pour autant, le fonctionnement des plantes est une discipline vaste et complexe. Il reste beaucoup à apprendre, notamment sur le compartiment racinaire plus difficilement accessible *in situ*, l'allocation du carbone et la répartition de la biomasse, la gestion des réserves... L'interaction entre les différents processus et les liens avec les autres composantes de l'écosystème (par exemple avec la microbiologie du sol) fait aussi partie des domaines de l'écologie dans lesquels il reste beaucoup à découvrir pour progresser dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et améliorer la prédictivité des modèles.

**Tableau 3.** Tableau comparatif des grandes fonctionnalités représentées par les modèles. « X » indique que la fonction est présente dans le modèle, « V » que des essais probants de validation, limités aux cas testés, ont été effectués.

Modèle	Bilan hydrique/ bilan d'énergie)	Bilan de carbone/ croissance	Hydraulique (potentiel/ turgescence/cavitation)	Azote
Biljou	X			
CASTANEA	X (V)	X (V)	X	X
Continuum	X (V)	X (V)	X (V)	
ForCEEPS	X (V)	X (V)		X
GO+	X (V)	X (V)	X (sans cavitation)	Prévu
ISBA	X (V)	X		
MAIDEN-iso	X (V)	X (V)	Prévu	
MuSICA	X (V)	X (V)	X (V)	Prévu
		Allocation prévue		
NOTG	X (V)	X (V)		X
ORCHIDÉE	X	X (V)		X
PHENOFIT4	X (V)	Prévu		
RReShar	X (V)	Croissance		
SAMSARA2		Croissance		
SIERRA	X (V)	X (V)		
SurEau	X (V)		X (V)	



**Figure 35.** Niveaux de fonctionnement et de sortie usuelle des modèles. Pour chaque modèle indiqué, l'extrémité gauche du segment indique le niveau de fonctionnement, c'est-à-dire l'entité dont l'évolution est modélisée. Le reste de chaque segment couvre

les différents niveaux de sortie, auxquels le modèle fournit le plus souvent ses résultats. Les sorties représentées du modèle sont à des niveaux équivalents ou plus intégrés que le niveau de fonctionnement. Le niveau « peuplement » est équivalent au niveau « arbre moyen ». Une cohorte est une partie de peuplement de même espèce et de même âge. Les modèles sont ordonnés du haut en bas par niveau de fonctionnement, du plus fin au plus agrégé. Il arrive que certains modèles fournissent en sortie des résultats à des niveaux plus fins que leur niveau de fonctionnement, à l'aide de relations allométriques ou statistiques, comme la répartition de la biomasse produite entre arbres du peuplement ou entre organes de l'arbre. Ces cas ne sont pas représentés sur la figure mais sont mentionnés dans les fiches modèles.

## » Conclusion

Alors que les projections climatiques pour la fin du  $xxi^e$  siècle prévoient une aridification dans la majeure partie de l'Europe, la sécheresse sera un risque crucial pour les écosystèmes forestiers, car les arbres sont particulièrement vulnérables au stress hydrique, de par leur haute stature, leur longue durée de vie et l'absence d'irrigation artificielle. Leurs réponses écophysologiques, décrites dans ce document, permettent de mettre en évidence une généricité des mécanismes par lesquels la sécheresse affecte le fonctionnement forestier à différentes échelles de temps. À court terme, la sécheresse affecte les écosystèmes forestiers en réduisant la transpiration des arbres et par conséquent la production primaire brute et la respiration de l'écosystème. À moyen terme, la sécheresse impose une limitation de la physiologie foliaire, une contrainte hydraulique sur le transport de la sève et peut entraîner différents ajustements physiologiques et morphologiques. Une sécheresse sévère peut également provoquer la mortalité des arbres si le stress hydrique dépasse leur capacité de tolérance. À long terme, les effets du climat sur le fonctionnement de l'écosystème forestier passent donc aussi, et même surtout, par un contrôle de la composition de la communauté végétale.

Un grand défi actuel de l'écophysologie forestière consiste donc à réconcilier l'apparente généricité des processus biophysiques qui régissent le fonctionnement des arbres et de l'écosystème forestier (ceux qui sont intégrés dans les modèles basés sur les processus) avec la grande diversité biologique d'espèces et de stratégies écologiques parmi les espèces qui composent ces écosystèmes. Les mesures écophysologiques doivent nous permettre non seulement de quantifier et de décrire les effets de la sécheresse sur les arbres, mais aussi d'expliquer pourquoi certaines espèces sont plus sensibles que d'autres et de prévoir lesquelles seront les mieux adaptées aux conditions climatiques futures.

Si de nombreux progrès ont été accomplis au cours de la dernière décennie de recherche sur les mécanismes conduisant à la mortalité des arbres en cas de sécheresse et sur la quantification de la vulnérabilité hydraulique pour un grand nombre d'essences, l'anticipation du risque climatique pour les forêts ne se limite pas à la mortalité par défaillance hydraulique. Indépendamment de son effet sur la ressource en eau, l'élévation de température peut affecter d'autres processus essentiels, comme la photosynthèse, pouvant aller jusqu'à dépasser les seuils létaux. Par

ailleurs, les risques de mortalité doivent intégrer aussi les feux de forêt et les attaques biotiques par les insectes ou les pathogènes, pour lesquels la vulnérabilité varie aussi selon les essences et est contrôlée par de nombreuses variables écophysiologiques. En outre, il faut considérer les risques associés à la répétition des sécheresses et pas seulement à l'intensité des sécheresses extrêmes. De plus en plus d'études mettent en évidence des effets mémoire de la sécheresse sur le fonctionnement des arbres et des forêts. Ces effets mémoires sont typiquement à l'œuvre dans les phénomènes de dépérissement. Si la résilience des arbres n'est pas suffisante pour leur permettre de retrouver un nouvel équilibre architectural et fonctionnel après une sécheresse, alors un déclin durable de l'état sanitaire et des performances des arbres s'installe, ce qui peut diminuer encore leur résistance à des événements de sécheresse ultérieurs. À l'inverse, les effets mémoire de la sécheresse peuvent entraîner une acclimatation des arbres, leur permettant d'y devenir progressivement plus résistants. Ce type d'acclimatation peut être le résultat d'ajustements anatomiques ou architecturaux, comme une réduction relative de la surface de feuilles par rapport à la surface d'aubier ou le développement préférentiel du système racinaire, ou d'ajustements moléculaires passant par l'expression différentielle de certains gènes ou l'accumulation de certaines protéines dans les cellules. Ces différents effets mémoire sont susceptibles de modifier durablement le fonctionnement de l'écosystème et la vulnérabilité des arbres après une sécheresse, et les mesures écophysiologiques sont pour le moment le seul moyen de les prendre en compte, car ces réponses sont encore très rarement formalisées dans les modèles.

Un autre aspect particulièrement crucial à considérer pour anticiper l'effet du changement climatique sur les forêts est celui de la reproduction et de la régénération. Or, la façon dont évolueront la fertilité des arbres et, en conséquence, le renouvellement des peuplements forestiers dans le contexte du changement climatique est encore très mal comprise. Il est donc essentiel d'acquérir une meilleure compréhension des mécanismes écophysiologiques de la reproduction des arbres : floraison mâle et femelle, acquisition des ressources puis allocation de ces ressources dans les fruits, germination des graines, puis recrutement de la nouvelle génération d'individus. L'ensemble de ces étapes peut potentiellement être affecté par les changements climatiques, mais les effets sont encore difficiles à prévoir. En effet, il existe des différences fortes de mode de reproduction entre les essences forestières qui rendent difficiles les généralisations. Les réponses écophysiologiques des jeunes plantules peuvent être très différentes de celles des adultes et plus fortement déterminées par les interactions biotiques.

Dans ce contexte de connaissances mais aussi d'incertitudes, les mesures écophysiologiques et les modèles qui se basent sur notre compréhension des processus doivent nous permettre de proposer des solutions de gestion adaptées pour faire face aux changements climatiques en cours. L'écophysiologie peut aider à définir une sylviculture basée sur :

- la diminution de la compétition pour l'eau et donc sur une réduction de la densité ;
- le mélange d'essences et la biodiversité de façon à favoriser la complémentarité entre les individus et la résilience en cas de stress sévère ou d'attaques biotiques ;
- l'intégration des connaissances sur l'adaptation génétique.

## Chapitre 3

# Fiches variables écophysiologicals

### 1. Le potentiel hydrique

**Définition et bases théoriques** L'eau d'un compartiment (sol, tige, feuille...) est soumise à différentes forces telles que la gravité, l'attraction exercée par les molécules en solution, et celle des surfaces solides (forces matricielles\* avec les minéraux du sol, parois dans le végétal), ou encore une pression hydrostatique s'exerçant sur l'eau.

Le potentiel hydrique (noté  $\Psi$ ) est une grandeur qui somme l'ensemble de ces forces agissant sur l'eau contenue dans un milieu hétérogène.  $\Psi$  représente l'énergie nécessaire à fournir au système (ou qui est fournie par le système) pour l'en extraire et l'amener à l'état d'eau libre et pure dans les conditions de température et de pression standard. En considérant l'eau liquide quasiment incompressible, cette énergie peut s'exprimer en termes de pression (c.-à-d. une force exercée par unité de surface de matériau, en MPa). Dans les sols et les organes des plantes, cette pression représentant  $\Psi$  est généralement négative (c.-à-d. inférieure à la pression atmosphérique), car l'eau est retenue dans le système par les forces matricielles et osmotiques et il faut dépenser de l'énergie (c.-à-d. exercer une pression sur le système) pour l'extraire.

**À l'intérieur d'une cellule**, le potentiel hydrique se compose du potentiel de turgescence  $P$ , qui représente la pression hydrostatique positive exercée par les parois cellulaires sur le contenu de la vacuole\*, et du potentiel osmotique<sup>24</sup>  $\pi$ , qui représente l'attraction causée par la concentration en soluté dans la cellule ( $\pi$  est négatif, nul dans le cas de l'eau pure)<sup>25</sup>.

La différence de potentiel hydrique entre deux points du système sol-plante-atmosphère constitue la force permettant la circulation de la sève brute.

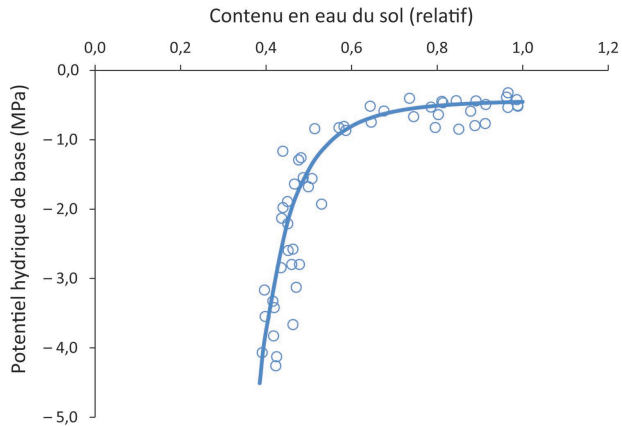
**Dans le contexte des mesures de terrain**, on distingue :

- *le potentiel hydrique de base* ( $\Psi_b$ ), qui est la valeur du potentiel hydrique de la plante quand l'arbre ne transpire pas (nuit) et donc que l'eau de la plante est en état d'équilibre avec l'eau du sol. Cette valeur dépend de l'état hydrique du sol (potentiel hydrique de l'eau du sol colonisé par les racines) (figure 36) ;

24. Potentiel créé par deux concentrations différentes d'un composé présent dans deux compartiments séparés par une membrane imperméable à ce composé. Sous l'influence de cette différence de concentration, l'eau a tendance à passer à travers la membrane pour rééquilibrer les concentrations.

25. Il comprend aussi le potentiel matriciel négatif lié aux interactions moléculaires au niveau des parois cellulaires (forces d'imbibition et de capillarité). Mal connu, il est intégré dans les potentiels précédents. S'y ajoute le potentiel gravitationnel, qui, positif et faible, croît de 0,1 MPa tous les 10 m.

- le *potentiel hydrique minimum* ( $\Psi_{min}$ ) ou *de midi* ( $\Psi_{md}$ ), qui est la valeur du potentiel atteinte en milieu de journée. Il dépend de la transpiration\* de la plante (liée à la demande évaporative ETP\*), de l'ouverture des stomates (conductance stomatique), de la conductance hydraulique entre le sol et les feuilles (voir la fiche 3) ;
- la *valeur de  $\Psi$  minimale enregistrée pour une espèce*<sup>26</sup>. Il caractérise le stress hydrique maximal qu'elle peut subir (Choat *et al.*, 2012).



**Figure 36.** Relation entre le potentiel hydrique de base de la plante et le contenu relatif en eau du sol. D'après Rambal *et al.* (2003).

**Unité**

$\Psi$  s'exprime en MPa (mégapascals), avec des valeurs négatives ou nulles.

**Méthode de mesure**

**Pour les plantes**

Le potentiel hydrique est mesuré à l'échelle d'un rameau feuillé. La chambre à pression est la méthode la plus courante pour estimer le potentiel hydrique. On enferme une feuille ou un rameau dans une enceinte hermétique, la section du pétiole ou du rameau étant laissée à l'air libre. Les vaisseaux de la section du rameau étant à la pression atmosphérique et le potentiel hydrique de la plante étant négatif (inférieur à la pression atmosphérique), l'eau de ces vaisseaux a reflué dans les cellules de la feuille. On applique alors progressivement une pression dans l'enceinte jusqu'à l'apparition de la sève sur la surface sectionnée (eau parvenue à l'air libre). La pression à ce moment-là compense exactement le potentiel hydrique total de l'organe et reconstitue la colonne d'eau initiale continue dans les vaisseaux. En laissant le végétal se dessécher, on peut suivre l'évolution du potentiel hydrique en fonction de la teneur en eau de l'organe, mesurée par pesée, relative à la pleine turgescence\*. On établit ainsi une courbe pression-volume qui permet d'estimer un certain nombre de valeurs repères du potentiel, faisant l'hypothèse que les forces sont en équilibre dans la plante et que les valeurs obtenues sont représentatives de l'intérieur des cellules et de l'apoplasme\* : potentiel osmotique à turgescence nulle (en début de plasmolyse\*), à pleine turgescence, potentiel de perte de turgescence, contenu en eau au point de perte de turgescence, module d'élasticité de la paroi cellulaire\* (cf. p. 29-31).

26. C'est parfois cette valeur qui est appelée potentiel hydrique minimum.



La psychrométrie permet l'estimation du potentiel hydrique par la mesure du potentiel de la vapeur d'eau d'un petit volume d'air appliqué contre la feuille ou une tige légèrement écorcée. Cette méthode autorise un enregistrement en continu du potentiel hydrique (toutes les 30 minutes).

La méthode cryoscopique déduit le potentiel osmotique de la température de congélation de la solution et de sa concentration en éléments minéraux et organiques.

#### Pour le sol

Ce sont essentiellement les potentiels matriciels et de gravité qui gouvernent le potentiel hydrique total. Classiquement, le potentiel matriciel du sol est mesuré à l'aide d'un tensiomètre (tube rempli d'eau en contact hydraulique avec le sol par une bougie poreuse et dans lequel la succion exercée par le sol est mesurée par un manomètre). Cependant, les tensiomètres ont une gamme de mesure restreinte, ne pouvant dépasser  $-0,08$  MPa. Des technologies plus récentes avec des capteurs combinant céramique poreuse et mesures électriques permettent d'avoir accès à des potentiels matriciels descendant à  $-2$  MPa, voire moins. Enfin, le potentiel matriciel peut être estimé indirectement à partir d'une mesure de teneur en eau du sol, si la relation teneur en eau / potentiel matriciel est connue (cette relation représente la courbe de rétention du sol ; cf. figure 12).

#### Signification et interprétation en termes de réaction ou d'adaptation à la sécheresse

En l'absence de mesures dans le sol, le **potentiel hydrique de base** est le principal indicateur de l'état hydrique du sol, car sa mesure n'est pas altérée par des effets climatiques temporaires agissant sur le fonctionnement de la plante (rayonnement, hygrométrie, etc.). Il est le résultat de la disponibilité en eau du sol au voisinage des racines. Des valeurs de plus en plus négatives du potentiel hydrique de base traduisent un état de liaison de l'eau de plus en plus fort et des conditions de plus en plus sèches.

La différence de potentiel entre  $\Psi_b$  et  $\Psi_{min}$  (ou  $\Psi_{md}$ ) ( $\Delta\Psi$ ) caractérise le gradient permettant la transpiration.

La valeur de  $\Psi$  minimale enregistrée pour une espèce caractérise le stress hydrique maximal qu'elle peut subir. Typiquement, cette valeur varie de  $0,5$  MPa à des valeurs inférieures à  $-15$  MPa pour les espèces les plus tolérantes à la sécheresse.

#### Limites

Il renseigne sur l'état hydrique du végétal, l'adaptation à la sécheresse dépendant aussi d'autres facteurs estimés par d'autres variables\*.

#### Échelle de temps pour appréciation

Le suivi sur une saison de végétation (période sèche) renseigne sur la dynamique de l'état de la plante par rapport au stress hydrique. On notera bien que les variations jour-nuit peuvent être substantielles mais ne sont pas forcément liées au stress hydrique.

#### Relations avec d'autres variables

Le potentiel hydrique est lié à la transpiration à travers la formulation

$$E = k (\Psi_{sol} - \Psi_{feuille})$$

avec  $E$  = transpiration totale et  $k$  = conductance hydraulique totale.

Un potentiel hydrique très faible (négatif) induit une baisse de la croissance, de la turgescence, des échanges gazeux et provoque de la cavitation\*.

#### Références

Ducrey M., 1988. Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. *Revue forestière française*, XL, 359-370, <https://doi.org/10.4267/2042/25903>, <https://www.plantes-et-eau.fr>

## 2. Flux hydrique

**Définition et bases théoriques** Cette variable\* caractérise le débit de sève brute ascendante d'un arbre à un moment donné.

**Unité** Densité de flux :  $\text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  ou  $\text{mm} \cdot \text{s}^{-1}$  (rapporté à la surface d'aubier\*)  
Flux horaire :  $\text{ml} \cdot \text{h}^{-1}$  ou journalier  $\text{ml} \cdot \text{j}^{-1}$

**Méthode de mesure** La dissipation thermique mesurée à l'aide d'un capteur de flux (fluxmètre radial) est la méthode la plus couramment utilisée. Deux sondes de température sont positionnées radialement dans l'aubier. La sonde supérieure est chauffée, l'autre pas. On mesure alors le refroidissement de la sonde chauffée, causé par l'écoulement de la sève (figure 37) (Granier, 1985). On en déduit la vitesse de circulation de la sève brute, appelée densité de flux de sève. Le débit peut être ensuite calculé, si l'on connaît la surface transversale de l'aubier qui conduit la sève.



**Figure 37.** Dispositif de mesure de flux hydrique montrant les deux sondes de température insérées dans l'aubier du tronc d'un pin.

**Signification et interprétation en termes de réaction ou d'adaptation à la sécheresse** Une diminution du flux peut indiquer la fermeture des stomates consécutive à une sécheresse, l'arbre régulant ainsi sa consommation en eau, en jouant sur la conductance stomatique. En mettant cette donnée\* en relation avec la demande climatique (ETP\*) et la disponibilité en eau du sol, on peut estimer les niveaux de sécheresse conduisant à une diminution de la transpiration\*. Le flux permet de calculer la quantité d'eau transpirée, qui est une composante importante du bilan hydrique\* d'un écosystème.

**Limites** Le flux n'est pas directement mesuré. On passe par la mesure de la dissipation thermique causée par la circulation de l'eau. La conversion de cette dissipation thermique en vitesse, appelée densité de flux de sève, puis en flux (ou débit), repose sur des hypothèses concernant le transport de la chaleur, la constance de la vitesse du flux dans l'aubier. Le flux de sève est obtenu en multipliant la densité de flux par la surface d'aubier fonctionnelle.

On utilise souvent le flux de sève pour calculer la transpiration depuis le sol, mais l'eau, outre le sol, peut aussi venir des compartiments internes de la plante.

**Échelle de temps pour appréciation** Variation horaire, journalière, saisonnière et interannuelle.

---

**Relations  
avec d'autres  
variables**

Le flux hydrique caractérise la consommation en eau d'un arbre. Il intervient dans le calcul de l'efficacité d'utilisation de l'eau (voir la fiche 4).

Il permet aussi de calculer la conductance hydraulique de l'arbre entier en divisant la densité de flux instantané par la différence de potentiel entre les racines et les feuilles (voir la fiche 3).

Flux et conductance hydraulique spécifique sont liés par la relation :

$$dF = g_L (\Psi_{\text{sol}} - \Psi_{\text{feuille}})$$

avec  $dF$  = densité de flux de sève

$g_L$  = conductance hydraulique spécifique totale (c.-à-d. pour l'arbre entier)

$\Psi_{\text{sol}}$  = potentiel hydrique du sol et  $\Psi_{\text{feuille}}$  = potentiel hydrique foliaire

---

**Référence**

Granier A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure des flux dans le tronc des arbres. *Annales des sciences forestières*, 45, 193-200, <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02728658>.

---

### 3. Conductance et conductivité

**Définition et bases théoriques** Durant la transpiration\*, le transport de l'eau de la sève brute à travers l'arbre se fait en phase liquide, du sol vers les feuilles, puis en phase gazeuse, des feuilles vers l'atmosphère à travers les stomates.

La **conductance hydraulique  $k_h$**  caractérise la capacité de transfert de l'eau liquide. Cette grandeur correspond à une quantité d'eau transitant dans un tissu ou un individu par unité de temps sous un gradient de pression. La conductance est l'inverse de la résistance.

La conductance à l'échelle de l'arbre est la variable\* qui détermine le flux transpiratoire. Elle intègre les conductances de tous les organes. En simplifiant, on distingue trois voies, chacune contribuant pour un tiers à la conductance totale :

- le transit racinaire (depuis la surface des racines jusqu'à leur xylème\*);
- le transit dans le xylème depuis le xylème des racines jusqu'à celui des feuilles ;
- le transit foliaire (depuis le xylème des feuilles jusqu'à la chambre sous-stomatique).

Les voies racinaire et foliaire comportent un passage de l'eau dans le symplasme\*, ce qui implique une plus forte résistance que le passage dans le xylème aérien.

La conductance hydraulique peut être rapportée à la surface transversale d'aubier\* de l'organe (tige, racine, pétiole). On parle alors de **conductance spécifique  $k_s$**  et de **conductance spécifique foliaire  $k_L$**  quand elle est rapportée à la surface de feuilles reliées à cet organe.

Lorsque ces différents termes se rapportent à une distance parcourue par la sève le long de l'organe considéré (racine, tronc, branche pétiole), on parle de **conductivité hydraulique  $K_h$** , de **conductivité spécifique  $K_s$**  et de **conductivité spécifique foliaire  $K_L$** .

La **conductance stomatique  $g_s$**  caractérise la capacité de transfert de l'eau sous forme de vapeur à travers les stomates entre la chambre sous-stomatique et l'atmosphère.

---

<b>Unité</b>	<p><b>Conductance hydraulique</b> : <math>m^3 \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>kg \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>mmol \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math></p> <p><b>Conductance spécifique</b> : <math>m \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>kg \cdot s^{-1} \cdot m^{-2} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>mmol \cdot s^{-1} \cdot m^{-2} \cdot MPa^{-1}</math></p> <p><b>Conductance stomatique</b> : <math>mmol \cdot s^{-1} \cdot m^{-2}</math></p> <p><b>Conductivité hydraulique</b> : <math>m^4 \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>kg \cdot m \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>mmol \cdot m \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math></p> <p><b>Conductivité spécifique</b> : <math>m^2 \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>kg \cdot s^{-1} \cdot m^{-1} \cdot MPa^{-1}</math> ou <math>mmol \cdot s^{-1} \cdot m^{-1} \cdot MPa^{-1}</math></p>
--------------	--

---

**Méthode de mesure**

La conductance peut être estimée à l'échelle de l'arbre entier ou d'une partie de la plante (feuille, racine, branche) selon différentes méthodes.

Pour une plante entière, on utilise généralement les données\* de flux de sève, de potentiel hydrique de base et minimum (de midi) pour estimer la conductance hydraulique (voir formule ci-dessous).

Pour une section de bois (tige, branche, pétiole, racine), on utilise un dispositif dans lequel on fait passer un flux d'eau sous une pression donnée dans un organe.

La conductance stomatique  $g_s$  est mesurée en se basant sur l'équation

$$E = g_s \times \text{VPD}/\text{Pa}$$

où Pa est la pression atmosphérique.

La transpiration E peut être estimée principalement de deux façons :

- avec un poromètre qui mesure l'enrichissement de l'air en vapeur d'eau au passage de celui-ci au contact de la feuille ;
- avec un analyseur de gaz (spectromètre à infrarouge) qui mesure la quantité d'eau transpirée par la feuille.

Dans les deux systèmes, le déficit de pression de vapeur de l'air VPD est calculé par la mesure de la température foliaire (c'est dans la feuille que l'air est supposé saturé en humidité) et de l'humidité relative de l'air.

**Signification et interprétation en termes de réaction ou d'adaptation à la sécheresse****Effets des changements saisonniers**

Au cours d'une sécheresse marquée, la conductance hydraulique peut diminuer, accompagnée d'une réduction des échanges gazeux foliaires.

Selon la mesure réalisée, l'interprétation de cette diminution varie. Lorsque la mesure est réalisée à l'échelle de l'arbre, la diminution de la conductance est souvent rapide et influencée par des *phénomènes réversibles* liés à des changements de conductance des feuilles (fermeture des stomates), branches ou racines (par exemple une baisse de la conductance du symplasme causée par une diminution de la synthèse d'aquaporine\*).

Lorsque les mesures sont réalisées sur des segments de branches, et pour des sécheresses plus intenses, la diminution de la conductance hydraulique peut révéler un processus de cavitation\* qui entraîne l'embolie\* du xylème. À l'opposé des changements observables à l'échelle foliaire ou racinaire, ce processus est *non réversible* et peut entraîner des dégâts à plus long terme.

**Acclimatation à long terme**

La conductivité spécifique foliaire est utilisée pour décrire la capacité des tiges ou des racines à approvisionner en eau les feuilles pour un gradient de pression donné. La conductivité spécifique est très utile pour décrire la capacité d'un segment à faire circuler de l'eau pour une surface d'aubier donnée.

Cette variable, qui reflète plus les propriétés intrinsèques de l'organe, permet ainsi de caractériser par exemple l'acclimatation des arbres à des sécheresses prolongées (changement tendanciel). Son augmentation peut être liée à une meilleure capacité à utiliser ou exploiter la ressource en eau (par exemple entre traitements expérimentaux ou entre sources génétiques différents).

<b>Limites</b>	Une modification de la conductance hydraulique, notamment lorsqu'elle se manifeste à l'échelle de l'arbre, peut être due à plusieurs processus, réversibles ou non (changement au niveau racinaire ou foliaire, embolie), ce qui rend difficile son interprétation.
<b>Échelle de temps pour appréciation</b>	Les variations de conductance reflètent des changements à court terme, saisonniers pour les effets directs sur la conductance hydraulique. Les variations de conductivité mesurées à plus long terme (année, décennie) rendent compte d'adaptation structurelle à des variations du milieu ou génétique (par exemple entre provenances).
<b>Relations avec d'autres variables</b>	<p>Par définition, la conductance entre deux points du trajet hydraulique est liée au flux et au gradient de potentiel hydrique. Ainsi :</p> $k_L = E / (\Psi_{sol} - \Psi_{feuille})$ <p>avec <math>k_L</math> = conductance spécifique foliaire totale (c.-à-d. de l'arbre entier) et <math>E</math> = transpiration foliaire (<math>\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}</math>). Pour estimer <math>k_L</math> à partir des mesures de flux de sève et de potentiels, on peut remplacer <math>\Psi_{sol}</math> par <math>\Psi_b</math> et <math>\Psi_{feuille}</math> par <math>\Psi_{md}</math> (= <math>\Psi_{min}</math>)</p> <p>La conductance d'un organe est également liée au taux de cavitation (voir la fiche 6) qui, lorsqu'il augmente, entraîne une baisse proportionnelle de la conductance dans l'organe considéré.</p> <p>Les deux conductivités (<math>K_s</math> et <math>K_L</math>) sont liées entre elles par le ratio entre la section transversale de surface d'aubier (<math>SA</math>, <math>\text{m}^2</math>) et la surface foliaire alimentée en eau, par un paramètre* appelé la <i>Huber Value</i> (HV, ou valeur de Huber) :</p> $K_L = HV \times K_s$
	<p>La conductance stomatique est liée à la transpiration et au VPD par la formule :</p> $E = g_s \frac{VPD}{Pa}$ <p>(cf. Eq 1, p. 23)</p>
<b>Référence</b>	Cruziat P, Cochard H., Améglio T., 2003. L'embolie des arbres. <i>Pour la Science</i> , 305, 50-56, <a href="https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01190926">https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01190926</a> . <a href="https://www.plantes-et-eau.fr">https://www.plantes-et-eau.fr</a>

## 4. Efficience d'utilisation de l'eau (WUE pour *Water Use Efficiency*)

**Définition et bases théoriques** Cette notion rapporte la production (photosynthèse\*, biomasse, production primaire nette ou brute) à la consommation en eau. Plus la production est importante pour une consommation en eau donnée et plus l'arbre est efficace, ou efficient, dans son utilisation de l'eau.

*Stricto sensu*, elle est définie comme le rapport entre la photosynthèse nette et la transpiration\*, que ce soit à l'échelle de la feuille, de l'arbre ou du couvert. On fait souvent le rapport entre la photosynthèse ou assimilation (A), qui traduit le flux de CO<sub>2</sub> entrant, et la transpiration foliaire (E), qui traduit le flux d'eau sortant de la feuille :  $WUE = A/E$ . Comme la transpiration foliaire dépend de la demande évaporatoire de l'atmosphère ( $E = g_s \times VPD$ ), on définit parfois l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE<sub>i</sub>, indépendante des conditions atmosphériques) comme le rapport entre A et la conductance stomatique g<sub>s</sub> :

$$WUE_i = A/g_s$$

<b>Unité</b>	WUE peut être exprimé en mol(CO <sub>2</sub> ) / mol(H <sub>2</sub> O) ou en g(CO <sub>2</sub> ) / g(H <sub>2</sub> O).
<b>Méthode de mesure</b>	L'efficience d'utilisation de l'eau peut être mesurée avec une chambre de mesure des échanges gazeux d'eau et de CO <sub>2</sub> . L'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque peut aussi être mesurée par le rapport isotopique en <sup>13</sup> C dans les tissus et l'application de l'équation de Farquhar <i>et al.</i> (1982), ce qui nécessite de connaître en outre la concentration en CO <sub>2</sub> atmosphérique et son rapport isotopique (voir la fiche 5). Enfin l'efficience d'utilisation de l'eau à l'échelle de la plante entière peut être mesurée en faisant le rapport entre l'augmentation de masse de la plante entre deux dates et la consommation d'eau de cette plante durant la même période.
<b>Signification et interprétation en termes de réaction ou d'adaptation à la sécheresse</b>	Il n'existe pas de relation claire entre l'efficience d'utilisation de l'eau et la tolérance à la sécheresse.
<b>Limites</b>	Comme tout ratio, l'efficience d'utilisation de l'eau peut varier à cause d'une variation de son numérateur (hausse ou baisse de la photosynthèse) ou d'une variation de son dénominateur (hausse ou baisse de la transpiration), sans permettre à elle seule de faire la différence entre ces deux effets. Surtout, une grande efficience d'utilisation de l'eau n'est pas un indicateur d'une forte productivité : elle peut être atteinte avec une photosynthèse faible et une transpiration faible.
<b>Échelle de temps pour appréciation</b>	Sur une période de croissance variable (instantanée pour échanges gazeux à pluriannuelle pour biomasse).
<b>Relations avec d'autres variables</b>	L'efficience d'utilisation de l'eau est liée à la photosynthèse et à la transpiration de la plante (cf. définition et la fiche 5).
<b>Référence</b>	Huc R., 2011. Les réponses des arbres aux contraintes climatiques : aspects écophysiologicalues. <i>Forêt méditerranéenne</i> , XXXII, 167-172. <a href="http://www.foret-mediterraneenne.org/fr/catalogue/id-1638-les-reponses-des-arbres-aux-contraintes-climatiques-aspects-ecophysiologicalues">http://www.foret-mediterraneenne.org/fr/catalogue/id-1638-les-reponses-des-arbres-aux-contraintes-climatiques-aspects-ecophysiologicalues</a>

## 5. Rapports isotopiques

### Définition et bases théoriques

Les isotopes sont des atomes d'un même élément chimique, qui diffèrent par le nombre de neutrons de leur noyau. Par exemple, il existe deux isotopes stables du carbone contenus dans le CO<sub>2</sub> atmosphérique : le carbone 12, noté <sup>12</sup>C, présent à 99 %, qui possède 6 protons et 6 neutrons dans son noyau, et le carbone 13, noté <sup>13</sup>C, doté de 6 protons et 7 neutrons et qui représente 1 % du carbone de l'atmosphère. L'oxygène possède quant à lui deux isotopes stables : l'oxygène 16 (<sup>16</sup>O) et l'oxygène 18 (<sup>18</sup>O). Ces isotopes présentent donc des masses atomiques et des tailles différentes, qui génèrent des discriminations lors de leur incorporation dans les tissus vivants. Le rapport isotopique est le rapport des nombres d'atomes de deux isotopes contenus dans un échantillon. La discrimination biologique modifie le rapport isotopique.

### Unité

Pour obtenir des valeurs plus faciles à manipuler, le rapport isotopique de l'échantillon est exprimé par rapport à un rapport standard constaté dans une situation particulière sous la forme d'un delta (δ) exprimé en général en ‰.

$$\delta = (\text{rapport échantillon} - \text{rapport standard}) / \text{rapport standard} = \frac{\text{rapport échantillon}}{\text{rapport standard}} - 1.$$

Pour le carbone, on utilise :

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}} / 0,0112372 - 1 \right) \times 1\,000.$$

Pour l'oxygène, on utilise, selon le standard employé :

$$\delta^{18}\text{O} = \left( \frac{{}^{18}\text{O}}{{}^{16}\text{O}} / 0,0020672 - 1 \right) \times 1\,000$$

ou

$$\delta^{18}\text{O} = \left( \frac{{}^{18}\text{O}}{{}^{16}\text{O}} / 0,0020052 - 1 \right) \times 1\,000.$$

Les valeurs sont négatives.

### Méthode de mesure

Les rapports isotopiques sont mesurés sur des échantillons sous forme gazeuse avec un spectroscope de masse ou des analyseurs de gaz de haute précision (TDL, Picarro, etc.), qui permettent de discriminer les atomes selon leur masse. Pour analyser un échantillon, il faut donc précédemment le transformer sous forme gazeuse par vaporisation ou combustion.

### Signification et interprétation en termes de réaction ou d'adaptation à la sécheresse

La photosynthèse\* discrimine les atomes de carbone en assimilant préférentiellement le <sup>12</sup>C plus léger par rapport au <sup>13</sup>C plus lourd. Toutefois, lorsque la photosynthèse est limitée par l'ouverture stomatique (c.-à-d. lorsque la conductance stomatique diminue), comme c'est le cas en période de sécheresse, le carbone est moins disponible pour la photosynthèse et cette discrimination isotopique diminue : le δ<sup>13</sup>C augmente. Une plante assimilant d'autant plus de <sup>13</sup>C que sa photosynthèse est efficace vis-à-vis de la perte en eau par transpiration\*, la discrimination isotopique du carbone est donc une façon indirecte d'appréhender l'efficacité d'utilisation de l'eau.

Lors d'une évaporation, la vapeur d'eau est moins concentrée en <sup>18</sup>O que le liquide dont elle est issue. Lorsque la demande évaporatoire de l'atmosphère augmente et que la plante se dessèche, l'eau qu'elle contient s'enrichit donc en <sup>18</sup>O, provoquant une augmentation du δ<sup>18</sup>O.



<b>Limites</b>	<p>Le <math>\delta^{13}\text{C}</math> peut être influencé par d'autres discriminations post-assimilation au cours de la translocation du carbone et de la construction des tissus, ce qui rend son interprétation difficile lorsque différents organes sont comparés. De plus, le <math>\delta^{13}\text{C}</math> d'un tissu va dépendre de l'âge du carbone utilisé pour sa construction, il est donc difficile d'associer le <math>\delta^{13}\text{C}</math> avec un moment particulier du fonctionnement de la plante.</p> <p>La mesure de <math>\delta^{18}\text{O}</math> dans le bois dépend de plusieurs facteurs qui rendent l'interprétation de cette seule variable* difficile. C'est pourquoi elle est souvent couplée avec la mesure de <math>\delta^{13}\text{C}</math>, qui permet de trancher entre les hypothèses (Scheidegger <i>et al.</i>, 2000).</p>
<b>Échelle de temps pour appréciation</b>	Saisonniers ou interannuels.
<b>Relations avec d'autres variables</b>	<p>Il existe une relation entre la composition isotopique des tissus de l'arbre et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau* (<i>Intrinsic Water Use Efficiency</i> ou WUEi) au moment de l'assimilation du carbone qui les constitue. Cette relation a été formalisée par Farquhar <i>et al.</i> (1982) :</p> $\text{WUEi} = \frac{C_a}{1,6 (b - a)} (b - \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} + \delta^{13}\text{C}_{\text{feuille}})$ <p>où</p> <p>WUEi = efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau en <math>\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}</math></p> <p><math>C_a</math> = fraction molaire de <math>\text{CO}_2</math> dans l'atmosphère, en ppm (partie par million)</p> <p>a = discrimination lors la diffusion du <math>\text{CO}_2</math> de l'atmosphère aux cellules chlorophylliennes en passant par les stomates = 4,4 ‰</p> <p>b = discrimination dans la réaction de carboxylation de la photosynthèse = 30 ‰</p>
<b>Référence</b>	Scheidegger Y., Saurer M., Bahn M., Siegwolf R., 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. <i>Oecologia</i> , 125, 350-357, <a href="https://doi.org/10.1007/s004420000466">https://doi.org/10.1007/s004420000466</a> (sur l'interprétation conjointe des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ ).

## 6. Cavitation

### Définition et bases théoriques

Les sécheresses intenses peuvent entraîner des tensions importantes sur les colonnes de sève brute, continues des racines aux feuilles. Cette tension augmente à cause, d'une part, du manque d'eau dans le sol qui nécessite d'augmenter la force à exercer pour l'extraire et, d'autre part, de la sécheresse de l'air, qui augmente la demande évaporative à la surface des feuilles. La transpiration\* n'est alors plus compensée par l'absorption racinaire, ce qui déclenche un phénomène de cavitation, c'est-à-dire l'apparition dans les vaisseaux du bois de bulles de gaz résultant de la vaporisation de l'eau de la sève.

L'hypothèse retenue est l'entrée d'air (germe d'air) de l'extérieur vers l'intérieur du conduit du xylème\*, qui provoque le changement de phase. Les vaisseaux conducteurs concernés sont alors embolisés et ne peuvent plus conduire l'eau vers les tissus vivants, ce qui mène à leur dessèchement. La cavitation peut être aussi due à la déconnexion du système vasculaire d'un organe de celui du reste de la plante ou à l'alternance gel-dégel.

### Unité

La cavitation est généralement une valeur relative, exprimée en %, par rapport à une valeur de référence d'un indicateur donné. Les indicateurs de la cavitation dépendent de la méthode de mesure (voir ci-dessous). Par exemple, si l'indicateur utilisé est la conductivité\* hydraulique, on estime le pourcentage de perte de conductivité hydraulique (PLC pour *Percent Loss of Conductivity*).

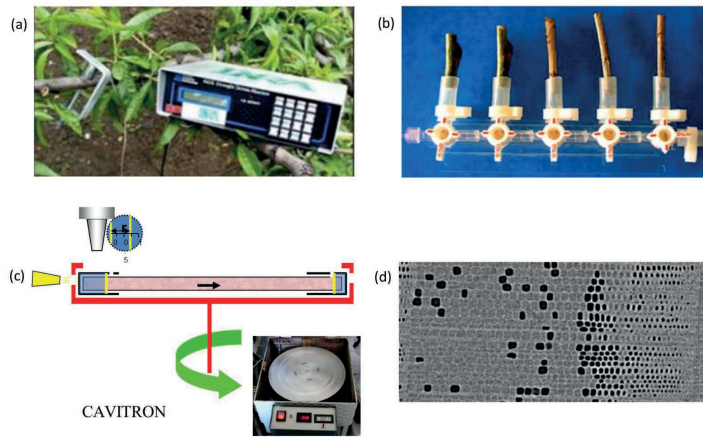
### Méthodes de mesure

Différentes variables\* indicatrices peuvent être mesurées pour estimer le taux de la cavitation survenue au cours d'une sécheresse : la perte de conductivité du xylème, les émissions acoustiques liées au phénomène de cavitation, le changement de diffusion de la lumière causée par la présence d'air dans les conduits du xylème, ou encore la quantité d'air dans le xylème.

**Méthode acoustique :** on enregistre et amplifie des émissions acoustiques se produisant lors des phénomènes de cavitation (figure 38a), en utilisant un microphone ultrasonique pressé contre le tronc ou la tige.

**Méthode hydraulique :** on mesure la perte de conductivité hydraulique du xylème, conséquence directe de la cavitation. Pour cela, on fait circuler, dans une section de branche, du liquide en imposant des pressions de plus en plus grandes (dispositif XYL'EM, figure 38b ; Sperry *et al.*, 1988). Le Cavitron permet de réaliser un grand nombre de mesures en utilisant une centrifugeuse qui mime les tensions subies par le système vasculaire lors de sécheresse (figure 38c ; Cochard, 2002).

**Méthode optique ou anatomique :** on visualise les vaisseaux embolisés en coupe transversale après coloration ou nanotomographie aux rayons X (figure 38d), ce qui permet de mesurer leur nombre et leur surface transversale (Cochard *et al.*, 2014 ; Brodribb *et al.*, 2016).



**Figure 38.** Méthodes utilisées pour l'estimation de la cavitation. (a) Enregistreur acoustique. (b) Mesure des débits avec le dispositif XYLEM. (c) Utilisation de la force centrifuge grâce au Cavitrone. (d) Analyse d'image. © Hervé Cochar, INRAE.

**Signification et interprétation en termes de réaction ou d'adaptation à la sécheresse**

La cavitation ayant pour principal effet de diminuer la conductance hydraulique du xylème et survenant à des stades avancés de sécheresse, il a été montré qu'à des niveaux élevés, elle pouvait conduire à la mortalité d'organe et d'individu. Elle limite aussi la capacité des plantes à récupérer leur fonctionnement après une sécheresse. Posséder un système vasculaire résistant à la cavitation est par conséquent un atout en cas de sécheresse.

En mettant en regard la cavitation et le potentiel hydrique, on peut estimer le niveau de vulnérabilité (ou de résistance) du xylème à l'embolie\* d'une espèce, d'une provenance, d'un individu ou d'un organe. Cette caractéristique (ou trait) est bien corrélée avec le niveau d'aridité du biome dans lequel vit une espèce.

**Limites**

L'eau présente dans le système vasculaire étant sous tension, de petites perturbations associées à la manipulation des échantillons peuvent entraîner artificiellement de la cavitation. Cela rend l'estimation de la cavitation assez délicate et sujette à de nombreux artefacts qui souvent surestiment son niveau.

**Échelle de temps pour appréciation**

Le taux de cavitation apparaît et progresse au cours d'une sécheresse particulièrement importante. Il n'est pas réversible. L'arbre ne peut restaurer la conductivité des vaisseaux embolisés ; par contre, il peut former de nouveaux vaisseaux fonctionnels lors des périodes de croissance annuelle postérieures.

---

**Relations  
avec d'autres  
variables**

La vulnérabilité, ou la résistance, à la cavitation est un indicateur issu de la mise en relation du taux de cavitation avec le niveau de tension dans le système vasculaire, c'est-à-dire le potentiel hydrique. On observe la relation suivante entre le potentiel hydrique à la cavitation :

$$TC = 100 / (1 + \exp(-a(\Psi - P50)))$$

où TC est le taux de cavitation (%) et  $\Psi$  le potentiel hydrique (MPa) ; a est un paramètre\* de forme indiquant la pente au point d'inflexion et P50 (en MPa) correspond au potentiel hydrique causant 50 % de cavitation.

Le potentiel hydrique provoquant 50 % de perte de conductivité (P50) sert d'indicateur. À partir de cette valeur, on peut calculer les **marges de sécurité** (SM, *Safety Margins*, en MPa). On distingue :

- la différence entre, d'un côté, le potentiel hydrique provoquant la fermeture des stomates et donc la diminution de tension dans le système vasculaire, et d'un autre côté, le P50 ;
- la différence entre, d'un côté, la valeur minimale enregistrée du potentiel hydrique et, d'un autre côté, le P50.

---

**Références**

Cruziat P., Cochard H., Améglio T., 2003. L'embolie des arbres. *Pour la science*, 305, 50-56, <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01190926>.

Bienaimé D., 2016. Embolie dans les plantes : dynamique de l'invasion d'air dans des réseaux hydrauliques naturels et artificiels sous pression négative, thèse, Université Grenoble-Alpes, 161 p., <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01588114>.

Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.*, 63, 625-644, <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>.

Brodribb T.J., Skelton R.P., McAdam S.A., Bienaimé D., Lucani C.J., Marmottant P., 2016. Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. *New Phytologist*, 209, 1403-1409, <https://doi.org/10.1111/nph.13846>.

Cochard H., 2002. A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant Cell and Environment*, 25 (6), 815-819, <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00863.x>.

Cochard H., Delzon S., Badel E., 2014. X-ray microtomography (micro-CT): a reference technology for high-resolution quantification of xylem embolism in trees. *Plant, Cell and Environment*, 38 (1), 201-206, <https://doi.org/10.1111/pce.12391>.

Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T., 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, 11 (1), 35-40, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x>.

---

# Processus et paramètres impliqués dans les modèles de fonctionnement de la végétation

## » Principaux processus impliqués dans les modèles de fonctionnement

Aucun modèle n'intègre la totalité des processus\* impliqués dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. On trouvera ici les processus figurant le plus souvent dans les modèles présentés dans l'ouvrage. Le cycle du carbone, celui de l'eau et le bilan d'énergie sont les plus souvent représentés. Le cycle de bon nombre d'éléments minéraux, ou le rôle des autres composantes, végétales et animales, de l'écosystème sur le fonctionnement des arbres ne sont pas explicitement représentés.

### Phénologie

La phénologie est l'étude de l'apparition d'évènements périodiques dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat. Chez les plantes, on distingue une phénologie végétative, pour les feuilles et le bois, d'une phénologie reproductive, qui correspond au développement des organes reproducteurs.

Pour la phénologie végétative, la date de débourrement et la date de chute des feuilles déterminent la durée de la saison de végétation chez les espèces décidues. Chez les espèces sempervirentes, la date de débourrement et la dynamique de chute des feuilles/aiguilles déterminent la dynamique de l'indice foliaire. La date de débourrement dépend des températures printanières, mais aussi des températures hivernales et de la photopériode permettant de lever la dormance. La date de chute des feuilles dépend des températures automnales et de la photopériode.

La phénologie du bois peut être différente de celles des feuilles avec une croissance secondaire (tronc) qui peut débuter avant celle des feuilles (par exemple, chêne sessile). La phénologie de la croissance primaire (croissance en hauteur) peut aussi différer de celle de la croissance secondaire.

Enfin, la phénologie reproductive peut s'étaler sur plusieurs années (par exemple pins) et être plus ou moins synchronisée avec la phénologie végétative.

## Cycle du carbone

Le carbone, composant majeur de la biomasse végétale, joue un rôle essentiel dans le processus de croissance des arbres.

### Respiration

La respiration désigne l'absorption de dioxygène ( $O_2$ ) et le rejet de dioxyde de carbone ( $CO_2$ ) dans l'atmosphère. Elle permet aux organismes d'assurer le bon fonctionnement de leur métabolisme. La **respiration des plantes autotrophes (Ra)**<sup>27</sup> utilise les sucres issus de leur photosynthèse. On distingue en général une respiration de croissance, qui correspond au coût en carbone de la mise en place de la nouvelle structure, d'une respiration de maintenance (ou d'entretien), qui correspond au coût du renouvellement des structures existantes. La décomposition de la litière par les microorganismes du sol s'accompagne d'une **respiration hétérotrophe (Rh)**, ainsi nommée car réalisée par des organismes (bactéries, champignons, microfaune) qui ne peuvent pas vivre sans l'apport de cette matière organique.

### Photosynthèse

La photosynthèse est le processus bioénergétique de synthèse de la matière organique (composée d'hydrates de carbone ou sucres au sens large) par les plantes chlorophylliennes à partir du  $CO_2$  atmosphérique et de l'énergie lumineuse. Le  $CO_2$  pénètre dans la plante par les stomates. Les stomates se ferment quand la lumière, l'humidité relative ou le potentiel hydrique du sol diminuent. La disponibilité en  $CO_2$  est alors réduite, ce qui diminue la photosynthèse mais aussi la transpiration puisque la vapeur d'eau s'échappe par ces mêmes stomates.

Quand on mesure, le jour, la photosynthèse d'une feuille par le biais d'échanges gazeux, il n'est pas possible de séparer directement la **photosynthèse foliaire brute (PB)** de la respiration foliaire (Rf) qui se produisent en même temps. On mesure en réalité la **photosynthèse nette (PN = PB - Rf)**. La photosynthèse brute PB est calculée après estimation de la respiration foliaire Rf, par la mesure de ces mêmes échanges gazeux à l'obscurité, et après celle de la photosynthèse nette PN, mesurée à la lumière. À l'échelle de la strate végétale de l'écosystème, on parle de **production primaire brute\* (PPB)**, qui correspond au flux de carbone entrant dans les plantes, et de **production primaire nette\* (PPN)**, résultat du bilan de la photosynthèse et de la respiration autotrophe et qui correspond à la biomasse accumulée dans la plante.

### Allocation du carbone

La production primaire nette est ensuite allouée à différents compartiments appelés aussi puits de carbone : réserves en glucose, fructose ou amidon, feuilles, grosses racines, racines fines, tronc, branches et graines. Les règles d'allocation entre ces différents compartiments dépendent à la fois :

– de la disponibilité en carbone ;

---

27. Les plantes qui effectuent la photosynthèse sont dites autotrophes.

- des relations allométriques d'équilibre entre les différents compartiments ;
- des dynamiques propres de chacun de ces puits (phénologie, croissance), qui dépendent elles-mêmes de nombreux facteurs tels que température, photopériode, niveau de turgescence des organes...

## Décomposition de la matière organique

Les résidus organiques (litière, végétaux et animaux morts, exsudats) subissent une série de transformations physicochimiques grâce à l'intervention de différents organismes (arthropodes, vers, champignons, bactéries). Ces modifications progressives (fragmentation, consommation, enfouissement, dégradation des molécules) conduisent à une transformation (minéralisation) des molécules organiques en molécules minérales :  $\text{CO}_2$ , ammonium, phosphate... C'est un processus majeur intervenant non seulement dans le cycle du carbone mais aussi dans celui de l'azote ou du phosphore. Il n'est pas toujours représenté dans les modèles de fonctionnement.

## Cycle de l'eau

L'eau est un élément indispensable à la vie. Dans le cadre du réchauffement du climat, sa limitation impose de mieux connaître son rôle et d'intégrer son cycle dans les modèles de fonctionnement des forêts.

## Interception de la pluie

Une partie de la pluie arrive directement au sol. Une autre partie, qui dépend de l'indice foliaire, est interceptée par les feuilles. Cette fraction peut ensuite s'égoutter, s'écouler le long des troncs ou rester transitoirement sur les feuilles avant d'être évaporée vers l'atmosphère.

## Évaporation

On distingue l'évaporation de l'eau qui reste sur les feuilles et dépend du rayonnement, de l'humidité de l'air et de la vitesse du vent, de l'évaporation de l'eau du sol qui dépend en outre du potentiel hydrique du sol.

## Transpiration

La transpiration correspond à l'eau évaporée à travers les stomates des feuilles sous forme de vapeur d'eau. Elle dépend des mêmes facteurs que l'évaporation mais est limitée en plus par la fermeture des stomates. La transpiration est souvent estimée avec l'évaporation dans les calculs et les mesures. On parle alors d'**évapotranspiration**. On distingue l'**évapotranspiration potentielle (ETP)**, qui correspond à la quantité d'eau maximale transférée vers l'atmosphère par évaporation du sol et par transpiration des végétaux<sup>28</sup> bien alimentés en eau, de l'**évapotranspiration**

---

28. Selon le modèle, il peut s'agir d'une pelouse standard de référence ou de la couverture végétale considérée dans le modèle.

**réelle (ETR)**, qui est celle de la couverture végétale considérée dans le modèle<sup>29</sup>, dans les conditions d'alimentation hydrique existantes.

## Ascension de la sève brute

La sève brute circule dans le xylème sous l'effet de la transpiration des feuilles, qui crée une tension sur la colonne d'eau. Lorsque cette tension est trop forte, la colonne d'eau se rompt et des bulles de vapeur d'eau puis d'air apparaissent (**cavitation**), provoquant l'embolie des vaisseaux atteints. Les tissus en aval de cette cavitation, dans le sens du trajet de la sève brute, ne sont alors plus alimentés en eau et sels minéraux.

## Transfert radiatif et bilan d'énergie

Pour les organismes vivants de l'écosystème, l'énergie est une composante indispensable à la réalisation des processus écopysiologiques (photosynthèse, respiration, fermentation lors de la décomposition de la matière organique...) nécessaires à leur fonctionnement et activité (croissance, reproduction...). Une fois captée, l'énergie lumineuse est ensuite transformée et transférée dans et par les différents compartiments de l'écosystème sous des formes variables (chimique, thermique, électrique...). Toutefois, elle n'est prise en compte dans les modèles mécanistes que pour les processus qui en consomment le plus.

L'énergie solaire incidente est émise sous forme d'un spectre de rayonnements lumineux de longueurs d'onde variables dont la lumière visible ne représente qu'une partie. Ce rayonnement incident est intercepté par la végétation et le sol. Il peut être absorbé, transmis ou réfléchi vers l'atmosphère en différentes proportions, variables selon les longueurs d'onde. Par exemple, une feuille absorbe environ 90 % du rayonnement visible qu'elle reçoit, mais seulement 20 % du rayonnement infrarouge. Le rayonnement transmis à travers les feuilles peut être lui-même réintercepté, réfléchi ou absorbé. Au final, une partie du rayonnement solaire est absorbée par les plantes, une autre par le sol, et une autre est renvoyée vers l'atmosphère. Cette répartition du rayonnement solaire est essentiellement influencée par l'indice foliaire, la géométrie des feuilles, ainsi que leurs propriétés optiques. Par exemple, un couvert sombre de résineux captera plus de chaleur en hiver que l'absence de feuillage d'un peuplement d'espèce décidue (Luyssaert *et al.*, 2018).

L'énergie solaire absorbée par la végétation est très importante, car elle détermine non seulement la photosynthèse mais aussi la transpiration. Celle absorbée par le sol influence l'évaporation et la température du sol. Dans les deux cas, le rayonnement absorbé est converti à la fois en rayonnement thermique émis (flux de chaleur qui peut être à son tour redistribué) et en transpiration (ou évaporation, dans le cas du sol). Ces variables sont fortement conditionnées par l'eau disponible dans le sol, la transpiration dépendant en outre de la fermeture des stomates, estimée par la conductance stomatique. Ainsi, des plantes en situation de stress hydrique

---

29. L'évapotranspiration peut être estimée en faisant le bilan énergétique du rayonnement net accumulé au sein de la végétation (cf. Bilan radiatif et bilan d'énergie, p. 56 et sur cette page). L'ETP est souvent calculée par la formule de Penman-Monteith.



présenteront des températures de feuilles plus élevées que des plantes ayant accès à de l'eau en abondance, toutes choses égales par ailleurs. Dans les cas extrêmes, la température des feuilles peut devenir létale pour les cellules. La vitesse du vent et l'humidité de l'air influent aussi sur les flux de transpiration/évaporation.

Par ailleurs, les transferts d'énergie, d'eau et de  $\text{CO}_2$  entre les plantes et l'atmosphère sont influencés par la couche limite\*. Elle est définie comme la couche d'air, située à proximité d'une surface, qui crée une résistance à l'écoulement d'air, et donc aux transferts. Cela s'applique aussi bien à l'échelle de la feuille qu'à celle du couvert végétal. À l'intérieur de la couche limite, l'écoulement d'air est laminaire (près de la surface) ou turbulent (plus loin de la surface). La couche limite est influencée par la structure de la surface (rugosité\*). Par exemple, la vitesse du vent est réduite au-dessus et à l'intérieur d'une forêt à mesure que l'on s'approche du sol. Ainsi, le vent et la structure de la végétation influencent le bilan d'énergie.

## Cycle de l'azote

Contrairement au dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ), le diazote atmosphérique ( $\text{N}_2$ ) n'est pas absorbé directement par les plantes. Toutefois, certains arbres (aulne, Fabacées comme l'acacia ou le robinier) vivent en symbiose avec des bactéries fixatrices de  $\text{N}_2$ .

Dans le sol, l'azote atmosphérique est fixé et transformé, par des bactéries, en ammoniacque (**ammonification** en ion ammonium  $\text{NH}_4^+$ ), puis par d'autres bactéries en nitrites (**nitrification** en ion  $\text{NO}_2^-$ ), et enfin en nitrates (**nitratation** en ion  $\text{NO}_3^-$ ), forme principale sous laquelle l'azote est absorbé par les plantes. Une autre source d'ammonium provient de la décomposition des organismes morts (litière) et des déchets par des bactéries ammonifiantes. Comme les autres éléments minéraux, une partie de cet azote est exportée par drainage, l'azote absorbé étant, lui, distribué dans les différents compartiments de l'arbre ou de la plante. En milieu pauvre en oxygène, d'autres bactéries opèrent un retour de l'azote vers l'atmosphère en transformant les ions nitrates en ions nitrites, puis, par **dénitrification**, en diazote ( $\text{N}_2$ ) et plus marginalement en protoxyde d'azote ( $\text{N}_2\text{O}$ ) et en oxydes d'azote ( $\text{NO}_x$ ).

## Cycle du phosphore

La source primaire du phosphore se trouve dans les roches. Après leur altération et leur érosion, il est absorbé par les végétaux sous forme minérale (phosphate soluble), et se retrouve sous forme organique dans un grand nombre de molécules<sup>30</sup> des organismes vivants, puis dans les excréments des animaux et la matière organique morte. Minéralisé dans le sol par les bactéries, il peut à nouveau être absorbé par les végétaux. Le cycle du phosphore est plus rarement représenté dans les modèles de fonctionnement que ceux de l'eau ou du carbone, ou même de l'azote.

30. Le phosphore est présent dans bon nombre de molécules organiques essentielles : ADN (acide désoxyribonucléique, support de l'information génétique) et ARN (acide ribonucléique, pour la synthèse des protéines), ADP (adénosine diphosphate) et ATP (adénosine triphosphate) pour le stockage de l'énergie, des coenzymes, des phosphoprotéines, des phospholipides et des glycérophosphates.

## ► Principaux paramètres et variables impliqués dans les modèles de fonctionnement

Les relations mathématiques constitutives des modèles font intervenir des « descripteurs » physiques, chimiques ou biologiques qui se rapportent au sol, au climat, à la végétation... Selon que leur valeur varie ou non au cours d'une simulation, on distingue les variables\* et les paramètres\*.

On différencie :

- selon leur origine, les **variables d'initialisation** ou **d'entrée** (ou **de forçage**, terme utilisé pour les variables climatiques), qui ne sont pas calculées par le modèle, et les **variables calculées** ou **de sortie**. Selon les modèles, une même variable peut être mise en entrée ou calculée à partir d'autres variables et figurer en sortie du modèle<sup>31</sup>. Les variables de sortie sont multiples et dépendent de l'objectif des modèles. Elles ne sont pas toutes reprises ici, mais figurent dans les fiches individuelles des modèles ;
- selon le compartiment, les **variables climatiques et atmosphériques**, de **sol**, **végétation**, **bilan énergétique**...
- selon leur place dans les processus, les **variables de flux** et les **variables d'état**, ou **de stock**.

Selon les modèles, les variables et paramètres peuvent concerner un niveau plus ou moins fin ou intégré. Par exemple, pour le calcul du bilan énergétique, certains modèles prennent en compte la forme, la position et l'orientation des feuilles dans l'espace quand d'autres utilisent un couvert continu monostrate. Enfin, les variables de végétation et de sol peuvent être spatialisées (rattachées à des individus cartographiés ou définies dans un espace discrétisé en deux ou trois dimensions), avec des interactions éventuelles entre les individus, les pixels\* ou voxels\* ainsi définis.

Les listes qui suivent ne sont pas exhaustives et rassemblent seulement les variables et paramètres les plus communément utilisés dans les modèles. Les plus utilisés apparaissent en gras.

### Variables d'initialisation (ou d'entrée)

#### Variables climatiques et atmosphériques (dites de forçage)<sup>32</sup>

- **Rayonnement global** ( $W/m^2_{sol}$ )
- Composantes directe et diffuse du rayonnement ( $W/m^2_{sol}$ )
- Composantes selon la longueur d'onde : rayonnement photosynthétiquement actif (RPA, ou PAR, de l'anglais *Photosynthetically Active Radiation*), partie du rayonnement utilisée pour la photosynthèse ( $\mu mol/m^2_{sol}/s$ ), rayonnement infrarouge
- **Température de l'air** ( $^{\circ}C$ )
- **Humidité relative de l'air** (%) ou déficit de saturation de l'air
- Vitesse du vent (m/s)
- **Précipitations incidentes** (mm)
- **Concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère** (ppm)

31. Par exemple, la date de débourrement peut être directement introduite en entrée ou être issue d'un modèle où elle est calculée à partir de la température et de la photopériode.

32. Le pas de temps de ces variables diffère beaucoup d'un modèle à l'autre, allant de l'heure à l'année.

- Pression atmosphérique (MPa)
- Photopériode (durée du jour)
- Somme de températures au-dessus d'une température seuil pour la végétation (GDD pour *Growing Degree Day* ou DJ pour degrés-jours)
- $\delta^{18}\text{O}$  de la pluie ( $\delta^{18}\text{O}_p$ ),  $\delta^{13}\text{C}$  du  $\text{CO}_2$  (pour le module isotopique)

## Variables de sol

- **Réserve utile ou caractéristiques pour la calculer** (épaisseur, porosité, charge en éléments grossiers [ $> 2$  mm] et texture\* de la terre fine, par horizon)
- Teneur en eau du sol (% en poids de sol sec)
- Proportion (en %) du total de racines, par horizon
- Température du sol
- Teneurs en carbone et en azote par type de molécules, éventuellement par horizon

## Variables de peuplement

Lorsque les modèles partent d'une végétation en place, le degré de détail de sa description varie beaucoup selon le modèle utilisé.

- **Espèces.**
- **LAI (indice de surface foliaire)** ou surface cumulée des feuilles rapportée à la surface de sol.
  - Description détaillée du feuillage (forme, dimensions, angle des feuilles).
  - Distribution verticale et horizontale du LAI. La fraction de trous présents dans la canopée influence directement la transmittance\* du peuplement, qui est la proportion du rayonnement parvenant au sol et qui intervient dans la relation de Beer-Lambert, laquelle décrit le lien entre la surface foliaire et l'interception du rayonnement par les feuilles.
  - Rugosité\* (structure de l'interface végétation-atmosphère), un indice d'irrégularité du couvert. Il influence le profil de vent au sein du peuplement. Il intervient dans le calcul de la résistance aérodynamique et de l'ETP.
  - **Dimension des individus**, éventuellement par compartiment (relations allométriques entre feuilles, branches, tronc et racines, surface transversale d'aubier). Diamètre à 1,30 m de hauteur, équivalent au DBH (de l'anglais *Diameter at Breast Height*).
  - Biomasse sur pied, éventuellement par compartiment (feuilles, branches, tronc, racines) ou individu, et par élément (carbone, azote). Teneur ou contenu en eau des plantes.
  - Profondeur d'enracinement.
  - **Phénologie** (date de débourrement et de chute de feuilles).

## Paramètres de fonctionnement

### Paramètres du feuillage

- **Masse surfacique des feuilles** (en anglais **LMA\*** *Leaf Mass per Area*), masse rapportée à leur surface en  $\text{kg}/\text{m}^2$ , ou son inverse, **surface foliaire spécifique SFS** (**SLA\*** *Specific Leaf Area*, en  $\text{m}^2/\text{kg}$ ).

- Agrégation du feuillage, déterminant le taux de recouvrement entre feuilles d'un même individu ou au sein du peuplement. Pour un même LAI, on peut avoir des taux de recouvrement très différents, selon les espèces et la structure du peuplement.
- Densité du feuillage (en anglais LAD *Leaf Area Density*), représentant la surface foliaire totale en mètre carré par mètre cube d'espace contenant les feuilles.

## Paramètres du sol

- **Fonctions de pédotransfert**, expressions mathématiques reliant statistiquement des caractéristiques du sol (composition granulométrique, densité apparente, taux de carbone organique, etc.) à une propriété ou à un comportement (rétention en eau, conductivité hydraulique, etc.).
- **Caractéristiques hydrodynamiques du sol** (conductivité hydraulique et courbe de rétention en fonction du potentiel). Capacité au champ et point de flétrissement permanent (% en poids de sol sec).
- Propriétés de transfert thermique dans le sol (conduction, convection).

## Paramètres fonctionnels du rayonnement

- **Coefficient d'extinction du rayonnement**, qui est une propriété optique du couvert. Il intervient dans la relation de Beer-Lambert qui décrit le lien entre la surface foliaire et l'interception du rayonnement par les feuilles. Il dépend de l'espèce, de la longueur d'onde du rayonnement et de la structure du couvert.
- **Albédo\***, part du rayonnement incident réfléchi de surface (sol, végétation).
- **Absorbance\***, **réflectance\***, **transmittance\***, qui sont, respectivement, les parts du rayonnement absorbé, réfléchi et transmis par les feuilles selon les longueurs d'onde, dont le PAR (rayonnement photosynthétiquement actif). Ce sont des propriétés optiques qui dépendent des feuilles (teneur en eau, en pigments, anatomie, structure cellulaire...).
- **Émissivité\***, qui caractérise le flux radiatif émis par un élément de surface à une température donnée.

## Paramètres fonctionnels du cycle du carbone

- **Voie de fixation du carbone** par la photosynthèse, selon que la plante soit **en C3** (la plupart des plantes) **ou en C4**, plus efficiente en eau et qui limite sa photorespiration (par exemple mil, maïs, sorgho, canne à sucre...).
- Au niveau des feuilles, **photosynthèse en conditions non limitantes de CO<sub>2</sub>, lumière et VPD\*** (**A<sub>max</sub>**,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). **Paramètres du modèle mécaniste de photosynthèse de Farquhar** (Farquhar *et al.*, 1980). **Capacité photosynthétique maximale**, soit la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique correspondant au maximum de la photosynthèse. **Paramètres de la RubisCO**<sup>33</sup>, limitant la photosynthèse, soient vitesse maximale de carboxylation (**V<sub>cmax</sub>**,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) et flux maximal d'électrons photosynthétique (**J<sub>max</sub>**,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), point de compensation, c'est-à-dire la teneur en CO<sub>2</sub> ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) pour laquelle les échanges gazeux de la photosynthèse compensent les échanges gazeux de la photorespiration, constantes de Michaelis-

33. RubisCO pour ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase. Enzyme clé catalysant à la fois la fixation de CO<sub>2</sub> et de O<sub>2</sub> (photorespiration).

Menten<sup>34</sup> de la RubisCO pour CO<sub>2</sub> (**K<sub>c</sub>**) et O<sub>2</sub> (**K<sub>o</sub>**) (mol . mol<sup>-1</sup>). Fraction d'azote investie dans la photosynthèse (relation azote-V<sub>c</sub>max, azote-J<sub>max</sub>). Part de respiration foliaire à l'obscurité.

– Respiration des parties non chlorophylliennes des végétaux, soient la respiration de croissance et la respiration de maintenance (relation avec une augmentation de 10 °C de la température = Q10), éventuellement par organe (racines, tronc, branches).

– Respiration des organismes hétérotrophes présents dans le sol.

– **Allocation du carbone**, avec coefficients allométriques et de partitionnement selon la phase phénologique.

– Stockage et mobilisation des réserves.

## Paramètres fonctionnels hydrauliques

– **Interception, stockage** des précipitations dans la canopée

– **Conductance stomatique** (minimale, maximale ou courbe d'évolution en fonction du potentiel hydrique). Il existe de très nombreuses formulations pour modéliser la conductance stomatique. Il n'entre pas dans l'objectif de ce document de les décrire (Damour *et al.*, 2010)

– **Conductance** ou **résistance** de la plante. Les paramètres hydrauliques peuvent être renseignés à l'échelle de l'arbre entier ou de ses différentes composantes (racines, tronc, branches, feuille). Dans ce dernier cas, on renseigne les surfaces d'aubier, sa longueur et les conductivités spécifiques des différents organes (racines, tronc, branches, feuilles)

– Résistance à la cavitation du xylème\*, capacitance\*

## Paramètres divers

– Fractionnements multiples des isotopes

– Déposition azotée

– Fixation biologique d'azote

– Paramètres des processus démographiques (régénération, mortalité aléatoire...)

## Variables de sortie

Dans chaque catégorie, on distingue les variables d'état et les variables de flux<sup>35</sup>.

## Énergie

Variables d'état :

– rayonnements direct, diffus, réfléchi, net (= global – réfléchi), absorbé, transmis, intercepté, arrivant au sol

34. Dans l'équation décrivant la cinétique d'une réaction catalysée par une enzyme en fonction de la concentration en substrat (ici CO<sub>2</sub> ou O<sub>2</sub>), la constante de Michaelis-Menten est la valeur de concentration en CO<sub>2</sub> ou O<sub>2</sub> pour laquelle la vitesse de la réaction est égale à la moitié de la vitesse maximale (obtenue quand la concentration en substrat est très grande, dite saturante). Son unité est celle d'une concentration (mol . L<sup>-1</sup>).

35. Chaque variable calculée par le modèle est en soi une variable de sortie. Il y en a donc beaucoup. Cette liste est loin d'être exhaustive. On ne mentionne ici que les variables les plus intéressantes.

- température de surface du sol
- température de surface foliaire
- albédo de la végétation, rugosité\*

Variables de flux :

- flux de chaleur latente\* du couvert (énergie nécessaire aux échanges thermiques par conduction à la transformation de l'eau liquide en eau vapeur dans la plante)
- flux de chaleur sensible\* du couvert (énergie nécessaire au réchauffement/refroidissement de l'air au contact de surfaces plus chaudes ou plus froides)
- flux de chaleur dans le sol

## Eau

Variables d'état :

- stockage de l'eau dans la canopée (après interception et écoulement des précipitations au sol)
- teneur en eau des organes
- potentiel hydrique dans les différents compartiments de la plante, des individus, strates...
- conductance stomatique
- potentiel hydrique du sol
- contenu en eau du sol, éventuellement par horizon

Variables de flux :

- flux d'eau (ETP, ETR, transpiration, évaporation du sol, drainage)
- interception de l'eau par la canopée

## Carbone, volume et biomasse

Variables d'état :

- indice foliaire (LAI) total, par strate, espèce, arbre
- production primaire brute\* (PPB, GPP pour *Gross Primary Production* en anglais)
- production primaire nette\* (PPN, NPP pour *Net Primary Production* en anglais)
- biomasse des différents compartiments (feuilles, branches, troncs, racines), production en surface terrière, volume du peuplement, par espèces, strate, cohorte, individus
- stocks de carbone dans la biomasse par strate (arbres et sous-étage), individus, compartiment (feuilles, branches, troncs, racines)
- dimensions des arbres (hauteur, diamètre tronc, volume, extension verticale et horizontale du houppier)
- état des réserves carbonées
- stocks de carbone organique du sol
- concentration en CO<sub>2</sub> dans le couvert
- bois mort cumulé

Variables de flux :

- flux de carbone (photosynthèse, respiration de croissance, respiration d'entretien des différents organes, respiration du sol)

- croissance en biomasse totale, croissance par compartiments (feuilles, branches, troncs, racines), par arbre, largeurs de cernes
- mise en réserve, mobilisation des réserves
- taux de mortalité
- recrutement (arbres dépassant une dimension donnée, en général une valeur du diamètre à 1,30 m)
- bois récolté, distribution en dimension (si gestion)
- chute annuelle de litière

## Autres

### Variables d'état :

- stocks d'azote dans la biomasse par strate (arbres et sous-étage), individus, compartiment (feuilles, branches, troncs, racines)
- stocks d'azote organique et minéral du sol
- isotopes de la cellulose, de la sève brute

Variables de flux : le flux d'azote (minéralisation, absorption racinaire, dénitrification [ $N_2$ ,  $N_2O$ ,  $NO_x$ ]).

### Variables de diagnostic :

- **indice de stress hydrique** (définition variable selon les modèles)
- **taux de cavitation** des individus
- **taux de mortalité**
- distribution en qualité des produits récoltés, valeur commerciale (si gestion)
- dendromicrohabitats<sup>36</sup>
- score écologique (comprenant la biodiversité)

---

36. Microhabitats associés à la structure normale ou pathologique d'un arbre (cavité, fourche, balai de sorcière, broussin...), pouvant abriter des espèces particulières.

## Chapitre 5

# Fiches modèles fonctionnels

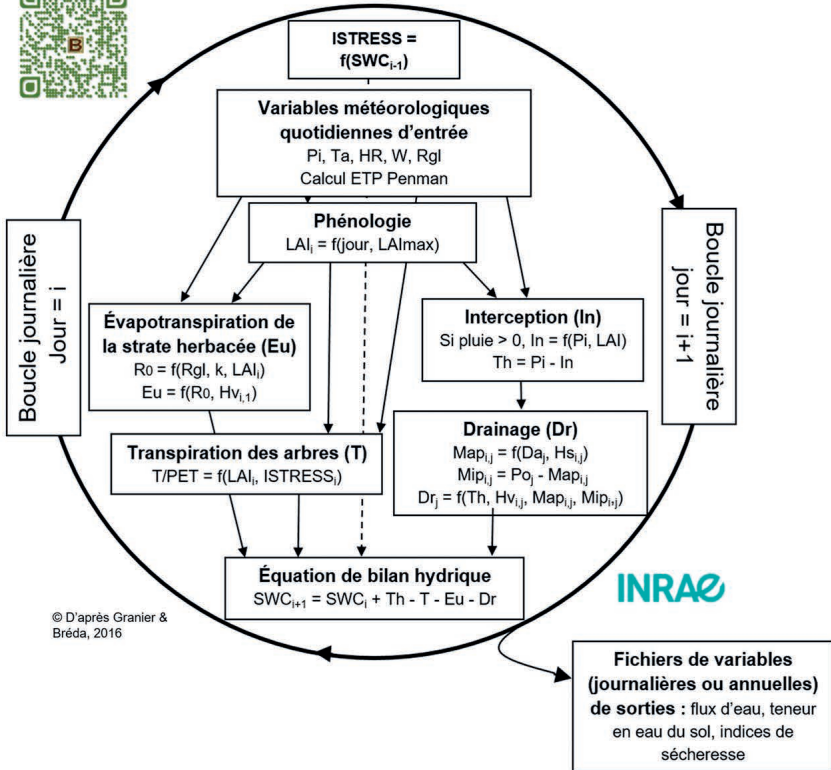
Ces fiches récapitulent les caractéristiques de chacun des quinze modèles présentés, classés par ordre alphabétique.

Biljou	
Libellé	Biljou
Filiation	Aucune
Auteur(s)	André Granier, Nathalie Bréda
Développeur(s)	André Granier, Nathalie Bréda
Objectif	Calculer les flux élémentaires d'eau au sein des peuplements forestiers et des indices d'intensité, de précocité et de durée du déficit hydrique des peuplements forestiers
Langage	Turbo Pascal
Spatialisation-résolution	Sans
Interaction entre entités voisines	Non
Niveau de fonctionnement	Arbre moyen
Niveau de sortie	Peuplement à pays
Résolution temporelle	Journalière
Échelle temporelle de sortie	Journalière à pluriannuelle
Espèces	Non considéré (séparation décidu/sempervirent)
Types de peuplement	Version web : décidus ou sempervirent Version recherche : décidus, sempervirent, mixte
Évolution de l'environnement	Climat CO <sub>2</sub> <i>via</i> son effet sur l'ETP (évapotranspiration potentielle*) Propriétés hydrodynamiques des sols
Gestion	Possibilité de la prendre en compte par la réduction du LAI*



<b>Processus* représentés</b>	Évapotranspiration réelle* (incluant la régulation en situation de déficit hydrique), interception de la pluie, écoulement le long des troncs, drainage, évaporation du sol et de la strate herbacée, état hydrique du sol (contenu relatif en eau du sol) <b>Version recherche</b> : en plus, potentiel hydrique* de base quotidien
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	<b>Couvert</b> : type de couvert (décidu et sempervirent), Indice foliaire (LAI), date de débourrement et chute des feuilles pour les décidus <b>Sol-racine</b> : pour chaque couche de sol (version web : 2 ou 3 couches ; version recherche : 2 à n couches) : épaisseur, réserve utile* par couche de sol, humidité pondérale à pF 4,2 (point de flétrissement permanent*), densité apparente, pourcentage du total de racines fines par couche
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement global, température, humidité relative ou déficit de saturation de l'air, précipitation, vitesse du vent <b>Version web</b> : calcul d'une ETP Penman couvert forestier <b>Version recherche</b> : au choix, ETP Penman ou Penman Monteith
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Latitude, longitude, altitude
<b>Sorties principales</b>	Transpiration*, évaporation du sol, contenu en eau du sol et indice de déficit hydrique annuel (intensité, précocité et durée)
<b>Temps de calcul</b>	Seconde à minute pour des simulations de quelques années à quelques décennies
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	- Largement éprouvé - Facilité d'utilisation - Faible nombre de paramètres requis - Site Internet dédié
<b>Faiblesses</b>	Peuplement en une dimension
<b>Évolutions prévues</b>	Cartographies nationales d'indicateurs de sécheresse, en climat passé et futur consultables sur le site Internet dédié
<b>Contacts/liens</b>	<a href="https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/presentation">https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/presentation</a> nathalie.breda@inrae.fr
<b>Références</b>	Granier A., Bréda N., Biron P., Villette S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. <i>Ecological Modelling</i> , 116, 269-283, <a href="https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00205-1">https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00205-1</a> .  Granier A., Badeau V., Ehinger G., Maurice D., Grosdidier M., Robert N., Bréda N., 2016. Modelling water balance of forests with Biljou®. <i>In : Forest and the Water Cycle: Quantity, quality, management</i> (P. Lachassagne, M. Laforgue, eds.), chapter 2.4, Cambridge Scholars Publishing, Newcastle upon Tyne, R.-U., 136-152.
<b>Guide d'utilisation</b>	<a href="https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/presentation">https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/presentation</a>

Lien vers le site web dédié



© D'après Granier & Bréda, 2016

**Paramètres du site**  
 Coordonnées géographiques  
 Date de débournement et chute des feuilles (décidus)  
 Coefficient d'extinction du rayonnement : k  
 LAI maximum : LAImax  
 Contenu en eau du sol initial  
 Nombre de couches de sol, avec pour chacune :  
 - réserve en eau utile (RU<sub>j</sub>)  
 - pourcentage de racines fines (Racines<sub>j</sub>)  
 - densité apparente (Da<sub>j</sub>)  
 - teneur en eau à Ψ<sub>soil</sub> = -1,5 MPa

**Variables et indices**  
 Ta : température de l'air  
 HR : humidité relative de l'air  
 Pi : précipitations  
 W : vitesse du vent  
 Rgl : rayonnement global  
 R<sub>0</sub> : rayonnement global sous le couvert  
 ETP : évapotranspiration potentielle  
 Penman  
 Th : pluie au sol  
 SWC : contenu en eau du sol dans la zone enracinée  
 i : jour dans l'année  
  
 Pour chaque couche de sol j [1..n] :  
 Dr<sub>j</sub> : drainage  
 HV<sub>j</sub> : contenu volumique en eau du sol  
 Hs<sub>j</sub> : contenu gravimétrique en eau du sol  
 Da<sub>j</sub> : densité apparente  
 Po<sub>j</sub> : porosité totale du sol  
 Map<sub>j</sub> : macroporosité du sol  
 Mip<sub>j</sub> : microporosité du sol

Schéma/illustration

Structure du modèle Biljou.

<b>CASTANEA</b>	
<b>Libellé</b>	CASTANEA
<b>Filiation</b>	Aucune
<b>Auteur(s)</b>	Éric Dufrière, Hendrik Davi, Christophe François, Nicolas Delpierre
<b>Développeur(s)</b>	Éric Dufrière, Valérie Le Dantec, Hendrik Davi, Gueric Lemaire, Christophe François, Nicolas Delpierre, Nicolas Martin, Joannès Guillemot
<b>Objectif</b>	Modéliser les flux de carbone, d'eau et la croissance à l'échelle du peuplement
<b>Langage</b>	Fortran 90 ou Java (sous Capsis)
<b>Spatialisation-résolution</b>	Transfert radiatif à plusieurs niveaux (30) dans la végétation. Pas de résolution spécifique. La résolution est pilotée par la résolution du forçage climatique. La maille s'étend de la parcelle à quelques kilomètres pour les applications à l'échelle de la France, jusqu'à 0,5° de latitude/longitude pour les simulations en Europe.
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Arbre moyen
<b>Niveau de sortie</b>	Peuplement à pays, Europe
<b>Résolution temporelle</b>	De la demi-heure à la journée selon les processus
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	De l'heure à la durée de révolution forestière, soit 150 à 200 ans
<b>Espèces</b>	Hêtre commun, chêne sessile/pédonculé, pin sylvestre, pin maritime, épicéa, sapin pectiné, chêne vert, chêne pubescent
<b>Types de peuplement</b>	Monospécifique
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat, CO <sub>2</sub>
<b>Gestion</b>	Couplé à un module de gestion pour répartir la croissance entre arbres du peuplement
<b>Processus* représentés</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Interception du rayonnement, photosynthèse*, respiration autotrophe, phénologie* des feuilles et du bois</li> <li>• Interception des précipitations, transpiration*, bilan hydrique*</li> <li>• Décomposition de la matière organique du sol, respiration hétérotrophe du sol</li> <li>• Allocation des composés carbonés et azotés aux organes</li> <li>• Absorption racinaire de l'azote</li> </ul>
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	Capacité photosynthétique, conductance stomatique (Ball et Berry), respiration des organes, propriétés optiques des feuilles (transmittance* et réflectance*)
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement global ou photosynthétiquement actif, température et humidité relative de l'air, précipitation, vitesse du vent
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Réserve utile* maximale du sol, LAI*, biomasse des compartiments, SLA*, contenu en azote des feuilles (en option)

Sorties principales

**Variables d'état**

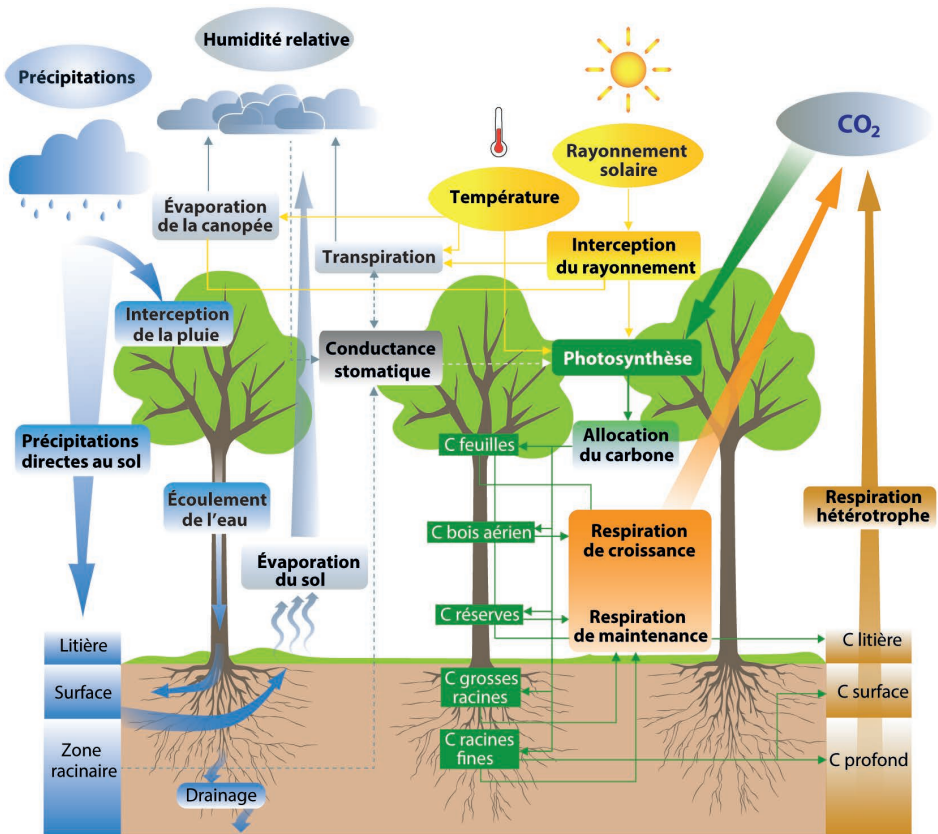
Biomasses des différents organes, état des réserves carbonées, contenu en eau du sol, stocks de carbone organique du sol, stocks d'azote organique et minéral du sol

**Variables diagnostiques**

**Carbone** : photosynthèse\*, respirations de croissance et d'entretien des différents organes, *croissance des différents organes (hauteur, largeur de cerne), production*

**Eau** : transpiration, évaporation du sol, drainage, *bilan hydrique, indice stress hydrique*

**Énergie** : réflectance\* du couvert, rayonnement net, flux de chaleur sensible\*, flux de chaleur latente\*, flux d'énergie dans le sol



Schéma/illustration

**Représentation schématique du modèle CASTANEA.**

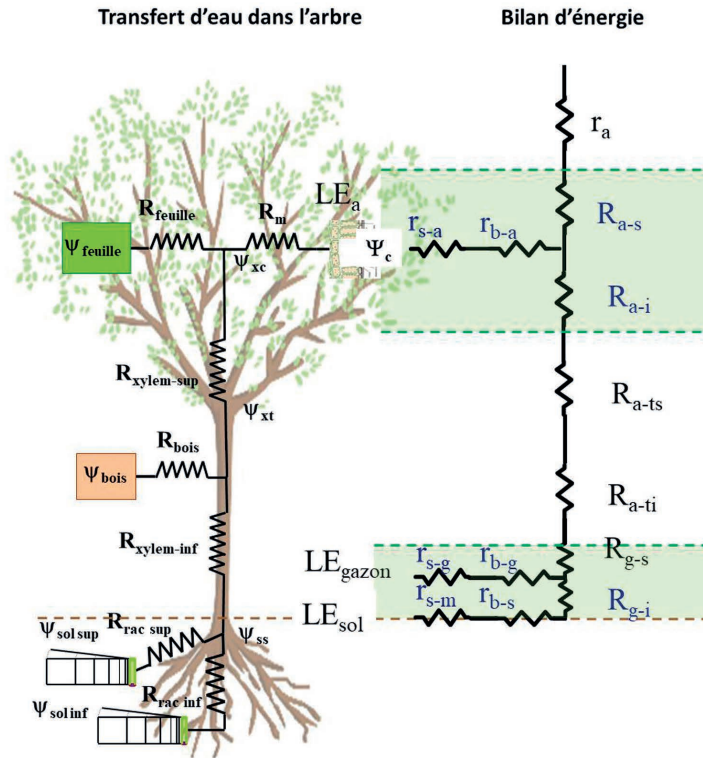
Le flux d'eau sont représentés à gauche, les flux de carbone à droite. Les ellipses représentent les variables d'entrée, les rectangles les compartiments, les rectangles à coins arrondis les processus simulés par le modèle. Les flèches en trait plein représentent les flux de carbone ou d'eau entre compartiments. Les flèches en trait pointillé correspondent à l'influence du contenu en eau du sol et de l'humidité de l'air sur l'ouverture des stomates\*, ainsi qu'au contrôle stomatique de la transpiration et de la photosynthèse\*.

<b>Temps de calcul</b>	0,8 s/an sous Capsis 0,2 s/an en Fortran 90 @Core i9 3,6 GHz
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	Testé dans de larges conditions biologiques et climatiques, sur les sites à flux forestiers européens, le réseau Renecofor, l'IGN (Institut national de l'information géographique et forestière).
<b>Limites-faiblesses</b>	Limité aux peuplements fermés et de plus de 25 ans (suppose une répartition régulière du feuillage sur toute la surface)
<b>Évolutions prévues</b>	Simulation du cycle de l'azote (existe en version Fortran, pas sous Capsis) Reproduction
<b>Particularités/ remarques</b>	Intégré à Capsis
<b>Contacts/liens</b>	eric.dufrene@universite-paris-saclay.fr nicolas.delpierre@universite-paris-saclay.fr christophe.francois@universite-paris-saclay.fr hendrik.davi@inrae.fr <a href="https://www6.inrae.fr/basc/Recherche/Modeles/CASTANEA">https://www6.inrae.fr/basc/Recherche/Modeles/CASTANEA</a>
<b>Références</b>	Dufrène E., Davi H., François C., Le Maire G., Le Dantec V., Granier A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. <i>Ecological Modelling</i> , 185, 407-436, <a href="https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004">https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004</a> .
<b>Guide d'utilisation</b>	Non

## CONTINUUM

<b>Libellé</b>	CONTINUUM sol-plante-atmosphère
<b>Filiation</b>	MODD (Model of Ozone Deposition and Detoxification), Andrée Tuzet STAMP (Model of Stomatal Ammonia Compensation Point), Raia Massad, Andrée Tuzet
<b>Auteur(s)</b>	Andrée Tuzet, André Granier et Alain Perrier
<b>Développeur(s)</b>	Andrée Tuzet
<b>Objectif</b>	Modéliser les échanges énergétiques et hydriques d'un couvert forestier et la régulation stomatique
<b>Langage</b>	Fortran 90
<b>Spatialisation- résolution</b>	Sans
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Arbre moyen (feuilles, tronc, racines)
<b>Niveau de sortie</b>	Arbre moyen (feuilles, tronc, racines)
<b>Résolution temporelle</b>	De la minute à la demi-heure selon les processus
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Demi-heure
<b>Espèces</b>	Hêtre et toutes les espèces pour lesquelles les caractéristiques physiques sont connues
<b>Types de peuplement</b>	Monospécifique
<b>Compartiments hors strate arborée pris en compte</b>	Strate herbacée
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat, CO <sub>2</sub>
<b>Gestion</b>	Non
<b>Processus* représentés</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Bilan radiatif, bilan d'énergie, bilan hydrique* du sol</li> <li>• Photosynthèse*, respiration autotrophe, flux de CO<sub>2</sub> du sol</li> <li>• Transfert d'eau dans la plante, réservoirs feuilles et tronc, absorption d'eau par les racines, régulation stomatique, cavitation*</li> <li>• Interception des précipitations</li> <li>• Stockage de chaleur dans l'air et les éléments de la végétation (feuilles, branches, tronc)</li> </ul>
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Caractéristiques hydrodynamiques du sol et des réservoirs plante ; volume des réservoirs plante, résistances hydrauliques</li> <li>• Structure de l'interface végétation-atmosphère (hauteur de la végétation, indice foliaire, profondeur racinaire, densité racinaire...)</li> <li>• Propriétés physiques de l'interface végétation-atmosphère (albédo*, émissivité*, rugosité*, paramètres biochimiques de la photosynthèse...)</li> </ul>
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement global, rayonnement atmosphérique, température et humidité de l'air, concentration en CO <sub>2</sub> de l'air, vitesse du vent, pluie

<b>Autres variables* d'entrée</b>	Initialisation : contenu en eau du sol, contenu en eau des réservoirs plante
<b>Sorties principales</b>	<p><b>Bilan d'énergie</b> : rayonnement net, flux de chaleur sensible* du couvert, flux de chaleur latente* du couvert, flux de chaleur dans le sol, température des feuilles, température de surface du sol</p> <p><b>Transfert d'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère</b> : flux d'eau dans la plante, potentiel de l'eau dans les différents compartiments plante, conductance* stomatique, potentiel et humidité du sol</p> <p><b>Flux de CO<sub>2</sub> du couvert</b> : photosynthèse du couvert, concentration en CO<sub>2</sub> dans le couvert, flux de CO<sub>2</sub> du sol</p>
<b>Temps de calcul</b>	3-4 minutes/an
<b>Déterministe/stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	Le modèle de continuum sol-plante-atmosphère est un modèle d'échange de masse et d'énergie au niveau des couverts végétaux qui résout explicitement les échanges de chaleur, de vapeur d'eau et de gaz carbonique, et le transfert d'eau dans la plante. Dans ce modèle, un véritable couplage bilan d'énergie - bilan hydrique permet de gérer les transferts d'eau dans la plante et leurs régulations
<b>Limites-faiblesses</b>	Résolution numérique d'un système d'équations non linéaires qui implique des pas de temps courts pour le calcul et donc plus longs en simulation, pour éviter des instabilités dans les résultats
<b>Évolutions prévues</b>	Adaptation du modèle aux alignements d'arbres dans une rue en milieu urbain
<b>Contacts/liens</b>	andree.tuzet@inrae.fr
<b>Références</b>	<p>Tuzet A., Perrier A., Leuning R., 2003. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. <i>Plant, Cell and Environment</i>, 26 (7), 1097-1116, <a href="https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x">https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x</a>.</p> <p>Tuzet A., Perrier A., 2008. Modeling the dynamics of water flow through plants, role of capacitance in stomatal conductance, and plant water relations. In : <i>Response of Crops to Limited Water: Understanding and modeling water stress effects on plant growth processes</i>, Advances in Agricultural Systems Modeling Series 1, ASA/CSSA/SSSA, Madison, États-Unis, 145-164, <a href="http://dx.doi.org/10.2134/advagricsystmodel1.c5">http://dx.doi.org/10.2134/advagricsystmodel1.c5</a>.</p> <p>Tuzet A., Granier A., Betsch P., Peiffer M., Perrier A., 2017. Modelling hydraulic functioning of an adult beech stand under non-limiting soil water and severe drought condition. <i>Ecological Modelling</i>, 348, 56-77, <a href="http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.01.007">http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.01.007</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	Non



Schéma/illustration

**Représentation schématique du modèle de continuum sol- plante- atmosphère.**

Dans ce modèle, un véritable couplage bilan d'énergie - bilan hydrique permet de gérer les transferts d'eau dans l'arbre et leurs régulations. Le diagramme de gauche représente ces transferts d'eau ( $LE_a$  est la transpiration\* de l'arbre,  $LE_{gazon}$  la transpiration du gazon et  $LE_{sol}$  l'évaporation du sol) ; les symboles « R » correspondent à des résistances hydrauliques ( $R_m$ , résistance xylème - cavité sous-stomatique,  $R_{feuille}$  résistance xylème-réservoir,  $R_{xylem-sup}$  et  $R_{xylem-inf}$  résistances du xylème,  $R_{rac sup}$  et  $R_{rac inf}$  résistances des racines). Les potentiels thermodynamiques de l'eau sont notés  $\Psi$  ( $\Psi_c$ , potentiel dans la cavité sous-stomatique ;  $\Psi_{xc}$ , potentiel à la jonction feuille-xylème ;  $\Psi_{xt}$ , potentiel xylème ;  $\Psi_{ss}$ , potentiel à la jonction xylème-racine ;  $\Psi_{sol sup}$  et  $\Psi_{sol inf}$  potentiel sol dans les deux couches de sol ;  $\Psi_{feuille}$ , potentiel réservoir feuille et  $\Psi_{bois}$ , potentiel tronc). Le diagramme de droite représente les échanges de vapeur d'eau au sein du couvert qui sont une des composantes du bilan d'énergie ;  $r_a$  est la résistance aérodynamique, les symboles R correspondent aux résistances au transfert turbulent\* dans le couvert ( $R_{a-s}$  et  $R_{a-i}$  sont respectivement celles des zones supérieure et inférieure du houppier,  $R_{a-ts}$  et  $R_{a-ti}$  celles de la zone tronc,  $R_{g-s}$  et  $R_{g-i}$  celles du gazon). Les symboles r correspondent aux résistances, stomatique et de couche limite\* ( $r_{s-a}$  et  $r_{b-a}$  sont respectivement les résistances, stomatique et de couche limite du houppier,  $r_{s-g}$  et  $r_{b-g}$  sont celles du gazon,  $r_{b-s}$  est la résistance de couche limite de la surface du sol et  $r_{s-m}$  est la résistance au transfert de vapeur d'eau de la couche sèche qui se forme à la surface du sol du fait de l'évaporation (couche appelée *mulch*).



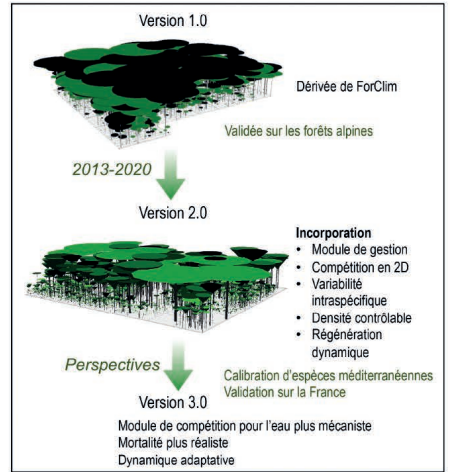
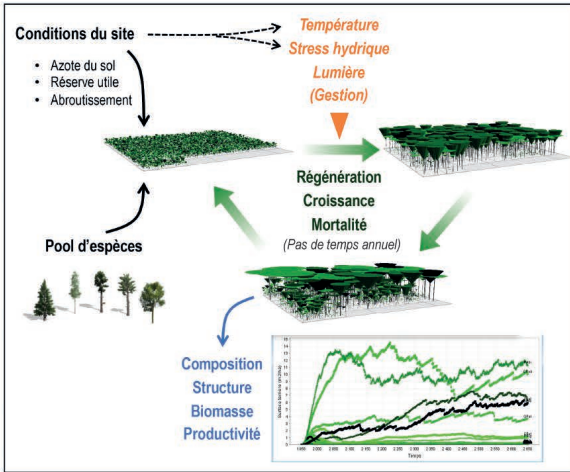
<b>ForCEEPS</b>	
<b>Libellé</b>	ForCEEPS (Forest Community Ecology and Ecosystem Processes)
<b>Filiation</b>	ForCLIM (ETH Zürich)
<b>Auteur(s)</b>	Xavier Morin
<b>Développeur(s)</b>	Xavier Morin, François de Coligny
<b>Objectif</b>	Modéliser l'interaction entre arbres pour étudier la coexistence des espèces et le fonctionnement de l'écosystème, en considérant la compétition pour la lumière modulée par des facteurs environnementaux (stress hydrique, température, sol)
<b>Langage</b>	Java (sous Capsis)
<b>Spatialisation-résolution</b>	Cellules de 400 à 1 000 m <sup>2</sup>
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non. La compétition entre arbres pour la lumière est gérée au sein d'une cellule (arbres compétiteurs = arbres plus grands)
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Individu, peuplement
<b>Niveau de sortie</b>	Individu, peuplement
<b>Résolution temporelle</b>	Année (avec résolution mensuelle pour le calcul du stress hydrique et des degrés-jours pour la croissance)
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	De l'année au siècle
<b>Espèces</b>	Environ 40 espèces européennes (ForClim + ForCEEPS), dont 15 avec calibration plus robuste (ForCEEPS)
<b>Types de peuplement</b>	Monospécifique ou mélangé, tous types de structure
<b>Compartiments hors strate arborée pris en compte</b>	Herbivorie sur les adultes (insectes, calibré pour seulement 2 espèces pour le moment) et sur les semis (grands herbivores, toutes espèces)
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat
<b>Gestion</b>	Oui (module de gestion)
<b>Processus* représentés</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Bilan hydrique du sol, calcul de sommes de températures</li> <li>• Interception des précipitations</li> <li>• Régénération, croissance (empirique, en fonction de la taille de l'arbre et de facteurs réducteurs comme la compétition pour la lumière ou le stress hydrique), mortalité (fonction de la croissance)</li> <li>• Développement du houppier</li> </ul>
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Caractéristiques du sol et climatiques du site</li> <li>• Par espèce : tolérance à l'ombre, au stress hydrique, niche de régénération liée à la température, paramètre de croissance optimale, taille maximale, âge maximal, allométrie diamètre-hauteur...</li> </ul>
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Température et précipitations mensuelles
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Réserve utile* du sol, azote du sol, état initial du peuplement : composition en espèces ( <i>a minima</i> ), structure du peuplement (possible)
<b>Sorties principales</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Biomasse et surface terrière individuelle, de l'espèce et du peuplement</li> <li>• Séries de croissance individuelle, de l'espèce et du peuplement</li> <li>• LAI* par arbre et du peuplement</li> <li>• Bois mort cumulé</li> <li>• Bois récolté (si gestion)</li> </ul>

**ForCEEPS**

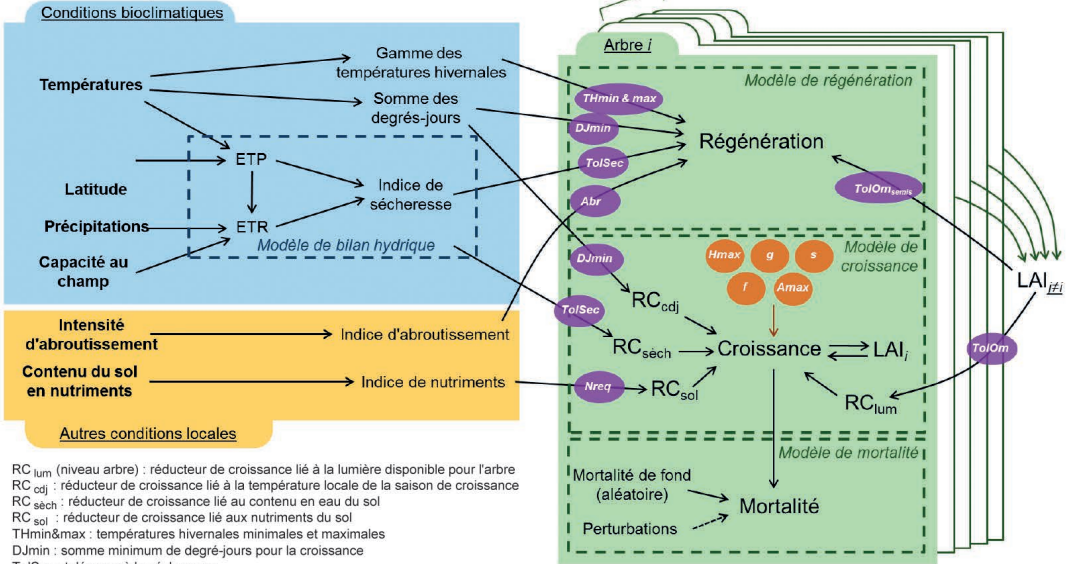
(FORest Community Ecology and Ecosystem Processes)



Principe = description quantitative de la **dynamique** de populations d'arbres en fonction de **contraintes**



**Résumé des processus contenus dans ForCEEPS**



RC<sub>lum</sub> (niveau arbre) : réducteur de croissance lié à la lumière disponible pour l'arbre  
 RC<sub>cdj</sub> : réducteur de croissance lié à la température locale de la saison de croissance  
 RC<sub>séch</sub> : réducteur de croissance lié au contenu en eau du sol  
 RC<sub>sol</sub> : réducteur de croissance lié aux nutriments du sol  
 THmin&max : températures hivernales minimales et maximales  
 DJmin : somme minimum de degré-jours pour la croissance  
 TolSec : tolérance à la sécheresse  
 Abr : tolérance à l'abrouissement  
 Nreq : tolérance à de faibles teneurs en nutriments dans le sol  
 TolOm : tolérance ombrage  
 Hmax : hauteur maximale  
 Amax : âge maximal  
 g : croissance optimale  
 s : allométrie diamètre-hauteur  
 f : type de feuillage  
 Ellipses orange : paramètres spécifiques intrinsèques (croissance, allométrie...)  
 Ellipses violettes : paramètres spécifiques sous contrainte environnementale (tolérance, exigence)

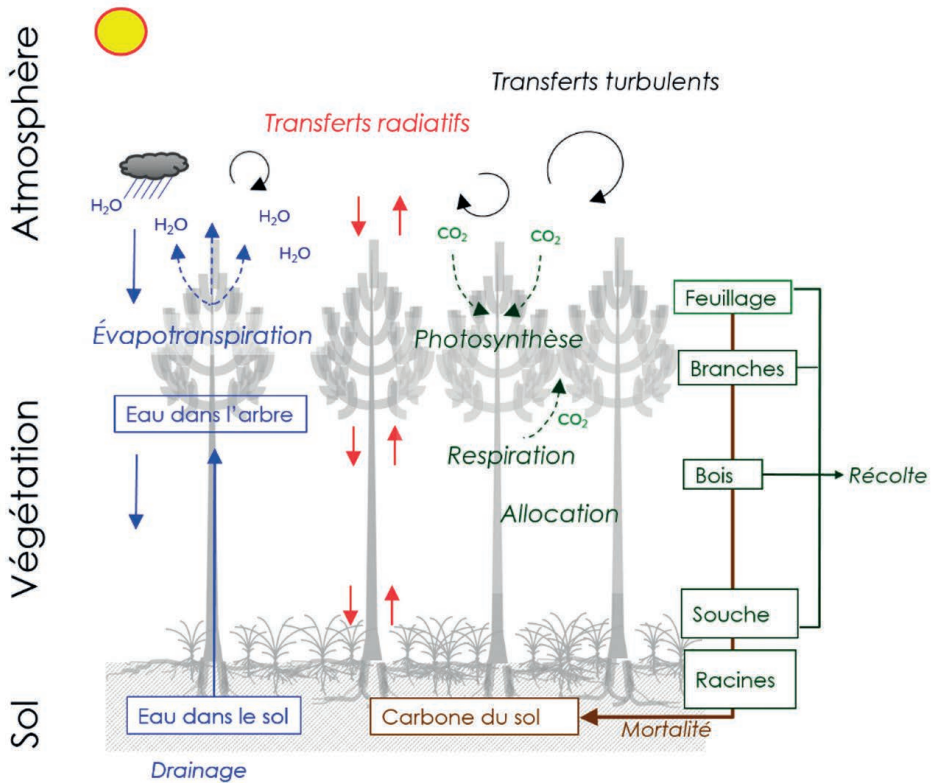
**Schéma/illustration**

**Structure schématique du modèle ForCEEPS : principaux processus, variables et paramètres.**

<b>Temps de calcul</b>	1-5 min/simulation (selon nombre d'espèces et d'années)
<b>Déterministe/stochastique</b>	Déterministe (mais avec des processus empiriques)
<b>Forces</b>	Le modèle fournit un cadre pour tester les processus d'assemblage dans les communautés et l'effet de la diversité sur le fonctionnement, sans requérir des indices de compétition par exemple. ForCEEPS est suffisamment générique pour prédire avec précision la productivité des peuplements de forêts dont la composition en espèces et les conditions climatiques diffèrent, tout en utilisant seulement un ensemble réduit de paramètres pour chaque espèce. Le modèle privilégie la généralité et le réalisme, au prix d'une précision nécessairement parfois peu robuste. Le modèle peut simuler des arbres ayant leurs propres caractéristiques (diversité intraspécifique).
<b>Limites-faiblesses</b>	Approche parfois empirique. Parfois, manque de précision. Paramètres parfois difficiles à documenter.
<b>Évolutions prévues</b>	Incorporer la compétition pour l'eau. Remplacer certains paramètres par des traits plus physiologiques.
<b>Particularités/remarques</b>	Le modèle est conçu pour être modulaire, avec possibilité d'inclure ou non certains processus. Validé sur la productivité en France (à court terme) et sur la composition en espèces (à long terme).
<b>Contacts/liens</b>	xavier.morin@cefe.cnrs.fr
<b>Références</b>	<p>Morin X., Bugmann H., de Coligny F., Martin-StPaul N., Cailleret M., Limousin J.-M., Ourcival J.-M., Prevosto B., Simioni G., Toigo M., Vennetier M., Catteau E., Guillemot J., 2021. Beyond forest succession: a gap model to study ecosystem functioning and tree community composition under climate change. <i>Functional Ecology</i>, 35, 955-975, <a href="https://doi.org/10.1111/1365-2435.13760">https://doi.org/10.1111/1365-2435.13760</a>.</p> <p><b>Pour ForClim :</b>  Bugmann H.K.M., 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. <i>Ecology</i>, 77, 2055-2074, <a href="https://doi.org/10.2307/2265700">https://doi.org/10.2307/2265700</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	Non (en cours de développement)

GO+	
<b>Libellé</b>	GO+
<b>Filiation</b>	Graeco
<b>Auteur(s)</b>	Alexandre Bosc, Simon Martel, Valérie Moreaux, Denis Loustau, Christophe Moisy
<b>Développeur(s)</b>	(Actuellement) S. Martel, V. Moreaux, D. Loustau, S. Figuères
<b>Objectif</b>	Bilans d'énergie, eau carbone, croissance, cycle azote et phosphore, production des forêts tempérées sous toutes formes de gestion et sous forçage climatique à long terme (> 2100) et court terme (2030)
<b>Langage</b>	Python 3
<b>Spatialisation-résolution</b>	Sans
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Arbre individu, peuplement, strate herbacée
<b>Niveau de sortie</b>	Arbre, peuplement, paysage, massif forestier, région, France, Europe
<b>Résolution temporelle</b>	Heure
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Heure, jour, année et plus
<b>Espèces</b>	Hêtre, douglas, eucalyptus, pins, chênes (en cours)
<b>Types de peuplement</b>	Réguliers monospécifiques
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat, sol
<b>Gestion</b>	Conduite en taillis, futaie ou libre évolution. Prise en compte de la préparation du sol, la régénération, le débroussaillage, le dépressage, les éclaircies, les coupes, l'exportation des troncs, branches et souches. Couplage fonctionnel avec un modèle de cycle de vie produits (CAT, Pichancourt <i>et al.</i> , 2018) et de stabilité au vent (ForestGALES, Gardiner <i>et al.</i> , 2006).
<b>Processus* représentés</b>	Échanges radiatifs (schéma ombre-soleil 3 couches), flux de chaleur, photosynthèse* (Farquhar, 1980, 1982), respiration (Ryan, 1991), transpiration* (Jarvis, 1976), hydraulique, phénologie* (plusieurs options implémentées), croissance (allométrie), mortalité, modèle de bilan de carbone du sol (RothC ; Coleman et Jenkinson, 1996), bilan hydrique* du sol, régime phréatique
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	Nombre > 200
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	CO <sub>2</sub> , température, vent, rayonnement solaire, précipitations, humidité de l'air
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Itinéraire technique sylvicole (ITK), données initiales sol et peuplement, y compris strate herbacée
<b>Sorties principales</b>	Rayonnement net, transpiration, température de surface, flux de carbone, eau, énergie, production primaire brute*, respiration, stocks de carbone dans la biomasse (feuilles, branches, troncs, racines) des strates arbres et sous-étage, stocks de carbone et d'eau du sol

Variables forestières classiques (diamètre, hauteur moyenne, diamètre et hauteur moyenne des arbres dominants, surface terrière, volume sur pied, production en volume, distribution en dimension des produits récoltés), relations hydriques, fonctionnement stomatique



Schéma/  
illustration

#### Principaux processus décrits dans le modèle GO+.

Le modèle décrit les échanges de masse (carbone, eau) et d'énergie (rayonnement, chaleur, vent) dans le système sol-végétation-atmosphère. Ces échanges déterminent le bilan d'énergie, les cycles du carbone et de l'eau. Il prend en compte les processus de transfert turbulent\*, de transfert radiatif, l'évapotranspiration\*, la photosynthèse, la respiration, la répartition du carbone dans les plantes, la croissance, la phénologie, la mortalité et la minéralisation du carbone dans le sol.

La végétation est décrite en deux couches ou strates : les arbres et la végétation accompagnatrice. Les deux couches de végétation sont dynamiques : les parties aériennes et souterraines des plantes suivent un cycle phénologique incluant les phases de dormance, débourrement, croissance et mortalité. La mortalité est déclenchée par les stress hydriques ou thermiques, les opérations sylvicoles et les récoltes. Les effets sur l'écosystème des principales opérations incluses dans un itinéraire technique sylvicole donné sont pris en compte : préparation du sol, gestion du sous-étage, éclaircies, recépage, coupe à blanc.

**Temps de calcul** 3 scénarios climatiques × 7 ITK différents × 3 classes de sol × 5 âges initiaux = 30 jours environ pour 9 000 pixels couvrant les forêts de plaine de la France entière à 8 × 8 km de 2006 à 2100

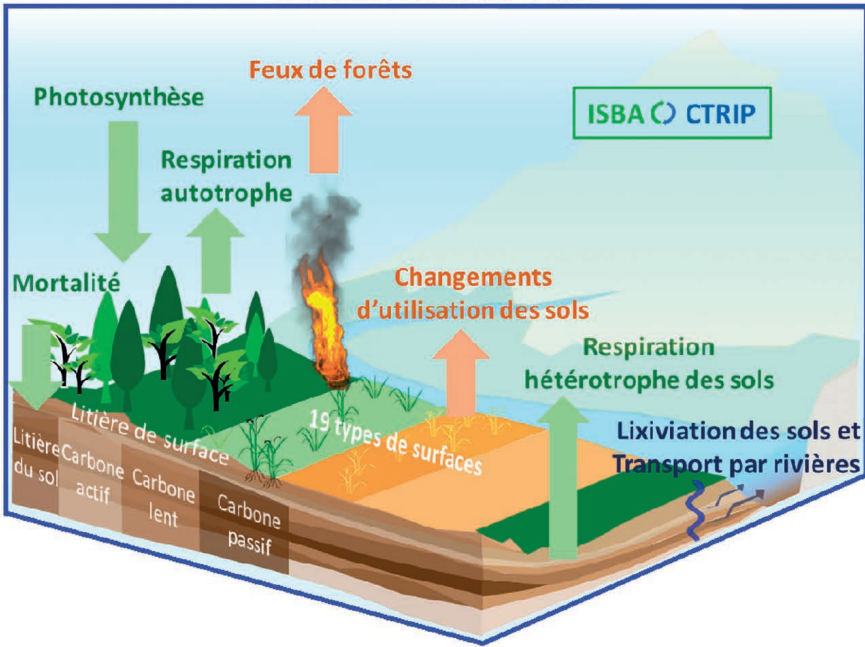
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe (pas de composante ou processus stochastique)
<b>Forces</b>	Prise en compte de scénarios climat × sylviculture
<b>Faiblesses</b>	Limites : peuplements réguliers, pas de cycle N et P évalué (prévu à l'issue d'un projet démarrant en mars 2020). Traits fonctionnels fixés, non évolutifs et homogènes sur le peuplement.
<b>Évolutions prévues</b>	Cycles N et P, peuplements irréguliers
<b>Particularités/ remarques</b>	Développé avec CNPF dans le cadre des projets Evafora (Ademe), Forêts-21 (MAA) et Biosylve (Ademe)
<b>Contacts/liens</b>	denis.loustau@inrae.fr  <b>Projet Forêts-21</b> <a href="https://forets21.inrae.fr/pelican3.1">https://forets21.inrae.fr/pelican3.1</a> contact-forets21@inrae.fr
<b>Références</b>	<p>Achat D.L., Martel S., Picart D., Moisy C., Augusto L., Bakker M.R., Loustau D., 2018. Modelling the nutrient cost of biomass harvesting under different silvicultural and climate scenarios in production forests. <i>Forest Ecology and Management</i>, 429, 642-653, <a href="https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.047">https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.047</a>.</p> <p>Ciais P., Loustau D., Bosc A., Ogée J., Dufrêne E., François C., Viovy N., Delage F., 2010. How will the production of French forests respond to climate change? An integrated analysis from site to country scale. <i>In : Forests, Carbon Cycle and Climate Change</i> (D. Loustau, ed.), Quæ, Versailles.</p> <p>Granier A., Bosc A., Kumari J., Carnus J.-M., Moreaux V., Rabemanantsoa T., Loustau D., Desprez-Loustau M.-L., Badeau V., Gritti E., Rabastens R., Piou D., Marçais B., Peylin P., BÉlouard T., Roques A., Robinet C., Le Bas C., Martin M., Arrouays D., 2015. FAST – Analyse et spatialisation de scénario intégré de changement global sur la forêt française. <i>In : Gestion et impacts du changement climatique</i> (C. Bakhache, M. Imbard, C. Millier, eds), Éditeur GIP Écofor, MEDDE, 97-112.</p> <p>Loustau D., Bosc A., Colin A., Ogée J., Davi H., François C., Dufrêne E., Deque M., Cloppe E., Arrouays D., Le Bas C., Saby N., Pignard G., Hamza N., Granier A., Breda N., Ciais P., Viovy N., Delage F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. <i>Tree Physiology</i>, 25, 813-823, <a href="https://doi.org/10.1093/treephys/25.7.813">https://doi.org/10.1093/treephys/25.7.813</a>.</p> <p>Loustau D., Ogée J., Dufrêne E., Deque M., Dupouey J.-L., Badeau V., Viovy N., Ciais P., Desprez-Loustau M.-L., Roques A., Chuine I., Mouillot F., 2007. Impacts of climate change on temperate forests and interaction with management. <i>In : Forestry and Climate Change</i> (P.H. Freer-Smith, M.S.J. Broadmeadow, J.M. Lynch, eds.), CABI, <a href="http://doi.org/10.1079/9781845932947.0000">http://doi.org/10.1079/9781845932947.0000</a>.</p> <p>Moreaux V., Martel S., Bosc A., Picart D., Achat D., Moisy C., Aussenac R., Chipeaux C. et al., 2020. Energy, water and carbon exchanges in managed forest ecosystems: description, sensitivity analysis and evaluation of the INRAE GO plus model, version 3.0. <i>Geoscientific Model Development</i>, 13, 5973-6009.</p> <p>Pichancourt J.-B., Manso R., Ningre F., Fortin M., 2018. A carbon accounting tool for complex and uncertain greenhouse gas emission life cycles. <i>Environmental Modelling and Software</i>, 107, 158-174, <a href="https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.06.005">https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.06.005</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	Oui (10 pages en anglais)

ISBA	
<b>Libellé</b>	ISBA (Interaction sol-biosphère-atmosphère)
<b>Filiation</b>	Noilhan et Planton, 1989
<b>Auteur(s)</b>	Clément Albergel, Ramdane Alkama, Aaron Boone, Jean-Christophe Calvet, Dominique Carrer, Bertrand Decharme, Christine Delire, Arsène Druel, Stéphanie Faroux, Anne-Laure Gibelin, Émilie Joetzjer, Sébastien Lafont, Patrick Le Moigne, Jean-François Mahfouf, Éric Martin, Valéry Masson, Marie Minvielle, Xavier Morel, Adrien Napoly, Joël Noilhan, Matthias Rocher, Roland Seferian, Diane Tzanos
<b>Développeur(s)</b>	Surfex-support@meteo.fr
<b>Objectif</b>	Représenter les surfaces terrestres dans les modèles atmosphériques (de climat et de prévision du temps) et hydrologiques. Réanalyser les variables climatiques terrestres sur plusieurs décennies, tout en représentant le cycle diurne. Suivre les sécheresses. Pouvoir fonctionner en tout lieu des surfaces terrestres.
<b>Langage</b>	Fortran 90
<b>Spatialisation-résolution</b>	Transfert radiatif à plusieurs niveaux dans la végétation, sol multicouche, échanges avec les aquifères (module CTRIP, Decharme <i>et al.</i> , 2019). Spatialisation réalisée dans le cadre de la plateforme de modélisation Surfex de Météo-France (Masson <i>et al.</i> , 2013). Maille de 300 m à l'échelle régionale à 100 km à l'échelle mondiale.
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Type fonctionnel de végétation (intramaille)
<b>Niveau de sortie</b>	Du paysage à la planète, par type fonctionnel de végétation
<b>Résolution temporelle</b>	Le plus souvent 5 à 30 minutes. Quelques secondes dans certaines simulations couplées avec l'atmosphère.
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Horaire, journalière ou mensuelle
<b>Espèces</b>	Types fonctionnels de végétation
<b>Types de peuplement</b>	Types fonctionnels de végétation
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat et CO <sub>2</sub> , changement d'occupation des sols
<b>Gestion</b>	Pas de gestion explicite dans la version actuelle du modèle. L'assimilation séquentielle de produits satellitaires de végétation est possible (module LDAS-Monde, Albergel <i>et al.</i> , 2017), avec l'option « NIT » décrivant un LAI* interactif mais pas les stocks de carbone pour l'instant.
<b>Processus* représentés</b>	Absorption du rayonnement, transpiration*, interception de la pluie et de la neige par la canopée, évaporation, sublimation, neige, photosynthèse*, respiration autotrophe et hétérotrophe, lixiviation du carbone des sols, phénologie*, mortalité ( <i>turnover</i> ), humidité du sol, ruissellement, drainage, bilan d'énergie (température de surface), irrigation, stockage du carbone, feux de forêt, changement d'occupation des sols, plaines inondées, permafrost physique

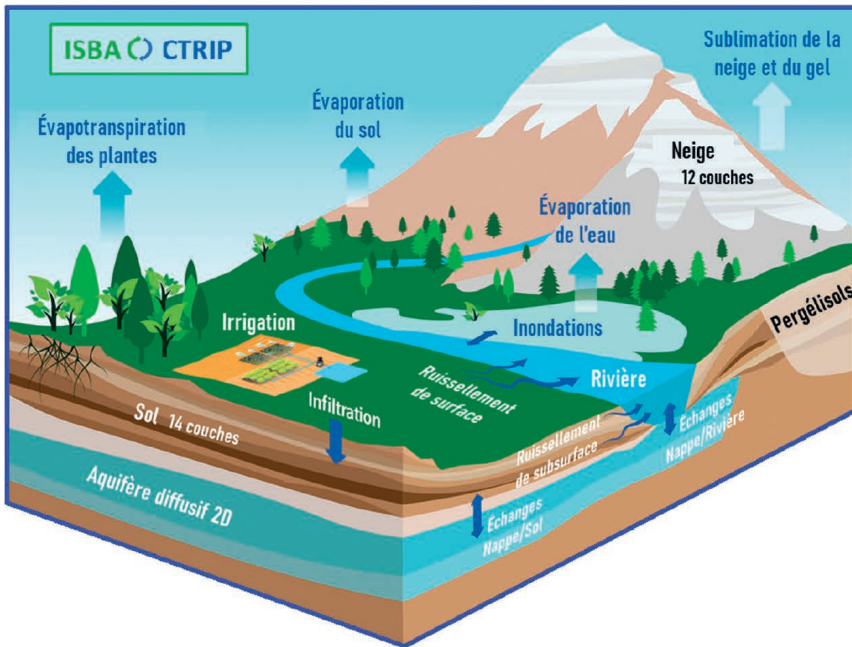
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	<p><b>Plantes :</b> capacité photosynthétique, plante en C3 ou C4, SLA* (<i>via</i> la teneur en azote des feuilles et la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub>), évitement ou tolérance au stress hydrique...</p> <p><b>Sol :</b> texture* et épaisseur des horizons (ou réserve utile*), effet de la matière organique sur les propriétés hydrauliques et thermiques</p>
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Température de l'air, humidité de l'air, vitesse du vent, précipitations, rayonnement solaire incident (avec les composantes directe et diffuse si possible), rayonnement atmosphérique infrarouge incident, teneur en CO <sub>2</sub> de l'atmosphère, pression atmosphérique
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Composition de la maille en types de végétation Profondeur du sol, hauteur des arbres, albédo* de surface (sol, végétation)
<b>Sorties principales</b>	Flux d'eau, d'énergie et de carbone. Humidité et température du sol Neige LAI, biomasse de la végétation, carbone du sol
<b>Temps de calcul</b>	Avec l'option « NIT », 200 s pour un jour de simulation à l'échelle mondiale à une résolution spatiale de 0,25° × 0,25° (correspondant environ à 340 000 points de grille) sur le superordinateur de Météo-France en 2019. Sur un PC de calcul classique, il faut environ 3 h 30 pour un jour de simulation à cette échelle.
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Modèle générique (un seul modèle pour tous les types de végétation) utilisable en tout point du monde</li> <li>• Phénologie pilotée par la photosynthèse permettant l'assimilation séquentielle de produits satellitaires de végétation</li> <li>• Représentation implicite du cycle de l'azote <i>via</i> la paramétrisation empirique de la teneur en azote massique des feuilles (peu de paramètres)</li> </ul>
<b>Faiblesses</b>	Les processus biologiques et les pratiques agricoles ne sont pas représentés en détail. Le cycle de l'azote n'est pas explicitement représenté.
<b>Évolutions prévues</b>	Représentation des barrages. Amélioration de la représentation des pratiques agricoles et de l'irrigation. Extension de l'assimilation de données à l'option NCB (comprenant les réservoirs de carbone de la végétation et du sol). Représentation des zones humides et de l'effet du dégel du permafrost sur les émissions de gaz à effet de serre.



## CYCLE DU CARBONE



## CYCLE DE L'EAU



Schéma/illustration Représentation du cycle du carbone et du cycle de l'eau dans le modèle ISBA. D'après Decharme *et al.* (2019), Delire *et al.* (2020).

---

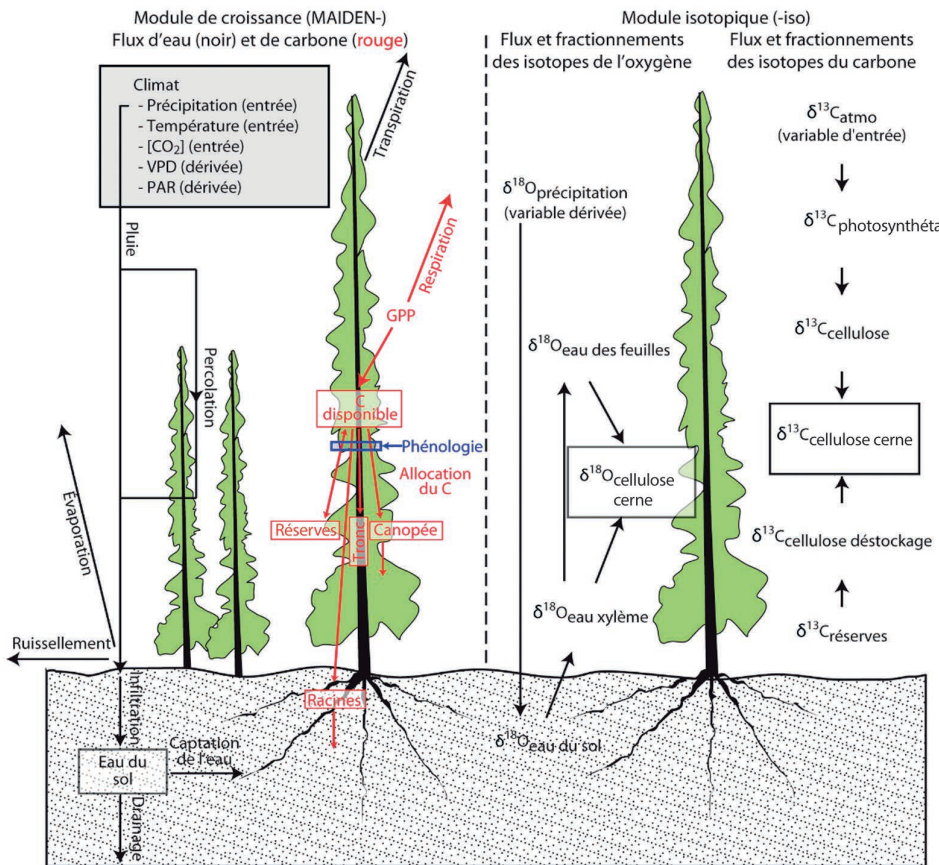
<b>Particularités/ remarques</b>	Il existe plusieurs versions du modèle. La plus ancienne ne simule pas la photosynthèse et ne représente que deux couches de sol.
<b>Contacts/liens</b>	patrick.lemoine@meteo.fr marie.minvielle@meteo.fr
<b>Références</b>	<p>Albergel C., Munier S., Leroux D.J., Dewaele H., Fairbairn D., Barbu A.L., Gelati E., Dorigo W., Faroux S., Meurey C. <i>et al.</i>, 2017. Sequential assimilation of satellite-derived vegetation and soil moisture products using SURFEX_v8.0: LDAS-Monde assessment over the Euro-Mediterranean area. <i>Geoscientific Model Development</i>, 10, 3889-3912, <a href="https://doi.org/10.5194/gmd-10-3889-2017">https://doi.org/10.5194/gmd-10-3889-2017</a>.</p> <p>Calvet J.-C., Noilhan J., Roujean J., Bessemoulin P., Cabelguenne M., Olioso A., Wigneron J., 1998. An interactive vegetation SVAT model tested against data from six contrasting sites. <i>Agricultural and Forest Meteorology</i>, 92, 73-95.</p> <p>Decharme B., Delire C., Minvielle M., Colin J., Vergnes J.-P., Alias A. <i>et al.</i>, 2019. Recent changes in the ISBA-CTRIP land surface system for use in the CNRM-CM6 climate model and in global off-line hydrological applications. <i>Journal of Advances in Modeling Earth Systems</i>, 11, 1207-1252, <a href="https://doi.org/10.1029/2018MS001545">https://doi.org/10.1029/2018MS001545</a>.</p> <p>Delire C., Sférian R., Decharme B., Alkama R., Calvet J.-C., Carrer D., Gibelin A.-L., Joetzjer E., Morel X., Rocher M., Tzanos D., 2020. The global land carbon cycle simulated with ISBA-CTRIP: improvements over the last decade. <i>Journal of Advances in Modeling Earth Systems</i>, 12, e2019MS001886, <a href="https://doi.org/10.1029/2019MS001886">https://doi.org/10.1029/2019MS001886</a>.</p> <p>Gibelin A.-L., Calvet J.-C., Roujean J.-L., Jarlan L., Los S.O., 2006. Ability of the land surface model ISBA-A-gs to simulate leaf area index at the global scale: Comparison with satellites products. <i>Journal of Geophysical Research</i>, 111, D18102, <a href="http://dx.doi.org/10.1029/2005JD006691">http://dx.doi.org/10.1029/2005JD006691</a>.</p> <p>Masson V., Le Moigne P., Martin E., Faroux S., Alias A., Alkama R., Belamari S., Barbu A., Boone A., Bouysse F. <i>et al.</i>, 2013. The SURFEXv7.2 land and ocean surface platform for coupled or offline simulation of earth surface variables and fluxes. <i>Geoscientific Model Development</i>, 6, 929-960, <a href="http://dx.doi.org/10.5194/gmd-6-929-2013">http://dx.doi.org/10.5194/gmd-6-929-2013</a>.</p> <p>Noilhan J., Planton S., 1989. A simple parameterisation of land surface processes for meteorological model. <i>Monthly Weather Review</i>, 117, 356-549.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	<a href="http://www.umr-cnrm.fr/surfex">www.umr-cnrm.fr/surfex</a>

---

<b>MAIDEN</b>	
<b>Libellé</b>	MAIDEN-iso (Modeling and analysis in dendroecology – isotope enabled)
<b>Filiation</b>	Aucune
<b>Auteur(s)</b>	Laurent Misson (Maiden), Pierre-Alain Danis (module isotopique)
<b>Développeur(s)</b>	Fabio Gennaretti, Étienne Boucher, Guillermo Gea-Izquierdo, Joël Guiot
<b>Objectif</b>	Explorer la relation entre variabilité climatique et croissance des arbres sur la base de données* dendroécologiques
<b>Langage</b>	C++
<b>Spatialisation-résolution</b>	Pixels de 1 m <sup>2</sup>
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Arbre moyen
<b>Niveau de sortie</b>	Peuplement forestier
<b>Résolution temporelle</b>	Journalière
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	De journalière à plusieurs dizaines d'années
<b>Espèces</b>	Modèle déjà utilisé et testé pour plusieurs espèces tempérées et méditerranéennes ( <i>Pinus</i> spp., <i>Quercus</i> spp., <i>Cedrus atlantica</i> ) et quelques espèces alpines et boréales ( <i>Picea mariana</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Larix decidua</i> , <i>Pinus sylvestris</i> )
<b>Types de peuplement</b>	Principalement peuplements monospécifiques (possibilité de deux espèces)
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat, CO <sub>2</sub> , δ <sup>13</sup> C du CO <sub>2</sub>
<b>Gestion</b>	Pas de module dédié. Réinitialisation des paramètres du peuplement nécessaire à chaque intervention
<b>Processus* représentés</b>	Transmission et absorption du rayonnement solaire dans la canopée, flux d'eau dans la canopée et dans le sol, photosynthèse, transpiration*, phénologie*, allocation du carbone à différents compartiments des arbres, fractionnements isotopiques du carbone, oxygène et hydrogène
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Radiation : LAI*, coefficients pour l'absorption et la réflexion du PAR</li> <li>• Flux d'eau dans la canopée : interception, stockage de l'eau dans la canopée</li> <li>• Sol : infiltration de l'eau, épaisseur, granulométrie et proportion de racines dans les couches</li> <li>• PPB* : photosynthèse* (De Pury et Farquhar, 1997) et conductance stomatique (Leuning, 1995)</li> <li>• Isotopes* : multiples fractionnements</li> <li>• Phénologie : GDD (degrés-jours pour la croissance) pour débourrement, photopériode pour sénescence</li> <li>• Allocation du carbone : coefficients allométriques et de partitionnement selon la phase phénologique</li> </ul>

<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Au pas de temps journalier : année, jour julien, température maximale (°C), température minimale (°C), précipitation (cm), concentration en CO <sub>2</sub> de l'atmosphère (ppm)
<b>Autres variables* d'entrée</b>	$\delta^{18}\text{O}$ de la pluie ( $\delta^{18}\text{O}_p$ ), $\delta^{13}\text{C}$ du CO <sub>2</sub> (pour le module isotopique)
<b>Sorties principales</b>	À résolution journalière : PPB*, PPN*, biomasse allouée à des compartiments spécifiques (tronc, racines, réserves, canopée), isotopes de la cellulose
<b>Temps de calcul</b>	4 s pour 100 ans pour un peuplement
<b>Déterministe/stochastique</b>	Déterministe pour la majorité des processus
<b>Forces</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Utilisation d'intrants météorologiques simples et facilement mesurables sur le terrain</li> <li>• Comparaison directe ou quasi directe avec des métriques utilisables par les dendrochronologues (largeurs des cernes, densité du bois, rapports isotopiques de la cellulose)</li> <li>• Gestion des réserves carbonées</li> </ul>

**MAIDENiso**



Schéma/illustration Processus pris en compte par le modèle MAIDEN-iso.

<b>Faiblesses</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Représentation simplifiée de la croissance (allocation du carbone à la croissance radiale sans différenciation ni élongation cellulaire)</li> <li>• Pas de module de modélisation de l'écologie du peuplement, incluant les périodes de croissance, la mortalité, le recrutement</li> <li>• Pas d'interactions spatiales entre individus, ni espèces</li> </ul>
<b>Évolutions prévues</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ajout d'un module d'accumulation et de fonte de la neige contribuant au bilan hydrique* et isotopique du sol (dans la version actuelle, le modèle intègre les effets liés au couvert de neige uniquement dans la modélisation de l'albédo* terrestre)</li> <li>• Ajout d'un module de xylogénèse incluant les caractéristiques anatomiques des cernes</li> </ul>
<b>Contacts/liens</b>	<p>fabio.gennaretti@uqat.ca  boucher.etienne@uqam.ca  gea.guillermo@inia.es  guiot@cerege.fr</p> <p><b>Structure du modèle :</b>  <a href="https://figshare.com/articles/MAIDEN_ecophysiological_forest_model/5446435">https://figshare.com/articles/MAIDEN_ecophysiological_forest_model/5446435</a>  <a href="https://dendro-eco.uqat.ca/maiden">https://dendro-eco.uqat.ca/maiden</a></p>
<b>Références</b>	<p>Misson L., 2004. MAIDEN: a model for analyzing ecosystem processes in dendroecology. <i>Canadian Journal of Forest Research</i>, 34, 874-877, <a href="https://doi.org/10.1139/x03-252">https://doi.org/10.1139/x03-252</a>.</p> <p>Danis P.A., Hatté C., Misson L., Guiot J. 2012. MAIDENiso: a multiproxy biophysical model of tree-ring width and oxygen and carbon isotopes. <i>Canadian Journal of Forest Research</i>, 42, 1697-1713, <a href="https://doi.org/10.1139/x2012-089">https://doi.org/10.1139/x2012-089</a>.</p> <p>Gea-Izquierdo G., Guibal F., Joffre R., Ourcival J.-M., Simioni G., Guiot J., 2015. Modelling the climatic drivers determining photosynthesis and carbon allocation in evergreen Mediterranean forests using multiproxy long time series. <i>Biogeosciences</i>, 12, 3695-3712, <a href="https://doi.org/10.5194/bg-12-3695-2015">https://doi.org/10.5194/bg-12-3695-2015</a>.</p> <p>Gennaretti F., Gea-Izquierdo G., Boucher E., Berninger F., Arseneault D., Guiot J., 2017. Ecophysiological modeling of photosynthesis and carbon allocation to the tree stem in the boreal forest. <i>Biogeosciences</i>, 21, 4851-4866, <a href="https://doi.org/10.5194/bg-14-4851-2017">https://doi.org/10.5194/bg-14-4851-2017</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	<a href="https://dendro-eco.uqat.ca/maiden">https://dendro-eco.uqat.ca/maiden</a>

## MuSICA

<b>Libellé</b>	MuSICA
<b>Filiation</b>	Aucune
<b>Auteur(s)</b>	Jérôme Ogée
<b>Développeur(s)</b>	Jérôme Ogée, Matthias Cuntz, Julien Sainte-Marie, Fabio Gennaretti, Jean-Christophe Domec, Élise Potier, Julien Jouanguy, James Ryder
<b>Objectif</b>	Modéliser le microclimat, les échanges et bilans d'énergie, d'eau, de CO <sub>2</sub> et d'autres gaz traces dans les canopées végétales et la compétition pour l'eau et la lumière entre espèces mélangées
<b>Langage</b>	Fortran 90
<b>Spatialisation-résolution</b>	Les strates de végétation et de sol sont découpées en couches de quelques centimètres à quelques mètres. Chaque espèce est décrite par des paramètres de structure (distribution verticale du feuillage et des racines). Les espèces sont réparties aléatoirement en surface.
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Cohorte moyenne (jusqu'à 3 âges de feuilles par espèce et par strate)
<b>Niveau de sortie</b>	Peuplement à région
<b>Résolution temporelle</b>	De la seconde à la journée selon les processus
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Horaire ou journalière suivant variables de sortie
<b>Espèces</b>	Peuplement (hêtre commun, pin sylvestre, épicéa, pin taeda, pin d'Alep, chêne vert, blé) Mélanges (pin maritime / molinie, chêne pédonculé / frêne, genévrier / pin pignon, prairies pâturées)
<b>Types de peuplement</b>	Forêts mélangées ou pas, à sous-bois ou pas, régulières ou pas
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat, CO <sub>2</sub> , éventuellement ozone
<b>Gestion</b>	Non prise en compte explicitement (c.-à-d. nouvelle simulation à chaque éclaircie)
<b>Processus* représentés</b>	Interception du rayonnement, microclimat, photosynthèse*, transpiration*, embolie*, stress hydrique, température du feuillage, respiration autotrophe, phénologie*, redistribution hydraulique par les racines (optionnel), hauteur de nappe (optionnel), drainage latéral profond (optionnel), ruissellement de surface, interception des précipitations, respiration hétérotrophe
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	Propriétés photosynthétiques et transpiratoires (stomates*, cuticules), respiration des organes, propriétés optiques et aérodynamiques du feuillage et du sol, propriétés hydrauliques des tiges et racines. Certains sont spécifiques.
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement global et thermique incident, température et humidité relative de l'air au-dessus du couvert, précipitations, vitesse du vent au-dessus du couvert, CO <sub>2</sub> atmosphérique au-dessus du couvert

**Autres variables\* d'entrée** Propriétés hydriques et thermiques du sol, LAI\* et biomasse initiales

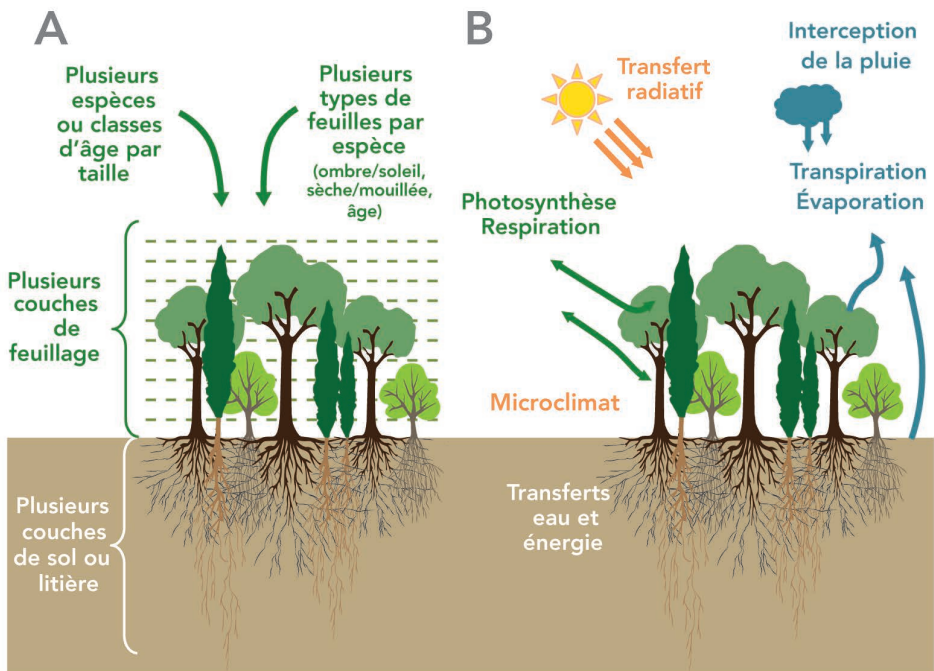
**Sorties principales**

**Variables d'état :**

Biomasse des différents organes, état des réserves carbonées, contenu en eau du sol, stocks de carbone organique du sol (stocks d'azote organique et minéral du sol)

**Variables diagnostiques :**

- **Carbone** : photosynthèse, respirations de croissance et d'entretien des différents organes, croissance des différents organes (hauteur, largeur de cerne), production
- **Eau** : transpiration, évaporation du sol, drainage, bilan hydrique\*, indice stress hydrique
- **Énergie** : réflectance\* du couvert, rayonnement net, flux de chaleur sensible\*, flux de chaleur latente\*, flux d'énergie dans le sol



**Schéma/illustration** Représentation schématique du modèle MuSICA.

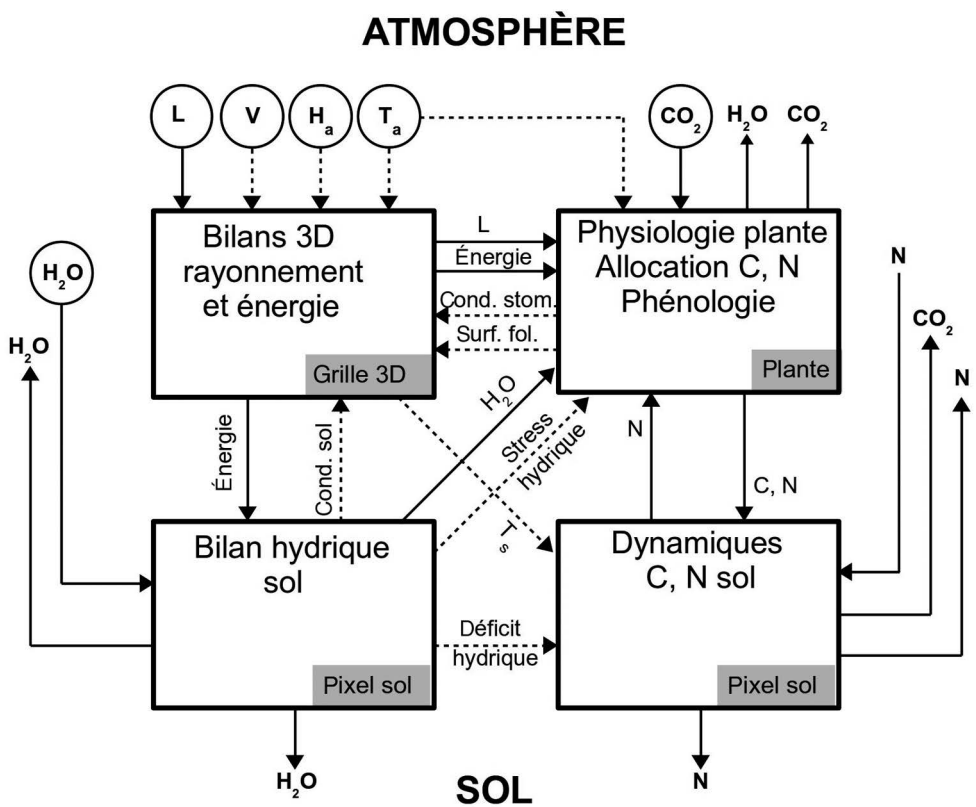
- (A) Diagramme décrivant la manière dont la végétation est représentée.  
 (B) Diagramme décrivant les principaux processus considérés dans le modèle.

<b>Temps de calcul</b>	20-90 s/an suivant configuration et machine
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	Testé dans de larges conditions biologique et climatique, sur les sites à flux forestiers européens notamment (réseau Fluxnet/ICOS), y compris en conditions de stress hydrique important (Arizona, Israël), d'expériences de doublement de CO <sub>2</sub> ou d'éclaircies
<b>Limites-faiblesses</b>	Limité aux couverts relativement homogènes (c.-à-d. distribution aléatoire donc régulière du feuillage de chaque espèce sur toute la surface, avec uniquement un facteur d'agrégation) Croissance/allocation et cycle du carbone du sol non simulés explicitement (développement en cours)
<b>Évolutions prévues</b>	Croissance/allocation, y compris reproduction Cycle du C et N du sol
<b>Particularités/ remarques</b>	Formations bisannuelles (8-10 participants en moyenne)
<b>Contacts/liens</b>	jerome.ogee@inrae.fr matthias.cuntz@inrae.fr <a href="https://bitbucket.org/musica_dev/musica/src/master">https://bitbucket.org/musica_dev/musica/src/master</a>
<b>Références</b>	Domec J.-C., Ogée J., Noormets A. <i>et al.</i> , 2012. Interactive effects of nocturnal transpiration and climate change on the root hydraulic redistribution and carbon and water budgets of southern United States pine plantations. <i>Tree Physiology</i> , 32, 707-723, <a href="https://doi.org/10.1093/treephys/tps018">https://doi.org/10.1093/treephys/tps018</a> .  Giuggiola A., Ogée J., Rigling A., Gessler A., Bugmann H., Treydte K., 2016. Improvement of water and light availability after thinning at a xeric site: which matters more? A dual isotope approach. <i>The New Phytologist</i> , 210, 108-121, <a href="https://doi.org/10.1111/nph.13748">https://doi.org/10.1111/nph.13748</a> .  Klein T., Rotenberg E., Cohen-Hilaleh E. <i>et al.</i> , 2014. Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water-limited pine forest. <i>Ecohydrology</i> , 409-419, <a href="https://doi.org/10.1002/eco.1360">https://doi.org/10.1002/eco.1360</a> .  Ogée J., Brunet Y., Loustau D., Berbigier P., Delzon S., 2003. MuSICA, a CO <sub>2</sub> , water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. <i>Global Change Biology</i> , 9, 697-717, <a href="https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00628.x">https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00628.x</a> .  Potier E., Ogée J., Jouanguy J. <i>et al.</i> , 2015. Multilayer modelling of ozone fluxes on winter wheat reveals large deposition on wet senescing leaves. <i>Agricultural and Forest Meteorology</i> , 211-212, 58-71, <a href="http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.05.006">http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.05.006</a> .
<b>Guide d'utilisation</b>	Oui



NOTG	
Libellé	NOTG (Not Only TREEGRASS)
Filiation	Issu de TREEGRASS (Simioni <i>et al.</i> , 2000), lui-même intégrant RATP (Sinoquet <i>et al.</i> , 2001)
Auteur(s)	Guillaume Simioni
Développeur(s)	Guillaume Simioni
Objectif	Modéliser les flux de carbone, d'eau et d'azote d'écosystèmes de type forêt, savane, ou prairie, en prenant explicitement en compte la structure spatiale de la végétation
Langage	C++
Spatialisation-résolution	3D ; voxel* de taille variable définie par l'utilisateur (typiquement 1 m <sup>3</sup> )
Interaction entre entités voisines	Oui, <i>via</i> l'interception de la lumière
Niveau de fonctionnement	Plante individuelle
Niveau de sortie	Voxel* de sol et de plante, plante, écosystème. La taille de placette simulée est ajustable, typiquement 25 m × 25 m.
Résolution temporelle	Horaire à journalière, en fonction des processus
Échelle temporelle de sortie	Un jour à quelques années
Espèces	Herbes et arbres, pour lesquels les paramètres de fonctionnement sont disponibles
Types de peuplement	Tous types de peuplements
Évolution de l'environnement	CO <sub>2</sub> , climat
Gestion	Pas de gestion explicite dans le modèle, obligation de repartir d'une nouvelle description du peuplement après intervention
Processus* représentés	Interception du rayonnement, bilan d'énergie, photosynthèse*, transpiration*, évaporation, prélèvement d'eau et d'azote du sol par les plantes, bilan hydrique* du sol, allocation, phénologie*, réserves carbone et azote, décomposition de la matière organique du sol, et respiration associée
Paramètres* de fonctionnement	<b>Plantes</b> : capacité photosynthétique, réponse de la conductance* stomatique, anatomie des feuilles (type, forme), phénologie liée au débournement et à la sénescence des feuilles, allométrie (relations entre dimensions et biomasses des différents compartiments) <b>Sol</b> : texture* et épaisseur des horizons (ou réserve utile*), dépôts azotés, fixation biologique d'azote
Données* climatiques d'entrée	<b>Journalières</b> : pluviométrie, température minimale et maximale, rayonnement global, humidité relative de l'air minimale et maximale, CO <sub>2</sub> , pression atmosphérique <b>Infra-journalières</b> : vitesse du vent, température et humidité relative de l'air

<b>Autres variables* d'entrée</b>	<b>Plantes :</b> position, dimensions, et biomasses pour chaque individu, teneur en azote des feuilles <b>Sol :</b> teneur en eau, température, composition en carbone et azote
<b>Sorties principales</b>	<b>Variables d'état :</b> masses de carbone et d'azote pour chaque type d'organe de chaque individu, indice de stress dépendant du contenu en eau du sol dans la zone des racines, surface de feuilles, dimensions (DBH = diamètre à 1,30 m, hauteur, base de houppier, extension de couronne) de chaque individu, teneurs en eau, carbone et azote de chaque pixel* de sol, indice foliaire à l'échelle de l'écosystème <b>Variables de flux :</b> rayonnement absorbé, photosynthèse, transpiration pour chaque individu ; évaporation, drainage, respiration de chaque pixel de sol ; production primaire nette, production nette de l'écosystème, et évapotranspiration* de l'écosystème



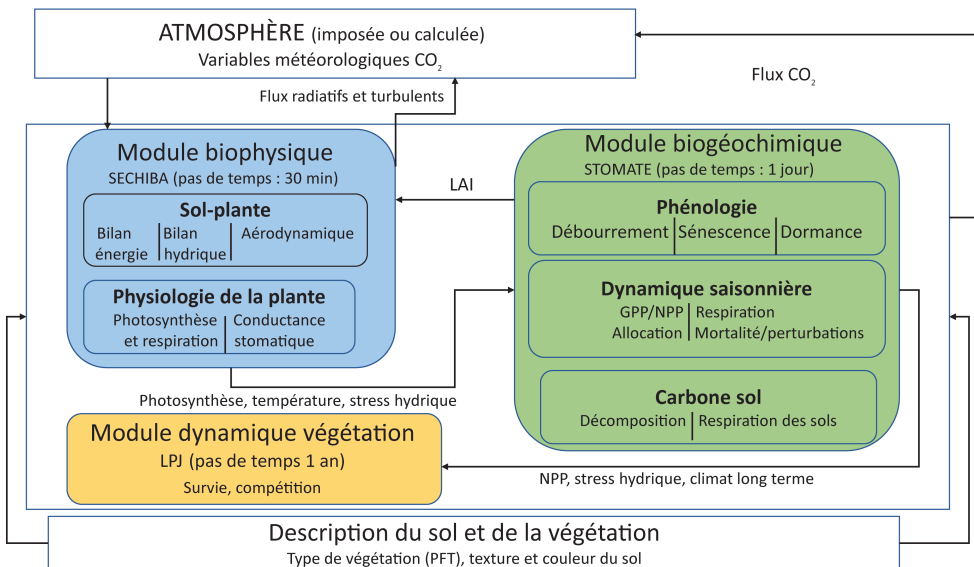
**Schéma/illustration** **Résumé des processus et flux modélisés dans NOTG.**  
 Les flèches en traits continus représentent les flux de lumière, énergie, eau, carbone ou azote. Les flèches en traits pointillés représentent les influences. Les cercles indiquent les variables d'entrée : précipitations ( $H_2O$ ), lumière (L), vent (V), humidité ( $H_a$ ), température ( $T_a$ ) et  $CO_2$  de l'air. Les autres abréviations désignent la surface foliaire (surf. fol.), la conductance stomatique (cond. stom.), et la conductance (cond. sol) et la température ( $T_s$ ) de la surface du sol. Les mentions sur fond gris indiquent les compartiments auxquels les processus mentionnés s'appliquent.

<b>Temps de calcul</b>	Environ 12 heures pour simuler 5 ans de fonctionnement d'une placette de forêt de 25 m × 25 m
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	Prise en compte de la structure spatiale de la végétation (donc adapté aux écosystèmes hétérogènes et/ou multispécifiques, à la simulation d'éclaircie ou d'élagage) ; capacité à prendre en compte les effets du climat, les rétroactions du stress hydrique et de l'azote
<b>Faiblesses</b>	Temps de calcul et besoin en mémoire conséquents, mais possibilité de construire des versions plus rapides par métamodélisation (Marie et Simioni, 2014) Quantité de données nécessaire
<b>Évolutions prévues</b>	Prise en compte explicite du risque de cavitation* du xylème*
<b>Contacts/liens</b>	guillaume.simioni@inrae.fr
<b>Références</b>	<p>Marie G., Simioni G., 2014. Extending the use of ecological models without sacrificing details: a generic and parsimonious metamodelling approach. <i>Methods in Ecology and Evolution</i>, 5, 934-943, <a href="https://doi.org/10.1111/2041-210X.12250">https://doi.org/10.1111/2041-210X.12250</a>.</p> <p>Simioni G., Le Roux X., Gignoux J., Sinoquet H., 2000. Treegrass: a 3D, process-based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. <i>Ecological Modelling</i>, 131, 47-63, <a href="https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00243-X">https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00243-X</a>.</p> <p>Simioni G., Marie G., Huc R., 2015. Modéliser le stockage de carbone à long terme d'une forêt mélangée en réponse au changement climatique : une approche par métamodélisation. <i>Innovations agronomiques</i>, 47, 50-62, <a href="https://doi.org/10.15454/1.462268626911734E12">https://doi.org/10.15454/1.462268626911734E12</a>.</p> <p>Simioni G., Marie G., Huc R., 2016. Influence of vegetation spatial structure on growth and water fluxes of a mixed forest: results from the NOTG 3D model. <i>Ecological Modelling</i>, 328, 119-135, <a href="https://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.004">https://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.004</a>.</p> <p>Sinoquet H., Le Roux X., Adam B., Améglio T., Daudet F.A., 2001. RATP, a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. <i>Plant Cell and Environment</i>, 24, 395-406, <a href="https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00694.x">https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00694.x</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	Non

## ORCHIDÉE

<b>Libellé</b>	ORCHIDÉE (ORganising Carbon and Hydrology In Dynamic EcosystEms)
<b>Filiation</b>	Sechiba et LPJ (Leipzig-Postdam-Jena, dynamique de végétation à large échelle)
<b>Auteur(s)</b>	Nombreux
<b>Développeur(s)</b>	Groupe d'une trentaine de personnes des laboratoires : <ul style="list-style-type: none"> <li>• LMD, Laboratoire de Météorologie dynamique, CNRS / ENS / École polytechnique / UMPC (cycle hydrologique, pour Sechiba)</li> <li>• LSCE, Laboratoire des Sciences du climat et de l'environnement, CEA/ CNRS/UVSQ (cycles biogéochimiques et des systèmes anthropisés [cultures, prairies, forêts gérées])</li> <li>• LGGE, Laboratoire de Glaciologie et géophysique de l'environnement, CNRS / Université Joseph-Fourier (processus froids [gel])</li> </ul>
<b>Objectif</b>	Modèle de type DGVM ( <i>Dynamic Global Vegetation Model</i> ) destiné à modéliser les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments. C'est également la composante de surface du modèle couplé atmosphère-continent-océans IPSL-CM servant entre autres à modéliser l'évolution du climat.
<b>Langage</b>	Fortran 90
<b>Spatialisation-résolution</b>	Pas de résolution spécifique, la résolution est pilotée par la résolution du forçage climatique. La maille s'étend de quelques kilomètres, pour les applications à l'échelle de la France, à 0,5° de latitude/longitude pour les simulations globales forcées, et 2,5° pour les simulations couplées.
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Compétition entre types fonctionnels pour la lumière mais sans interaction spatiale
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Type fonctionnel de végétation au sein de chaque maille. Pour chaque type, arbre moyen (feuilles, tronc, racines) et peuplement (description de classes de diamètre).
<b>Niveau de sortie</b>	Flux et stock pour chaque type fonctionnel et données* par classes de diamètres
<b>Résolution temporelle</b>	Demi-heure pour les processus biophysiques, la photosynthèse* et la respiration. Journalière pour les processus de type phénologie*, allocation. Annuelle pour les processus de dynamique de la végétation.
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Demi-heure, journalière ou annuelle suivant le type de sortie
<b>Espèces</b>	Peut être utilisé de l'échelle de l'espèce à un groupe fonctionnel (par exemple forêt tempérée). Le nombre de types fonctionnels est défini de manière dynamique. Il est d'abord rattaché à un ensemble de 12 grands types, dont il hérite des paramètres standards, chaque paramètre* pouvant ensuite être défini de façon spécifique.
<b>Types de peuplement</b>	Monospécifique
<b>Compartiments hors strate arborée pris en compte</b>	Strate herbacée
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat, CO <sub>2</sub> , carte d'utilisation des terres, fertilisant et dépôt d'azote

<b>Gestion</b>	Module de gestion implémenté (Bellassen, 2010, 2011)
<b>Processus* représentés</b>	Bilan radiatif, bilan d'énergie, bilan hydrique* du sol Photosynthèse, respiration autotrophe et hétérotrophe du sol, phénologie et allocation, bilan d'azote
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Caractéristiques hydrodynamiques du sol et des réservoirs plante ; volume des réservoirs plante, résistances hydrauliques</li> <li>Structure de l'interface végétation-atmosphère (hauteur de la végétation, indice foliaire, profondeur racinaire, densité racinaire...)</li> <li>Propriétés physiques de l'interface végétation-atmosphère (albédo*, émissivité*, rugosité*, paramètres biochimiques de la photosynthèse...)</li> </ul>
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement global, rayonnement atmosphérique, température et humidité de l'air, concentration en CO <sub>2</sub> de l'air, vitesse du vent, pluie
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Texture* du sol, carte de végétation et prélèvement de bois, albédo* du sol, pente
<b>Sorties principales</b>	<p><b>Biophysique</b> : rayonnement net, flux de chaleur sensible* du couvert, transpiration évaporation, évaporation du feuillage, flux de chaleur dans le sol, température de surface du sol</p> <p><b>Biogéochimique</b> : photosynthèse du couvert, respiration (autotrophe et hétérotrophe), réservoirs sol et plante (C et N), N<sub>2</sub>O</p>



**Schéma/illustration** Structure schématique du modèle ORCHIDÉE.

**Temps de calcul** 10 s/maille/an

**Déterministe/stochastique** Déterministe

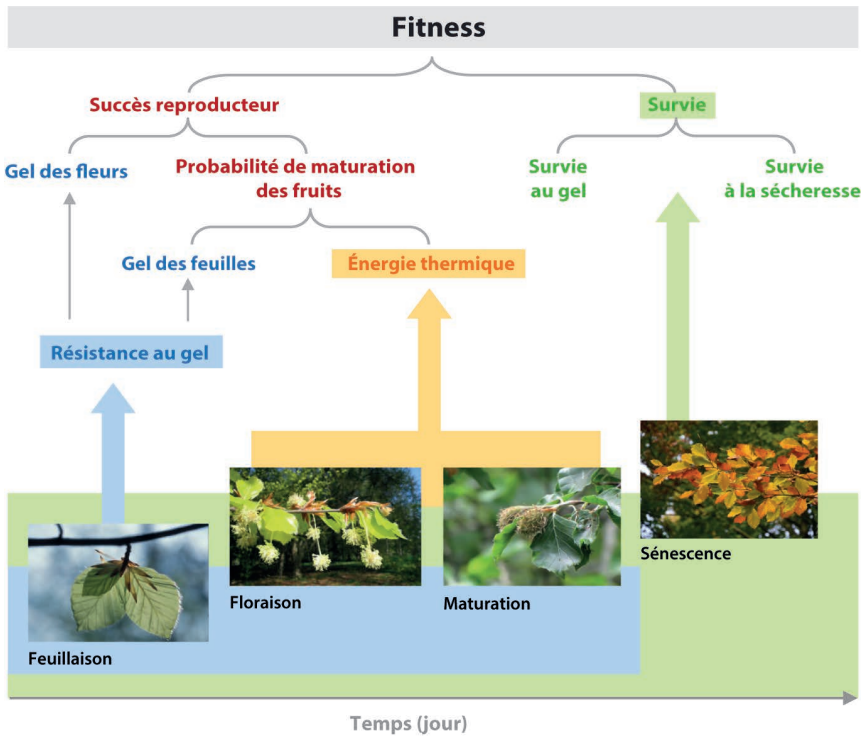
---

<b>Forces</b>	Le modèle est un modèle très générique qui permet de traiter de nombreuses questions à des échelles régionales à globales. Il peut être utilisé en mode forcé ou couplé au modèle de climat de l'IPSL, il est donc possible de faire des études d'impact ou d'étudier les interactions végétation-climat (avec un effet <i>feedback</i> de l'influence de la modification des cycles carbonés et hydrique sur le climat). De même, le modèle peut être utilisé en végétation prescrite ou en mode dynamique, où il calcule l'évolution des types fonctionnels. Il est bâti autour d'un groupe « projet » et d'un nombre important de développeurs.
<b>Limites-faiblesses</b>	L'aspect générique et de grande échelle implique certaines simplifications qui rendent le modèle bon en moyenne, mais nécessairement moins précis sur un site et une espèce donnée. La complexité du modèle rend son utilisation un peu compliquée même si de nombreux outils ont été développés. Le nombre de développeurs et ainsi le nombre de versions développées en parallèle rendent complexe la gestion du code.
<b>Évolutions prévues</b>	De nombreux chantiers sont en cours dont les principaux sont : <ul style="list-style-type: none"><li>• introduction du cycle de l'azote et du phosphore ;</li><li>• représentation des grands types d'agrosystèmes (cultures, prairie et forêt) ;</li><li>• représentation de la physique et biogéochimie discrétisée du sol et amélioration du module de décomposition de la matière organique des sols ;</li><li>• représentation de l'architecture hydraulique de la plante et de la mortalité.</li></ul>
<b>Particularités/ remarques</b>	Code sous système SVN (système de gestion des versions centralisé)
<b>Contacts/liens</b>	<a href="mailto:nicolas.viovy@lsce.ipsl.fr">nicolas.viovy@lsce.ipsl.fr</a>
<b>Références</b>	<p>Krinner G., Viovy N., de Noblet-Ducoudré N., Ogée J., Polcher J., Friedlingstein P., Ciais P., Sitch S., Prentice I.C., 2005. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. <i>Global Biogeochemical Cycles</i>, 19, GB1015, <a href="https://doi.org/10.1029/2003GB002199">https://doi.org/10.1029/2003GB002199</a>.</p> <p>Sitch S., Smith B., Prentice I.C., Arneth A., Bondeau A., Cramer W., Kaplan J.O., Levis S., Lucht W., Sykes M.T., Thonicke K., Venevsky S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. <i>Global Change Biology</i>, 9 (2), 161-185, <a href="https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x">https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x</a>.</p> <p>Bellassen V., Le Maire G., Dhôte J.-F., Ciais P., Viovy N., 2010. Modelling forest management within a global vegetation model — Part 1: Model structure and general behaviour. <i>Ecological Modelling</i>, 221 (20), 2458-2474, <a href="http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.07.008">http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.07.008</a>.</p> <p>Bellassen V., Le Maire G., Guin O., Dhôte J.-F., Philippe Ciais <i>et al.</i>, 2011. Modelling forest management within a global vegetation model — Part 2: Model validation from a tree to a continental scale. <i>Ecological Modelling</i>, 222 (1), 57-75, <a href="https://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.038">https://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.038</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	Oui, différentes informations disponibles sur le site Internet <a href="https://orchidee.ipsl.fr">https://orchidee.ipsl.fr</a>

---

PHENOFIT4	
Libellé	PHENOFIT4
Filiation	Aucune
Auteur(s)	Isabelle Chuine
Développeur(s)	Isabelle Chuine, François de Coligny, Yassine Motié
Objectif	Modèle de répartition géographique d'espèces d'arbres basé sur les processus écophysiologicals, PHENOFIT4 est composé de plusieurs sous-modèles calculant les valeurs de traits fonctionnels (phénologie*, résistance au gel et à la sécheresse) et les processus biophysiques (bilan hydrique*), agrégés pour calculer un indice annuel de survie et un indice annuel de succès de reproduction.
Langage	Java
Spatialisation-résolution	Les arbres sont dans des cellules mais ne sont pas situés au sein de ces cellules. Pas de résolution spécifique, la résolution est pilotée par la résolution du forçage climatique.
Interaction entre entités voisines	Non
Niveau de fonctionnement	Organe, arbre moyen
Niveau de sortie	Valeurs annuelles par pixel*, pour l'arbre moyen
Résolution temporelle	Journée
Échelle temporelle de sortie	Année
Espèces	<b>Europe :</b> <i>Abies alba</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Larix decidua</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Quercus ilex</i> <b>Amérique du Nord :</b> <i>Acer saccharum</i> , <i>Acer saccharinum</i> , <i>Aesculus glabra</i> , <i>Carya ovata</i> , <i>Fraxinus americana</i> , <i>Fraxinus nigra</i> , <i>Juglans nigra</i> , <i>Ostrya virginiana</i> , <i>Pinus contorta</i> , <i>Pinus monticola</i> , <i>Populus deltoides</i> , <i>Populus tremuloïdes</i> , <i>Quercus bicolor</i> , <i>Quercus macrocarpa</i> , <i>Salix nigra</i> , <i>Sassafras albidum</i> , <i>Ulmus americana</i>
Types de peuplement	Monospécifique
Évolution de l'environnement	Climat
Gestion	Non
Compartiments hors strate arborée pris en compte	Aucun
Processus* représentés	Bilan hydrique*, phénologie (débourrement, floraison, maturation des fruits, sénescence foliaire), résistance au gel des organes végétatifs et reproducteurs, résistance au stress hydrique (empirique)
Paramètres* de fonctionnement	Paramètres des fonctions de réponse à la température et la durée du jour qui composent les modèles phénologiques et les modèles de résistance au gel (niveau espèce ou population ou individu)

<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Température minimum et maximum, précipitation, vent, rayonnement global, humidité relative
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Réserve utile* du sol (mm)
<b>Sorties principales</b>	Dates de débourrement, floraison, maturation des fruits, sénescence des feuilles, survie, succès reproducteur



<b>Schéma/illustration</b>	<b>Schéma des processus pris en compte par le modèle PHENOFIT4.</b>
<b>Temps de calcul</b>	0,0025 s/an/pixel
<b>Déterministe/stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	Temps de calcul, processus non pris en compte dans autres modèles (phénologie, résistance au gel)
<b>Faiblesses</b>	Survie à la sécheresse empirique et rudimentaire, pas de compétition, pas de croissance
<b>Évolutions prévues</b>	La version 5 est en cours de développement sous Capsis avec externalisation de la phénologie en tant que librairie Capsis (Capsis/lib/phenolib). Elle intègre Sierra (multi-espèces, compétition inter- et intraspécifique, 3 strates de végétation et de sol, respiration, photosynthèse*, croissance, allocation carbone) + survie au stress hydrique déterminée par potentiel hydrique* de l'arbre + modèle de développement et croissance des fruits
<b>Particularités/remarques</b>	Phenofit4 a été implémenté comme une librairie dans Capsis (capsis/lib/phenofit)
<b>Contacts/liens</b>	isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr



---

**Références**

- Chuine I., Beaubien E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range, *Ecol. Lett.* 4, <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x>.
- Morin X., Augspurger C., Chuine I., 2007. Process-based modeling of tree species' distributions. What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, 88 (9), 2280-2291, <https://doi.org/10.1890/06-1591.1>.
- Morin X., Viner D., Chuine I., 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*, 96, 784-794, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01369.x>.
- Saltré F., Saint-Amant R., Gritti E.S., Brewer S., Gaucherel C., Davis B.A.S., Chuine I., 2013. Climate or migration: what limited European beech postglacial colonization? *Global Ecology and Biogeography*, 22 (11), 1217-1227, <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12085>.
- Saltré F., Duputié A., Gaucherel C., Chuine I., 2015. How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology*, 21 (2), 897-910, <https://doi.org/10.1111/gcb.12771>.
- Duputié A., Rutschmann A., Ronce O., Chuine I., 2015. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. *Global Change Biology*, 21 (8), 3062-3073, <https://doi.org/10.1111/gcb.12914>.
- Gaüzère J., Teuf B., Davi H., Chevin L.M., Caignard T., Leys B., Delzon S., Ronce O., Chuine I., 2020. Where is the optimum? Predicting the variation of selection along climatic gradients and the adaptive value of plasticity. A case study on tree phenology. *Evolution Letters*, 4 (2), 109-123, <https://doi.org/10.1002/evl3.160>.

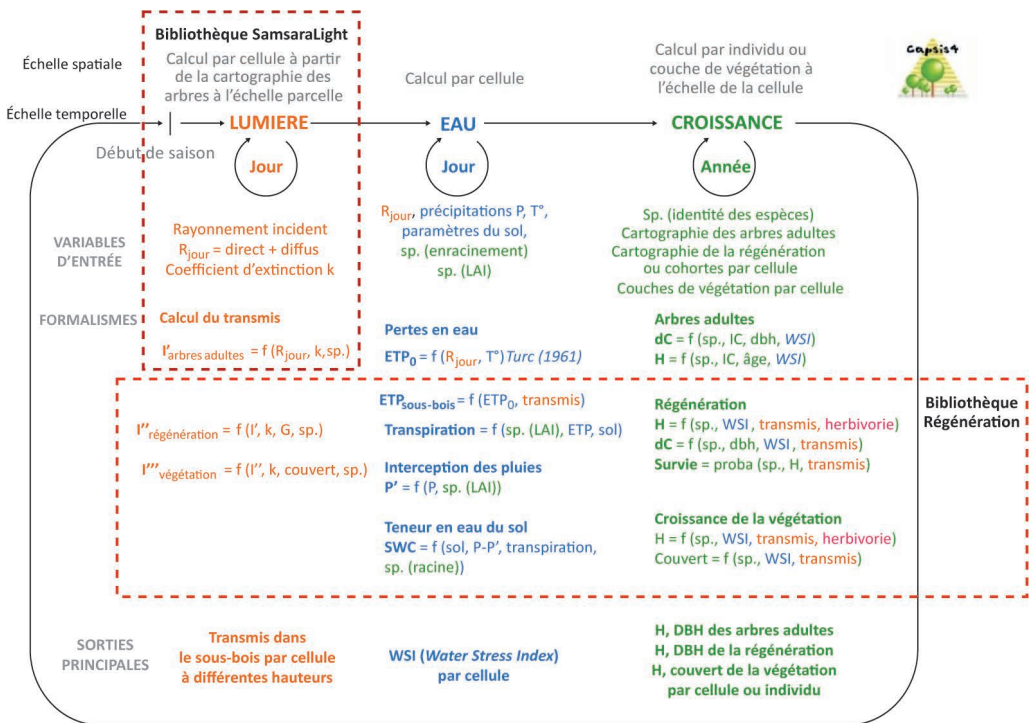
---

**Guide d'utilisation**

Non

## RReShar

Libellé	RReShar ( <i>Regeneration and Resource Sharing</i> )
Filiation	Aucune
Auteur(s)	Philippe Balandier, Nicolas Donès, Manon Helluy, Noémie Gaudio
Développeur(s)	Nicolas Donès, François de Coligny, Nicolas Beudez
Objectif	Simuler la dynamique d'un peuplement forestier, plurispécifique, irrégulier, en fonction du partage des ressources eau et lumière entre les différentes strates composant le peuplement : arbres adultes, de sous-bois, arbustes, herbacées et cohortes de régénération
Langage	Java sous la plateforme de modélisation Capsis
Spatialisation-résolution	3D. Les arbres, caractérisés par leur hauteur et leur diamètre, sont cartographiés dans une maille de 4 à 16 m <sup>2</sup> .
Interaction entre entités voisines	Oui
Niveau de fonctionnement	Plante individuelle
Niveau de sortie	Plante ou cellule
Résolution temporelle	De la journée, pour le bilan hydrique*, à l'année, pour la croissance des végétaux
Échelle temporelle de sortie	De la journée au pluriannuel (100 ans et plus)
Espèces	<b>Étage arboré</b> : chêne sessile, pin sylvestre, pin d'Alep <b>Sous-bois</b> : molinie, callune, fougère, chêne kermès, ronce
Types de peuplement	Monospécifique ou plurispécifique, régulier ou irrégulier
Évolution de l'environnement	Climat
Gestion	Éclaircie dans le peuplement
Processus* représentés	Interception du rayonnement par arbres de la cellule ou des cellules voisines, bilan hydrique dans chaque cellule, croissance des végétaux selon disponibilité en eau et en lumière. Pas de bilan carbone.
Paramètres* de fonctionnement	Propriétés optiques des couverts (coefficient d'extinction, LAD-densité du feuillage), propriétés hydriques (interception des pluies, évapotranspiration*), propriétés hydrauliques des couches de sol (capacité au champ*, point de flétrissement*)
Données* climatiques d'entrée	Pluie, température, rayonnement global
Autres variables* d'entrée	Description des végétaux à l'échelle des mailles (hauteur, couvert, houppier, profondeur d'enracinement...), description des couches de sol (épaisseur, texture*, structure, porosité...)
Sorties principales	Indice de stress hydrique, disponibilité en lumière, croissance des individus (arbre, végétation de sous-bois, régénération)



### Schéma/illustration **Organisation du modèle RReshar.**

sp. : espèce ;  $R_{\text{jour}}$  : rayonnement journalier ;  $k$  : coefficient d'extinction ; transmis : rayonnement transmis ; SWC : teneur en eau du sol ; dbh : diamètre à 1,30 m ; H : hauteur totale ;  $T^\circ$  : température ; dC : accroissement en circonférence ; WSI : indice de stress hydrique ; IC : indice de compétition.

**Temps de calcul** Variable en fonction de la complexité de la scène (de quelques secondes à quelques minutes par an)

**Déterministe/stochastique** Déterministe avec une part de stochasticité (mortalité des individus)

**Forces** Tient compte de l'ensemble de la végétation de l'écosystème pour le calcul de la disponibilité en eau et en lumière, de la compétition entre les différentes strates. Simulation sur le long terme. Utilisable sous la plateforme Capsis.

**Faiblesses** Représentation simplifiée de certains processus, toutefois nécessaire pour simuler sur le long terme

**Évolutions prévues** Sans, pour le moment

**Particularités/remarques** Basé sur des bibliothèques partageables (Regeneration, SamsaraLight) et utilisables par d'autres modèles sous Capsis  
Prise en compte de l'herbivorie sur la dynamique de développement des cohortes de régénération

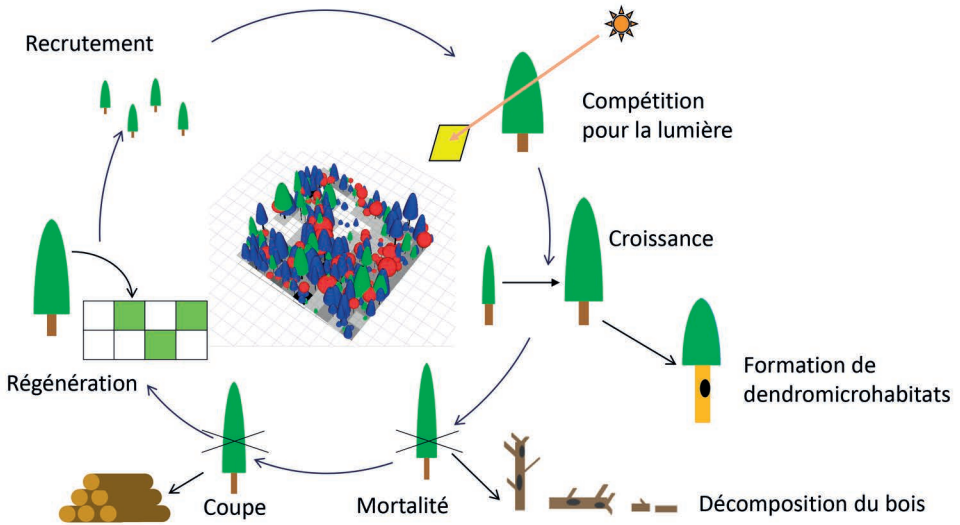
**Contacts/liens** philippe.balandier@inrae.fr nicolas.dones@inrae.fr  
[http://capsis.cirad.fr/capsis/help\\_fr/rreshar](http://capsis.cirad.fr/capsis/help_fr/rreshar)

**Références** Balandier P., Dones N., Le Texier E., De Coligny F., 2013. RReshar: a functional-structural forest model to simulate tree regeneration according to resources. ISEM 2013 : *Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability*, Toulouse, France, 28-31/10/2013.

**Guide d'utilisation** Non

## SAMSARA2

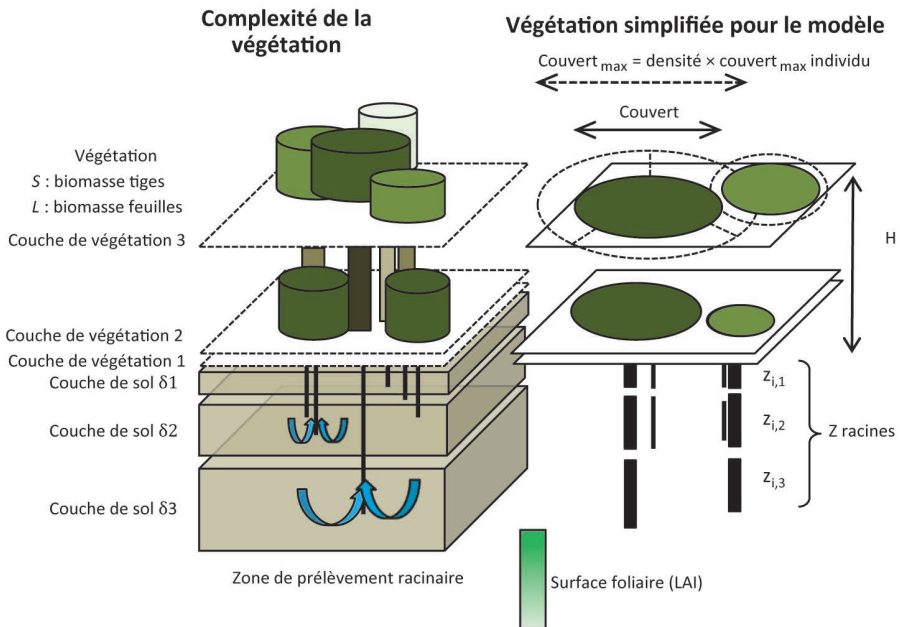
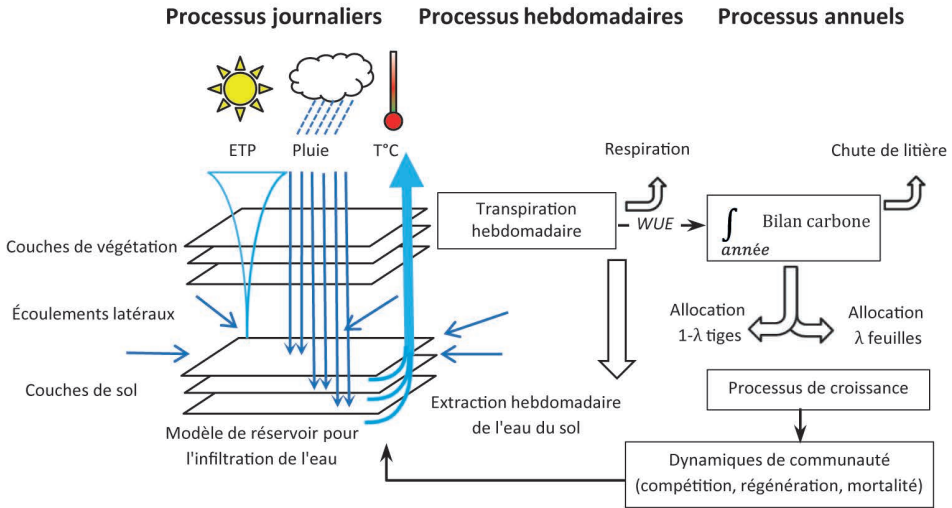
Libellé	SAMSARA2
Filiation	Samsara
Auteur(s)	Benoît Courbaud
Développeur(s)	Benoît Courbaud, François de Coligny
Objectif	Modéliser l'effet de la sylviculture sur la dynamique des peuplements irréguliers et mélangés
Langage	Java (sous Capsis)
Spatialisation-résolution	3D (houppiers). Résolution au sol : 1 à 100 m <sup>2</sup> pour des simulations en sortie sur 1 à 4 ha.
Interaction entre entités voisines	Oui ; interception de la lumière
Niveau de fonctionnement	Arbre individuel
Niveau de sortie	Arbre individuel à peuplement
Résolution temporelle	Année
Échelle temporelle de sortie	De l'année à plusieurs siècles
Espèces	Hêtre commun, épicéa commun, sapin pectiné Autres espèces en cours d'intégration
Types de peuplement	Purs et mélangés, réguliers et irréguliers
Évolution de l'environnement	Climat
Gestion	Plusieurs outils pour simuler des coupes en peuplements irréguliers avec un ensemble de critères permettant de sélectionner les arbres à couper
Processus* représentés	Interception de la lumière par chaque arbre <b>Adultes</b> : croissance, mortalité, production de graines <b>Semis</b> : croissance, mortalité Formation de dendromicrohabitats, décomposition du bois mort, qualité du bois
Paramètres* de fonctionnement	Paramètres empiriques calibrés localement pour tous les processus démographiques
Données* climatiques d'entrée	Aucune dans la version de base. Températures et précipitations dans la version en cours de développement.
Autres variables* d'entrée	Station
Sorties principales	<b>Caractéristiques individuelles des arbres</b> : espèce, diamètre, hauteur, qualité du bois, dendromicrohabitats, lumière interceptée, accroissement... <b>Caractéristiques dendrométriques du peuplement</b> : surface terrière, volume, distribution en classe de diamètre, par essence, par qualité... <b>Flux démographiques</b> : accroissement, taux de mortalité, recrutement... <b>Indicateurs de production</b> : récolte par classe de diamètre, essence et qualité, valeur marchande <b>Indicateurs de biodiversité</b> : score écologique, dendromicrohabitats, distribution de la lumière au sol...



<b>Schéma/illustration</b>	<b>Processus représentés dans le modèle SAMSARA2.</b>
<b>Temps de calcul</b>	Quelques secondes par an pour un hectare
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Stochastique
<b>Forces</b>	Permet de tester des sylvicultures complexes en peuplement irrégulier mélangé. Indicateurs de biodiversité.
<b>Limites-faiblesses</b>	Calibration locale pour l'instant. Climat insuffisamment pris en compte pour l'instant.
<b>Évolutions prévues</b>	Calibration en cours à l'échelle de la France pour les principales essences forestières françaises
<b>Remarques</b>	Sous Capsis
<b>Contacts/liens</b>	benoit.courbaud@inrae.fr
<b>Références</b>	<p>Courbaud B., Lafond V., Lagarrigues G., Vieilledent G., Cordonnier T., Jabot F., De Coligny F., 2015. Applying ecological model evaluation: lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. <i>Ecological Modelling</i>, 314, 1-14, <a href="https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.039">https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.039</a>.</p> <p>Courbaud B., Sardin T., De Coligny F., Cordonnier T., Deleuze C., François D., Riond C., Lafond V., Lagarrigues G., 2016. Utilisation du modèle individu-centré Samsara2 pour analyser les sylvicultures en peuplement irrégulier. <i>Rendez-vous techniques de l'ONF</i>, 53, 11-23.</p> <p>Lafond V., Cordonnier T., Mao Z., Courbaud B., 2017. Trade-offs and synergies between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: evidences using Pareto fronts. <i>European Journal of Forest Research</i>, 136 (5-6), 997-1012, <a href="https://dx.doi.org/10.1007/s10342-016-1022-3">https://dx.doi.org/10.1007/s10342-016-1022-3</a>.</p>
<b>Guide d'utilisation</b>	Guide du travail dirigé (TD) utilisé avec les étudiants de master disponible sur demande

## SIERRA

<b>Libellé</b>	SIERRA ( <i>Simulator for mediterranean landscape</i> )
<b>Filiation</b>	Aucune
<b>Auteur(s)</b>	Florent Mouillot
<b>Développeur(s)</b>	Florent Mouillot
<b>Objectif</b>	Modéliser la productivité, la croissance et la dynamique forestière à l'échelle du peuplement pour des peuplements multispécifiques suite à des perturbations
<b>Langage</b>	Delphi
<b>Spécialisation-résolution</b>	Par strate de végétation et de sol, par espèce. Résolution modulable : minimum 30 m (extension maximum racinaire d'un individu arbre) pour éviter la compétition interpixels.
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Cohorte
<b>Niveau de sortie</b>	Cohorte et peuplement
<b>Résolution temporelle</b>	Journée
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Journée à décennies
<b>Espèces</b>	<i>Cistus monspeliensis</i> , <i>Erica arborea</i> , <i>Arbutus unedo</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>Pinus halepensis</i>
<b>Types de peuplement</b>	Multispécifique méditerranéen
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat
<b>Gestion</b>	Éclaircies
<b>Processus* représentés</b>	Évaporation du sol, transpiration*, infiltration de l'eau dans le sol, potentiel de la plante, conductance* stomatique, photosynthèse*, chute des feuilles, respiration des organes et du sol, allocation, croissance hauteur/largeur des canopées, compétition eau du sol/lumière, recrutement, régénération, perturbations (incendies)
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	LMA*, potentiel minimum d'extraction, efficacité d'utilisation de l'eau, profondeur racinaire, hauteur des plantes, coût de respiration bois et feuille, allocation de la PPB* aux feuilles
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement global, température, humidité relative, précipitation, vitesse du vent
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Texture* des couches du sol, pourcentage de cailloux
<b>Sorties principales</b>	Flux d'eau et de carbone pour les différentes cohortes et le peuplement LAI* et biomasse des différentes cohortes Eau du sol pour les différentes couches Potentiel hydrique* des cohortes Chute de litière annuelle

**Schéma/illustration****Structure schématique du modèle SIERRA.**

Échelle de temps, fonctionnement et processus impliqués dans le modèle. Paramètres standard et variables utilisés pour simplifier la complexité de la végétation. H : hauteur des couches de végétation ; Z : profondeur d'enracinement ; WUE : efficacité d'utilisation de l'eau\* ; ETP : évapotranspiration potentielle\* ; couvert : surface de projection du houppier ;  $\lambda$  : pourcentage du carbone net alloué aux feuilles.

**Temps de calcul**

De la seconde à la minute

**Déterministe/  
stochastique**

Déterministe pour les processus biologiques  
Stochastique pour le régime des feux et la régénération

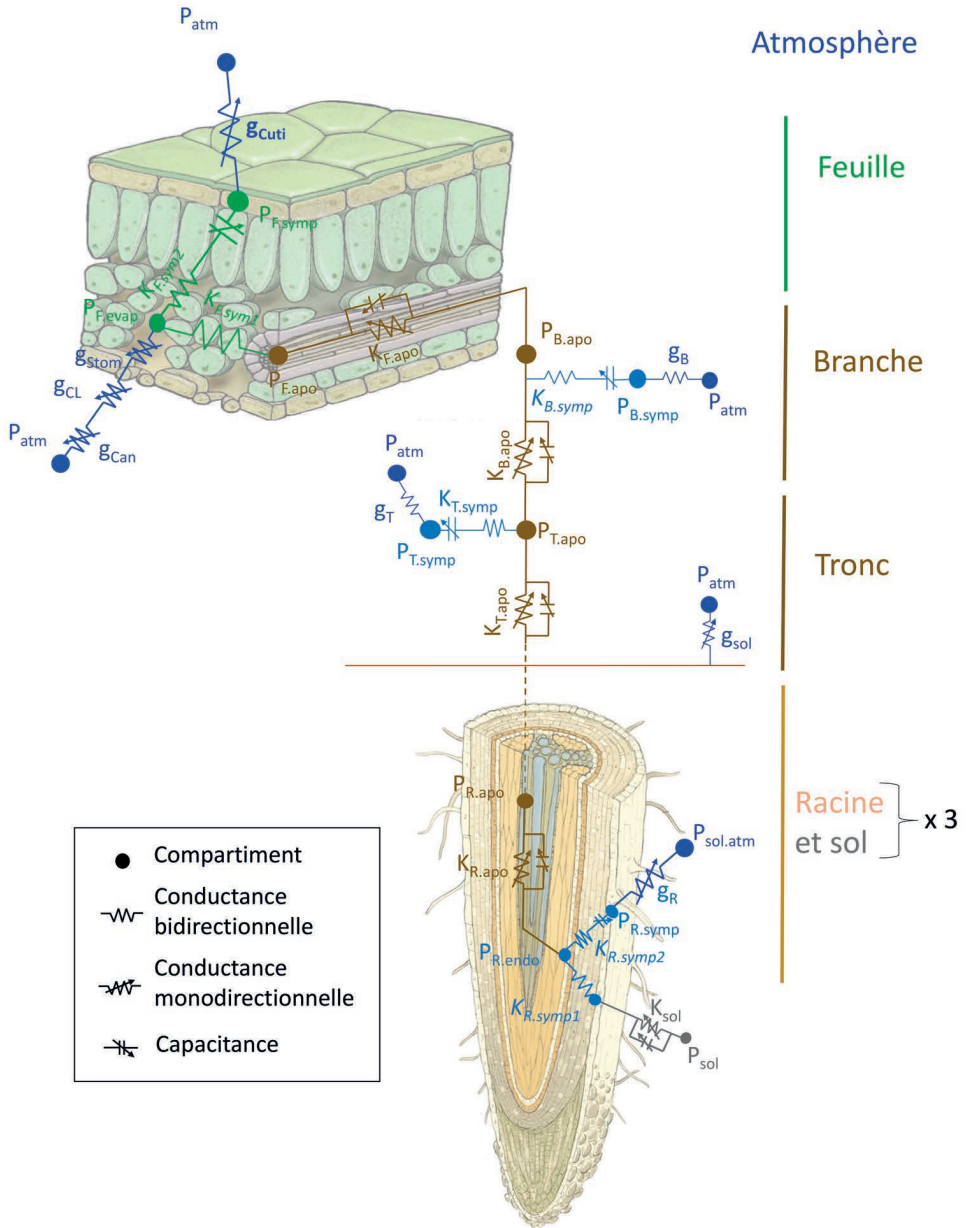
---

<b>Forces</b>	<ul style="list-style-type: none"><li>• Compétition interspécifique pour l'eau et la lumière</li><li>• Prise en compte des buissons et arbres</li><li>• Simplicité des processus, peuplements multispécifiques et applications spatialement explicites</li><li>• Ajustement écohydrologique de la surface foliaire par cohorte</li></ul>
<b>Faiblesses</b>	Certains processus ne sont pas traités : cycle des nutriments, fructification, régénération et survie des plantules Processus de croissance et de mortalité basés uniquement sur le bilan carbone
<b>Évolutions prévues</b>	Croissance basée sur le bilan hydrique* Teneur en eau des feuilles
<b>Contacts/liens</b>	florent.mouillot@ird.fr
<b>Références</b>	Mouillot F., Rambal S., Lavorel S. 2001. A generic process-based Simulator for mediterranean landscApes (Sierra): design and validation exercises. <i>Forest Ecology and Management</i> , 147, 75-97, <a href="http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00432-1">http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00432-1</a> .  Mouillot F., Rambal S., Joffre R., 2002. Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. <i>Global Change Biology</i> , 8 (5), 423-437, <a href="https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00494.x">https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00494.x</a> .  Cabon A., Mouillot F., Lempereur M., Ourcival J.M., Simioni G., Limousin J.M., 2018. Thinning increases tree growth by delaying drought-induced growth cessation in a Mediterranean evergreen oak coppice. <i>Forest Ecology and Management</i> , 409, 333-342, <a href="https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.030">https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.030</a> .
<b>Guide d'utilisation</b>	Non

---



<b>SurEau</b>	
<b>Libellé</b>	SurEau
<b>Filiation</b>	Aucune
<b>Auteur(s)</b>	Hervé Cochard, Nicolas Martin, Julien Ruffault, François Pimont
<b>Développeur(s)</b>	Hervé Cochard, Nicolas Martin, François de Coligny, Julien Ruffault, François Pimont
<b>Objectif</b>	Modéliser les effets de la sécheresse à travers la cavitation* et le dessèchement des organes des plantes vasculaires Modéliser le transport de l'eau entre le sol, les différents organes et l'atmosphère
<b>Langage</b>	Différentes versions sous C, Java (sous Capsis), R ou Excel
<b>Spatialisation-résolution</b>	Sans
<b>Interaction entre entités voisines</b>	Non
<b>Niveau de fonctionnement</b>	Organe (branche, racines), individu, peuplement
<b>Niveau de sortie</b>	Organe (branche, racines), individu, peuplement
<b>Résolution temporelle</b>	De la seconde à la journée
<b>Échelle temporelle de sortie</b>	Du jour à l'année
<b>Espèces</b>	Toutes les espèces pour lesquelles les paramètres de fonctionnement sont disponibles.
<b>Types de peuplement</b>	Régulier : monospécifique et équienne
<b>Évolution de l'environnement</b>	Climat et CO <sub>2</sub> dans les versions Java, C et R
<b>Gestion</b>	Non
<b>Processus* représentés</b>	Transpiration*, photosynthèse*, phénologie*, bilan hydrique*, bilan d'énergie, transfert d'eau entre organes et entre la plante et l'environnement, cavitation
<b>Paramètres* de fonctionnement</b>	Paramètres fonctionnels hydrauliques : résistance à la cavitation du xylème*, conductance* minimale, capacitance*, courbe pression-volume des feuilles et conductance hydraulique de la plante. Les paramètres hydrauliques peuvent être renseignés à l'échelle de l'arbre entier ou en discrétisant la plante en sous-composantes (racines, tronc, branches, feuilles). Dans ce dernier cas, on renseigne la surface d'aubier*, la longueur et la conductivité* spécifique des différents organes (racines, tronc, branches, feuilles). Les propriétés de rétention du sol en eau, le volume de sol. Densité et profondeur racinaire. Paramètres du modèle de photosynthèse de Farquhar
<b>Données* climatiques d'entrée</b>	Rayonnement, température, humidité relative, précipitation, vitesse du vent
<b>Autres variables* d'entrée</b>	Réserve utile* du sol, indice foliaire
<b>Sorties principales</b>	Potentiel hydrique*, transpiration, cavitation, teneur en eau des organes



Schéma/illustration

**Représentation schématique du modèle SurEau.**

Ce modèle résout les transferts d'eau entre le sol, les différents compartiments de la plante et l'atmosphère, et permet de calculer l'état hydrique des différents organes de la plante. Il calcule le bilan d'énergie foliaire, la conductance stomatique ( $g_{stom}$ ) et cuticulaire ( $g_{cuti}$ ) de la feuille et des différents organes pour en déduire les transpirations. Le calcul de la transpiration foliaire tient compte des conductances de couche limite\* ( $g_{CL}$ ) et de canopée ( $g_{can}$ ). Les transpirations calculées déclenchent des variations

de potentiel hydrique (noté P) qui se propagent dans la plante entraînant des flux d'eau. Les calculs de flux d'eau entre compartiments adjacents se font au moyen de différences de potentiel hydrique et conductance hydraulique (notées K). Le modèle tient aussi compte de la contribution des réservoirs internes de chaque compartiment au flux (les capacités\*). Pour chaque compartiment de plante, le modèle sépare l'apoplasme\* (indiqué apo) et le symplasme\* (indiqué sym) pour lesquels les calculs de potentiel hydrique se font selon des règles biophysiques spécifiques. Dans la version présentée ici, le modèle tient compte de trois couches de sol et de cinq compartiments de plante : feuilles (indiqué F), branches (indiqué B), tronc (indiqué T), racine (indiqué R). Chaque couche de sol étant liée à une racine, trois racines sont prises en compte dans les calculs. Au niveau racinaire, le potentiel hydrique de l'endoderme\* (indiqué endo) est calculé en amont du xylème\*. L'atmosphère est indiquée atm.

<b>Temps de calcul</b>	Seconde à minute selon les versions
<b>Déterministe/ stochastique</b>	Déterministe
<b>Forces</b>	Tient compte des caractéristiques du transfert hydraulique et des processus de cavitation impliqués dans le dessèchement
<b>Faiblesses</b>	Ne rend pas compte des processus de croissance et d'allocation
<b>Évolutions prévues</b>	Couplage avec NoTG et Castanea ; intégration dans Capsis
<b>Particularités/ remarques</b>	Il existe plusieurs versions de SurEau. Une version fonctionnelle sous C à l'échelle de la feuille ou de la branche, à un pas de temps très court (seconde). Une version en Java est en développement sur la plateforme Capsis ( <a href="http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/sureau">http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/sureau</a> ). Une version simplifiée en R permet de réaliser des simulations à l'échelle du peuplement. Une version sous Excel permet de réaliser des tests de sensibilité avec un climat constant.
<b>Contacts/liens</b>	herve.cochard@inrae.fr nicolas.martin@inrae.fr <a href="http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/sureau">http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/sureau</a>
<b>Références</b>	Cochard H., Pimont F., Ruffault J., Martin-StPaul N.K., 2021. SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. <i>Annals of Forest Science</i> , 78, 55, <a href="https://doi.org/10.1007/s13595-021-01067-y">https://doi.org/10.1007/s13595-021-01067-y</a> . Martin-StPaul N.K., Delzon S., Cochard H., 2017. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. <i>Ecology Letters</i> , 20, 1437-1447, <a href="https://doi.org/10.1111/ele.12851">https://doi.org/10.1111/ele.12851</a> . Martin-StPaul N., Ruffault J., Blackmann C., Cochard H., De Cáceres M., Delzon S., Dupuy J.-L., Fargeon H., Lamarque L., Moreno M., Parsell R., Pimont F., Ourcival J.-M., Torres-Ruiz J., Limousin J.-M., 2020. Modelling live fuel moisture content at leaf and canopy scale under extreme drought using a lumped plant hydraulic model, <i>ZioArxiv</i> , <a href="https://doi.org/10.1101/2020.06.03.127167">https://doi.org/10.1101/2020.06.03.127167</a> .
<b>Guide d'utilisation</b>	Non



# Glossaire

---

**Abrouissage** : broutage de broussailles et de jeunes arbres par les animaux sauvages. Désigne également les dégâts associés à cette action : suppression des pousses terminales ou latérales aboutissant à la déformation des plants ou semis. Sert aussi d'indicateur des relations entre la forêt et le gibier.

**Absorbance** : rapport entre le rayonnement (quantité d'énergie) à l'entrée et à la sortie d'un milieu ou d'un objet (par exemple une feuille). Mesure la capacité d'un milieu à absorber la lumière qui le traverse. Absorbance et transmittance\* sont fonctionnellement liées.

**Albédo** : part du rayonnement incident réfléchi par une surface (sol, végétation).

**Apoplasme** : compartiment du végétal constitué par les parois des cellules végétales et les espaces vides entre cellules. La voie apoplasmique est la voie privilégiée pour le transfert ascendant de la sève brute dans le tronc des arbres.

**Aquaporines** : protéines membranaires qui forment des « pores » perméables aux molécules d'eau dans les membranes biologiques, en particulier la membrane cytoplasmique\*.

**Aubier** : partie fonctionnelle du bois, située entre le cambium\* et le bois de cœur, qui conduit la sève brute ascendante.

**Bilan hydrique** : stock d'eau à l'instant t, disponible dans le sol prospecté par les racines, calculé à l'instant précédent t-1 et modifié des variations constatées entre t-1 et t. Il se calcule à partir des flux d'eau entrants (précipitations) diminués des flux d'eau sortants (interception, évaporation, transpiration, drainage en dehors de la zone accessible aux racines, ruissellement).

**Cambium** : assise génératrice (méristème\* secondaire) qui donne naissance, par division cellulaire, au liber\* (ou phloème\*) vers la périphérie du tronc, et au xylème\* vers l'intérieur du tronc.

**Capacité au champ** : quantité maximale d'eau que peut retenir un sol après l'écoulement de l'eau sous l'effet de la gravité, en profondeur ou par drainage latéral. Elle est dépendante de la texture\* du sol. Elle s'exprime en pourcentage du volume de sol. Par exemple, un sol qui retient 30 g d'eau pour 100 g de terre fine, d'une densité de 1,2, aura une capacité au champ de

$$1,2 \times \frac{30}{100} = 0,36 \%$$

Pour passer à la quantité d'eau, on multiplie ce pourcentage par la profondeur du sol ou de l'horizon considéré.

**Capacitance** : rapport entre la variation de teneur relative en eau sur la variation du potentiel hydrique\* ( $\delta RWC/\delta \Psi$ ) qui dépend de l'élasticité des parois cellulaires\*.

**Caractère** : nature de la variable\* considérée. Selon leur caractère, certaines variables peuvent être mesurées (par exemple la température extérieure sous abri ou le potentiel hydrique) ou calculées explicitement (par exemple la surface terrière d'un peuplement est égale à la somme de la surface terrière des arbres qui le composent) ou à partir d'un modèle\* (par exemple le potentiel osmotique à turgescence\* nulle, ajusté par ailleurs sur des points expérimentaux — cf. figure 19).

**Cavitation** : apparition de bulles de gaz dans les vaisseaux du bois (xylème\*), dues à la vaporisation de l'eau de la sève brute\* sous l'effet de la diminution du potentiel hydrique (cf. fiche variable écophysologique n° 6).

**Chaleur latente** : énergie nécessaire à un changement de phase (par exemple, la transformation de l'eau liquide en vapeur d'eau) sans changement de température.

**Chaleur sensible** : énergie responsable du changement de température d'un objet sans changement de phase.

**Conductance et conductivité** : la conductance caractérise la capacité de transfert de l'eau dans un organe. C'est l'inverse de la résistance. Lorsqu'elle se rapporte à une distance parcourue par la sève le long de l'organe considéré (racine, tronc, branche, pétiole), on parle de conductivité (cf. fiche variable écophysologique n° 3).

**Couche limite** : couche d'air, située à proximité d'une surface, qui crée une résistance à l'écoulement d'air, et donc aux transferts de matière (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O...) ou d'énergie. Cela s'applique aussi bien à l'échelle de la feuille qu'à celle du couvert végétal. À l'intérieur de la couche limite, l'écoulement d'air est laminaire (régulier, près de la surface) ou turbulent (plus loin de la surface). La couche limite est influencée par la structure de la surface (rugosité\*). Par exemple, la vitesse du vent est réduite au-dessus et à l'intérieur d'une forêt à mesure que l'on s'approche du sol.

**Cytoplasme** : désigne le contenu d'une cellule vivante délimité par la membrane plasmique\* et le noyau.

**Descente de cime** : mortalité de la partie haute du houppier d'un arbre ; généralement accompagnée du redémarrage de branches inférieures.

**Donnée** : valeur connue prise par une variable\*. Les données brutes sont issues d'observations ou de mesures réalisées sur le terrain ou en laboratoire. Par exemple, 750 mm de pluviométrie annuelle, 14 m de hauteur totale pour un arbre. Les données peuvent être aussi calculées, comme la surface terrière d'un peuplement ou la réserve utile\* du sol.

**Efficience d'utilisation de l'eau (WUE pour *Water Use Efficiency*)** : caractérise la production (photosynthèse, biomasse, production primaire nette\* ou brute\*) par unité d'eau consommée. Plus la production est importante pour une consommation en eau donnée, plus l'arbre est efficace dans son utilisation de l'eau (cf. fiche variable écophysologique n° 4).

**Embolie** : arrêt de la circulation de la sève brute\* à la suite de l'obstruction des vaisseaux du xylème\* par une bulle de vapeur d'eau. L'embolie succède à la cavitation\*.

**Émissivité** : flux radiatif du rayonnement thermique émis par un élément de surface à une température donnée.

**Endoderme** : partie la plus interne du cortex dans les jeunes tiges et les jeunes racines souvent constituées d'une seule couche de cellule (cf. figures 5 et 6).

**Évapotranspiration (ET)** : quantité d'eau transférée vers l'atmosphère, par l'évaporation au niveau du sol et au niveau de l'interception des précipitations, et par la transpiration des plantes. On distingue l'évapotranspiration potentielle\* (ETP) et l'évapotranspiration réelle\* (ETR). Elle est définie par un volume d'eau par unité de temps (L/jour ou m<sup>3</sup>/an), éventuellement rapportée à une unité de surface (L/m<sup>2</sup>/jour ou m<sup>3</sup>/ha/an).

**Évapotranspiration potentielle (ETP)** : évapotranspiration\* qui pourrait se produire en cas d'approvisionnement en eau suffisant. L'ETP est une mesure de la demande. La surface, la température de l'air, l'ensoleillement et le vent influencent l'ETP. La formule de Penman-Monteith est le modèle le plus robuste pour l'estimer, à partir de données\* météorologiques et de fonctionnement des plantes.

**Évapotranspiration réelle (ETR)** : fraction de l'évapotranspiration potentielle\* (ETP) qui correspond à la quantité d'eau effectivement évapotranspirée par un couvert végétal particulier, en conditions réelles.

**Forces matricielles** : forces d'attraction exercées par un solide sur les molécules d'un liquide, par exemple par les parois cellulaires ou les éléments solides du sol sur les molécules d'eau.

**Flux hydrique** : caractérise le débit de sève brute\* ascendante d'un arbre à un moment donné (voir fiche variable écophysologique n° 2).

**GPP** : voir production primaire brute.

**Ions** : atome ou molécule chargé électriquement, positivement ou négativement. Les éléments minéraux en solution dans l'eau sont sous cette forme.

**Isotope** : les isotopes sont des atomes d'un même élément chimique qui diffèrent par le nombre de neutrons de leur noyau. Par exemple, le carbone 12 noté  $^{12}\text{C}$ , le carbone 13 ( $^{13}\text{C}$ ) et le carbone 14 ( $^{14}\text{C}$ ), qui ont respectivement 6, 7 et 8 neutrons, sont trois isotopes du même élément carbone. Leurs propriétés particulières leur confèrent une valeur indicatrice de phénomènes biologiques (cf. fiche variable écophysologique n° 5).

**LAI (pour Leaf Area Index, en anglais)** : indice foliaire d'un arbre ou d'un peuplement, égal à la surface de toutes les feuilles par unité de surface de sol. Il est donc sans dimension.

**Liber (ou phloème)** : tissu conducteur de la sève élaborée\* dans l'arbre, formé par division cellulaire du cambium\*.

**LMA (pour Leaf Mass Per Area, en anglais)** : masse des feuilles divisée par leur surface. Le LMA est l'inverse du SLA\* :

$$\text{LMA} = \frac{1}{\text{SLA}} \text{ en kg/m}^2.$$

**Membrane plasmique (ou cytoplasmique)** : membrane séparant l'intérieur d'une cellule (le cytoplasme\*) de son environnement extérieur. Cette membrane présente une perméabilité sélective, soit par diffusion passive (osmose\*), par exemple pour le dioxyde de carbone  $\text{CO}_2$  et l'oxygène  $\text{O}_2$ , soit grâce aux protéines transmembranaires, comme les aquaporines\* qui permettent le passage des molécules d'eau.

**Méristème** : un méristème est une zone de division cellulaire, à l'origine d'organes et/ou de tissus végétaux. Les cellules méristématiques indifférenciées se divisent puis se différencient en acquérant une structure et une fonction. On distingue les méristèmes primaires qui assurent la croissance de la plante en longueur au niveau de la tige, des feuilles et des racines, et les méristèmes secondaires, responsables de la croissance en épaisseur : par exemple le cambium\* pour le tronc des arbres.

**Métabolisme** : ensemble des réactions chimiques qui se déroulent à l'intérieur d'un être vivant et lui permettent notamment de se maintenir en vie, de se reproduire, de se développer et de répondre aux stimuli de son environnement. La plupart de ces réactions ont lieu dans les cellules elles-mêmes.

**Modèle :** représentation sous forme de relation(s) mathématique(s) d'un phénomène du monde réel. Par exemple, la croissance des arbres ou le bilan hydrique\* d'une parcelle forestière. En général, le modèle simplifie la réalité écologique ou biologique.

**NPP :** voir production primaire nette.

**Osmose :** mode de transport passif de l'eau entre le milieu extérieur et le contenu des cellules, à travers la membrane plasmique\*. Il est provoqué par la différence de concentration en ions\* entre ces deux compartiments. L'eau se diffuse à travers la membrane plasmique jusqu'à atteindre un équilibre de concentration entre l'extérieur et l'intérieur de la cellule.

**Ostiole :** espace entre les deux cellules de garde du stomate\*. On parle aussi d'orifice stomatique. C'est par cet espace que s'effectuent les échanges gazeux (vapeur d'eau, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>) entre l'arbre et l'atmosphère lorsque le stomate est ouvert.

**Paramètre :** variable susceptible de recevoir une valeur constante (par exemple issue d'études précédentes ou de la littérature) au cours d'une simulation et qui désigne certains coefficients d'un modèle\*. Les paramètres peuvent avoir plus ou moins de signification biologique ou physique. Par exemple, la conductance stomatique maximale est un paramètre dont la valeur dépend de l'espèce. On peut considérer que la surface foliaire spécifique (SLA\*) en fait partie, même si elle peut varier entre arbres d'une même espèce. Un paramètre dans un modèle peut être considéré comme une variable dans un autre, par exemple l'indice foliaire (LAI\*) qui peut être constant, ou évoluer, selon le cas, au cours d'une simulation. Selon le cas, les paramètres peuvent être fournis par l'utilisateur en amont des simulations ou être fixés dans les relations mêmes du modèle.

**Paroi cellulaire :** paroi rigide, qui entoure les cellules végétales, située à l'extérieur de la membrane plasmique\*. Elle joue, entre autres, un rôle de soutien. Elle est imperméable à l'eau, qui doit transiter par les plasmodesmes\* pour la traverser.

**Phénologie :** étude de l'apparition d'événements périodiques dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat. Par exemple pour les plantes, la floraison, le débourrement des arbres, la chute des feuilles...

**Phloème :** voir liber.

**Photosynthèse :** processus bioénergétique qui permet à des organismes (dits autotrophes) de synthétiser de la matière organique, à partir de l'eau et du dioxyde de carbone CO<sub>2</sub>, en utilisant l'énergie lumineuse.

**Pixel :** de l'anglais *picture element*, élément d'image. Unité de base constitutive d'un espace en deux dimensions décrit numériquement.

**Plasmodesme :** canal traversant la paroi cellulaire\* des plantes, constituant une voie de passage de l'eau et des solutés. Constitué de protéines, il relie le cytoplasme\* de cellules contiguës.

**Plasmolyse :** lorsque la vacuole\* d'une cellule se vide d'eau, elle se rétracte. L'eau n'exerce plus de pression sur la paroi cellulaire\*. La membrane du cytoplasme\* se décolle de la paroi. C'est la plasmolyse. Les parties souples de la plante s'amollissent et celle-ci se fane.

**Point de flétrissement permanent :** quantité d'eau minimale du sol que les racines ne sont pas capables d'extraire, car trop fortement liée aux particules du sol par les forces



matricielles\*. Elle est dépendante de la texture\* du sol. Il s'exprime en pourcentage du volume de sol. Par exemple, un sol qui retient 10 g d'eau non extractible pour 100 g de terre fine d'une densité de 1,2 aura un point de flétrissement permanent de

$$1,2 \times \frac{10}{100} = 0,12 \%$$

Pour passer à la quantité d'eau, on multiplie ce pourcentage par la profondeur du sol ou de l'horizon considéré.

**Potentiel hydrique** : caractérise l'état de liaison de l'eau dans un système par la pression nécessaire pour la faire passer à l'état d'eau libre et pure (cf. fiche variable écophysiological n° 1).

**Processus** : fonction ou mécanisme de l'écosystème. Les processus sont sous la dépendance de variables\* ou de paramètres\*. Par exemple, la photosynthèse\* ou la transpiration\* sont des processus. Selon les modèles, ils peuvent être pris en compte ou pas, et de manière plus ou moins simplifiée.

**Production primaire brute (PPB ou GPP en anglais pour *Gross Primary Production*)** : énergie totale assimilée par le biais de la photosynthèse.

**Production primaire nette (PPN ou NPP en anglais pour *Net Primary Production*)** : énergie accumulée par la plante par le biais de la photosynthèse moins l'énergie utilisée par la plante pour la respiration. PPN = PPB – respiration.

**Réflectance** : rapport entre rayonnement incident et rayonnement réfléchi, en tant que quantité d'énergie, par une surface.

**Réserve utile** : quantité d'eau du sol utilisable par les végétaux. C'est la fraction comprise entre la réserve en eau à la capacité au champ\* et la réserve en eau au point de flétrissement permanent\*. Cf Réserve en eau et potentiel hydrique du sol (p. 17-18).

**Rugosité** : caractérise la régularité de la structure de la végétation à l'interface avec l'atmosphère. C'est un indice d'irrégularité du couvert, qui influence le profil de vent au sein du peuplement.

**Sève brute** : sève ascendante qui contient de l'eau et des sels minéraux en solution. Elle transite par les vaisseaux du xylème\* de l'aubier\*.

**Sève élaborée** : sève qui contient de l'eau et les sucres synthétisés par les parties aériennes de la plante lors de la photosynthèse. Elle circule essentiellement vers le bas depuis les zones de production des sucres (habituellement les feuilles) jusqu'aux régions d'utilisation ou de stockage des sucres. Elle peut aussi circuler vers le haut lorsque l'arbre doit mobiliser les réserves stockées dans les racines.

**SLA (*Specific Leaf Area en anglais, équivalent de SFS pour surface foliaire spécifique en français*)** : surface des feuilles divisée par leur masse, en m<sup>2</sup>/kg. On parle aussi de masse surfacique des feuilles. Dans les modèles de fonctionnement, le SLA est considéré en général comme un paramètre\* fixe pour une espèce. Ce paramètre est notamment corrélé positivement à la capacité photosynthétique de la plante.

**Stomate** : orifice présent dans l'épiderme des feuilles, plus souvent sur la face inférieure. Les stomates permettent les échanges gazeux (CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O) et la régulation de la transpiration\*. Un stomate est constitué de deux cellules de garde qui

délimitent l'orifice stomatique ou ostiole\*. Celui-ci s'ouvre plus ou moins, selon les besoins, en fonction de la turgescence\* de ces cellules assurée par leurs vacuoles\*. Sous l'ostiole se trouve un espace vide appelé chambre sous-stomatique.

**Symplasma** : compartiment du végétal constitué par les cytoplasmes\* des cellules contiguës, reliés par les plasmodesmes\*.

**Texture du sol** : répartition des minéraux du sol par catégorie de grosseur, indépendamment de la nature et de la composition de ces minéraux. On distingue l'argile, le limon, le sable fin, le sable grossier. Les éléments de plus de 2 mm (blocs, galets et graviers) sont classés à part.

**Transfert laminaire** : transfert, de matière ou d'énergie, qui s'effectue lorsque l'écoulement de l'air est régulier, près de la surface de la végétation lorsque celle-ci est lisse.

**Transfert turbulent** : transfert, de matière ou d'énergie, qui s'effectue lorsque l'écoulement de l'air est turbulent (avec des tourbillons), plus loin de la surface. La turbulence est amplifiée par la rugosité\* de la végétation.

**Transmittance** : rapport entre l'intensité transmise d'un rayonnement (quantité d'énergie à la sortie d'un milieu ou d'un objet traversé par ce rayonnement) et l'intensité du rayonnement incident. La transmittance et l'absorbance\* sont fonctionnellement liées.

**Transpiration** : émission d'eau par un végétal dans l'atmosphère sous forme de vapeur d'eau. Le terme s'utilise aussi pour caractériser la quantité d'eau ainsi perdue.

**Turgescence** : état d'une cellule lorsque sa vacuole\* est remplie d'eau. Sa membrane se tend. L'eau des cellules exerce alors une pression sur la paroi cellulaire\* et donne de la rigidité aux parties souples de la plante. Le phénomène inverse est la plasmolyse\*.

**Vacuole** : compartiment de la cellule délimité par une membrane et qui contient de l'eau et des éléments en solution. Chez les végétaux, les vacuoles jouent un rôle de réservoir d'eau et de réserves, assurant l'état de turgescence\*.

**Variable** : grandeur dont la valeur varie au cours d'une simulation. On distingue des variables d'entrée, nécessaires au fonctionnement du modèle\* (par exemple la température extérieure), et les variables de sortie (par exemple le taux de cavitation\*).

**Voxel** : contraction de volume et élément (élément de volume). Unité de base constitutive d'un espace en trois dimensions décrit numériquement. Le voxel est à la 3D ce que le pixel\* est à la 2D.

**VPD (Vapor Pressure Deficit en anglais)** : déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air. Différence entre la quantité maximale d'eau sous forme de vapeur que l'air pourrait contenir à un moment et à une température donnés et celle qu'il contient réellement. Le VPD traduit la sécheresse atmosphérique. Il est précisément égal à la différence entre la quantité d'eau présente dans l'atmosphère (ou « pression de vapeur réelle ») et la quantité d'eau que l'atmosphère pourrait contenir à saturation (100 % d'humidité, ou « pression de vapeur saturante »). Comme c'est un déficit de pression de vapeur, il est exprimé en kPa. Plus il est important, plus le pouvoir évaporant de l'air augmente. Sa valeur dépend de la température, car plus l'air est chaud, plus il peut contenir d'eau. Le VPD entre dans la formule de calcul de l'ETP\* de Penman-Monteith.

**Xylème** : tissu conducteur de la sève brute\* dans l'arbre, formé par division cellulaire du cambium\*. Il joue aussi un rôle de soutien mécanique de l'arbre.

# Références bibliographiques

---

- Ambrose A.R., Sillett S.C., Dawson T.E., 2009. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods. *Plant, Cell and Environment*, 328, 743-757, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01950.x>.
- Bello J., Vallet P., Perot T., Balandier P., Seigner V., Perret S., Couteau C., Korboulewsky N., 2019. How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events? *Forest Ecology and Management*, 432, 436-445, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.044>.
- Bertin S., Perrier C., coords., 2016. *Le Bilan hydrique des peuplements forestiers*, Éditions RMT AFORCE, 191 p.
- Bouchon J., 1995. Concepts et caractéristiques des divers modèles de croissance. *Revue forestière française*, XLVII, 23-34, <https://doi.org/10.4267/2042/26715>.
- Boulard B., 1974. Un problème d'écologie forestière : les mycorhizes. In : *Écologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*, éditions Gauthier-Villars, Paris, 175-192.
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A., 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water-stress. *Annales des sciences forestières*, 50 (6), 571-582, <https://doi.org/10.1051/forest:19930606>.
- Bréda N., Soudani K., Bergonzini J.-C., 2002. *Mesure de l'indice foliaire en forêt*, éditions Écofor, 157 p.
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625-644, <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>.
- Chapelet B., Havet N., 2017. Les 25 ans du réseau Rénécofor. *Forêt entreprise*, 239, 13-17.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Field T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755, <https://doi.org/10.1038/nature11688>.
- Cochard H., Forestier S., Améglio T., 2001. A new validation of Scholander pressure chamber technique based on stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, 52, 1361-1365, <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.359.1361>.
- Cochard H., Delzon S., 2013. Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science*, 70, 659-661, <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0317-5>.
- Cochard H., Pimont F., Ruffault J., Martin-StPaul N.K., 2021. SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. *Annals of Forest Science*, 78, 55, <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01067-y>.
- Coleman K., Jenkinson D.S., 1996. RothC – 26.3. A model for the turnover of carbon in soil. In : *Evaluation of soil organic matter models using existing, long-term datasets* (D.S. Powlson, J.U. Smith, P. Smith, eds.), NATO ASI Series I, Springer Verlag, Heidelberg, Allemagne, 237-246, [https://doi.org/10.1007/978-3-642-61094-3\\_17](https://doi.org/10.1007/978-3-642-61094-3_17).
- Cruziat P., Cochard H., Améglio T., 2003. L'embolie des arbres. *Pour la Science*, 305, 50-56.
- Damour G., Simonneau T., Cochard H., Urban L., 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell and Environment*, 33, 1419-1438, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>.
- Delzon S., Cochard H., 2014. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*, 203, 355-358, <https://doi.org/10.1111/nph.12798>.
- Delzon S., 2015. New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29, 1247-1249, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12500>.
- Département de la Santé des forêts, 2017. Dispositif national de surveillance de la santé des forêts, note de service DGAL/SDQSPV/2017-964 du 21 novembre 2017, 17 p. + annexes, <https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2017-964> (consulté le 15/02/2022).
- Département de la Santé des forêts, 2018. Quantifier l'état de santé de la forêt, méthode simplifiée d'évaluation (rédacteurs : M. Goudet, F.-X. Saintonge, L.-M. Nageleisen), 6 p. + annexes, <https://agriculture.gouv.fr/la-methode-deperis-pour-quantifier-letat-de-sante-de-la-foret> (consulté le 15/02/2022).
- de Pury D.G.G., Farquhar G.D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment*, 20, 537-557, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x>.

- Déqué M., 2007. Changements attendus du climat : quels scénarios ? *Rendez-vous techniques de l'ONF*, hors-série n° 3, « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », 9-14.
- Dixon H.H., Joly J., 1895. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B. 186, 563-576, <https://doi.org/10.1098/rstb.1895.0012>.
- Doussan C., Pagès L., 2018. Le prélèvement d'eau par les plantes : un lien intime entre propriétés du sol et des racines. In : *Les Sols au cœur de la zone critique 3 : circulation de l'eau*, éditions ISTE, 91-124.
- Dreyfus Ph., Bonnet F.-R., 1995. Capsis : logiciel de simulation de conduites sylvicoles. *Revue forestière française*, XLVII, 111-115, <https://doi.org/10.4267/2042/26700>.
- Drénou C., Caraglio Y., 2019. « Parlez-vous Archi ? » Les principales définitions de la méthode Archi. *Forêt entreprise*, 246, 28-35.
- Ducrey M., 1988. Réactions à la sécheresse de quelques espèces forestières méditerranéennes. *Revue forestière française*, XL, 359-370, <https://doi.org/10.4267/2042/25903>.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., De Coligny F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, 69, 221-233, <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0140-9>.
- Duursma R.A., Blackman C.J., Lopéz R., Martin-StPaul N.K., Cochard H., Medlyn B.E., 2019. On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist*, 221 (2), 693-705, <https://doi.org/10.1111/nph.15395>.
- Eichhorn J., Roskams P., Potočić N., Timmermann V., Ferretti M., Mues V., Szepesi A., Durrant D., Seletković I., Schröck H.-W., Nevalainen S., Bussotti F., Garcia P., Wulff S., 2020. Part IV: Visual assessment of crown condition and damaging agents. In : *Manual on Methods and Criteria for Harmonized Sampling, Assessment, Monitoring and Analysis of the Effects of Air Pollution on Forests* (UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre, ed.), Thünen Institute of Forest Ecosystems, Eberswalde, Allemagne, 50 p. + annexe, <http://icp-forests.net/page/icp-forests-manual>.
- Farquhar G.D., von Caemmererand S., Berry J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149, 78-90, <https://doi.org/10.1007/BF00386231>.
- Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry J.A., 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121-137, <https://doi.org/10.1071/PP9820121>.
- Fortin J.A., Plenchette C., Piché Y., 2015. *Les Mycorhizes. L'essor de la nouvelle révolution verte*, Quæ, Versailles, 163 p.
- Gardiner B., Suárez J., Achim A., Hale S., Nicoll B., 2006. ForestGALES – a PC-based wind risk model for British forests user's guide, version 2.1, United Kingdom Forestry Commission, Londres, R.-U.
- Gauquelin X., coord., 2010. *Guide de gestion des forêts en crise sanitaire*, éditions ONF IDF, 96 p.
- Gessler A., Ferrio J.P., Hommel R., Treydte K., Werner R.A., Monson R.K., 2014. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology*, 34, 796-818, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu040>.
- Goudet M., Nageleisen L.-M., 2019. Protocole Dépéris. Méthode de notation simplifiée de l'aspect du houppier des arbres forestiers dans un contexte de dépérissement. *Forêt entreprise*, 246, 36-40.
- Granier A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure des flux dans le tronc des arbres. *Annales des sciences forestières*, 45, 193-200, <https://doi.org/10.1051/forest:19850204>.
- Herbette S., Wortemann R., Awad H., Huc R., Cochard H., Barigah T.S., 2010. Insights into xylem vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* L.: phenotypic and environmental sources of variability. *Tree Physiology*, 30 (11), 1448-1455, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq079>.
- Huc R., 2011. Les réponses des arbres aux contraintes climatiques : aspects écophysologiques. *Forêt méditerranéenne*, XXXII, 167-172.
- Jarvis P.G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.*, 273, 593-610, <https://doi.org/10.1098/rstb.1976.0035>.
- Lempereur M., Martin-StPaul N.K., Damesin C., Joffre R., Ourcival J.-M., Rocheteau A., Rambal S., 2015. Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change. *New Phytologist*, 207, 579-590, <https://doi.org/10.1111/nph.13400>.
- Lempereur M., Limousin J.-M. Ourcival J.-M., 2016. Éclaircir les taillis de chêne vert : une atténuation des contraintes climatiques sur la croissance. *Forêt entreprise* 230, 42-46.

- Leuning R., 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for  $C_3$  plants. *Plant, Cell and Environment*, 18, 339-355, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00370.x>.
- Luyssaert S., Marie G., Valade A., Chen Y.Y., Njakou Djomo S., Ryder J., Otto J., Naudts K., Lansø A.-S., Ghattas J., McGrath M.J., 2018. Trade-offs in using European forests to meet climate objectives. *Nature*, 562, 259-262, <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0577-1>.
- Martin-StPaul N.K., Longepierre D., Huc R., Delzon S., Burlett R., Joffre R., Rambal S., Cochard H., 2014. How reliable are methods to assess xylem vulnerability to cavitation? The issue of 'open vessel' artifact in oaks. *Tree Physiology*, 34 (8), 894-905, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu059>.
- Martin-StPaul N., Ruffault J., Blackmann C., Cochard H., De Cáceres M., Delzon S., Dupuy J.-L., Fargeon H., Lamarque L., Moreno M., Parsell R., Pimont F., Ourcival J.-M., Torres-Ruiz J., Limousin J.-M., 2020. Modelling live fuel moisture content at leaf and canopy scale under extreme drought using a lumped plant hydraulic model, ZioArxiv, <https://doi.org/10.1101/2020.06.03.127167>.
- Maury P., Langlade N., Grieu P., Rengel D., Sarrafi A., Debaeke P., Vincourt P., 2011. Écophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol. *Innovations agronomiques*, 14, 123-138.
- Office national des forêts, Direction technique et commerciale, 1999. L'eau et la forêt, synthèse bibliographique réalisée par Christine Fort. *Bulletin technique de l'ONF*, 37, 240 p., éditeur : ONF, Département des recherches techniques.
- Rambal S., Ourcival J.-M., Richard J., Mouillot F., Nouvellon Y., Reichstein M., Rocheteau A., 2003. Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology*, 9 (12), 1813-1824, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00687.x>.
- Ritchie G.A., Shula R.G., 1984. Seasonal changes of tissue-water relations in shoots and root systems of Douglas-fir seedlings. *Forest Science*, 30 (2), 538-548.
- Ryan M.G., 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1 (2), 157-167, <https://doi.org/10.2307/1941808>.
- Sabatier S., Caraglio Y., Drénou C., 2014. L'architecture des arbres au service des forestiers. *Innovations agronomiques*, 41, 119-128.
- Sajdak G., 2019. La méthode Archi. Un diagnostic architectural des houppiers pour apprécier l'état physiologique des arbres. *Forêt entreprise*, 246, 25-27.
- Sala A., Piper F., Hoch G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist*, 186, 274-281, <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x>.
- Scheidegger Y., Saurer M., Bahn M., Siegwolf R., 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*, 125, 350-357, <https://doi.org/10.1007/s004420000466>.
- Sergent A.S., Varela S.A., Barigah T.S., Badel E., Cochard H., Dalla-Salda G., Delzon S., Fernández M.E., Guillemot J., Gyenge J., Lamarque L.J., Martinez-Meier A., Rozenberg P., Torres-Ruiz J.M., Martin-StPaul N.K., 2020. A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees. *Forest Ecology and Management*, 468, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118175>.
- Sevanto S., McDowell N.G., Dickman L.T., Pangle R., Pockman W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell & Environment*, 37, 153-161, <https://doi.org/10.1111/pce.12141>.
- Turc L., 1961. Évaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Annales agronomiques*, 12 (1), 13-49.
- Urry L.A., Cain M.L., Wasserman S.A., Minorsky P.V., Orr R.B., Campbell N.A., 2020. *Campbell Biology*, Éditions Pearson, 12<sup>e</sup> édition, 1 287 p. + annexes.
- Vennetier M., 2012. Changement climatique et dépérissements forestiers : causes et conséquences. In : *Changement climatique et modification forestière*, Cahier d'études n° 22 (A. Corvol, éd.), CNRS-IHMC, Paris, 50-60.
- Zapater M., Bréda N., Bonal D., Pardonnet S., Granier A., 2013. Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15-to 25-year-old mixed stand. *Annals of Forest Science*, 70, 31-39, <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0233-0>.

## Auteurs principaux

---

COURBET FRANÇOIS (COORDINATEUR), francois.courbet@inrae.fr

Unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes INRAE, Domaine Saint-Paul, 228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9

DOUSSAN CLAUDE, claude.doussan@inrae.fr

Unité de recherche Environnement méditerranéen et modélisation des agro-hydrosystèmes INRAE, Domaine Saint-Paul, 228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9

LIMOUSIN JEAN-MARC, jean-marc.limousin@cefe.cnrs.fr

Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5

MARTIN-STPAUL NICOLAS, nicolas.martin@inrae.fr

Unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes INRAE, Domaine Saint-Paul, 228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9

SIMIONI GUILLAUME, guillaume.simioni@inrae.fr

Unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes INRAE, Domaine Saint-Paul, 228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9

## Rédacteurs des fiches modèles

---

### **Biljou**

BRÉDA NATHALIE, [nathalie.breda@inrae.fr](mailto:nathalie.breda@inrae.fr)

INRAE, Unité mixte de recherche Silva, Centre INRAE Grand Est, Site de Nancy, Rue d'Amance, 54280 Champenoux

### **CASTANEA**

DAVI HENDRIK, [hendrik.davi@inrae.fr](mailto:hendrik.davi@inrae.fr)

Unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes INRAE, Domaine Saint-Paul, 228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9

### **CONTINUUM**

TUZET ANDRÉE, [andree.tuzet@inrae.fr](mailto:andree.tuzet@inrae.fr)

INRAE, Unité mixte de recherche Écologie fonctionnelle et écotoxicologie des agroécosystèmes, Route de la Ferme, 78850 Thiverval-Grignon

### **ForCEEPS**

MORIN XAVIER, [xavier.morin@cefe.cnrs.fr](mailto:xavier.morin@cefe.cnrs.fr)

CNRS, Unité mixte de recherche Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive, Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5

### **GO+**

LOUSTAU DENIS, [denis.loustau@inrae.fr](mailto:denis.loustau@inrae.fr)

INRAE, Unité mixte de recherche Interactions sol plante atmosphère, Centre de Bordeaux Aquitaine, 71 avenue Édouard-Bourlax, CS 20032, 33882 Villenave-d'Ornon Cedex

### **Isba**

CALVET JEAN-CHRISTOPHE, Météo-France, [jean-christophe.calvet@meteo.fr](mailto:jean-christophe.calvet@meteo.fr)

Unité mixte de recherche Centre national de recherches météorologiques, 42 avenue Gaspard-Coriolis, 31057 Toulouse Cedex 1

### **MAIDEN**

GENNARETTI FABIO, [fabio.gennaretti@uqat.ca](mailto:fabio.gennaretti@uqat.ca)

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Institut de recherche sur les forêts, 341 rue Principale Nord, Campus d'Amos, QC J9T 2L8, Canada

### **MuSICA**

OGÉE JÉRÔME, [jerome.ogee@inrae.fr](mailto:jerome.ogee@inrae.fr)

INRAE, Unité mixte de recherche Interactions sol plante atmosphère, Centre de Bordeaux Aquitaine, 71 avenue Édouard-Bourlax, CS 20032, 33882 Villenave-d'Ornon Cedex

### **NOTG**

SIMIONI GUILLAUME, [guillaume.simioni@inrae.fr](mailto:guillaume.simioni@inrae.fr)

Unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes INRAE, Domaine Saint-Paul, 228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9

### **ORCHIDÉE**

VIOVY NICOLAS, [nicolas.viovy@lsce.ipsl.fr](mailto:nicolas.viovy@lsce.ipsl.fr)

CEA, Unité mixte de recherche Laboratoire des Sciences du climat et de l'environnement, CEA Saclay, Site de l'Orme des Merisiers, Chemin de Saint-Aubin, RD 128, 91191 Gif-sur-Yvette Cedex

**PHENOFIT4**

CHUINE ISABELLE, [isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr](mailto:isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr)

CNRS, Unité mixte de recherche Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive,  
Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5

**RReShar**

BALANDIER PHILIPPE, [philippe.balandier@inrae.fr](mailto:philippe.balandier@inrae.fr)

INRAE, Unité de recherches Écosystèmes forestiers, Domaine des Barres,  
45290 Nogent-Sur-Vernisson

**SAMSARA2**

COURBAUD BENOIT, [benoit.courbaud@inrae.fr](mailto:benoit.courbaud@inrae.fr)

INRAE, Unité de recherches Laboratoire Écosystèmes et sociétés en montagne,  
2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 St-Martin-d'Hères Cedex

**Sierra**

MOUILLOT FLORENT, [florent.mouillot@cefe.cnrs.fr](mailto:florent.mouillot@cefe.cnrs.fr)

CNRS, Unité mixte de recherche Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive,  
Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5

**SurEau**


MARTIN-STPAUL NICOLAS, [nicolas.martin@inrae.fr](mailto:nicolas.martin@inrae.fr)

Unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes INRAE, Domaine Saint-Paul,  
228 route de l'Aérodrome, Site Agroparc - CS 40509, 84914 Avignon Cedex 9





*Photo de couverture :*  
© jozsitoeroe (Adobe Stock 253749906) :  
Climate change withered tree and dry earth.

**Suivi éditorial :** Véronique Véto  
**Coordination de l'édition :** Anne-Lise Prodel  
**Édition :** Mickaël Legrand  
**Réalisation des figures :** Gwendolin Butter / Marie-Christine et Bernard Alunni  
**Mise en page :**  EliLoCom  
**Impression :** CPI (France)  
**Dépôt légal :** mai 2022

Parmi les changements climatiques observés, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses est au cœur des préoccupations des forestiers.

La rapidité et l'importance de ces changements, la longue durée de vie des arbres, l'impossibilité d'irriguer sont autant de contraintes qui rendent difficile à relever le défi de l'adaptation des forêts. Même si les causes sont multiples, le manque d'eau joue souvent un rôle central dans la détérioration de l'état de santé des arbres.

Quel est le fonctionnement hydrique d'un arbre ? Comment réagit-il en cas de sécheresse ? Quels moyens a-t-on d'évaluer sa sensibilité à la sécheresse ? Qu'est-ce qu'un modèle de fonctionnement et à quoi peut-il bien servir ? Cet ouvrage répond à ces questions. Pour faciliter le dialogue entre chercheurs en écophysiologie et utilisateurs des résultats de la recherche, il présente aussi les indicateurs des effets de la sécheresse sur les arbres et les modèles de fonctionnement, avec une fiche descriptive de chaque modèle développé et utilisé par les chercheurs en France.

Pédagogique avant tout et abondamment illustrée, cette synthèse nous offre toutes les connaissances pour comprendre, observer et anticiper les effets du changement climatique sur les forêts. C'est l'outil indispensable des étudiants, enseignants, forestiers, chercheurs, acteurs du développement et des politiques publiques...

**François Courbet** étudie à INRAE la dynamique des peuplements forestiers (régénération, croissance, production, mortalité...).

**Claude Doussan** mène des recherches pour INRAE sur l'eau dans le sol et son transfert du sol aux plantes.

Les travaux de **Jean-Marc Limousin**, chercheur au CNRS, portent sur le fonctionnement, la vulnérabilité et l'acclimatation des forêts soumises aux changements climatiques.

**Nicolas Martin-StPaul**, chercheur à INRAE, centre ses travaux sur la réponse des arbres et des forêts à la sécheresse.

**Guillaume Simioni**, chercheur à INRAE, analyse l'effet du climat sur le bilan carbone et le bilan hydrique des forêts.



éditions  
**Quæ**

Éditions Cirad, Ifremer, INRAE  
[www.quae.com](http://www.quae.com)

**INRAE**

25 €

ISBN : 978-2-7592-3457-8



ISSN : 1777-4624  
Réf. : 02815