



HAL
open science

Spatialisation du bilan hydrique des sols pour caractériser la distribution et la croissance des espèces forestières dans un contexte de changement climatique

Christian Piedallu

► **To cite this version:**

Christian Piedallu. Spatialisation du bilan hydrique des sols pour caractériser la distribution et la croissance des espèces forestières dans un contexte de changement climatique. Biologie végétale. AgroParisTech, 2012. Français. NNT : 2012AGPT0001 . tel-00833247

HAL Id: tel-00833247

<https://pastel.hal.science/tel-00833247>

Submitted on 12 Jun 2013

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

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

ECOLE
DOCTORALE **RP2E**

Doctorat ParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement
(AgroParisTech)**

Spécialité : Sciences forestières et du bois

présentée et soutenue publiquement par

Christian PIEDALLU

09 janvier 2012

**Spatialisation du bilan hydrique des sols
pour caractériser la distribution et la croissance des espèces forestières
dans un contexte de changement climatique**

Directeur de thèse : **Jean-Claude GEGOUT**

Jury

M Philippe BALANDIER, Chargé de recherche, CEMAGREF Clermont-Ferrand

M Christian WALTER, Professeur, Agrocampus Ouest

M Yves COQUET, Professeur, AgroParisTech Paris

M Niklaus E. ZIMMERMANN, Associate researcher, WSL, Birmensdorf

M Daniel JOLY, Directeur de recherche, CNRS Besançon

Mme Myriam LEGAY, Ingénieur, ONF Nancy

M. Jean-Claude GEGOUT, Professeur, AgroParisTech Nancy

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

AgroParisTech

Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois

14 rue girardet – CS14216 / F-54042 Nancy Cedex FRANCE

A Murielle, Alexandre et Adrien

« On ne peut vaincre la nature qu'en lui obéissant »

*Francis Bacon,
extrait de « Novum Organum »*

Remerciements

Faire une thèse n'a pas toujours coulé de source. Au moment de faire le bilan, je voudrais adresser un flot de remerciements à ceux qui se sont mouillés avec moi dans ce travail.

La goutte d'eau qui m'a fait basculer de l'état d'ingénieur à l'état de thésard a été apportée par Jean-Claude Gégout. Un grand merci à lui pour sa confiance, son amitié, les heures passées à relire les articles, les repas discussion de travail, les bonnes idées qu'il a faites percoler, les heures passées sur le terrain dans des endroits plus ou moins secs ... Ce travail n'aurait pas eu lieu sans lui.

Depuis, que je suis rentré dans le cycle de la thèse, de l'eau s'est écoulée sous les ponts malgré le changement de climat. Ce travail a été alimenté par de nombreux petits cours d'eaux, temporaires ou permanents, par des ruisseaux, voire des torrents d'assistance de toute sorte (chacun se reconnaîtra ...). Ils ont largement contribué à la condensation des idées tout en limitant leur évaporation ...

Dans la catégorie « fleuve », une avalanche de remerciements à mes collègues de l'équipe écologie forestière, qui transpirent au quotidien à mes côtés. Un grand merci à Vincent Perez, l'homme du SIG qui est inondé sous les données, et qui m'a aidé au jour le jour à lutter contre l'engravement du cours de ma thèse. Que ferait on sans toi ? Un grand merci également à tous les membres de l'équipe écologie forestière : François Lebourgeois, le Speedy Gonzales de l'équipe, qui m'a imbibé de ses connaissances sur le bilan hydrique, Ingrid Seynave, la femme la plus fertile du labo, Bernard Jabiol, qui creuse sans jamais trouver, Sébastien Daviller, aux citations si poétiques, à Erwin Thirion, le p'tit jeune qu'on aurait bien aimé garder, à Jean-Claude Pierrat pour ses garde fous statistiques, à Jean-Daniel Bontemps, l'homme qui cours plus vite que le changement climatique, à Damien Marage, l'homme invisible, à Bruno Ferry, le sage, à Sophie Barthélémy, qui gère tout ce petit monde sans énervement, et à Isabelle Anselme pour sa gentillesse qui nous manque, ainsi qu'à Evelyne Boura... Merci également au regretté Jean-Claude Rameau pour ses conseils avisés (prendre une grosse voix : Euh !, fais voire si ton modèle prédit de l'épicéa dans la vallée de la Tinée ! Bon, ça va, tu peux le garder...).Le temps s'est vite écoulé grâce à vous tous ...

Dans la catégorie « ruisseaux de montagne », un grand merci pour leur bonne ambiance et les conseils échangés avec les thésards ou ex-thésards de l'équipe : Christophe Coudin, Jonathan Lenoir, Romain Bertrand, Gabriela Riofrio-Dillon, Marie Charru, Pierre Merian, et Linde Van Couwenberghe.

Dans la catégorie « petites sources », merci à mes différents stagiaires qui ont contribué et qui contribuent encore à développer l'usage des modèles prédictifs spatialisés : Jean Francois Cornu, Nicolas Py, Juliette Boiffin, Ellen Keyti Cavalheri, Gabriela Riofrio Dillon

(2eme citation), Erwin Thirion (2eme citation également !), Thomas Villiers, Grégoire Thauvin, et Jean-Baptiste Richard, sans oublier Théodora Nédeltcheva et Vanessa Drolon avec qui nous avons collaboré.

Dans la catégorie « apports latéraux », un grand merci à Meriem Fournier, Jean-Francois Dhôte et à Bernard Roman-Amat pour leur accord et leur soutien à la réalisation de ce travail. Merci également aux membres des autres équipes d'AgroParistech, de l'INRA ou du LERFoB qui m'ont aidé un moment ou à un autre et notamment Max Brucciamacchie et Jean Marc Rousselle du LEF, Eric Lacombe et Nicolle Ory de l'équipe sylviculture et Paulina Pinto qui m'a permis de prendre l'air d'autres latitudes.

Dans la catégorie « échanges extérieurs », une pluie de remerciements pour Claude Vidal, Jean-Christophe Hervé, Jean-Marc Frémont, François Morneau, Jean-Pierre Renaud, Jacques Drapier et Catherine Cluzeau pour les collaborations avec l'IFN, Ary Bruand de l'ISTO d'Orléans pour sa participation aux travaux, Henry Brisse et Patrice De Ruffray pour l'utilisation des données de la base de SOPHY, Francois Bigorre pour la mise à disposition de ses données de thèse, Christine Faure et Julien Desplat pour l'accès facilité aux données de Météo France, ainsi que Jean-Luc Flot pour l'aide du DSF, Manuel Nicolas pour les données du réseau RENECOFOR de l'ONF, Antoine Guisan et Robin Engler de l'UNIL de Lausanne et Véronique Chéret de l'école de Purpan pour les collaborations mises en oeuvre. Je n'oublie pas non plus tous les agents de l'IFN qui ont collecté les données sur le terrain !

Dans la catégorie « contrôle des flux », mes plus vifs remerciements à tous ceux qui ont participé à mon Jury de thèse. Philippe Balandier du Cemagref, Christian Walter d'Agrocampus ouest, Yves Coquet d'AgroParisTech, Niklaus Zimmermann du WSL, Daniel Joly du CNRS, et Myriam Legay de l'ONF m'ont ainsi fait l'honneur de bien vouloir évaluer mon travail. Merci également à Nathalie Bréda et Dominique Arrouays de l'INRA, Jean-Christophe Hervé de l'IFN, Emmanuel Cloppet de Météo France, ainsi que Jean-Claude Pierrat et Francois Lebourgeois d'avoir participé à mon comité de thèse.

Enfin, dans la catégorie « alimentation énergétique », je remercie les financeurs qui ont contribué à ces travaux, à savoir le GIP ECOFOR, la DRAF et le conseil régional de Lorraine, le RMT AFORCE, l'ADEME et l'ONF.

Pour terminer, dans la série « hors catégorie », un grand merci à mes parents, ainsi qu' à Murielle, à Alexandre et à Adrien.

Résumé

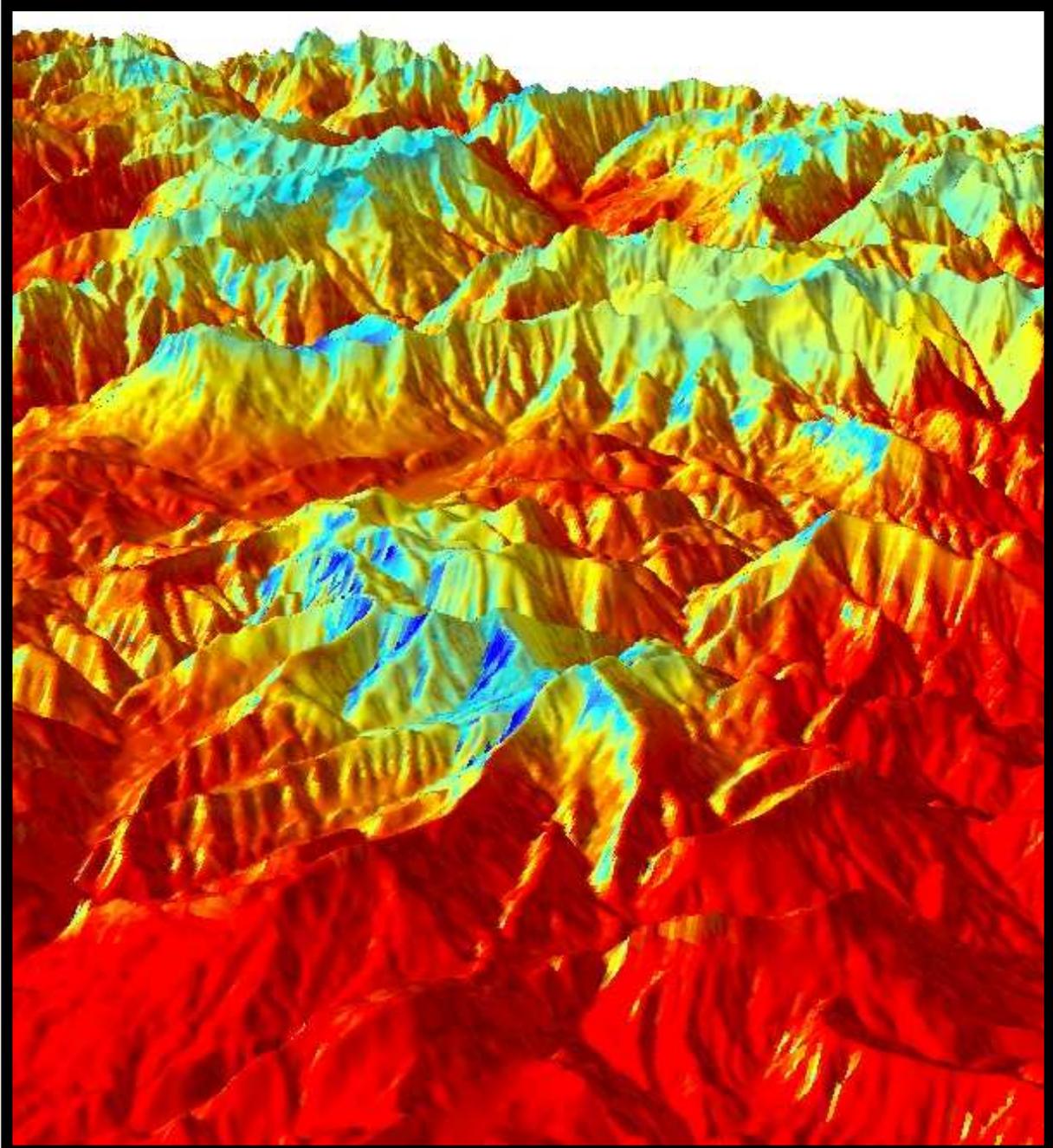
De nombreuses recherches se focalisent sur l'étude des aires de distribution des espèces qui se décalent vers des conditions plus adaptées à leurs besoins physiologiques sous l'effet du changement climatique. Le choix des indices utilisés pour caractériser l'écologie des espèces et définir leur vulnérabilité au réchauffement en cours est souvent conditionné par leur disponibilité, alors qu'il devrait être basé sur les connaissances en écophysiologie qui les concernent. D'autre part, la résolution spatiale parfois grossière utilisée n'est pas toujours pertinente au regard de l'échelle à laquelle les processus biologiques se déroulent. Dans ce cadre, l'objectif de ce travail est de cartographier à fine résolution spatiale les bilans en eau des sols et leurs différentes composantes à l'échelle des forêts de France, et d'évaluer leur intérêt pour modéliser la distribution ou la productivité des espèces au regard des indices traditionnellement utilisés.

Dans un premier temps, nous avons modélisé et cartographié les différentes composantes du bilan en eau des sols, et tout particulièrement le rayonnement solaire et la réserve utile maximale en eau (RUM) des sols forestiers à partir des relevés de l'Inventaire Forestier National (IFN). Ces données ont été combinées avec des températures et des précipitations pour spatialiser le bilan en eau des sols forestiers de France. Les principaux résultats montrent l'importance de la nébulosité dans la prise en compte du calcul du rayonnement solaire, et l'inefficacité des indices dérivés de l'exposition pour en simuler les valeurs à l'échelle de la France. Nous avons également déterminé qu'il est possible de réaliser avec des informations simples à collecter une carte des RUM des sols forestiers de France. Elle permet de prédire la croissance des essences avec une efficacité comparable aux valeurs relevées sur des placettes et d'améliorer la modélisation de la distribution de certaines essences. Enfin, nous démontrons que les calculs de bilans en eau qui prennent en compte la réserve en eau des sols sont plus efficaces que les bilans hydriques climatiques ou les pluies, particulièrement pour ce qui concerne les espèces hygrophiles ou xérophiles. Ces résultats laissent penser que l'importance de l'eau a été sous-estimée dans l'analyse de la distribution des espèces et l'étude des conséquences du changement climatique sur les plantes. Les données produites permettent de progresser dans la connaissance de l'écologie des espèces et de mieux caractériser la vulnérabilité des espèces, ouvrant la porte à la création d'outils plus fonctionnels pour aider les gestionnaires à évaluer les impacts du changement de climat et à s'y adapter.

MOTS CLE : Rayonnement solaire, Bilan en eau, Cartographie prédictive, Modélisation de la distribution des espèces, Ecologie

Avant propos

Ce travail de thèse réalisé sur article est présenté sous la forme de 6 chapitres. Le premier d'entre eux s'appuie sur une synthèse bibliographique pour présenter le contexte général de l'étude en évoquant tout particulièrement la problématique de l'eau, les incidences du changement de climat vis-à-vis de la ressource forestière, et les outils de gestion actuellement disponibles. Il permet d'introduire la problématique de l'étude qui est présentée en fin de chapitre. Un deuxième chapitre a pour objectif de présenter la méthodologie générale de l'étude et les spécificités de chacun des thèmes abordés. Les cinq articles qui présentent les recherches effectuées sont structurés sous la forme de trois chapitres thématiques qui vont s'intéresser successivement à la modélisation du rayonnement solaire, à la cartographie des réserves utiles maximales des sols, et à la spatialisation de la quantité d'eau disponible dans le sol pour les plantes, évaluée à travers un calcul de bilan hydrique. Un sixième article de discussion et de conclusion permettra de faire le point sur les avancées et les limites des résultats obtenus, tout en dégagant des perspectives d'amélioration des outils existant pour adapter le choix des essences aux nouvelles contraintes imposées par le changement climatique.



Réserve en eau des sols en été, dans le massif de l'Embrunnais et du Queyras.

Table des matières

CHAPITRE 1. Introduction générale	21	
1	<i>L'importance de l'eau et les effets du changement climatique sur les plantes.....</i>	21
1.1	<i>La disponibilité en eau, un élément fondamental pour les plantes mais qui reste difficile à évaluer.....</i>	22
1.1.1	<i>L'eau joue un rôle physiologique important vis-à-vis des plantes.....</i>	22
1.1.2	<i>Les écologues ont du mal à caractériser la quantité d'eau disponible pour les plantes sur de grandes surfaces.....</i>	26
1.2	<i>La diminution de la ressource en eau a des impacts sur les forêts.....</i>	33
1.2.1	<i>Une diminution globale de la ressource en eau malgré d'importantes disparités régionales.....</i>	34
1.2.2	<i>La diminution de la ressource en eau peut affecter la croissance et la santé des arbres.....</i>	37
1.3	<i>Les aires de distribution des espèces se décalent majoritairement vers des conditions plus fraîches.....</i>	44
2	<i>Les outils disponibles permettent ils de caractériser la vulnérabilité des espèces forestières face au changement climatique ?.....</i>	47
2.1	<i>Comment caractériser la vulnérabilité des espèces ?</i>	47
2.2	<i>Atouts et limites des outils existants pour aider au choix des essences et adapter les forêts au changement climatique.....</i>	51
2.2.1	<i>Les outils de gestion traditionnels ne sont pas adaptés au contexte de changement climatique.....</i>	52
2.2.2	<i>Les modèles de distribution permettent de caractériser l'impact du changement de climat mais ne répondent pas toujours aux besoins des gestionnaires.....</i>	54
2.3	<i>Le choix des indices écologiques utilisés peut être inadapté.....</i>	58
2.3.1	<i>La résolution spatiale des données SIG utilisées est souvent peu cohérente</i>	

	<i>avec les variations locales observées.....</i>	<i>59</i>
	2.3.2 <i>Le choix des indices écologiques est souvent conditionné par leur disponibilité</i>	<i>62</i>
3	<i>Objectifs.....</i>	<i>64</i>
	CHAPITRE 2 : Méthodologie.....	69
1	<i>Approche globale du travail.....</i>	<i>69</i>
2	<i>Description des bases de données utilisées.....</i>	<i>74</i>
3	<i>Description des principales méthodes de spatialisation et de modélisation des données.....</i>	<i>78</i>
	CHAPITRE 3 : Cartographie du rayonnement solaire sous ciel nuageux.....	83
1	<i>Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modeling.....</i>	<i>85</i>
	1.1 <i>Introduction.....</i>	<i>86</i>
	1.2 <i>Method.....</i>	<i>88</i>
	1.2.1 <i>Model description.....</i>	<i>88</i>
	1.2.2 <i>Data calculation and assessment.....</i>	<i>92</i>
	1.2.3 <i>Use of calculated solar radiation in plant species distribution modeling.....</i>	<i>93</i>
	1.3 <i>Results.....</i>	<i>95</i>
	1.3.1 <i>Validation of radiation model.....</i>	<i>96</i>
	1.3.2 <i>Sensitivity analysis.....</i>	<i>98</i>
	1.3.3 <i>Large-scale plant distribution modelling using solar radiation.....</i>	<i>101</i>
	1.4 <i>Discussion, conclusion.....</i>	<i>102</i>
2	<i>Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models....</i>	<i>107</i>
	2.1 <i>Introduction.....</i>	<i>108</i>
	2.2 <i>Methods</i>	<i>110</i>
	2.2.1 <i>Estimation of solar radiation.....</i>	<i>110</i>
	2.2.2 <i>Evaluation of the five solar radiation indices.....</i>	<i>110</i>
	2.2.3 <i>Effect of different solar radiation estimations in plant distribution models.....</i>	<i>111</i>
	2.3 <i>Results.....</i>	<i>114</i>
	2.3.1 <i>Calculation and mapping of the solar radiation indices.....</i>	<i>114</i>
	2.3.2 <i>Relation between measurement and the different indices of solar radiation.....</i>	<i>116</i>

2.3.3	<i>Effect of solar radiation indices on plant distribution modeling</i>	118
2.4	<i>Discussion</i>	122

CHAPITRE 4 : Cartographie de la RUM des sols forestiers

***et évaluation de sa pertinence biologique*.....127**

1	<i>Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands</i>	129
1.1	<i>Introduction</i>	130
1.2	<i>Material and methods</i>	132
1.2.1	<i>PTFs selected to identify class PTFs used for study</i>	132
1.2.2	<i>Evaluation of efficiency of selected PTFs</i>	134
1.2.3	<i>Estimation of soil water holding capacities of plots</i>	135
1.2.4	<i>Mapping of soil water holding capacity</i>	136
1.2.5	<i>Validity of map according to its scale</i>	137
1.2.6	<i>Ability of soil water holding capacity to predict species production</i>	138
1.2.7	<i>Statistical analysis</i>	139
1.3	<i>Results</i>	140
1.3.1	<i>PTF selection</i>	140
1.3.2	<i>Mapping of soil water holding capacity</i>	141
1.3.3	<i>Ability of soil water holding capacity to predict potential production of forest stands</i>	146
1.4	<i>Discussion</i>	147
1.4.1	<i>Uncertainties linked to initial soil information</i>	148
1.4.2	<i>Uncertainties linked to soil water estimation</i>	148
1.4.3	<i>Uncertainties linked to mapping procedure</i>	150
1.4.4	<i>Interest in SWHC” map for tree growth modeling</i>	151
1.5	<i>Conclusion</i>	152
2	<i>Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l’Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France</i>	155
2.1	<i>Introduction</i>	157

2.2	<i>Materiel et methodes</i>	159
2.2.1	<i>Description du jeu de données utilisé pour modéliser la distribution des essences</i>	159
2.2.2	<i>Modèles de climat futur</i>	161
2.2.3	<i>Modélisation de la distribution des espèces</i>	162
2.2.4	<i>Cartographie à haute résolution</i>	163
2.3	<i>Résultats</i>	163
2.3.1	<i>Evolution du climat</i>	163
2.3.2	<i>Modélisation de la distribution des espèces à partir des variables du milieu</i>	165
2.3.3	<i>Cartographie de la distribution des essences à l'échelle de la France</i>	168
2.3.4	<i>Cartographie de la distribution potentielle des espèces à l'échelle locale</i>	170
2.3.5	<i>Evolution de la distribution potentielle des espèces</i>	171
2.4	<i>Discussion</i>	177
2.4.1	<i>Connaissances concernant l'écologie des espèces</i>	177
2.4.2	<i>Distribution des espèces pour la période 1961-1990</i>	178
2.4.3	<i>Evolution des zones écologiquement favorables</i>	179
2.4.4	<i>Incertitudes liées aux données utilisées</i>	180
2.4.5	<i>Signification et usage des cartes produites</i>	181
2.5	<i>Conclusions</i>	182

CHAPITRE 5 : Soil water balance improves determination of the distribution patterns

	of hygrophilous and xerophilous tree species	187
1	<i>Introduction</i>	190
2	<i>Material and methods</i>	191
2.1	<i>Species dataset</i>	191
2.2	<i>Climatic data</i>	192
2.3	<i>Soil water balance mapping</i>	194
2.4	<i>Plant distribution models</i>	195
2.5	<i>Effects of soil water reserve on response curves to water and distribution maps:</i> <i>An illustration for Q. robur and Q. Pubescens</i>	195

3	<i>Results</i>	196
3.1	<i>Water availability indices mapping and comparison</i>	196
3.2	<i>Climatic proxy vs. soil water balance index performance in predicting plant distribution</i>	198
3.3	<i>Comparison of distribution models using climatic proxies or soil water for Q. robur and Q. pubescens</i>	202
4	<i>Discussion</i>	204

CHAPITRE 6 : Discussion générale.....209

1	<i>Quels indices utiliser dans nos modèles ?</i>	210
1.1	<i>Les indices les plus performants sont ceux qui ont une meilleure pertinence biologique</i>	211
1.2	<i>La précision de chaque indice varie selon sa nature et sa méthode de calcul</i>	216
1.2.1	<i>La méthode de calcul influence fortement la performance des indices</i>	217
1.2.2	<i>Les plus fortes imprécisions dans le calcul du bilan en eau proviennent principalement de l'estimation de la RUM</i>	218
1.2.3	<i>Les données issues de la carte pourraient être dans certains cas aussi performantes que celles estimées sur la placette</i>	220
1.3	<i>La validité des indices écologiques calculés dépend de leur résolution et de leur échelle d'utilisation</i>	221
2	<i>Intérêts et limites des travaux réalisés pour modéliser la distribution des espèces et évaluer leur vulnérabilité vis-à-vis climatique</i>	225
2.1	<i>Limites des indices calculés et perspectives d'amélioration</i>	225
2.2	<i>Contribution pour une meilleure connaissance de l'écologie des espèces</i>	232
2.3	<i>Perspectives de développement de nouveaux outils de gestion</i>	235
3	<i>Conclusion générale</i>	241

Bibliographie générale.....245

CHAPITRE 1. Introduction générale

La détermination des liens entre la végétation et le climat dont elle dépend est une préoccupation qui a toujours été centrale en écologie (Von Humboldt, 1807; de Candolle, 1855; Grinnell, 1917, 1924; Braun-Blanquet, 1932), et qui s'est renforcée depuis que le récent changement de climat a été mis en évidence. Les effets des fluctuations climatiques déjà enregistrées dans le passé sont en partie connus ; ils ont déjà conduit à de nombreuses modifications d'aires de distribution d'espèces (Webb and Bartlein, 1992; Devall and Parresol, 1998; Svenning, 2003; Parmesan, 2006). Cependant, la vitesse et l'intensité des changements en cours conduisent à de nombreuses inquiétudes quant aux conséquences possibles des évolutions actuelles. L'identification des impacts potentiels du réchauffement climatique et la prévision de ses conséquences sont devenus un challenge de premier ordre pour les scientifiques. Ces dernières années, les écologues les ont abordé à travers des expérimentations, des études corrélatives, ou des recherches en écophysiologie, une recherche dans le « web of science » faisant apparaître plus de 13000 références traitant des impacts du changement climatique sur des plantes, dont plus de 11000 depuis l'année 2000. Ce premier chapitre introductif vise à faire le point sur les connaissances générales qui positionnent le cadre du travail réalisé. Une première partie a pour objectif de présenter l'importance de l'eau pour les plantes et le contexte du changement climatique, tandis que les outils disponibles pour caractériser la vulnérabilité des espèces seront présentés dans une seconde partie. Les objectifs du travail de thèse et les avancées attendues au regard des limites des outils existants seront détaillés dans une troisième partie.

1 L'importance de l'eau et les effets du changement climatique sur les plantes

L'importance des facteurs climatiques et les effets des sécheresses sur les plantes ont été largement étudiés et de nombreuses connaissances sont disponibles (Barr *et al.*, 2007; Granier *et al.*, 2008). L'augmentation de température stimule à la fois la respiration et la photosynthèse des plantes, influençant la longueur de saison de végétation et la productivité

(Rustad *et al.*, 2001; Dormann and Woodin, 2002; Wu *et al.*, 2011). Cependant, des effets négatifs peuvent apparaître si l'augmentation de températures dépasse un seuil physiologique ou induit un stress hydrique (De Valpine and Harte, 2001; De Boeck *et al.*, 2008). Ces modifications physiologiques peuvent agir à la fois sur la croissance, le stockage de carbone, la reproduction, la survie, ou la sensibilité aux événements extrêmes (Huntley, 1991; Parmesan, 2007). Elles jouent différemment selon l'espèce considérée et peuvent influencer la limite des aires de distribution et la compétition interspécifique (Prentice *et al.*, 1992; Sykes *et al.*, 1996; Menzel and Fabian, 1999; Chuine and Beaubien, 2001). L'évaluation des conséquences du changement climatique nécessite de pouvoir évaluer la quantité d'eau disponible dans le sol pour les plantes. Les paragraphes suivant abordent i) les principaux effets de la sécheresse sur les plantes, ii) les impacts du changement de climat en cours sur la ressource en eau et sur la forêt, puis iii) les effets du changement de climat sur la distribution des espèces.

1.1 La disponibilité en eau, un élément fondamental pour les plantes mais qui reste difficile à évaluer.

La connaissance de la vulnérabilité des plantes au changement de climat nécessite de connaître le comportement des espèces en fonction de l'humidité des sols et d'identifier les seuils physiologiques à partir desquels le manque d'eau peut leur porter atteinte. Pour cela, il est nécessaire d'être capable d'évaluer la quantité d'eau disponible pour la végétation, ce qui se fait notamment à travers le calcul du bilan hydrique. Son calcul permet de définir un certain nombre d'indicateurs caractérisant l'état de la ressource en eau à un moment et à un endroit donné. Nous allons faire le point concernant le rôle de l'eau sur la physiologie de la plante, puis nous détaillerons le principe général d'un calcul de bilan hydrique, avant de passer en revue les principales méthodes qui sont aujourd'hui utilisées pour évaluer l'eau disponible pour les plantes.

1.1.1 L'eau joue un rôle physiologique important vis-à-vis des plantes.

L'eau est reconnue comme un des facteurs écologiques les plus importants, influençant l'état de santé des espèces, leur productivité, leur comportement face aux incendies, la vitesse de décomposition de la matière organique, les cycles biogéochimiques, le stockage de carbone (Milne *et al.*, 2002; Ciais *et al.*, 2005; Lebourgeois *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2008). Elle est présentée comme un des effets les plus important vis-à-vis de la production primaire, tout particulièrement dans les milieux secs de type méditerranéen (Churkina and Running, 1998; Messaoud and Chen, 2011) dans lesquels on trouve une végétation adaptée dont la productivité est très faible (Figure 1.1) (Reichstein *et al.*, 2007a).

Nous allons principalement nous intéresser aux situations de manque d'eau dans un contexte forestier, qui se produisent lorsque la quantité d'eau passe en dessous d'un certain seuil, perturbant le fonctionnement des arbres. En effet, les arbres ont besoin de l'eau du sol pour assurer leur alimentation minérale et maintenir les échanges gazeux. Lorsque l'eau devient plus rare, un stress est induit, les stomates se ferment, diminuant la transpiration et inhibant la photosynthèse, conduisant à une diminution d'entrée de carbone et à une réduction voire un arrêt de la croissance (Hoff and Rambal, 2003). Ce phénomène de régulation se met en général en œuvre lorsque la quantité d'eau disponible dans le sol (la réserve utile, RU) devient inférieure à 40% de la quantité maximale d'eau disponible dans un sol pour les plantes, qui est caractérisée par la réserve utile maximale des sols (RUM) (Granier *et al.*, 1995). La mise en œuvre de tels processus de régulation stomatique est fréquente en période estivale, les échanges gazeux reprenant lors d'épisodes pluvieux.

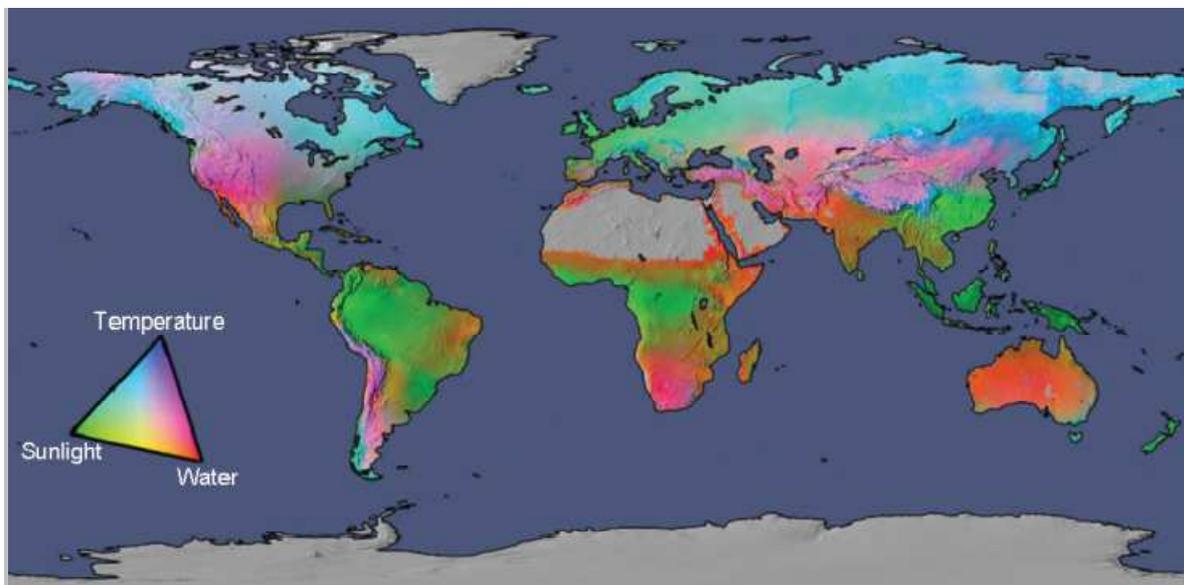


Figure 1.1 : limites potentielles pour la production primaire nette de la végétation basée sur les limites physiologiques (rayonnement solaire, température et eau disponible) (Boisvenue and Running, 2006)

Lorsque la quantité d'eau décroît dans le sol, la quantité d'énergie à fournir pour extraire l'eau du sol augmente. Le niveau d'hydratation des tissus peut être mesuré par le potentiel hydrique de l'arbre, qui est un bon indicateur de son niveau de stress. Plus il se rapproche de valeurs de potentiels critiques fournis par la littérature définissant le seuil au-delà duquel des dégâts irréversibles peuvent apparaître, plus le niveau de risque est important (Cochard and Granier, 1999). Lorsque la sécheresse se prolonge, des phénomènes irréversibles peuvent survenir, pouvant conduire à la mort si les épisodes de manque d'eau sont intenses ou répétés dans le temps (Breda *et al.*, 2006; Reichstein *et al.*, 2007a). Le stress hydrique peut conduire à une augmentation de la tension de sève des vaisseaux et à l'apparition de bulles d'air entraînant la rupture irréversible des colonnes d'eau : on parle

alors d'embolie. La mort de l'arbre peut ainsi survenir en un temps réduit, par cavitation, par une action à plus long terme de privation de carbone résultant d'une baisse de la photosynthèse, ou par augmentation du risque d'attaques par des ravageurs (Figure 1.2) (Abrams, 1990; Rice *et al.*, 2004; Breda *et al.*, 2006; Cochard *et al.*, 2009). Plusieurs études expérimentales récentes ont montré que la chaleur avait un effet aggravant en complément des effets du manque d'eau, pouvant élever le niveau de stress des arbres indépendamment de l'action des précipitations (Adams *et al.*, 2009; Brodribb and Cochard, 2009). Il a également été montré que certaines espèces ou individus pourraient ainsi survivre plus facilement aux sécheresses extrêmes, lorsqu'ils sont déjà adaptés à un environnement sec (Allen and Breshears, 1998; Sack, 2004; Kuparinen *et al.*, 2010).

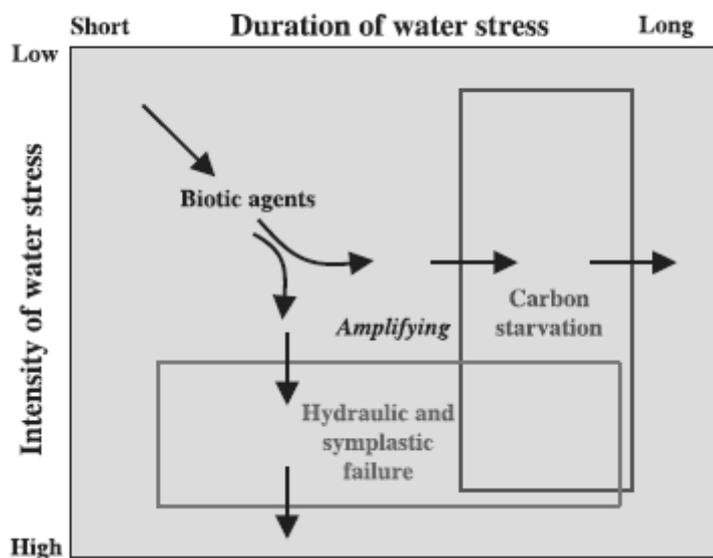


Figure 1.2 : Relation entre la durée et l'intensité de la sécheresse, et les trois mécanismes pouvant engendrer la mortalité (McDowell *et al.*, 2008)

Les recherches menées ces dernières années ont permis de définir les limites physiologiques au stress hydrique d'un grand nombre d'espèces à travers la définition de leur potentiel hydrique. Ainsi, pendant la sécheresse de 2003, des mesures ont permis de montrer que les résineux souffraient plus que les feuillus de la sécheresse, les pins étant les moins stressés du fait de leur fermeture stomatique précoce, au contraire de l'épicéa ou des douglas (Figure 1.3) (Bréda *et al.*, 2004). Chez les feuillus, le hêtre a été soumis à de fortes contraintes, tandis que quelques essences dont les chênes pubescents, ou les trembles étaient moins affectés. Afin de faire face à ces périodes de stress, les espèces peuvent mettre en place différentes stratégies d'évitement ou de résistance, à travers par exemple un enracinement profond, des processus de régulation stomatique, une résistance à la cavitation, des tissus tolérant des potentiels hydriques faibles, ou la perte précoce des aiguilles ou des feuilles (Cochard *et al.*, 1997). Si le degré de stress va être dépendant des seuils physiologiques

propres à chacune des espèces, il est également conditionné par la ressource en eau disponible localement qu'il est nécessaire d'évaluer.

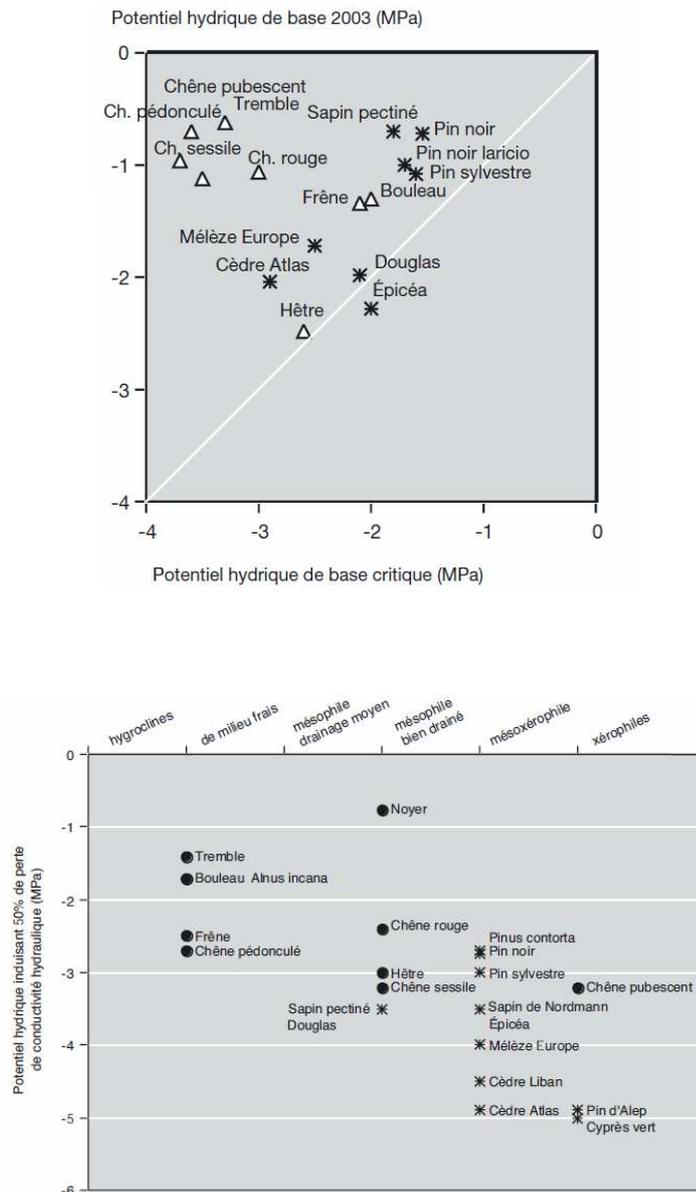


Figure 1.3: En haut : comparaison des potentiels hydriques de base atteints par quelques essences forestières au maximum de sécheresse de 2003 en forêt d'Amance (Meurthe et Moselle) par rapport aux potentiels de base critique de ces mêmes espèces. En bas : relation entre la sensibilité à la sécheresse définie par Rameau (Rameau et al., 1989) et le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité hydraulique par embolie du système conducteur (ce seuil constitue la limite au-delà de laquelle il y a risque de généralisation à tout le système conducteur) (Bréda et al., 2004).

1.1.2 Les écologues ont du mal à caractériser la quantité d'eau disponible pour les plantes sur de grandes surfaces

1.1.2.1 Le calcul du bilan hydrique forestier

L'estimation des besoins en eau pose toujours problème et ceci d'autant plus que l'on cherche à la quantifier sur de vastes échelles spatiales et temporelles. Le calcul du bilan hydrique a pour objectif de caractériser l'évolution temporelle de la quantité d'eau disponible pour un couvert végétal. C'est un calcul complexe qui peut être réalisé avec différents niveaux de simplification selon les données disponibles et le pas de temps considéré qui est le plus souvent journalier ou mensuel (Thornthwaite and Mather, 1955; Palmer, 1965; Granier *et al.*, 1999). Il va être dépendant de trois composantes essentielles, les apports en eau, la demande climatique, et la capacité du sol à stocker l'eau. La quantité d'eau disponible pour les plantes, encore appelée réserve utile (RU), fluctue au fil de l'année, dans la limite de la réserve utile maximale du sol (RUM), qui représente la quantité maximale d'eau qu'une plante peut extraire d'un sol donné. La vitesse de variation du contenu en eau va dépendre aussi en grande partie des caractéristiques du couvert, de la profondeur d'enracinement, de la surface de feuilles et de la phénologie. Le principe de calcul du bilan hydrique pour une période t peut s'écrire de la façon suivante (Figure 1.4):

$$RU_{(t)} = RU_{(t-1)} + (Pi_{(t)} - In_{(t)}) - ETR_{(t)} - Dr_{(t)} - Dl_{(t)} + AL_{(t)}$$

Avec RU = réserve utile, Pi = pluie incidente, In = interception par le couvert, ETR = évapotranspiration réelle, Dr = drainage par percolation, Dl = départs latéraux, Al = apports latéraux.

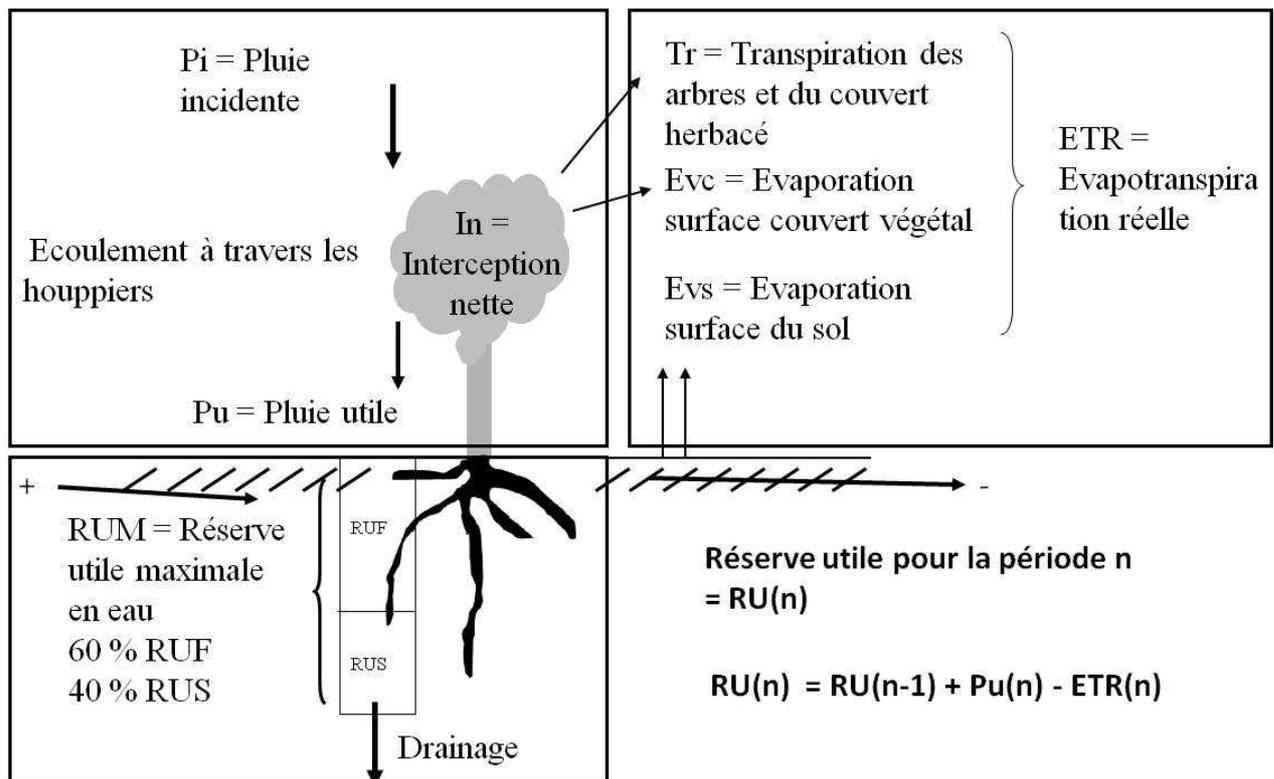


Figure 1.4 : schéma simplifié du bilan hydrique sous couvert forestier. RUF = réserve utile facilement utilisable pour les plantes, RUS = réserve utile de survie plus difficilement mobilisable.

L'eau disponible pour les plantes va évoluer au cours de l'année en fonction des apports et des départs en eau, la quantité d'eau disponible diminuant généralement pendant l'été et la réserve se reconstituant pendant l'hiver (Figure 1.5). Les apports en eau vont être conditionnés par la pluviométrie, minorée par l'interception par la végétation qui représente sous nos latitudes entre 25 et 35% des pluies, plus importante sous forêt sempervirente que décidue (Aussenac, 1970). Lors d'une pluie, l'eau qui atteint le sol peut ensuite soit ruisseler latéralement à la surface ou dans les couches du sol, soit s'infiltrer. L'infiltration dans le sol sera fonction de sa texture, de sa structure, de sa teneur en eau, de la pente et du couvert végétal (Lacoste and Salanon, 1969). Le stockage dans le sol se fera dans la limite de la RUM, qui va dépendre de la charge en cailloux et de la profondeur de sol, ainsi que de la capacité de rétention en eau qui est principalement fonction de la texture et de la densité apparente. Lorsque le sol est saturé, l'eau va stagner en surface ou s'écouler latéralement, selon la topographie. Une partie de l'eau du sol peut s'infiltrer en profondeur vers les zones saturées, on parlera alors de drainage par percolation. L'estimation des flux latéraux ou verticaux (départs et apports latéraux) reste complexe et les estimations sur de vastes emprises sont le plus souvent très simplifiées. L'eau restante va être stockée dans le sol en fonction du volume de terre disponible, elle sera facilement mobilisable par la plante pour les premiers 60% de la RUM, plus difficilement extractible par la suite (Granier *et al.*, 1999).

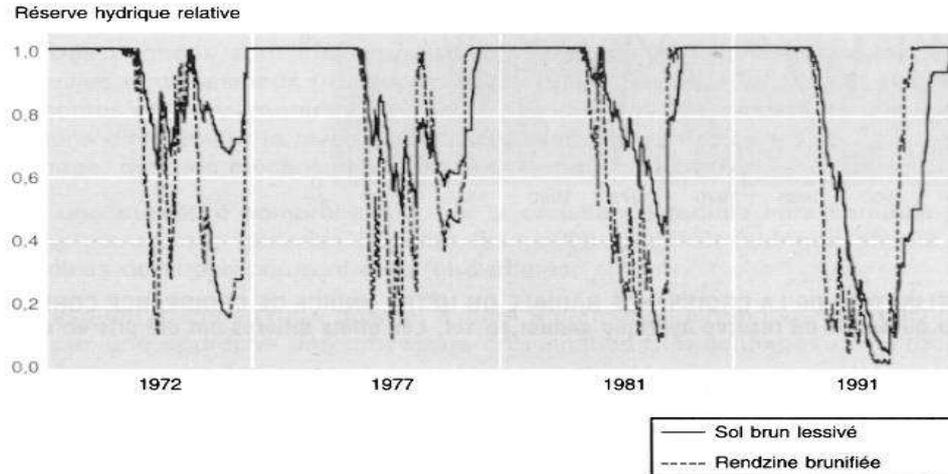


Figure 1.5 : Exemple de simulation journalière de l'évolution de la réserve en eau relative pour deux types de sols (sol brun lessivé de RUM 185 mm. et rendzine brunifiée de RUM 63 mm) d'une hêtraie de la forêt de Haye (Meurthe et Moselle) pour 4 années différentes. Les données météo du poste climatique de Tomblaine sont utilisées (Granier et al., 1995).

La capacité des plantes à extraire l'eau du sol est directement liée aux racines fines, qui vont dépendre principalement de la texture du sol et des contraintes physiques pouvant limiter leur développement (engorgement, charge en cailloux, toxicité de certains éléments, profondeur du sol, ...). Quand le sol le permet, le système racinaire peut se développer à des profondeurs importantes, les racines les plus profondes jouant un rôle important lors des épisodes de grande sécheresse (Figure 1.6) (Rambal, 1984; Lebourgeois and Jabiol, 2002). On estime que 10% des racines fines en profondeur assurent plus de 90% de l'approvisionnement en eau en fin de saison. Aussi, l'estimation de la RUM devrait être réalisée en fonction de la profondeur d'enracinement des plantes et au prorata de la densité de racines. Vu les moyens nécessaires pour une telle évaluation, celle-ci est le plus souvent réalisée sur une profondeur maximale de 1 mètre, qui paraît cohérente pour évaluer la productivité des espèces (Berges and Balandier, 2010).

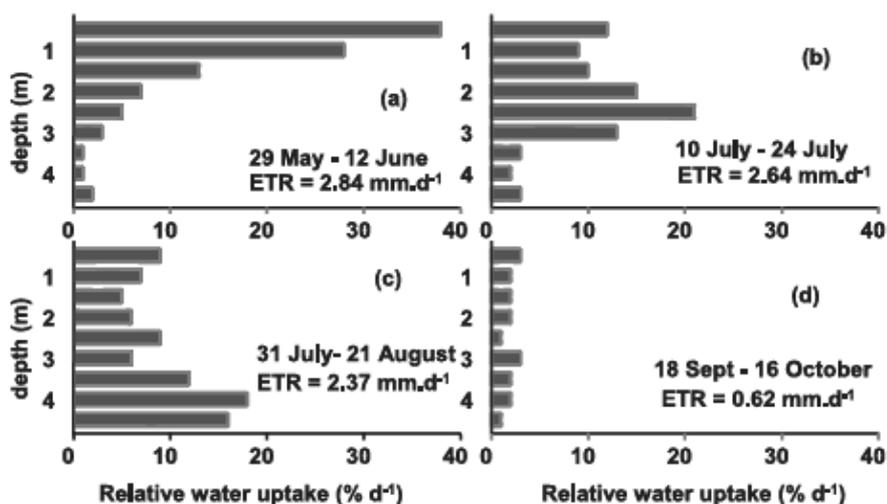


Figure 1.6 : contribution de différentes couches du sol à fournir les besoins en eau dans des peuplements à *Quercus coccifera*, pour différentes dates organisées selon un gradient de sécheresse (Rambal, 1984)

Un autre paramètre important pour le calcul du bilan hydrique est l'évapotranspiration potentielle (ETP), qui représente la quantité maximale d'eau que peut restituer dans l'atmosphère un couvert végétal en pleine activité physiologique (Thornthwaite, 1948). Son estimation est calibrée sur la consommation en eau d'un gazon en phase de croissance active sans restrictions d'eau (Choisnel, 1992). Elle est caractérisée à la fois par la transpiration des arbres et l'évaporation de l'eau à la surface du sol et dans le couvert végétal. De nombreuses méthodes d'estimation de l'ETP existent, utilisant des formules basées sur les températures, intégrant le rayonnement solaire, ou des formules plus complexes prenant en compte des processus énergétiques et qu'on pourra qualifier de formules écophysiological (Lebourgeois and Piedallu, 2005). Différentes études ont permis la comparaison des performances des nombreuses formules existantes, mettant en évidence la performance de la méthode Penman-Monteith pour les formules écophysiological, et de la méthode de Turc pour les formules empiriques (Itenfisu *et al.*, 2003; Rosenberry *et al.*, 2004; Lu *et al.*, 2005; Fisher *et al.*, 2011). Du fait des nombreux paramètres nécessaires pour utiliser la formule de Penman-Monteith (pression de vapeur d'eau, vitesse du vent, ...), des formules basées sur les températures ou le rayonnement solaire sont le plus souvent utilisées pour des études ayant une composante spatiale. Si l'ETP permet une évaluation de la demande climatique sans limitation de réserve en eau, l'évapotranspiration réelle (ETR) caractérisera l'eau qui a réellement pu être évaporée ou transpirée en fonction de la ressource en eau disponible. La surface de feuilles par unités de sol (Leaf Area Index, LAI) et la nature des espèces en place vont également influencer la vitesse de vidage de la réserve en eau du sol, qui sera plus rapide lorsque le LAI est plus élevé. D'importantes différences peuvent également exister entre feuillus et résineux, la quantité d'eau disponible étant moins importante sous couvert de résineux du fait d'une

interception plus forte et d'une transpiration plus élevée car commençant plus tôt dans la saison (Bréda *et al.*, 2004).

Le calcul du bilan hydrique donne lieu à la production d'un nombre important d'indices qui permettront de caractériser l'énergie disponible pour la plante à travers l'ETR, l'eau disponible à travers la RU, ou encore le stress hydrique, à l'aide d'indices traduisant l'intensité de la sécheresse, la durée, ou la date de départ du déficit (Stephenson, 1990; Stephenson, 1998). Parmi les indices de stress les plus connus, nous pouvons citer le déficit d'évaporation (DE) qui permet de caractériser la demande évaporative non satisfaite par l'eau disponible (différence entre l'ETP et l'ETR), ou l'indice d'aridité qui se définit par le rapport ETR sur ETP (Thornthwaite and Mather, 1955). D'autres indices sont cités dans les études écophysiologicals, comme par exemple le « relative extractible soil water » (REW), calculé à l'aide du rapport RU sur RUM et indiquant un niveau de vidage de la RUM (Granier *et al.*, 1999). Du fait de la diversité des paramètres pouvant être utilisés lors du calcul de bilan hydrique et des nombreux indices pouvant être calculés, il existe une grande hétérogénéité de l'estimation de la ressource en eau dans la littérature. Nous allons maintenant évoquer les principales méthodes qui sont utilisées.

1.1.2.2 Les différentes approches permettant de caractériser la disponibilité en eau

L'évaluation de la quantité d'eau disponible pour les plantes est complexe, d'autant plus qu'elle varie fortement à des échelles relativement locales (Sinowski *et al.*, 1997; Li *et al.*, 2001; Buttafuoco *et al.*, 2005). Son estimation peut être soumise à un nombre conséquent de simplifications selon les moyens disponibles et les objectifs recherchés. La méthode la plus robuste reste la mesure qui pourra être réalisée localement à partir d'analyses de sol ou en instrumentant certains sites. Lorsque cela n'est pas possible, différentes méthodes de calcul de bilans hydriques plus ou moins simplifiés pourront être mises en œuvre selon les objectifs et l'échelle de travail. Les bilans en eau les plus élaborés réalisés sur des placettes de relevé peuvent être basés sur des processus écophysiologicals (que nous appellerons pour simplifier bilans hydriques « ecophysiologicals »). D'autres vont s'attacher à décrire la variabilité spatiale de la ressource en eau, à travers des calculs réalisés sous Système d'Informations Géographiques ou en utilisant des données issues de la télédétection acquises à l'aide de capteurs aéroportés. Ces données pourront être estimées dans le but de caractériser le fonctionnement hydrologique d'un bassin versant, ou encore de définir les potentialités écologiques du milieu (appelés ici les bilans hydriques « hydrologiques » ou « écologiques ») (Figure 1.7).

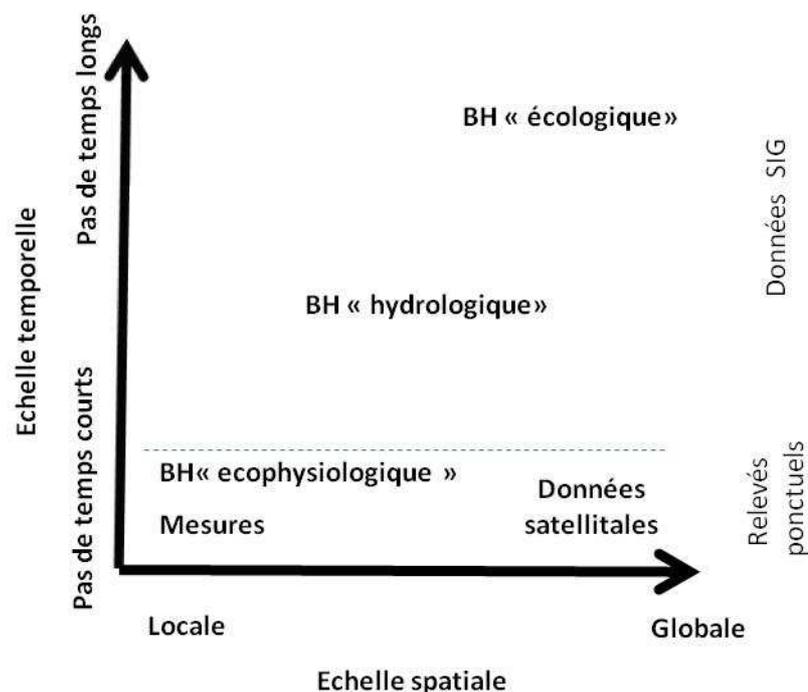


Figure 1.7 : Différentes méthodes d'estimation de l'eau disponible pour les plantes selon l'échelle spatiale et temporelle. BH = bilan hydrique

Les différentes techniques de mesures existantes sont basées sur l'analyse en laboratoire de la teneur en eau d'échantillons de sol ou sur l'utilisation d'appareils de mesure in situ. Les analyses en laboratoire sont très efficaces pour quantifier la teneur en eau du sol mais ces méthodes sont coûteuses. Les méthodes géophysiques utilisant par exemple les sondes à neutron ou les TDR (Time Domain Reflectometry) (Ladekarl, 1998) sont reconnues pour la qualité de leurs mesures (Vicente *et al.*, 2003), mais demandent d'importants besoins en terme d'instrumentation et permettent surtout de caractériser le suivi de l'eau du sol pour un nombre limité de sites. Ces méthodes ont pour inconvénient de ne pouvoir retracer les variations de bilan en eau que pour les périodes pendant lesquelles les capteurs sont en fonctionnement. Les calculs de bilan en eau sont largement utilisés lorsque d'importants pas de temps sont considérés, car ils se basent sur les données collectées sur les postes météorologiques pour caractériser l'évolution de l'eau disponible sur une placette. Une grande variété de calculs est possible, les plus complexes étant basés sur des processus écophysiologicals et faisant appel à des paramètres comme la surface foliaire des arbres, les dates de débourrement et de chute des feuilles, la fraction de racines fines et les propriétés hydriques et physiques dans chacune des couches du sol (Granier *et al.*, 1999). En outre, il est nécessaire d'avoir accès aux données climatologiques journalières relevées sur place ou à faible distance dans des conditions similaires, concernant la pluie, les températures, l'humidité relative de l'air ou la vitesse du vent. Le calcul de ces bilans hydriques nécessite en général la description de fosses pédologiques, l'analyse en laboratoire des sols, la description des peuplements et l'acquisition de données climatologiques auprès de Météo France. Ces différentes méthodes d'estimation de l'eau du sol peuvent avoir un coût de mise en œuvre

relativement important, elles permettent en général de caractériser plus ou moins finement les placettes étudiées mais les informations qu'elles fournissent ne sont valides que pour l'emplacement sur lequel la mesure a été réalisée. De ce fait, elles sont inadaptées à la réalisation de cartes numériques décrivant la variabilité spatiale de la ressource en eau sur de vastes emprises.

Face au besoin de caractériser l'eau disponible pour les plantes en tout point de l'espace et pour de larges pas de temps, différentes méthodes basées sur les outils de la géomatique se sont développées depuis le début des années 1990 (Kalin and Hantush, 2006), permettant de simuler le bilan en eau de façon continue dans l'espace à l'échelle de la zone d'étude (Grayson *et al.*, 2002; Reed *et al.*, 2004). De nombreux travaux ont été réalisés avec les outils de la télédétection. Ils se sont heurtés à des limites concernant la résolution spatiale des données, les interactions avec le couvert végétal et la rugosité du sol, ou encore la difficulté d'évaluation de l'humidité en dehors des couches superficielles. En outre, l'utilisation des outils de la télédétection nécessite une fréquence d'échantillonnage importante et sur de longues durées. Du fait de ces difficultés, il n'existe pas encore de méthode opérationnelle d'évaluation de l'eau disponible dans le sol pour les plantes à l'aide d'images satellitales.

Une autre approche utilisant les outils de la géomatique est basée sur la création de modèles de bilans en eau spatialement distribués sous système d'information géographique. Ces modèles se sont très largement développés depuis une vingtaine d'années, et ils sont aujourd'hui capables de simuler des interactions à différents pas de temps avec divers niveaux de complexité. La majorité d'entre eux a été réalisée pour des études hydrologiques à l'échelle du bassin versant. Ils essaient de produire des représentations réalistes du cycle de l'eau, en combinant des équations basées sur les lois qui gouvernent les écoulements de surface et des horizons superficiels, et en utilisant des paramètres directement liés aux caractéristiques physiques du bassin versant (topographie, sols, végétation, géologie, climat) (Young *et al.*, 2006; Viviroli *et al.*, 2009). Bien que ces modèles soient considérés comme des outils prometteurs, de nombreuses imprécisions ont été notées dans leurs prédictions, du fait du nombre important de paramètres requis, et des difficultés à représenter l'hétérogénéité spatiale du bassin versant (Zierl, 2001; Mo *et al.*, 2006). Aussi, il est largement reconnu que l'augmentation de la complexité d'un modèle n'améliore pas nécessairement sa précision (Mouelhi *et al.*, 2006). La validation est la plupart du temps basée sur la comparaison entre les écoulements modélisés et observés à l'exutoire du bassin versant. Elle n'est pas suffisante pour évaluer la distribution spatiale de l'eau dans le bassin versant, du fait d'erreurs qui peuvent se compenser entre différents composants du bilan en eau ou entre différentes localisations (Kling and Nachtnebel, 2009).

La plupart de ces modèles ne sont pas valides pour les besoins des écologues, car les entrées ont été calibrées pour le bassin versant étudié et pour la période considérée (Duan *et al.*, 2006), les données de sol sont en général très simplifiées, les connaissances locales ne peuvent être extrapolées à des études à large échelle (Beven, 2001; Eder *et al.*, 2005). De plus, il est difficile de collecter les données nécessaires pour de grandes surfaces (Zhang *et al.*, 2002). Très peu d'entre eux permettent aujourd'hui de simuler finement la distribution spatiale des bilans en eau des sols à des échelles régionales ou nationales. Nous pouvons citer le modèle WAWAHAMO (Zierl, 2001) qui a été mis en œuvre pour réaliser des cartes de bilan en eau pour la Suisse. Cependant, celui-ci utilise une approche journalière peu compatible avec des calculs à fine résolution spatiale sur de larges pas de temps à l'échelle d'un pays comme la France. D'autre part, il se base sur des paramètres détaillés concernant les peuplements en place, qui ne sont pas disponibles à fine échelle et dont la prise en compte est limitante pour la réalisation de simulations en contexte de changement climatique. En France, l'eau du sol est estimée à l'aide du modèle SAFRAN qui permet des calculs horaires d'un indice nommé « Soil Wetness Index » (SWI) par pixels de 8 km (Vidal *et al.*, 2010a). Cette donnée ne répond pas aux besoins des forestiers du fait de la résolution spatiale trop grossière et des simplifications importantes réalisées lors de l'estimation de la réserve en eau des sols, qui est basée sur le pourcentage de sable et d'argile extraite de la carte de la FAO à 10 km de résolution, et qui ne prend pas en compte la profondeur du sol (FAO, 1988; Masson *et al.*, 2003). Aussi, des modèles permettant de fournir une information sur la quantité d'eau du sol disponible à relativement fine résolution spatiale sur de vastes emprises manquent actuellement pour déterminer l'impact du changement de climat sur la distribution des espèces.

1.2 La diminution de la ressource en eau a des impacts sur les forêts

Les connaissances concernant le réchauffement climatique en cours progressent d'année en année, et il est désormais clair que l'évaluation du bilan en eau doit être réalisée de façon dynamique, en intégrant les changements qui interviennent dans chacun des paramètres qui contribuent à son calcul. Nous allons d'abord faire un bilan des changements de climat qui ont été observés jusqu'à maintenant et des perspectives pour le futur proche tout en essayant de dégager les principales tendances concernant l'évolution du bilan en eau. Nous évoquerons ensuite les conséquences imputables aux modifications de bilan en eau sur la ressource forestière, qui concernent principalement les changements de productivité et l'augmentation des taux de mortalité des arbres.

1.2.1 Une diminution globale de la ressource en eau malgré d'importantes disparités régionales

Le changement climatique mis en évidence par de nombreuses études scientifiques est devenu ces dernières années un enjeu majeur, dont le GIEC s'est fait écho à travers plusieurs rapports dont le plus récent est celui de 2007 (IPCC, 2007). Il se positionne dans un contexte plus général qui est celui du changement global, qui intègre en plus des changements en terme de nutrition azotée, d'occupation du sol et de développement d'espèces invasives (Sala *et al.*, 2000; Dupouey *et al.*, 2002). Le 4^{ème} rapport du GIEC a évalué à 0.74 °C l'augmentation des températures à l'échelle mondiale sur 100 ans (période 1906-2005), avec une intensification avec le temps : onze des douze années les plus chaudes depuis 1850 étant comprises entre 1995 et 2006. Cette augmentation des températures est générale sur la planète, mais elle est plus importante au niveau des surfaces terrestres et des hautes latitudes, entraînant la fonte des neiges et des glaces et une remontée du niveau des océans. Bien que le climat ait naturellement varié au cours du temps, le réchauffement récent se distingue des épisodes précédents par sa rapidité et son origine anthropique, l'augmentation de température étant liée au relâchement dans l'atmosphère de gaz à effets de serre, dont le taux a augmenté de 40% passant de 278 en 1750 à 385 ppm actuellement (IPCC, 2007).

Les reconstructions climatiques des températures illustrent la forte amplitude du réchauffement récent au regard des tendances à long terme, la température moyenne durant les trois dernières décades étant probablement la plus chaude du dernier millénaire (Jones *et al.*, 2001) (Figure 1.8). La progression des températures moyennes en France, comprise entre 0.7 et 1.1°C pour le XXI^{ème} siècle, est supérieure à la moyenne mondiale. Elle est globalement plus élevée dans le sud-ouest pour les températures moyennes, dans l'ouest pour les températures minimales, et dans le sud pour les températures maximales (Moisselin *et al.*, 2002)

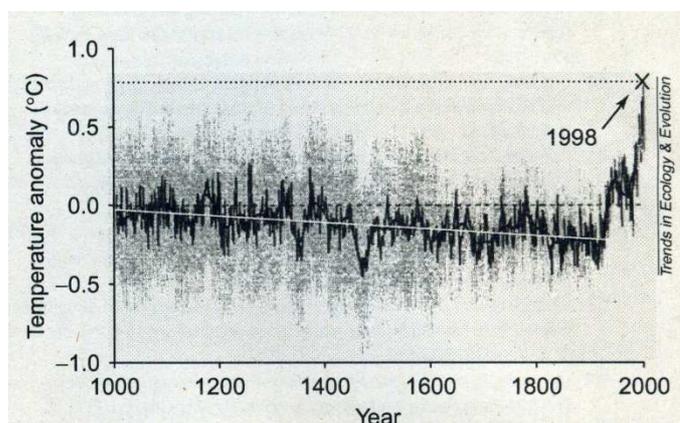


Figure 1.8: Tendance à long terme des températures moyennes annuelles de l'hémisphère nord reconstruites sur la période 1000-1998 (Mann *et al.*, 1999).

Ces modifications de climat affectent également le régime des pluies, aussi bien en ce qui concerne les tendances de fond que les évènements extrêmes, des fluctuations positives ou plus généralement négatives pouvant atteindre 10 % par tranche de 10 ans ayant été rapportées à travers le monde (Figure 1.9) (Easterling *et al.*, 2000). La surface des terres classées comme très sèches a probablement plus que doublé depuis 1970 (Bates *et al.*, 2008). En France, une augmentation des pluies de l'ordre de 5 à 10 % a été observée, principalement pendant l'hiver (Moisselin *et al.*, 2002). Le rayonnement solaire présente quant à lui de faibles variations, et semble principalement impacté du fait des variations de nébulosité (Wielicki *et al.*, 2002; Nemani *et al.*, 2003).

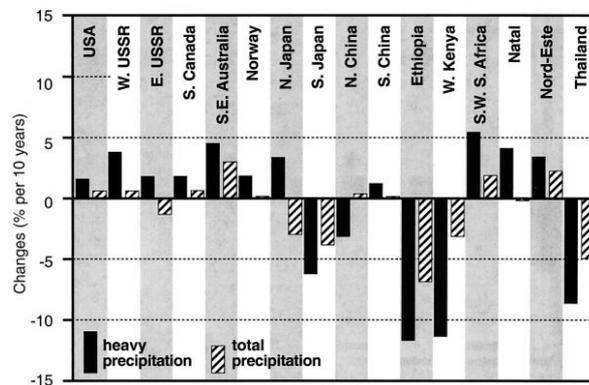


Figure 1.9 : Evolution des précipitations totales saisonnières et de la fréquence des pluies importantes pour divers pays au cours du XXème siècle (en % tous les 10 ans) (Easterling *et al.*, 2000).

Les prévisions réalisées à moyen terme en utilisant un large panel de modèles de circulation générale (GCM) indiquent que les températures continueraient à se réchauffer de 0.6 °c au cours du XXIème siècle si la concentration des gaz à effet de serre était restée constante depuis l'an 2000. Etant donné que le relâchement de gaz à effet de serre continue à augmenter (le taux de CO2 pourrait atteindre au moins 500 ppm en 2100), il est prévu au cours du XXIème siècle une augmentation supplémentaire des températures entre 1,8 et 4 ° C selon le scénario par rapport à celles de la période 1980-1999, soit entre 1,1 et 6,4°C en prenant en compte un intervalle de confiance (Figure 1.10) (Deque *et al.*, 2007; IPCC, 2007). A l'échelle de la planète, une augmentation des pluies principalement hivernales est prévue pour les hautes latitudes, tandis qu'une diminution est prévue en zone subtropicale, et tout particulièrement en été, avec des impacts potentiels importants pour l'alimentation en eau, l'agriculture, la production énergétique ou la santé, ainsi que les risques naturels et l'érosion (Figure 1.11) (IPCC, 2007). Ainsi la France pourrait voir une légère augmentation des pluies hivernales et une diminution de 10 à 20 % des pluies estivales (Moisselin *et al.*, 2002).

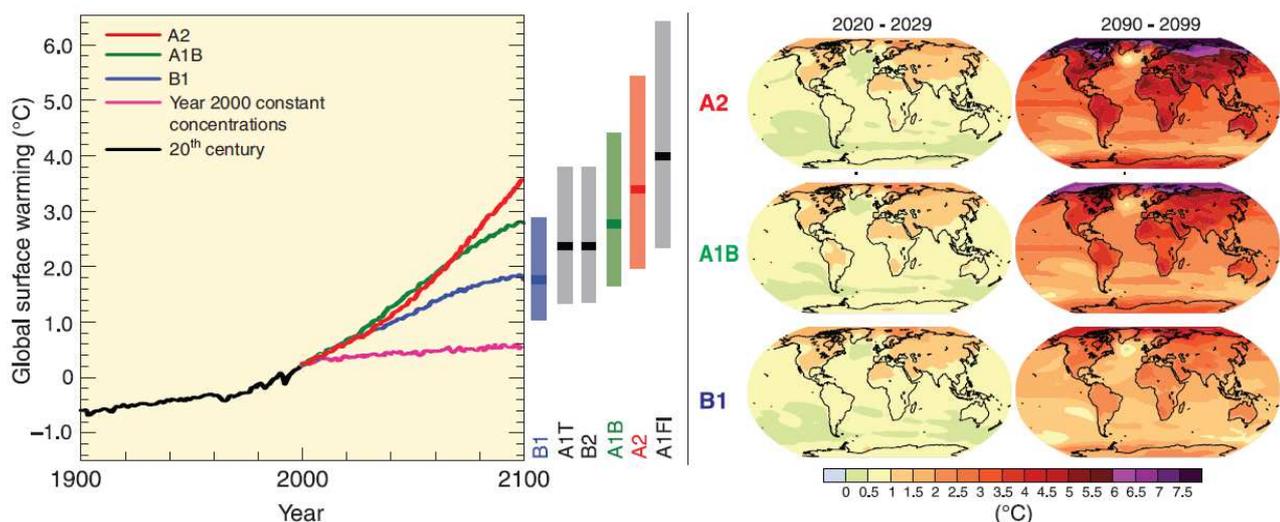


Figure 1.10 : Réchauffement climatique prévu pour de la période 2000-2100 suivant différents scénarios et GCM (General Circulation Models) (tendances moyennes, intervalles de confiance et représentations cartographiques des températures moyennes annuelles). (IPCC, 2007)

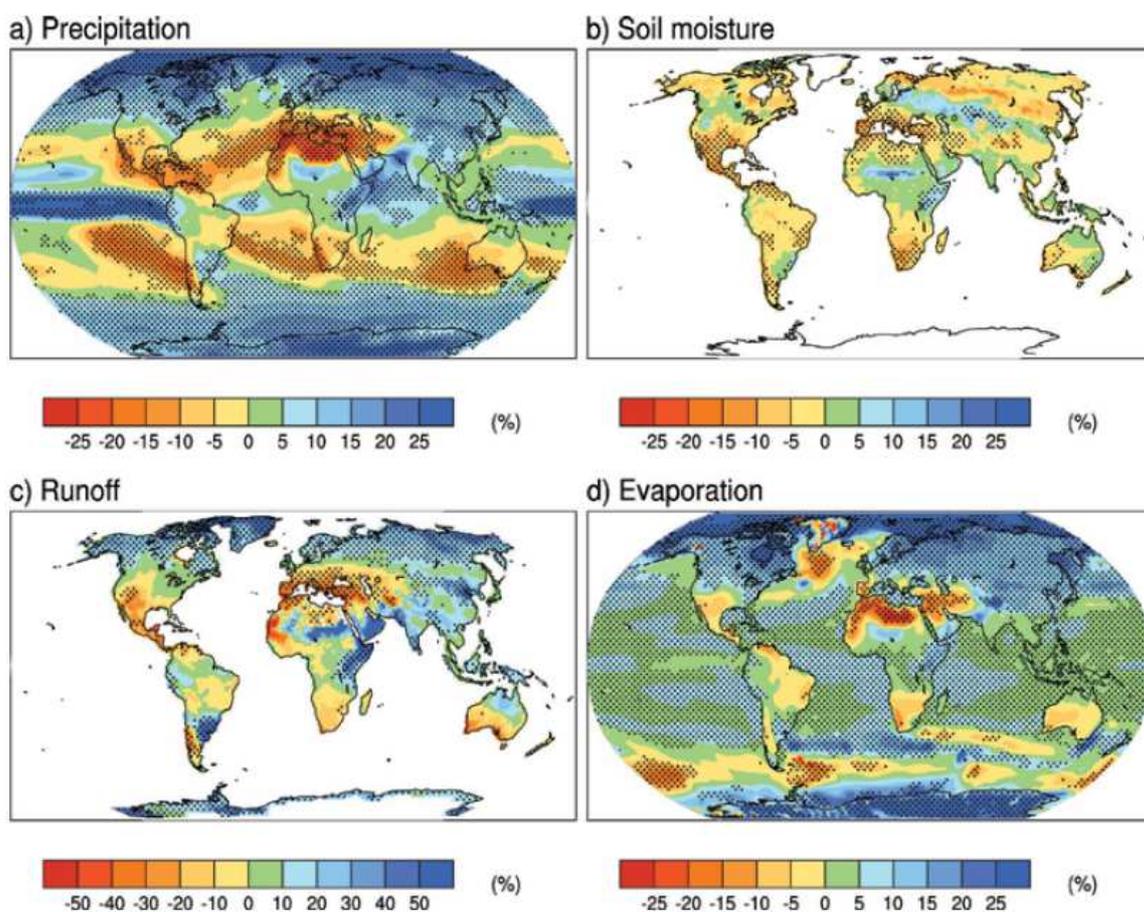


Figure 1.11 : changements moyens issus de 15 modèles pour (a) les précipitations, (b) l'eau disponible dans le sol, (c) les écoulements et (d) l'évaporation (en %). Les régions avec une trame concernent les zones où au moins 80% des modèles sont d'accord sur le signe du changement moyen. Les changements représentent les moyennes annuelles pour le scénario SRES A1B pour la période 2080-2099 par rapport à la période 1980-1999.

Ces modifications climatiques sans précédent à l'échelle humaine impactent non seulement les tendances moyennes, mais aussi la fréquence et l'intensité des vagues de chaleur et des épisodes de sécheresses, dont l'intensification est prévue dans l'hémisphère nord (Meehl and Tebaldi, 2004; IPCC, 2007). La combinaison des changements de températures, de rayonnement solaire, d'évaporation, du régime et de l'intensité des pluies, va probablement donner lieu à un large panel d'évolutions de la disponibilité en eau pour les plantes (Figure 1.11). A pluviométrie et rayonnement solaire constants, la seule augmentation des températures engendre des valeurs d'ETP plus élevée et influe négativement sur le bilan en eau. Dans les endroits où la pluviométrie va décroître, on peut s'attendre à une diminution encore plus forte de la ressource en eau, du fait de la diminution des apports et de l'augmentation du rayonnement solaire générée par la diminution du couvert nuageux. Par contre, dans d'autres zones, l'augmentation de températures pourrait s'accompagner d'un accroissement des pluies pouvant aller jusqu'à une augmentation de la quantité d'eau disponible pour les plantes. Les climatologues estiment cependant que d'ici 2050, la surface des zones soumises à une augmentation du stress hydrique à cause du changement climatique risque de s'accroître deux fois plus vite que la surface des zones où sa diminution est prévue (Bates *et al.*, 2008). Cependant, l'évolution des bilans en eau selon les différentes hypothèses de changement de climat reste peu connue, et les évaluations actuellement disponibles ne permettent pas de prendre en compte la capacité de stockage en eau du sol. Le dernier rapport de l'IPCC conclut qu'il y a un besoin d'améliorer rapidement la compréhension et la modélisation des changements climatiques liés au cycle de l'eau, à des échelles pertinentes pour la prise de décision.

1.2.2 La diminution de la ressource en eau peut affecter la croissance et la santé des arbres

Suite au réchauffement du climat, des variations de bilan en eau ont déjà été constatées dans de nombreuses régions de la planète, une diminution de la quantité d'eau disponible s'accompagnant en général de fortes sécheresses. Les principales conséquences du réchauffement récent mises en évidence par la littérature concernent les changements de productivité des espèces ou des écosystèmes, (Helliwell, 1983; Lebourgeois *et al.*, 1998; Tatarinov *et al.*, 2005; Zweifel *et al.*, 2006), ainsi que l'augmentation des taux de mortalité, que ce soit au niveau des germinations (Daniels and Veblen, 2004) ou des arbres adultes (Bigler *et al.*, 2006; Bigler *et al.*, 2007; McDowell *et al.*, 2008; Allen *et al.*, 2010; Carnicer *et al.*, 2011).

1.2.2.1 Le manque d'eau pourrait diminuer la productivité des forêts.

Les premières études cherchant à évaluer les conséquences possibles du réchauffement climatique sur la productivité des végétaux ont débuté dans les années 1980, suite à une forte sensibilisation au déclin des forêts d'Europe centrale du fait de la pollution de l'air et de l'acidification des sols (Landmann, 1987; Bonneau and Landmann, 1988; Jandl *et al.*, 2007; Elling *et al.*, 2009). Un inventaire sur les forêts d'Europe a alors montré que les forêts avaient une croissance plus importante depuis le milieu du XX^{ème} siècle que lors des 50 années précédentes (Spiecker, 1996). Cette tendance de fond a été confirmée depuis, (Lamarche, 1984; Jacoby and D'Arrigo, 1997; Esper *et al.*, 2002; Boisvenue and Running, 2006), l'augmentation de productivité pouvant atteindre 50% ou plus selon l'espèce considérée et le lieu (Figure 1.12) (Becker, 1989; Unthelm, 1996; Spiecker, 2002; Bontemps *et al.*, 2009).

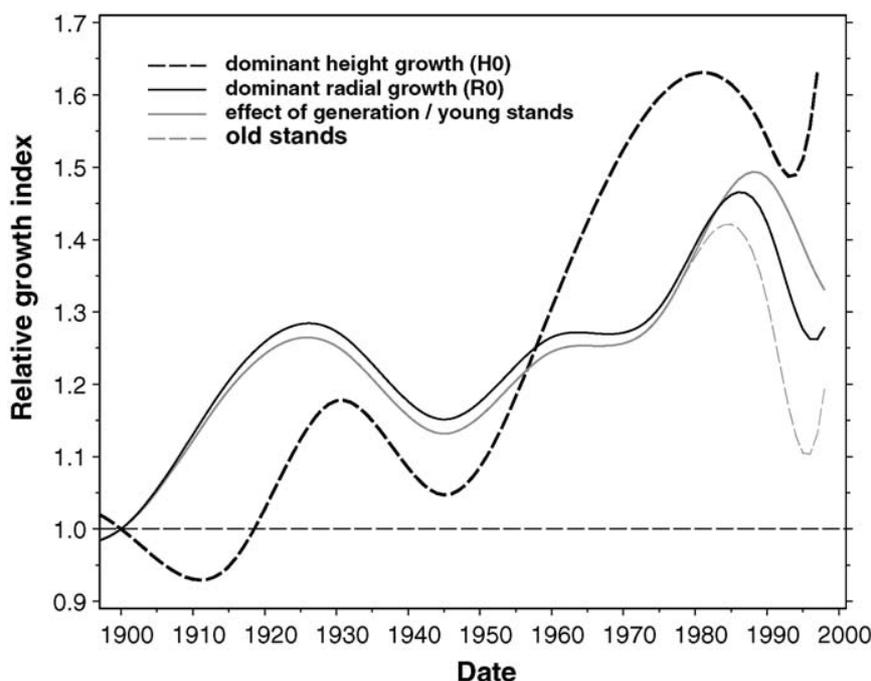


Figure 1.12 : comparaison des évolutions historiques au cours du XX^{ème} siècle en hauteur dominante et en croissance radiale du hêtre dans le nord est de la France (Bontemps *et al.*, 2010)

Les origines de ces changements restent difficiles à déterminer et font débat dans la communauté scientifique. Trois causes principales sont invoquées : l'augmentation de température, du taux de CO₂, ou de la disponibilité en azote. L'élévation de températures aurait pour conséquences un allongement de la durée de saison de végétation bénéfique pour la croissance (Becker *et al.*, 1995; Saxe *et al.*, 2001; Esper *et al.*, 2002; Messaoud and Chen,

2011), tandis que la hausse du taux de CO₂ atmosphérique stimulerait la photosynthèse (Soulé and Knapp, 2006; Voelker *et al.*, 2006) et améliorerait le fonctionnement hydrique des plantes, permettant une réduction des effets de stress hydrique (Field *et al.*, 1995; Picon *et al.*, 1996; Wullschleger *et al.*, 2002). Enfin, l'augmentation de disponibilité en azote aurait un rôle fertilisant (Jandl *et al.*, 2007) : des études récentes sur le hêtre ont ainsi montré que le changement de productivité était 50% inférieur dans des zones où la nutrition des sols et les dépôts azotés étaient réduits (Bontemps *et al.*, 2011). Des interactions entre ces facteurs sont probables, les impacts de l'augmentation de CO₂ pourraient par exemple être limités par la disponibilité en azote (Nowak *et al.*, 2004).

Les apports en eau sont également souvent cités comme déterminants vis-à-vis de la croissance des essences (Mencuccini and Grace, 1995; Churkina and Running, 1998; Lebourgeois, 2007; Di Filippo *et al.*, 2010). Ainsi, il a été démontré une augmentation sans précédent de la largeur des cernes à la limite de la treeline des zones arides du sud ouest des Etats Unis, sous l'impulsion d'une augmentation de la pluviométrie (Swetnam, 1998). A l'inverse, de nombreuses baisses de vitalité ont été mises en évidence dans des environnements où la contrainte hydrique a augmenté, ou lors de sécheresses importantes (Nemani *et al.*, 2003; Martin-Benito *et al.*, 2008; Lebourgeois *et al.*, 2010b). Ainsi, la sécheresse de 2003 en Europe pourrait expliquer le récent déclin de croissance observé ces dernières années sur certaines espèces (Piovesan *et al.*, 2008). C'est le cas par exemple pour le hêtre dans le nord est de la France (Charru *et al.*, 2010), ou de façon plus prononcée celui observé en région Méditerranéenne pour cette même essence dans des conditions plus limitantes (Jump *et al.*, 2006; Thabeet *et al.*, 2009). Des simulations faites sur différentes essences des forêts Californiennes confirment qu'une décroissance de la productivité imputable à l'augmentation des sécheresses serait prévue d'ici la fin du XXI^{ème} siècle (Figure 1.13) (Battles *et al.*, 2008). Il semblerait donc qu'il y ait des réponses différentes aux changements climatiques selon que la disponibilité en eau soit un facteur limitant ou non. La croissance des forêts semi-arides ou tempérées pourrait être affectée négativement par les changements de climat, tandis que les forêts boréales enregistreraient des augmentations de croissance (Lindner, 2000; Bugmann *et al.*, 2001; Saxe *et al.*, 2001; Briceno-Elizondo *et al.*, 2006).

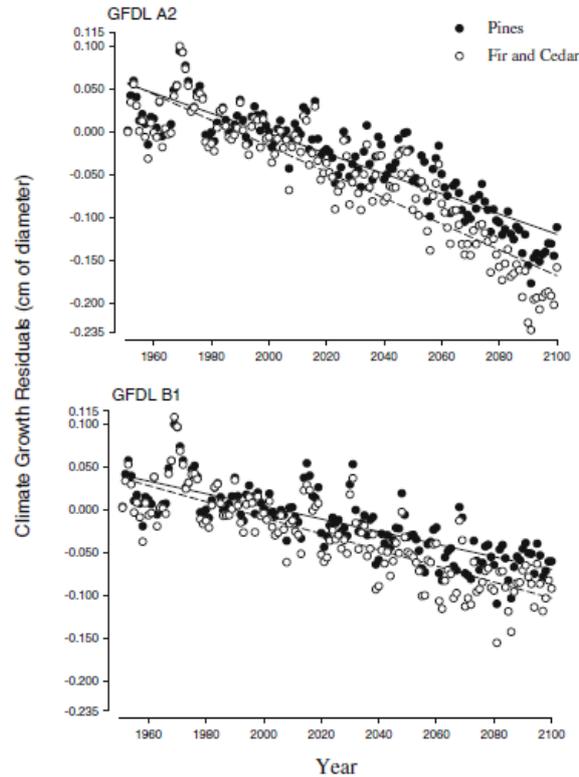


Figure 1.13 : Changements de productivité pour différentes essences imputables au climat selon le modèle climatique GFDL pour le site de El Dorado country, sans effet de fertilisation du CO₂ (Battles et al., 2008).

1.2.2.2 La multiplication des sécheresses pourrait augmenter le taux de mortalité des arbres

Depuis quelques années, de nombreux exemples d'accroissement de taux de mortalité ont été documentés à travers le monde, dans des zones semi-arides mais aussi dans les forêts tropicales humides, boréales ou tempérées (Bigler *et al.*, 2007; Battles *et al.*, 2008; Van Mantgem *et al.*, 2009; Allen *et al.*, 2010; Williams *et al.*, 2010). Ainsi Carnicer et al (2011) ont mis en évidence pour les forêts du sud de l'Europe une augmentation généralisée de la défoliation de la couronne des arbres pendant la période 1987-2007 (Figure 1. 1.14). A l'Ouest des Etats unis, Van Mantgem et al soulignent quand à eux que les taux de mortalité ont doublés en 20 ou 30 ans suivant les régions, conduisant à une diminution de la surface terrière du fait de la faible augmentation du recrutement (Van Mantgem *et al.*, 2009). En France, l'analyse des données de dépérissement relevées par le Département Santé des Forêts (DSF) (Landmann, 1991; Thomas *et al.*, 2002) montre une augmentation de mortalité depuis la sécheresse de 2003, et ce particulièrement pour les résineux (Breda et Badeau, 2008).

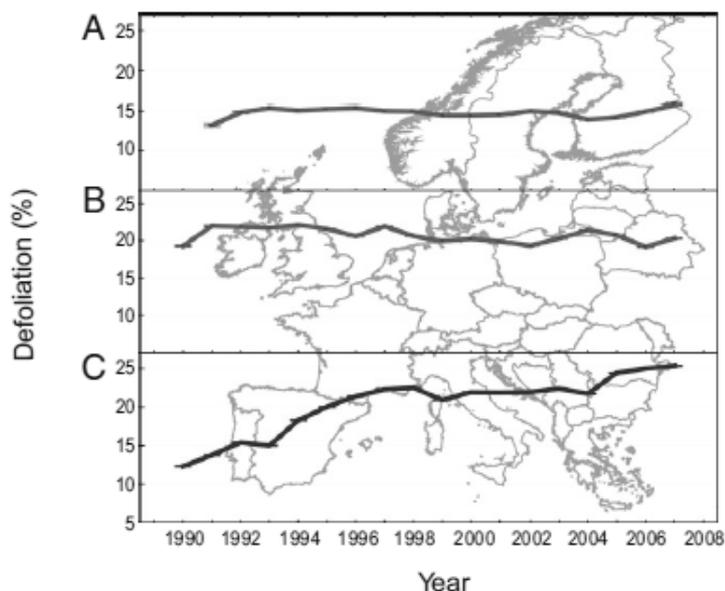


Figure 1.14 : comparaison des tendances générales de défoliation du houppier entre 1990 et 2007 pour différentes tranches latitudinales en Europe (Reichstein *et al.*, 2007b; Carnicer *et al.*, 2011)

L'analyse de l'évolution du dépérissement est particulièrement complexe et relativement peu documentée, bien que le facteur le plus souvent évoqué soit lié à l'augmentation en terme de nombre d'événements, de durée ou d'intensité des sécheresses. Le manque d'eau est considéré comme le facteur déclenchant des principales crises sanitaires, étant à même de générer des taux de mortalité importants en un temps réduit, et apparaissant soudainement lorsque les conditions climatiques dépassent les seuils de tolérance de l'espèce (Figure 1.15 et 1.16). (Condit *et al.*, 1995; Hanson and Weltzin, 2000; Desprez-Loustau *et al.*, 2006; McDowell *et al.*, 2008). La mortalité peut être causée soit par plusieurs expositions à des sécheresses qui entraînent un déclin de croissance, soit en réponse à une exposition prolongée à un évènement unique (Pedersen, 1998; Demchik and Sharpe, 2000; Lloret *et al.*, 2004), elle peut survenir immédiatement après l'épisode climatique ou intervenir plusieurs années plus tard (Bigler *et al.*, 2007; Adams *et al.*, 2009). Différents cas de mortalité ont ainsi été reportés suite au phénomène El Niño en 1988 en zone tropicale, au réchauffement d'une grande partie de l'ouest de l'Amérique du Nord depuis les années 1990, ou encore à la sécheresse de l'été 2003 en Europe occidentale (Ciais *et al.*, 2005; Allen, 2009).

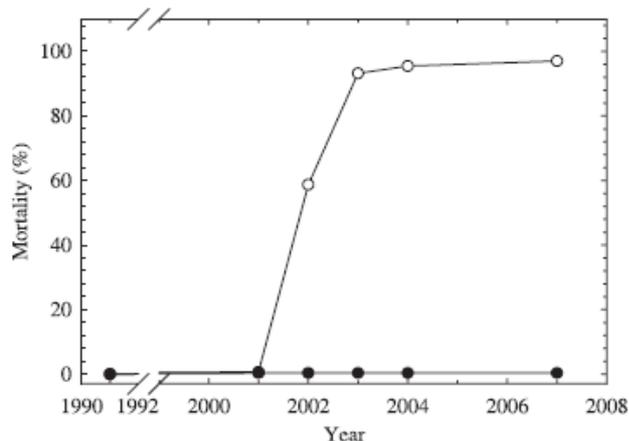


Figure 1.15 : Evolution dans le temps du pourcentage de mortalité de *Pinus edulis* (cercles blancs) et de *Juniperus monosperma* (cercles noirs) dans la région de Los Alamos, new Mexico (McDowell *et al.*, 2008).

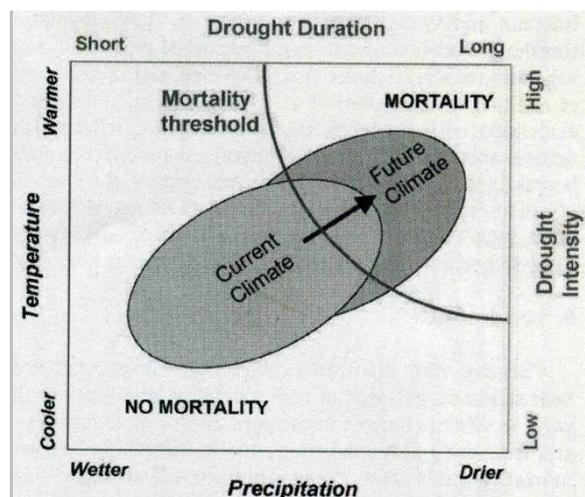


Figure 1.16 : diagramme conceptuel montrant l'impact potentiel du changement climatique sur la mortalité en fonction de l'évolution des températures et des précipitations (Allen and Breshears, 1998).

La mortalité étant un phénomène naturel qui survient en dehors du contexte de changement climatique, il est particulièrement difficile de différencier la part de dépérissement due aux caractéristiques du peuplement (âge, composition, structure du peuplement, phénomènes de compétition entre espèces), et la part due au climat (Gavin *et al.*, 2008; Cotillas *et al.*, 2009; Lines *et al.*, 2010; Vieilledent *et al.*, 2010). Cela est particulièrement vrai du fait des nombreuses interactions qui existent entre les causes biotiques et les causes climatiques (Hanson and Weltzin, 2000; Rouault *et al.*, 2006). Ces différents effets interagissent entre eux et peuvent s'enchaîner selon le modèle de « la spirale du déclin » (Manion, 1991), qui identifie successivement des facteurs prédisposants (l'âge, la mauvaise nutrition des sols, la pollution de l'air, ...), des facteurs incitatifs (la chaleur, la

sécheresse), et des facteurs contributifs (insectes et pathogènes). Ainsi, les arbres qui sont fragilisés par des conditions stationnelles, sylvicoles ou climatiques défavorables sont plus vulnérables aux événements climatiques ou biotiques extrêmes (Becker, 1989). Une sécheresse exceptionnelle conduit généralement à une forte réduction de croissance avant que l'arbre ne récupère, mais certains arbres qui ne récupèrent pas le niveau de croissance qu'ils avaient avant la perturbation, pourront être affectés plus particulièrement par les événements climatiques ou biotiques qui suivent (Figure 1.17) (Pedersen, 1998; Demchik and Sharpe, 2000; Ogle *et al.*, 2000; Bigler *et al.*, 2007).

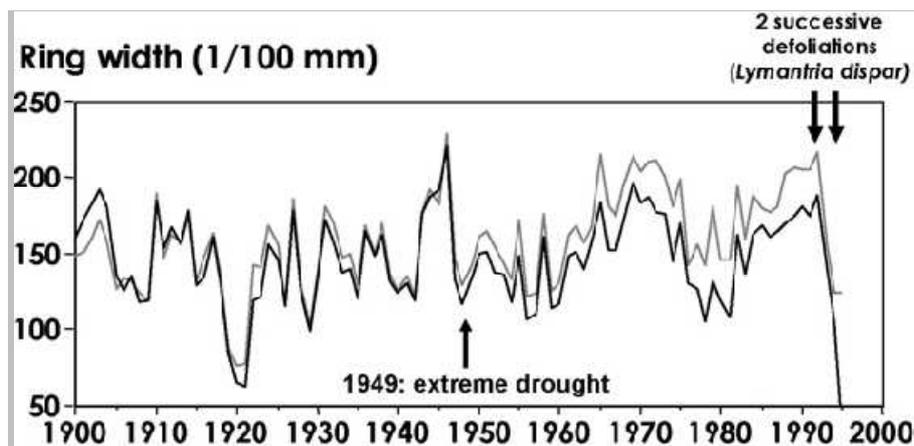


Figure 1.17 : variations annuelles de la croissance de chênes dans le nord est de la France affectés par la sécheresse de 1949 puis par deux défoliations successives occasionnées par *Lymantria dispar* en 1993 et 1994. La ligne noire représente la croissance radiale des arbres morts suite à la défoliation, la ligne grise les arbres vivants en 1995 (Breda and Badeau, 2008).

De façon surprenante, nos connaissances sont relativement limitées quant aux conséquences possibles du changement de climat sur la mortalité des arbres (Schwarz, 1997; Cox and Zhu, 2003; Galiano *et al.*, 2010; Linares *et al.*, 2010). Aujourd'hui, bien que de nombreuses connaissances écophysiologiques aient été acquises, les facteurs qui vont déterminer la survie ou le dépérissement d'une espèce sont encore mal connus, tout comme l'intensité ou la durée d'une sécheresse nécessaire pour qu'un arbre ne meure. Pourtant, la multiplication des mortalités a des conséquences importantes en terme de dynamique des communautés, modifiant fortement les interactions entre les espèces et pouvant influencer sur les capacités de stockage de carbone (McDowell *et al.*, 2008). Des études récentes ont montré que certaines forêts pourraient ainsi passer de puits de carbone en source suite à l'augmentation du relargage de carbone dans l'atmosphère (Lewis, 2006; Kurz *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2009; Phillips *et al.*, 2009). La multiplication de phénomènes de mortalité pourrait être le signe du déplacement des aires de distribution des espèces sous les effets du changement de climat.

1.3 Les aires de distribution des espèces se décalent majoritairement vers des conditions plus fraîches

Un nombre conséquent de travaux se sont intéressés aux évolutions récentes des aires de distribution des espèces, essayant de déterminer si les changements de climat ayant eu lieu au cours du XX^{ème} siècle pouvaient avoir des conséquences visibles sur la diversité du vivant, et d'évaluer les perspectives pour les décennies à venir (Schwartz *et al.*, 2001; Perry *et al.*, 2005; Parmesan, 2006; Morin *et al.*, 2008; Ni, 2011). De multiples déplacements d'aires de distribution ont ainsi été observés dans de nombreux endroits de la planète, à des vitesses jamais observées auparavant (Penuelas and Boada, 2003; Sanz-Elorza *et al.*, 2003; Walther *et al.*, 2005; Vittoz *et al.*, 2008). Ces recherches, souvent basées sur la comparaison de jeux de données collectés pour différentes périodes sur le terrain ou par imagerie aérienne, mettent en évidence des changements principalement dans le sens de remontées en latitude ou en altitude, ayant pour conséquences l'apparition ou la disparition de certains taxons ou la modification de l'abondance d'espèces (Klanderud and Birks, 2003; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2009; Feeley *et al.*, 2011).

Dans sa méta-analyse concernant plus de 1700 espèces animales et végétales, Parmesan (2003) évoque un déplacement moyen de 6,1 km par décade en direction des pôles ou de 6,1 mètres par décade en altitude, tandis que Hickling suggère quant à lui pour la Grande Bretagne des distances plus importantes, variant entre 12,5 et 24,8 km par décade en latitude, et de 2,8 à 10,7 m par décade en altitude (Parmesan and Yohe, 2003; Hickling *et al.*, 2006; Parmesan, 2006). Parmesan et Yohe notent également une forte proportion d'espèces impactées par le changement climatique, estimée à 41% sur un jeu de 1598 espèces étudiées (Parmesan and Yohe, 2003). En Espagne, Penuelas et Boada (Penuelas and Boada, 2003) ont ainsi observé que les hêtraies se décalaient en altitude au profit de la chênaie verte, envahissant les landes à *Calluna vulgaris*. D'autres observations confirment ces modifications, une diminution des espèces montagnardes et une augmentation des espèces thermophiles dans les hêtraies ayant par exemple été démontrées en Suisse (Walther, 1997; Carraro *et al.*, 1999). En France, Lenoir (Lenoir *et al.*, 2008) a montré à partir de 171 espèces forestières une remontée moyenne de 65 mètres en 23 ans soit 29 m par décade, plus importante pour les espèces herbacées et les espèces localisées en zone de montagne (Figure 1.18). Ces chiffres sont cohérents avec d'autres résultats montrant une remontée uniforme de 65 mètres en 30 ans dans le sud de la Californie (Kelly and Goulden, 2008). Ces changements peuvent conduire à un important turnover des espèces, des valeurs atteignant 25% sur les 30 dernières années ayant été mis en évidence en zone Méditerranéenne (Vennetier and Ripert, 2009), pouvant conduire à un déclin de biodiversité comme cela a été démontré pour les zones arctiques (Walker *et al.*, 2006).

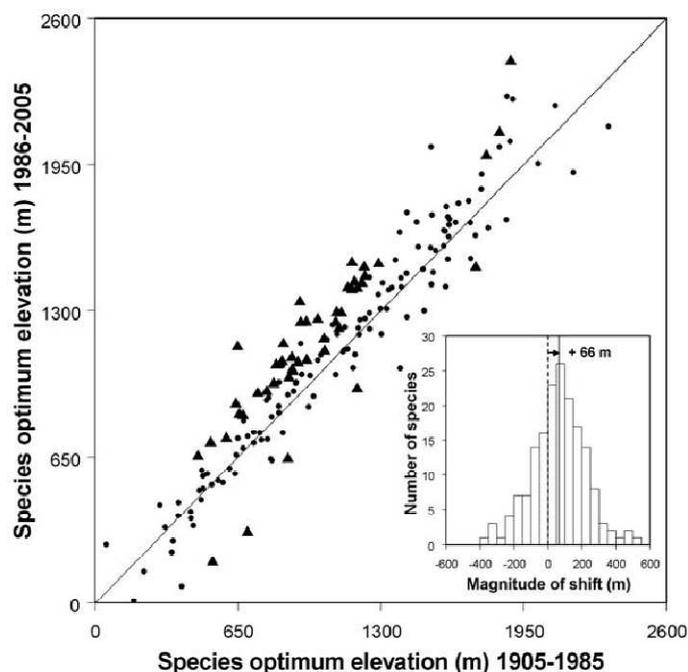


Figure 1.18 : Optimum d'altitude de 171 espèces forestières pour les périodes 1905-1985 et 1986-2005. Les triangles représentent les espèces dont les optimums d'altitudes ne se surimposent pas entre les deux périodes. Encart : distribution des différences d'optimum d'altitude entre les deux périodes (Lenoir *et al.*, 2008).

De nombreuses recherches ont simulé l'impact potentiel des changements de climat prévus pour les décennies à venir, montrant que les réactions déjà observées pourraient fortement s'amplifier et conduire à une forte diminution de la biodiversité (Krankina *et al.*, 1997; Pearson *et al.*, 2002; Thuiller, 2004; Lutz *et al.*, 2010). Ainsi, Thomas *et al.* prévoient, dans leur étude concernant 1100 animaux et végétaux, l'extinction possible de 15 à 37% des espèces selon un scénario moyen d'ici 2050 (Thomas *et al.*, 2004). Les espèces rares ou endémiques seraient alors particulièrement menacées (Enquist, 2002). Pour les hautes latitudes, 40% de la surface actuellement recouverte par la toundra pourrait être remplacée par des forêts boréales d'ici 2100 (Sturm *et al.*, 2001; Walker *et al.*, 2006). Ces prévisions sont confirmées à l'échelle de l'Europe par Thuiller *et al.* et Bakkenes *et al.*, qui évaluent la perte moyenne d'espèces entre 27 et 42 % par pixels de 50 km de côté d'ici 2080, et un turn-over pour 45 à 63 % des espèces (Bakkenes *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2005b). Les simulations de ces modèles sont confortées par des expérimentations qui montrent que la survie des semis est sensible aux changements de climat pour des valeurs d'augmentation de températures d'1,5°C, proches de celles prévues pour les années à venir (Morin *et al.*, 2010).

Les limites des travaux existants ont été soulignées par de nombreux auteurs. Elles tiennent à la fois à la difficulté de distinguer entre les effets du changement climatique et les changements d'usage des sols, qui ont été pendant longtemps le principal facteur d'érosion de la biodiversité (Chapin *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2004; Hoffmann *et al.*, 2010), aux nombreuses simplifications faites dans les modèles, et au manque d'explications pouvant être

fournies quant aux mécanismes qui sont mis en œuvre (Thuiller, 2004; Heikkinen *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2006; O'Neill *et al.*, 2008; Buisson *et al.*, 2010). Une part importante des recherches est ainsi basée sur des corrélations qui sont établies entre la distribution des espèces et le climat, alors que les mécanismes expliquant ces modifications sont très peu connus. Les liens entre les décalages d'aires de distribution des espèces et les changements de phénologie qui ont été observés restent par exemple peu étudiés, alors qu'ils pourraient être à même d'expliquer une part des modifications en cours (Theurillat and Schlusser, 2000; Leech and Crick, 2007; Bertin, 2008). En effet, certaines études mettent en évidence l'importance des températures froides nécessaires pour sortir de la dormance dans la détermination des aires de distribution des espèces (Chuine, 2010).

La diversité dans la nature des facteurs écologiques étudiés -le plus souvent abiotiques- et les échelles spatiales et temporelles considérées sont autant de limites à la compréhension des phénomènes observés. Ces études se sont souvent focalisées sur la température, et un certain nombre d'effets ou d'interactions ont pu être négligés du fait du nombre souvent limité de facteurs pris en compte (Sala *et al.*, 2000; Dupouey *et al.*, 2002; Windeballe *et al.*, 2004; Lenoir *et al.*, 2008). Aujourd'hui, les facteurs écologiques permettant de déterminer la distribution d'une espèce, les plages de valeurs qui lui sont favorables, et les interactions pouvant exister entre eux restent encore mal connus. Ainsi, le manque de connaissances concernant la nature et l'évolution dans le temps des facteurs importants pour déterminer la distribution des plantes est probablement au moins en partie responsable des évolutions « à contre courant » observées dans certaines études et pour certaines inexplicables (Hill *et al.*, 2002; Crozier, 2003; Walther *et al.*, 2005; Crimmins *et al.*, 2011). Ces cas, qui concernent environ 20-25% des espèces ayant récemment migré vers de plus basses altitudes ou latitudes (Parmesan and Yohe, 2003; Lenoir *et al.*, 2010), sont à l'origine de l'absence de consensus observé dans le début des années 2000 concernant les impacts du changement climatique (Walther *et al.*, 2005).

2 Les outils disponibles permettent ils de caractériser la vulnérabilité des espèces forestières face au changement climatique ?

Pour la France métropolitaine, la forêt occupe une surface de 160000 km² dont un quart est publique. Elle concerne 425000 emplois, pour un chiffre d'affaire de 60 milliards d'Euros par an. Elle regroupe 72% des espèces de la flore et 40% des zones Natura 2000 pour 500 millions de visite par an (source : <http://www.developpement-durable.gouv.fr/La-foret-francaise-en-chiffres.html>). A l'échelle mondiale, elle concernerait selon la FAO environ 4 milliards d'hectares, soit environ 30% des terres émergées. (Lindner *et al.*, 2010). Le réchauffement climatique en cours a lieu à une vitesse jamais observée auparavant, il occasionne d'ores et déjà des impacts sur les milieux et les espèces, et les prévisions pour le XXIème siècle sont inquiétantes. Les enjeux sont particulièrement importants, car la forêt fournit un certain nombre de services économiques, écologiques et sociaux : la production de bois, y compris à vocation de production énergétique, la séquestration de carbone, la biodiversité, l'usage récréatif, des fonctions de protection ou paysagères, de maintien de la qualité de l'air, ou liées à la cueillette (baies, champignons) (Lindner *et al.*, 2010; Afreen *et al.*, 2011; Seidl *et al.*, 2011). Les risques pour les milieux forestiers concernent une érosion de la biodiversité et la banalisation de la flore qui l'accompagne, et la disparition d'essences induite par l'absence de régénération ou le développement de phénomènes de mortalité dans les zones les plus défavorables. L'augmentation de phénomènes de mortalité, outre l'impact économique qu'il génère, pourrait altérer les fonctions de protection de la forêt vis-à-vis des risques naturels et impacter l'usage récréatif qui en est fait. L'association d'une modification des aires de distribution des essences et d'une baisse de productivité pourrait avoir d'importantes conséquences sur la sylviculture et l'aménagement des forêts et se répercuter sur l'ensemble de la filière bois. Aussi, la demande de projections réalistes concernant l'évolution de la ressource dans un futur proche se fait pressante. L'objectif de ce chapitre est de faire le bilan des connaissances nécessaires pour déterminer la vulnérabilité des espèces vis-à-vis du changement de climat, et d'identifier les atouts et des limites des principaux outils disponibles pour le choix des essences.

2.1 Comment caractériser la vulnérabilité des espèces ?

La vulnérabilité des espèces ou des populations se caractérise par la réaction vis-à-vis de leur exposition à un impact négatif, qui peut se matérialiser par un déclin de croissance, des problèmes sanitaires, une baisse de diversité génétique, ou une extinction de l'espèce. La vulnérabilité se définit communément selon trois critères, **l'exposition, la**

sensibilité, et la capacité adaptative (Turner *et al.*, 2003; Williams *et al.*, 2008; Dawson *et al.*, 2011) (Figure 1.19) :

- **L'exposition** caractérise la contrainte liée au changement de climat à laquelle est soumise une espèce, en fonction de son intensité et de sa durée. Elle peut être estimée par le calcul des différences entre le climat de périodes contemporaines et futures, dont différentes prévisions existent (IPCC, 2007). De nombreux travaux comparent le climat pour différentes périodes dans le but d'estimer l'exposition des espèces (Hargrove and Hoffman, 2000; Casalegno *et al.*, 2010; Tang and Beckage, 2010), mais son estimation est limitée par les incertitudes concernant l'impact du changement de climat (Figure 1.20);

- **La sensibilité** est définie par l'impact que va avoir le changement de climat sur les espèces, et va être fonction de leur limite physiologique de tolérance, de leurs traits écologiques, et de leur diversité génétique. Elle va être caractérisée par exemple par un degré de survie, un état de santé, une performance en matière de régénération, selon des critères propres à chacune des espèces. La disponibilité des informations nécessaires pour déterminer ces traits est fondamentale, certains étant plus facile à caractériser que d'autres (Vittoz and Engler, 2007; Morin *et al.*, 2008; Kearney and Porter, 2009; Chuine, 2010).

- **La capacité d'adaptation** caractérise les moyens mis en œuvre par une espèce ou une population pour faire face au changement climatique, en restant sur place, en décalant son aire de distribution sur de courtes distances vers des micro habitats plus favorables, ou en migrant vers des régions plus adaptées pour conserver ses conditions écologiques (on parle alors de conservatisme de la niche, il y a alors apparition de phénomènes de colonisation et d'extinction) (Hughes, 2000; Walther *et al.*, 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Parmesan, 2006). Tous les organismes sont supposés avoir des capacités à s'adapter aux conditions changeantes, à court terme du fait de la variabilité des traits de vie d'une même espèce (plasticité phénotypique), ou sur de plus longues périodes par évolution adaptative en lien avec la génétique de l'espèce (Jump and Penuelas, 2005; Kramer *et al.*, 2010). Cette capacité est dépendante de la diversité génétique, du degré d'évolution, des traits de vie, et des capacités de dispersion et de colonisation de chaque espèce.

Un certain nombre d'études ont mis en évidence que les espèces forestières possédaient de faibles capacités de dispersion, ce qui pourrait empêcher la colonisation de nouveaux espaces, et rendrait peu probable l'hypothèse d'un équilibre entre les espèces et le climat dans un contexte de réchauffement climatique (Hermy *et al.*, 1999; Honnay *et al.*, 2002). Leur comportement est également influencé par les difficultés physiques liées à la migration, du fait, par exemple, de la présence de barrières (chaîne de montagne, mer, ...) ou de la fragmentation des paysages. Cela est probablement d'autant plus vrai en zone de plaines où les distances à parcourir pour conserver des conditions favorables sont plus importantes qu'en montagne. Enfin, les espèces spécialistes sont probablement les plus vulnérables, le

changement héréditaire des caractères qui limitent leur distribution pouvant être réduit, limitant leur potentiel d'évolution (Kellermann *et al.*, 2006).

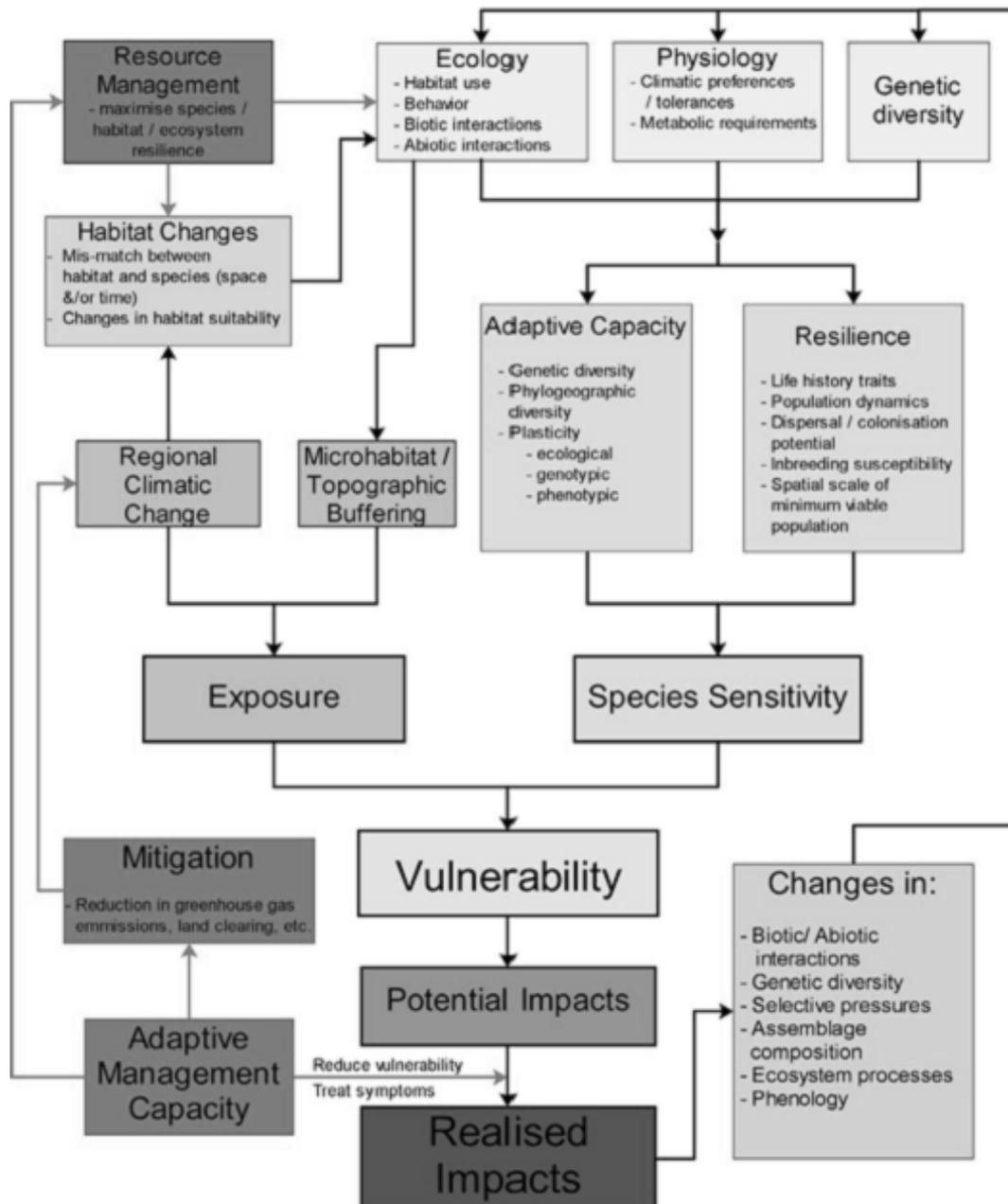


Figure 1.19: Trame générale permettant d'évaluer la vulnérabilité des espèces au changement climatique (Williams *et al.*, 2008).

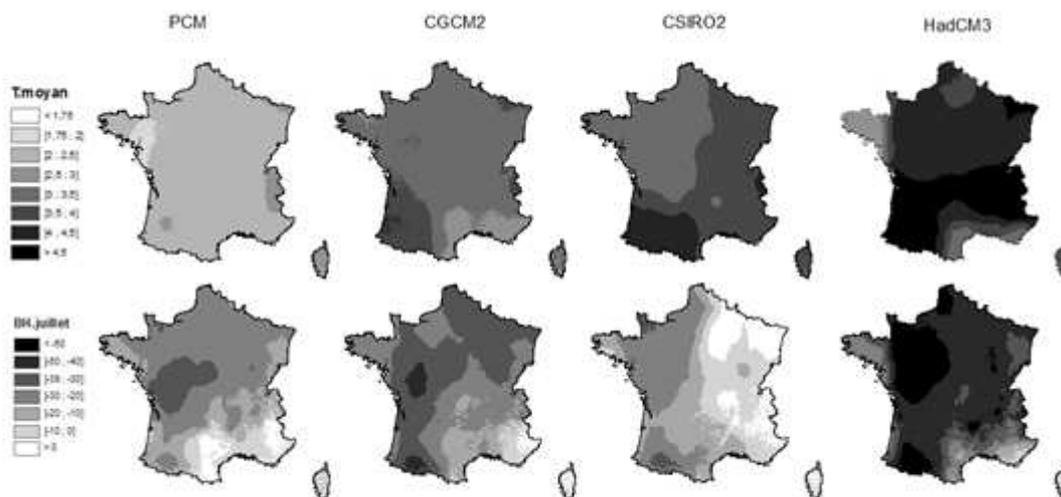


Figure 1.20 : Variabilité spatiale entre 4 modèles généraux de circulation (GCM) fournissant pour la France les évolutions des températures moyennes annuelles et des bilans hydriques climatiques entre les périodes 1961-1990 et 2071-2100.

Bien que de nombreuses connaissances aient été acquises ces dernières années, la détermination de la sensibilité et de la capacité d'adaptation des espèces n'est en général que partielle. L'évaluation de leur capacité d'adaptation et des freins limitant la dispersion est particulièrement difficile à déterminer. Il existe en effet un certain nombre de rétroactions et d'effets en cascade qui peuvent affecter la composition et la structure des communautés du fait de changements dans les interactions biotiques entre organismes végétaux et entre végétaux et animaux (facilitation, compétition, prédation, infections parasitaires et symbioses) (Hughes, 2000; Sutherst *et al.*, 2007). Ces effets peuvent avoir un poids important dans la détermination des impacts du changement climatique, et sont quasiment impossibles à prédire (Williams *et al.*, 2008). On constate par exemple des remontées en altitude pour certaines plantes, qui ont pour effet de modifier la concurrence entre espèces et de diminuer les phénomènes de compétition. De ce fait, certaines espèces pourraient être capables de supporter des conditions plus chaudes que celles qu'elles supportaient lorsque la concurrence était plus importante, comme cela a été montré par des expérimentations (Hautier *et al.*, 2009). Ces modifications de la compétition inter spécifique pourraient être en partie responsables des redescentes d'espèces parfois observées ces dernières années (Figure 1.21) (Lenoir *et al.*, 2010). L'évaluation de la vulnérabilité des espèces reste donc très incomplète et nécessite de faire appel à différents outils.

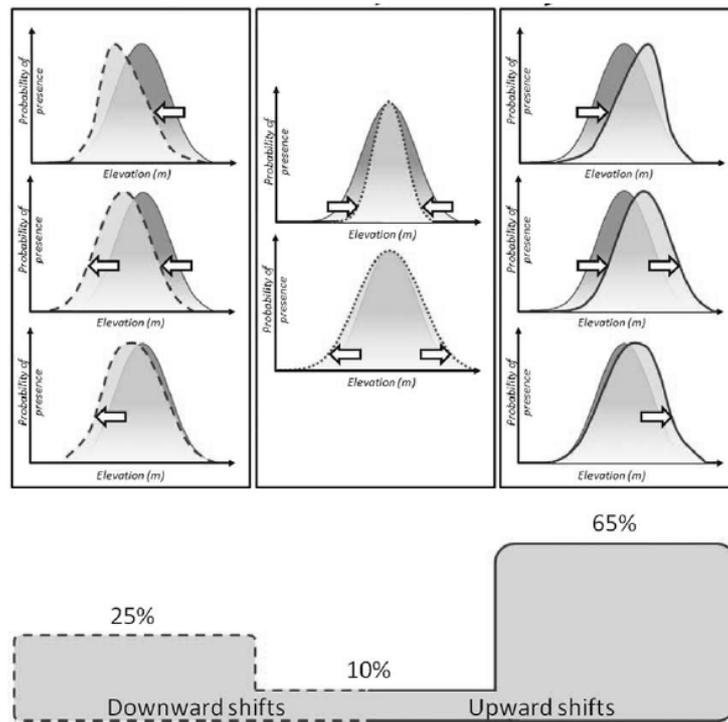


Figure 1.21 : Modèle conceptuel des changements altitudinaux en réponse au réchauffement climatique : différents cas possibles de changements en distribution altitudinale (en bleu sont représentées les conditions avant le changement climatique, en rouge les nouvelles conditions). (Lenoir *et al.*, 2010).

2.2 Atouts et limites des outils existants pour aider au choix des essences et adapter les forêts au changement climatique

Si nous voulons minimiser les impacts du changement en cours, il est nécessaire de déterminer i) les espèces ou les habitats qui peuvent être les plus vulnérables, ii) les zones qui sont concernées, iii) les aspects de leur écologie et de leurs traits de vie qui déterminent leur vulnérabilité, et iv) les actions qui peuvent être entreprises pour en limiter les effets (Williams *et al.*, 2008) (Figure 1.22). Souvent, un laps de temps est disponible entre le moment où l'espèce est identifiée comme étant à risque et le moment où elle disparaît réellement, pouvant s'étendre entre plusieurs décennies et plusieurs millénaires, celle-ci pouvant exploiter des habitats secondaires ou survivre dans des habitats réduits (Stork *et al.*, 2009; Willis and Bhagwat, 2009). Ce laps de temps constitue une opportunité pour faire des efforts en terme de restauration et de conservation (Pereira *et al.*, 2010). En forêt, il permet d'agir en orientant le choix des essences et les modes de gestion en fonction de critères de vulnérabilité. De nombreux types d'intervention peuvent ainsi être mis en place : introduction ou sauvetage d'espèces, éradication d'invasives, désignation de nouvelles zones protégées, ... Il est possible d'intervenir à travers la diversification des essences, des structures, et des origines génétiques, l'anticipation raisonnée d'essences adaptées au climat, la coupe préventive d'essences

menacées, la mise en place d'une sylviculture adaptative ou encore le maintien de la fertilité des sols et de la naturalité des milieux. La définition de zones tampon, le retrait de barrières, et l'établissement de corridors peuvent être nécessaires pour favoriser la circulation des espèces, par exemple à travers la mise en place de « trames bleues-trames vertes » instaurées en France suite au Grenelle de l'environnement (Pearson and Dawson, 2005; Hodgson *et al.*, 2009; Ackerly *et al.*, 2010). Cependant, ces mesures sont souvent établies sans connaissance spécifique concernant les bénéfices attendus, par manque d'évaluation scientifique. Nous allons maintenant examiner les principaux outils existants pour aider les forestiers au choix des essences et évaluer leurs avantages mais aussi leurs limites dans le contexte actuel de changement rapide de climat.

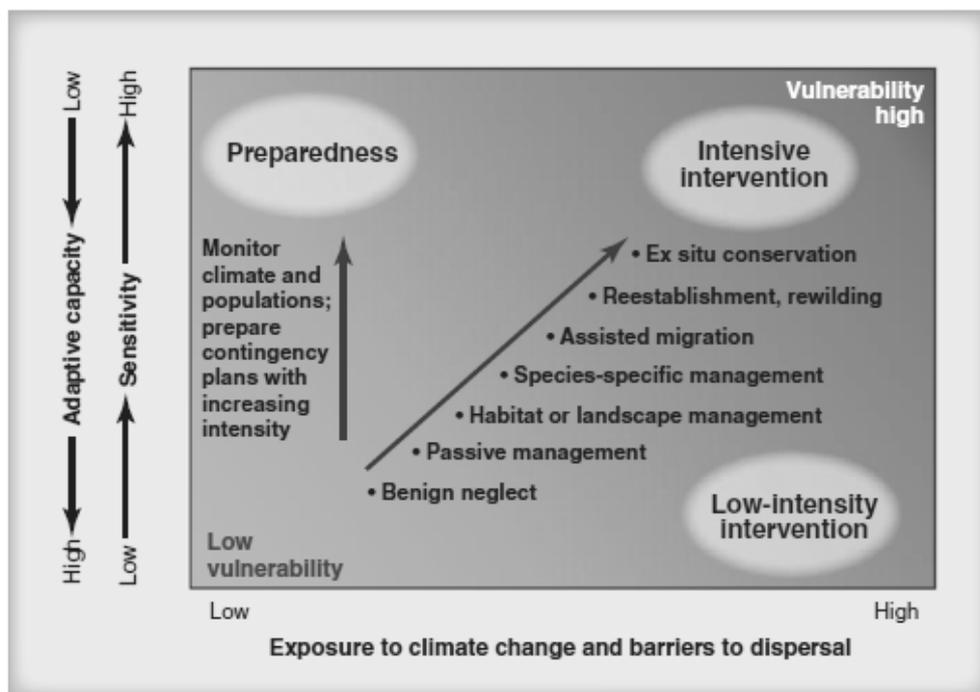


Figure 1.22 : exemples de mesures de gestion des milieux et des espèces en fonction de leur exposition, de leur sensibilité, et de leur capacité adaptative au changement climatique (Dawson *et al.*, 2011)

2.2.1 Les outils de gestion traditionnels ne sont pas adaptés au contexte de changement climatique

La vulnérabilité des écosystèmes forestiers pose la question de l'adaptation des outils de gestion existants dans le cadre de la problématique du changement climatique. Traditionnellement, les forestiers utilisent des typologies régionales de stations forestières

pour choisir les essences à cultiver sur les parcelles et prévoir leur production. La station y est définie comme une étendue homogène du point de vue des conditions écologiques et des potentialités qui leur sont associées, conditions qui sont en général déterminées par le climat, la nutrition et l'eau du sol (Cajander, 1926; Nyssonen, 1997; Lawesson, 2000; Louw and Scholes, 2002; Gegout *et al.*, 2008). Ces typologies permettent de déterminer ponctuellement, ou de cartographier par un quadrillage de terrain, les stations forestières caractérisées par leur flore indicatrice, les conditions de sol, et les conditions topographiques locales (Pyatt, 1997; Ray *et al.*, 1998; Wilson *et al.*, 1998; Creque *et al.*, 1999). Actuellement, l'Inventaire Forestier National (IFN) répertorie environ 300 catalogues et guides de stations sur le territoire national qui regroupent environ 4000 types de stations couvrant une partie du territoire seulement. Les stations forestières n'ont été cartographiées à partir de relevés ponctuels que sur une petite partie des surfaces forestières en raison de l'important travail de terrain nécessaire et du coût d'une telle opération. Cette approche a pour avantage de permettre une segmentation du territoire en un nombre limité d'unités, à partir de paramètres identifiables sur le terrain (Gegout, 2002). C'est une méthode facile à mettre en œuvre et qui fait partie de la culture des forestiers. Outre son coût, elle a pour inconvénient de ne pas permettre la quantification de certains paramètres, concernant le climat, ou la ressource en eau. Celle-ci est en général appréhendée de façon indirecte par l'intermédiaire de paramètres cherchant à caractériser le sol et le climat. Ainsi, le compartiment sol est le plus souvent estimé d'après sa profondeur, la position topographique pouvant intervenir de façon complémentaire afin d'évaluer les départs ou les apports latéraux en eau. La part climatique est le plus souvent évaluée à travers l'altitude et l'exposition, sans qu'il soit possible d'avoir une approche intégrative permettant de lier ces informations au sol.

L'approche stationnelle est basée sur le principe d'une segmentation du territoire en zones de conditions homogènes. L'intérêt de cette méthode réside dans l'obtention d'un nombre limité de combinaisons, qui peuvent être facilement reconnues par le gestionnaire. Cependant, la transformation de gradients écologiques continus en classes est souvent délicate et le choix empirique des valeurs limites des classes peut être discutable. Si cette approche était cohérente à l'époque où les conditions écologiques étaient considérées comme constantes dans le temps, nous savons désormais qu'elles évoluent, et tout particulièrement pour ce qui concerne les facteurs climatiques. Les potentialités des stations pourraient déjà ne plus être valables dans certaines zones du fait du changement de climat. De plus, il est probable que le découpage stationnel qui avait été créé dans un contexte climatique passé ne soit plus adapté sous un climat nouveau. Certaines essences pourraient ne plus être à leur place dans les parties les plus chaudes de leur station, alors qu'elles le sont encore dans les zones les plus fraîches. Or, il n'est pas possible de réorganiser les limites de stations en fonction de l'évolution des conditions écologiques. Conscients de ces limites, certains auteurs essaient de contourner le problème en cherchant à caractériser, le plus souvent à dire d'expert, le degré de sensibilité des stations existantes, et à intégrer le réchauffement climatique dans le choix des essences (Gaudin, 2008). Cette approche est pertinente à court terme et elle permet d'atténuer la rigidité du document initial, mais elle reste relativement empirique. D'autre part, peu

d'informations permettent de déterminer le degré de vulnérabilité des espèces en place ou pouvant servir de substitution. Ainsi, des enjeux importants concernent l'adaptation des outils actuellement utilisés par le forestier à un environnement désormais changeant.

2.2.2 Les modèles de distribution permettent de caractériser l'impact du changement de climat mais ne répondent pas toujours aux besoins des gestionnaires.

Un grand nombre de modèles permettant de contourner les limites des outils traditionnels ont été développés ces dernières années. Ils permettent de déterminer les aires de distribution des espèces et les zones pouvant devenir inadaptées au regard du changement de climat selon différentes échéances. Certains de ces modèles, couramment appelés modèles de niche, sont empiriques et permettent l'élaboration de liens statistiques entre la présence des espèces et les facteurs écologiques qui structurent leur distribution. D'autres sont plus mécanistes, et utilisent des connaissances concernant l'écophysiologie et la biologie des populations. Chacun de ces modèles peut être combiné avec des modèles généraux de circulation (MGC) simulant le climat futur, afin de créer des cartes de distribution extrapolées selon divers scénarios climatiques et pas de temps. La cartographie des aires de distribution pour différentes dates permet de déterminer les zones dont les conditions écologiques pourraient devenir inadaptées. Nous allons détailler les avantages et les inconvénients de ces deux catégories de modèles pour l'évaluation de la vulnérabilité des espèces au changement de climat.

2.2.2.1 Les modèles empiriques de niche sont faciles à mettre en œuvre mais ont des difficultés à caractériser la sensibilité des espèces

Les modèles empiriques de niche sont actuellement les plus utilisés du fait de leur facilité de mise en œuvre, permettant de traiter un grand nombre d'espèces sur de vastes territoires (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957; Guisan and Zimmermann, 2000; Guisan and Thuiller, 2005a). Ils se basent sur la mise en place de relations statistiques entre les paramètres environnementaux disponibles et la distribution des espèces à travers des observations de terrain contemporaines. Ils permettent de modéliser principalement leur niche réalisée, qui se différencie de la niche fondamentale par le fait que les conditions écologiques puissent être favorables à l'espèce mais celle-ci n'y est pas présente pour des raisons pouvant être liées à ses capacités de dispersion ou de concurrence, ou aux activités humaines (Hutchinson, 1957; Austin, 2002b). Ces modèles dits « phénoménologiques » se basent la

plupart du temps sur la définition Grinnellienne de la niche (Grinnell, 1917), qui caractérise les sites où l'espèce peut vivre, parfois qualifiée de « l'adresse » à laquelle l'espèce vit, par opposition à la définition Eltonnienne qui a défini la niche selon les fonctions qui sont accomplies par les espèces au sein de la communauté à laquelle elles appartiennent (Elton, 1927). Le concept Eltonnien a été repris par différents auteurs qui l'ont lié à la notion de traits de vie des espèces, donnant lieu à une catégorie spécifique de modèles qualifiés de « fitness-based models » (Rosenzweig, 1991; Chuine, 2010).

La nature, le nombre et la qualité des relevés et des variables environnementales, la résolution spatiale des données, la méthode statistique, la manière de sélectionner les facteurs pertinents sont autant de sources d'imprécision pouvant être plus ou moins importantes selon l'étude (Hampe, 2004; Thuiller *et al.*, 2004; Elith *et al.*, 2006; Heikkinen *et al.*, 2006; Buisson *et al.*, 2010). Les modèles basés sur la théorie de la niche développée par Grinnell ou Hutchinson permettent d'identifier le degré d'exposition au changement climatique et seulement pour partie le niveau de sensibilité des espèces, car ils ignorent le plus souvent la démographie, les capacités d'adaptation, et les interactions biotiques. Ils reposent sur le principe d'un équilibre entre les espèces et le climat, qui n'est pas certain pour toutes les espèces (Theurillat and Guisan, 2001), certains auteurs ayant souligné des situations de non-équilibre du fait de l'action de l'homme, comme pour le mélèze dans les alpes (Ozenda, 1985), ou du fait de limitations dans la dispersion depuis les zones dans lesquelles les espèces s'étaient réfugiées lors des périodes froides du pléistocène (Figure 1.23) (Svenning and Skov, 2004). D'autre part, il existe des risques lorsque la calibration de modèles de niche est réalisée sur des zones géographiques plus réduites que l'aire de distribution potentielle de l'espèce, pouvant conduire à une surestimation des risques d'extinction du fait de biais dans l'élaboration des courbes de réponse (Akcakaya *et al.*, 2006).

Une limite importante des modèles de niche pour la détermination de la vulnérabilité des espèces tient au fait que pendant longtemps, ils ne prenaient pas en compte la capacité des espèces à se déplacer pour suivre les zones de conditions écologiques favorables (Thuiller *et al.*, 2008). Ces dernières années de nombreux travaux ont cherché à rendre les modèles de niche plus dynamiques, en prenant en compte l'occupation réelle du sol et les possibilités de dispersion des plantes (Schwartz *et al.*, 2001; Svenning and Skov, 2004; Pearson and Dawson, 2005; Engler and Guisan, 2009). Cette approche conduit à réduire les aires potentiellement favorables dans les conditions futures, par rapport à un contexte de dispersion naturelle illimitée (Davis and Shaw, 2001; Walther *et al.*, 2002; Woodall *et al.*, 2009). Ainsi, Thomas *et al.* ont montré que les taux d'extinction passaient de 38% avec des taux de migration illimités à 58% quand il n'y a pas de migration (Thomas *et al.* 2004). Elle met aussi en évidence que le réseau de protection des espèces actuellement existant pourrait se trouver rapidement inadapté en l'absence de corridors permettant la circulation vers les hautes altitudes ou latitudes des espèces protégées (Ackerly *et al.*, 2010; Araujo *et al.*, 2011; Beaumont *et al.*, 2011). La difficulté de ces simulations réside dans le fait que les capacités de

dispersion sont propres à chaque espèce, et sont souvent mal connues (Clark, 1998; Chidumayo, 2008; Woodall *et al.*, 2009).

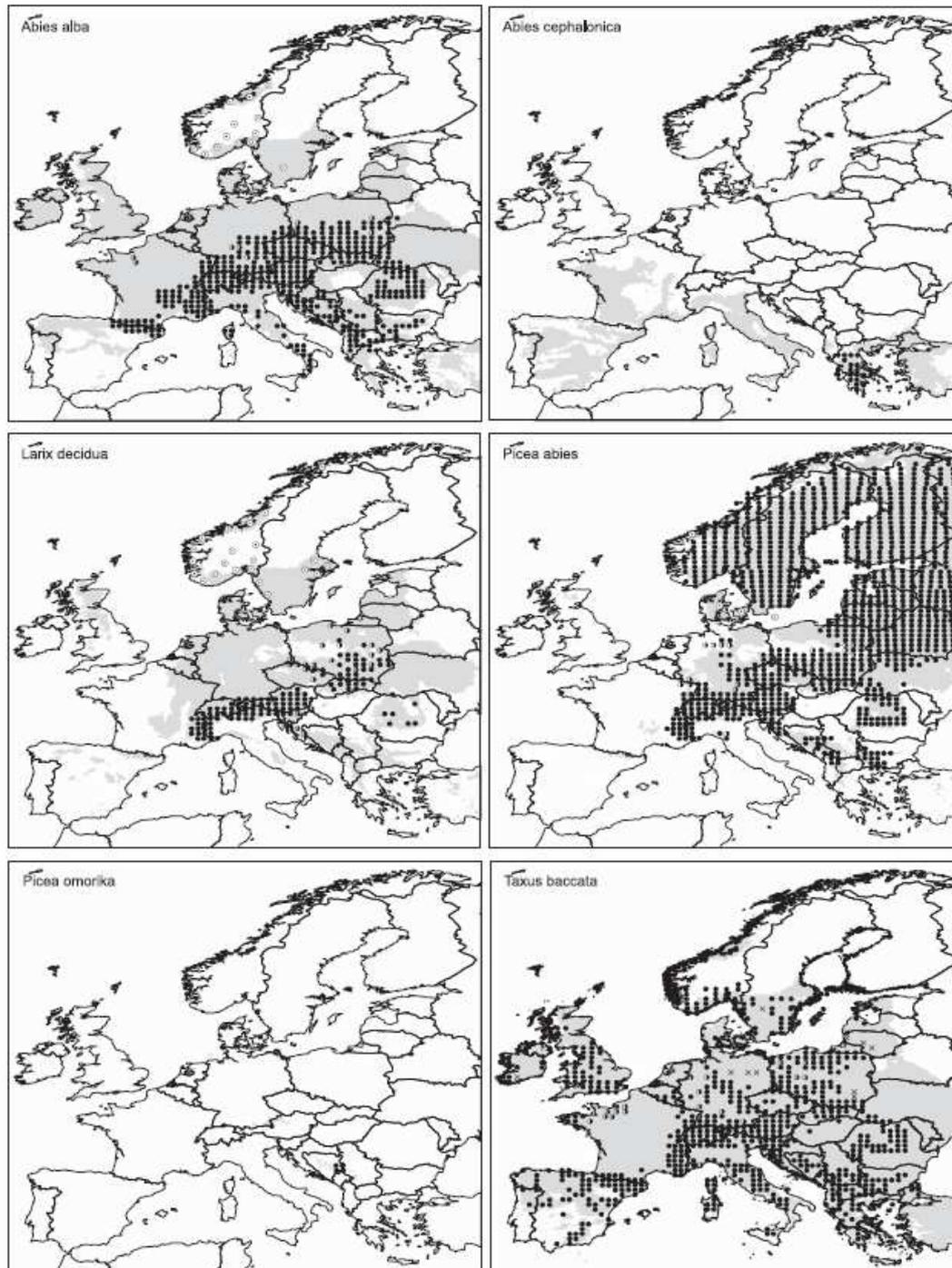


Figure 1.23 : Distribution potentielle (en grisé) et réelle (points noirs) de 6 conifères à l'échelle de l'Europe (Svenning and Skov, 2004).

Les travaux basés sur les modèles empiriques de niche ont conduit à des prévisions drastiques en termes de changement d'aire de distribution potentielle et de perte de biodiversité, bien que les décalages ou les rétrécissements d'habitats potentiels soient difficiles à traduire en terme de risques d'extinction (Thuiller, 2004). De plus, les projections réalisées pour des périodes futures peuvent être incapables de faire des prévisions réalistes si le modèle a été calibré avec des jeux de données climatiques qui ne correspondent plus à ceux qui ont déterminé la mise en place de l'espèce, du fait de changements dans les combinaisons de variables climatiques, ou d'apparition de nouvelles conditions dans le futur (Hijmans and Graham, 2006). Pour une utilisation opérationnelle, les modèles de niche sont des outils puissants permettant de traiter relativement facilement un grand nombre d'espèces, bien que d'autres approches indiquent une érosion de la biodiversité qui peut être inférieure à celle qu'ils prédisent (Morin *et al.*, 2008; Pereira *et al.*, 2010; Dawson *et al.*, 2011). Les difficultés d'interprétation des modèles, l'absence de pertinence des prédictions à des échelles locales, et leur capacité limitée à prendre en compte la sensibilité des espèces constituent les principales limites à l'utilisation de ces modèles par les gestionnaires.

2.2.2.2 Les modèles mécanistes expliquent mieux les processus mais leur mise en œuvre est limitée.

Un certain nombre de limites liées aux modèles empiriques de niche peuvent être dépassées par l'utilisation de modèles plus mécanistes, qui incorporent les tolérances physiologiques et les contraintes énergétiques des espèces, la plupart du temps couplées à des approches temporelles dynamiques (Hijmans and Graham, 2006; Kearney, 2006; Keith *et al.*, 2008). Ces modèles permettent de déterminer la niche fondamentale en simulant des processus comme la croissance des populations, la natalité, la dispersion, ou la mortalité. Ils prennent en compte les réponses écophysiologiques des plantes et peuvent parfois mettre en place des règles relativement simples déterminant les interactions biotiques (Peng, 2000; Chuine and Beaubien, 2001; Sitch *et al.*, 2008). Cependant, ils ont été peu utilisés pour prédire la distribution de la ressource sur de larges emprises car ils demandent des suivis à long terme pour leur paramétrage, et des connaissances détaillées de chaque espèce nécessitant de grosses quantités de données souvent indisponibles (Morin *et al.*, 2008; Thuiller *et al.*, 2008). Ce besoin est limitant pour leur utilisation, le problème étant souvent contourné en modélisant des grands groupes fonctionnels de plantes censés avoir des caractéristiques semblables. Le fait qu'ils ne permettent pas d'appréhender le comportement individuel des espèces pose problème pour l'utilisateur de terrain, étant donné qu'il est peu probable que chacune d'entre elle ne réponde de façon similaire aux changements de climat. D'autre part, peu de ces modèles prennent en compte de façon simultanée tous les paramétrages nécessaires, ils sont souvent basés sur l'écophysiologie des espèces et ils n'incluent pas toujours les influences non climatiques, comme les interactions biotiques, les

règles d'assemblage des communautés ou de dispersion des espèces (Pearson and Dawson, 2003; Hijmans and Graham, 2006; Lavergne *et al.*, 2010).

Le niveau d'élaboration le plus élevé est atteint par les DGVM (Dynamic Global Vegetation Models), qui sont des modèles complexes des écosystèmes, qui intègrent des procédés comme la photosynthèse, la respiration, la compétition pour la ressource, et les cycles biogéochimiques, pour déterminer la distribution à large résolution spatiale des grands biomes ou groupes fonctionnels (Neilson, 1995; Peng, 2000; de Noblet-Ducoudre *et al.*, 2004; Sitch *et al.*, 2008). L'utilisation de ce type de modèle conduit à prédire d'importants décalages dans la distribution des biomes terrestres, avec des vitesses atteignant 1km par an pour certains d'entre eux (Loarie *et al.*, 2009). Ils prévoient que la limite nord des forêts boréales se déplace plus au nord dans la toundra arctique, les limites sud voyant apparaître des phénomènes de dépérissements, ouvrant la voie aux forêts tempérées de conifères et aux forêts mixtes. Ces résultats semblent globalement cohérents avec ceux obtenus avec des modèles plus simples, bien que la comparaison soit difficile à réaliser du fait des différences d'échelles : les modèles de niche s'intéressent en général aux espèces à des échelles allant du continent à la région voire au bassin versant, tandis que les DGVM s'intéressent aux grands biomes à l'échelle mondiale. Les projections des DGVM arrivent à reconstituer d'importants déplacements d'aires de distribution qui ont existé dans le passé, bien que d'importantes différences entre les prédictions aient été mises en évidence (Sitch *et al.*, 2008). Certains d'entre eux prévoient que la forêt amazonienne pourrait atteindre un tournant, la combinaison entre déforestation, changement climatique et incendie pouvant mener vers une évolution sous forme de savane, relarguant ainsi d'importantes quantités de CO₂ (Nepstad *et al.*, 2008). Cependant, ils ne peuvent être mis en place que sur des zones pour lesquelles les réactions au climat ont été expérimentées, ils fournissent des données à des résolutions spatiales relativement grossières, et ils ne permettent en général que d'expérimenter le comportement de grands groupes fonctionnels. (Neilson *et al.*, 2005). De ce fait, ces modèles ne permettent pas actuellement de fournir des prévisions à des échelles compatibles avec la gestion.

2.3 Le choix des indices écologiques utilisés peut être inadapté.

Les différents outils permettant de déterminer le choix des essences, que ce soit les catalogues de stations ou les modèles de distribution, requièrent des données écologiques afin de définir les potentialités des espèces et de réaliser les restitutions spatiales. Ainsi, la calibration des modèles nécessite de lier des informations relevées ponctuellement sur le terrain (présence ou absence de l'essence par exemple), avec des facteurs écologiques qui décrivent les conditions de milieu (Thuiller *et al.*, 2005a; Guisan *et al.*, 2006; Kearney and Porter, 2009). Ces études font appel à des descripteurs environnementaux qui caractérisent pour chaque relevé les principaux facteurs écologiques ayant une action reconnue vis-à-vis

des plantes. Du fait des difficultés et du coût de leur collecte, et des larges possibilités offertes par les systèmes d'informations géographiques (SIG), des modèles numériques décrivant la variabilité spatiale des indices écologiques sont souvent utilisés. C'est particulièrement le cas pour les variables climatiques, les postes météorologiques ne permettant pas la plupart du temps d'estimer les paramètres climatiques requis à l'emplacement des placettes ou les données de terrain ont été relevées. Ces données numériques spatialisées sont également nécessaires afin de réaliser les restitutions cartographiques. Etrangement, très peu d'études se sont intéressées aux indices écologiques utilisés, bien que la pertinence des analyses puisse en dépendre. Nous allons ainsi recenser les principales limites concernant les données utilisées dans les outils de modélisation de la distribution des espèces. Nous allons particulièrement nous intéresser à la résolution spatiale des données et au choix des indices utilisés.

2.3.1 La résolution spatiale des données SIG utilisées est souvent peu cohérente avec les variations locales observées.

Les données issues du SIG se présentent de façon générale sous forme de grilles à maille régulière, dont la taille de la cellule constitue la résolution, qui représente le « grain » de l'information. En général, plus la résolution est fine, plus la donnée est capable de décrire la variabilité locale du phénomène. Une résolution spatiale insuffisante peut engendrer des prédictions inadéquates en lissant les variations locales induites par la variabilité des sols et de la topographie (Ashcroft *et al.*, 2008; Schwarzel *et al.*, 2009b). Les études concernant l'impact du changement de climat font appel à des variables calculées à des résolutions allant de 50 km à 1 km, voire quelquefois moins (Table 1.1).

L'examen des données utilisées montre que la majorité d'entre elles proviennent des bases de données Prism, (Daly *et al.*, 2002), du CRU (Daly *et al.*, 2002), de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005) ou de Daymet (Thornton *et al.*, 1997). Lorsque celles-ci sont trop grossières par rapport aux besoins de l'étude, elles sont parfois recalculées à plus fine résolution (principe du « downscaling »), le plus souvent par interpolation en fonction de l'altitude (Tabor and Williams, 2010; Tang and Beckage, 2010). Peu d'entre elles permettent de décrire la variabilité écologique à l'échelle locale, alors que de nombreuses études démontrent que certains facteurs écologiques peuvent varier fortement sur de courtes distances. Par exemple, Rorison (Rorison *et al.*, 1986) a enregistré des températures d'été en moyenne 3°C plus importantes sur un versant sud que sur un versant nord (l'écart atteignant au maximum 12 °C en avril), ce qui correspond à un équivalent en terme de latitude de plusieurs centaines de kilomètres. De même pour ce qui concerne les propriétés des sols, Buttafuoco *et al.* (2005) ont montré à l'aide de mesures que la teneur en eau des sols peut varier du simple au triple sur des distances de l'ordre de 15 à 20 mètres. La question de la

pertinence des indices calculés à d'importantes résolutions spatiales pour décrire des facteurs écologiques qui varient localement se pose.

Plusieurs auteurs se sont intéressés à la comparaison des prédictions de modèles de distribution réalisées avec des données de résolutions spatiales différentes. Ils montrent que les données à résolution lâche conduisent probablement à surestimer les taux potentiels d'extinction d'espèces en ne prenant pas en compte des refuges potentiels dus aux variations topographiques (Randin *et al.*, 2009; Engler *et al.*, 2010; Austin and Van Niel, 2011a). La délimitation des changements de conditions écologiques est particulièrement importante pour déterminer des zones d'étendue limitée pouvant se comporter soit comme vecteur de propagation de nouvelles colonies, soit comme zones relictuelles de conservation, ou plus généralement afin d'améliorer les simulations concernant les migrations des espèces vers des conditions plus adaptées (Randin *et al.*, 2009). La différence de résolution entre les données utilisées et la réalité du terrain pourrait expliquer que moins d'espèces se soient éteintes lors des périodes glaciaires que ce que prédisent les modèles (Botkin *et al.*, 2007). Ces auteurs concluent que l'échec de l'incorporation de données caractérisant l'hétérogénéité topographique dans des modèles à large échelle introduit une source importante d'erreurs, et que la résolution spatiale doit être déterminée par la biologie de l'organisme et non pas par la disponibilité de l'information comme c'est généralement le cas (Luoto *et al.*, 2006; Austin and Van Niel, 2011a). La disponibilité de jeux de données décrivant finement la variabilité locale des facteurs écologiques semble donc très importante pour étudier la vulnérabilité des espèces au changement climatique. Cependant, on observe généralement une relation entre la taille du site d'étude et la résolution des données : plus la zone d'étude est importante, plus les données sont grossières (table 1.1). Or, la réalisation de calculs sur de petites emprises est incompatible avec les besoins des modèles de distribution, qui nécessitent de couvrir de larges gradients écologiques (Randin *et al.*, 2009), sous peine de risquer de prédire indéfiniment la distribution des espèces dans un contexte de modification de climat (Thuiller, 2004).

Etude	Localisation	Emprise	Résolution	Thématique	Approche	T/ETP	P	Rg	Bhc	Bhe
Maggini <i>et al.</i> , 2006	Canton de Vaud Suisse	3200 km ²	25 m	distribution	corrélative	X	X	X		X
Davis <i>et al.</i> , 2010	Californie USA	1000 km ²	90 m	mortalité	corrélative	X	X	X		X
Engler <i>et al.</i> , 2010	Montagnes d'Europe	130000 km ²	100 m à 1 km	distribution	corrélative	X	X	X	X	
Guisan <i>et al.</i> , 2007	Suisse	41000 km ²	100 m	distribution	corrélative	X	X	X		X
Albert and Schmidt, 2010	Allemagne	47000 km ²	200 m	productivité	corrélative	X	X	X		X
Lutz <i>et al.</i> , 2010	Yosemite, USA	3027 km ²	800 m	distribution	corrélative	X	X		X	
Loarie <i>et al.</i> , 2009	Californie, USA	420000 km ²	800 m	Impacts	corrélative	X	X			
Hijmans and Graham, 2006	Amériques	42 millions de km ²	1 km	distribution	mécaniste	X	X			
Coudun <i>et al.</i> , 2006b	France	550000 km ²	1 km	distribution	corrélative	X	X	X	X	
Franklin, 1998	California	70000 km ²	1 km	distribution	corrélative	X	X	X		
Gavin and Hu, 2006	Amérique du nord	300000 km ²	2 km	distribution	corrélative	X				X
Williams <i>et al.</i> , 2010	USA	200000 km ²	4 km	croissance	corrélative	X	X			
Lebourgeois <i>et al.</i> , 2010a	France	540000 km ²	15 km	phénologie	corrélative	X	X	X	X	
Keith <i>et al.</i> , 2008	Afrique du sud	45000 km ²	15 km	distribution	mécaniste	X			X	
Zierl and Bugmann, 2007	Alpes européennes	250 km ²	16 km	carbone	mécaniste	X	X			
Bjorholm <i>et al.</i> , 2005	Amérique du sud	27 millions de km ²	16 km	richesse	corrélative	X	X			
Rickebusch <i>et al.</i> , 2007	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	mécaniste	X	X		X	
Iverson <i>et al.</i> , 2008	USA	5 millions de km ²	20 km	distribution	corrélative	X	X			
Bakkenes <i>et al.</i> , 2002	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	corrélative	X	X			X
Araújo <i>et al.</i> , 2005	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	corrélative	X	X			
Normand <i>et al.</i> , 2009	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	corrélative	X			X	
Thuiller <i>et al.</i> , 2005b	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	corrélative	X	X			
Pearman <i>et al.</i> , 2008	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	corrélative	X	X			
Svenning <i>et al.</i> , 2008	Europe	10 millions de km ²	50 km	distribution	corrélative	X	X		X	
Berry <i>et al.</i> , 2002	Grande Bretagne	250000 km ²	55 km	distribution	corrélative	X	X	X		X
Koca <i>et al.</i> , 2006	Suède	450000 km ²	55 km	carbone	mécaniste	X	X			
Morin and Lechowicz, 2008	Amérique du nord	21 millions de km ²	55 km	distribution	mécaniste	X	X			X
Hickler <i>et al.</i> , 2009	Monde	3000 millions de km ²	55 km	distribution	mécaniste	X	X			X
Churkina and Running, 1998	Monde	3000 millions de km ²	55 km	productivité	mécaniste	X	X	X		
Xu <i>et al.</i> , 2009	Minesotta, USA	225000 km ²	55 km	distribution	mécaniste	X	X	X		
Kharuk <i>et al.</i> , 2010	Sibérie	13 millions de km ²	55 km	distribution	corrélative	X	X			
Ting <i>et al.</i> , 2008	Monde	3000 millions de km ²	55 km	phénologie	corrélative	X	X			
O'Brien, 1998	Afrique	30 millions de km ²	150 km	richesse	corrélative	X	X			

Table 1.1 : Quelques exemples de données utilisées dans des études récentes concernant l'impact du changement climatique sur la végétation. L'emprise de la zone d'étude, la résolution spatiale, la thématique, et l'approche utilisées sont décrites. Nous avons indiqué pour chacune d'entre elles les composantes du bilan en eau qui ont été utilisées : Rg = rayonnement solaire, T/ETP = température ou ETP, P = précipitations, Bhc = bilan hydrique climatique, Bhe = bilan hydrique édaphique. Les études sont présentées par ordre de résolution spatiale croissante.

2.3.2 Le choix des indices écologiques est souvent conditionné par leur disponibilité

Le choix des indices utilisés pour caractériser les facteurs écologiques devrait chercher à privilégier ceux qui ont un rôle physiologique vis-à-vis de la plante, alors qu'il est souvent conditionné par la disponibilité de l'information (Austin, 1980; Austin and Smith, 1989). Ainsi, les recherches en cours se sont largement focalisées sur la réponse aux tendances climatiques moyennes, alors que les changements d'aire de distribution résultent probablement en partie de l'effet d'événements extrêmes qui découlent par exemple des tempêtes, des grands froids, des incendies ou des sécheresses, ou de la multiplication d'événements biotiques tels que les ravageurs ou les maladies (Katz and Brown, 1992; Adams *et al.*, 2009; Zimmermann *et al.*, 2009). Les modèles existants ne permettent pour la plupart pas de rendre compte des situations issues de fortes perturbations, qu'elles soient d'origine anthropique ou naturelle. De plus, très peu d'informations liées au sol sont en général utilisées, du fait de la plus grande difficulté de leur collecte. Les rares études qui ont évaluées des indices nutritionnels des sols ont mis en évidence leur importance pour expliquer la distribution ou la croissance des espèces : c'est le cas par exemple des pH ou des C/N bioindiqués (Coudun and Gegout, 2005a; Coudun *et al.*, 2006b; Seynave *et al.*, 2008). D'une manière générale, les recherches existantes concernant l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces se sont largement focalisées sur les effets de la température, qui est souvent considérée comme le principal facteur, ignorant d'autres variables qui peuvent être des facteurs déterminants (Austin, 1980; Stephenson, 1998; Guisan and Zimmermann, 2000; Nemani *et al.*, 2003).

La différence d'intérêt entre les variables thermiques et les variables hydriques est probablement due à la difficulté d'obtention de la donnée. Les valeurs de températures sont facilement accessibles à travers un grand nombre de modèles climatiques réalisés à des échelles nationales ou mondiales (Benichou and Le Breton, 1987; Ninyerola *et al.*, 2000; New, 2002; Vidal *et al.*, 2010a). Par contre, l'estimation de l'eau disponible pour les plantes est beaucoup plus complexe et nécessite au minimum des données de précipitations, de températures, et de RUM, voire de rayonnement solaire. Quand les indices de bilan hydrique des sols sont utilisés dans les modèles de distribution, ils sont parfois basés sur des valeurs de RUM dérivées plus ou moins grossièrement à partir de cartes de sol, ou définies par une valeur constante (Sykes *et al.*, 1996; Gavin and Hu, 2006; Hickler *et al.*, 2009). D'autre part, les calculs sont souvent réalisés avec une résolution a priori peu compatible avec les processus dont on cherche l'explication (Table 1.1) (Pachepsky *et al.*, 2001; Schwarzel *et al.*, 2009b; Berges and Balandier, 2010; Orfanus and Eitzinger, 2010). A défaut de pouvoir utiliser l'eau disponible dans le sol, les écologues utilisent couramment des indices topographiques, des précipitations, ou des bilans hydriques climatiques (P-ETP), plus faciles à

calculer (Kerkhoff *et al.*, 2004; Riordan and Rundel, 2009). Du fait que l'eau retenue dans les sols soit capable de compenser le manque de pluie pendant les périodes sèches, d'importantes imprécisions pourraient exister en utilisant ce genre de données (Lacambra *et al.*, 2010). Cependant, très peu d'études se sont intéressées à la comparaison entre ces différents indices.

Ces difficultés d'estimation pourraient expliquer le paradoxe entre l'importance reconnue des sécheresses vis-à-vis de la croissance ou la mortalité des plantes, (Ciais *et al.*, 2005; Czajkowski *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2007), et la relative méconnaissance de l'impact des évolutions du stock d'eau disponible sur les changements de distribution des espèces (Thuiller *et al.*, 2005b; Morin and Lechowicz, 2008; Loarie *et al.*, 2009). Ne prendre en compte que les changements de températures pour comprendre les décalages des aires de distribution des espèces pourrait être inadapté, comme le laissent supposer un certain nombre d'études qui montrent que l'évolution du bilan en eau pourrait, dans certains cas être plus importante que celle des températures pour expliquer ces déplacements (Crimmins *et al.*, 2011). Ces constatations sont confirmées par Brown et al (1997) qui rapportent une augmentation du recouvrement d'arbustes forestiers en marge du désert d'Arizona suite à une augmentation du régime des pluies, ou encore par Kelly et Goulden qui établissent le lien entre le manque d'eau disponible et la remontée des espèces en altitude qu'ils ont observée dans le sud de la Californie (Kelly and Goulden, 2008). L'évaluation de la capacité des différents calculs à rendre compte de l'eau réellement disponible pour les plantes est donc primordiale.

Si de très nombreuses études se sont intéressées aux impacts du changement climatique sur les plantes, peu d'entre elles sont aujourd'hui capables d'identifier les principaux facteurs déterminant leur écologie, et de quantifier les gammes de valeurs qui sont défavorables aux différentes espèces. Du fait des difficultés d'estimation et du manque de disponibilité des données, il est par exemple aujourd'hui impossible d'évaluer les conséquences d'une modification du régime hydrique sur les plantes bien qu'une diminution du stock d'eau disponible soit attendue sur une part conséquente de la planète (IPCC, 2007). La méconnaissance des besoins en eau des espèces pourrait être un frein considérable dans la caractérisation de leur vulnérabilité, pouvant conduire à des biais dans l'analyse des impacts du changement de climat (Austin and Van Niel, 2011a). Aussi, il est important d'arriver à dissocier le rôle des températures et celui de la ressource en eau dans la détermination des aires favorables aux espèces. La caractérisation des besoins en eau pour de nombreuses plantes et la mise au point d'indicateurs de suivi et de prévision de l'état de la ressource à des échelles pertinentes permettront de mieux évaluer les conséquences du changement de climat en cours sur la végétation.

3 Objectifs

L'objectif de ce travail est de mettre au point et d'évaluer des méthodes et des outils permettant d'estimer l'eau disponible pour les plantes, dans le but d'améliorer les connaissances concernant l'écologie des espèces, et de contribuer à déterminer leur sensibilité vis-à-vis du changement de climat. Afin de représenter le mieux possible la variabilité locale tout en travaillant à des échelles adaptées aux contraintes des modèles, nous allons nous focaliser sur le calcul à haute résolution spatiale et sur de vastes emprises du bilan en eau des sols et de ses différentes composantes. La pertinence des différents indices ainsi calculés sera évaluée et leur intérêt pour caractériser la distribution des espèces sera testé en utilisant des modèles de niche, qui ont pour avantage d'être facile à mettre en œuvre pour un nombre important d'espèces.

Nous allons partir de l'hypothèse que l'eau disponible pour les plantes pourrait être mal évaluée dans certaines études basées sur la détermination de l'aire de distribution des espèces, du fait de l'utilisation d'indices pouvant être inadaptés, ou ayant des résolutions spatiales trop grossières au regard de processus se déroulant à des échelles relativement locales. Cette mauvaise estimation pourrait être responsable d'une sous évaluation de l'importance du rôle de l'eau dans la détermination de la niche écologique des espèces. Nous allons essayer d'améliorer les différentes composantes nécessaires au calcul du bilan hydrique afin de mieux estimer la quantité d'eau disponible pour les plantes. Nous allons également vérifier si ces améliorations permettent une meilleure détermination de la niche écologique des espèces par rapport aux indices traditionnellement utilisés. Trois objectifs spécifiques vont être abordés à travers 5 articles scientifiques ; ils concernent l'estimation du rayonnement solaire, la cartographie de la RUM des sols et des bilans hydriques édaphiques (Figure 1.24) :

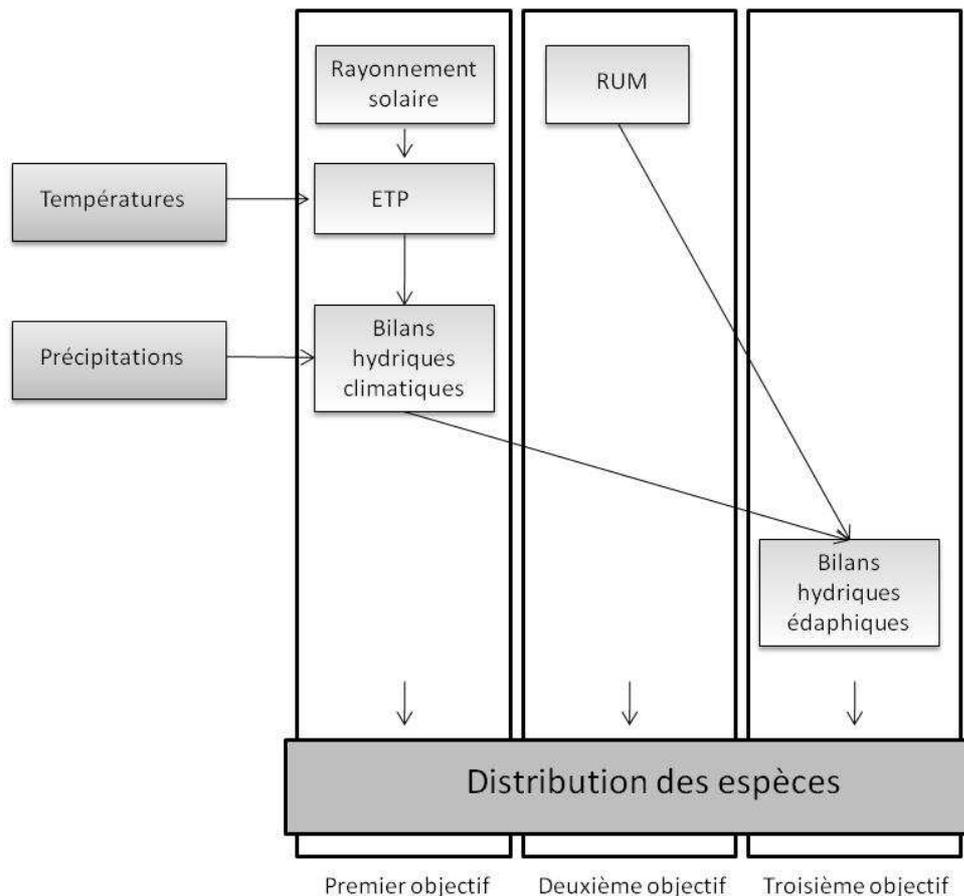


Figure 1.24 : Organisation des trois objectifs spécifiques abordés dans le cadre de la thèse. Ils concernent la modélisation du rayonnement solaire, la cartographie de la RUM des sols et le calcul de bilans hydriques édaphiques spatialisés.

- **Premier objectif spécifique** (2 articles) : Améliorer les indices de rayonnement solaire existants de façon à pouvoir prendre en compte aussi bien des déterminants qui jouent localement (pente, altitude, exposition, effets de masque) que ceux qui jouent sur de larges emprises (variations de la latitude ou de nébulosité). Le but est d'améliorer les calculs d'ETP et de bilans hydriques climatiques qui intègrent le rayonnement solaire. Le *premier article* a pour objectif de mettre au point un programme élaboré sous SIG et de calculer mensuellement le rayonnement solaire pour l'ensemble de la France (540000 km²) à la résolution de pixels de 50 mètres de coté. Nous chercherons à déterminer la qualité du modèle produit, les effets des différents paramètres en fonction de l'échelle de travail, et la pertinence des indices calculés pour caractériser la distribution de trois essences. Un *deuxième article* aura pour objectif de comparer les indices obtenus lors du premier article avec ceux qui sont classiquement utilisés par les écologues (indices dérivés de la topographie ou rayonnement solaire ne prenant pas en compte la nébulosité). Nous chercherons à évaluer si les nouveaux indices sont plus performants pour prédire le rayonnement solaire mesuré sur des postes météorologiques et s'ils améliorent la

prédiction de la distribution des espèces, soit utilisés directement, soit à travers des calculs de bilans hydriques climatiques. A l'issue de ce travail nous évaluerons l'intérêt de calculs de rayonnement solaire prenant en compte à la fois des facteurs locaux et des facteurs ayant une influence à large échelle pour modéliser la distribution des espèces. Nous espérons à travers ce premier objectif spécifique améliorer les indices de rayonnement solaire utilisés actuellement et créer de nouvelles données pouvant être utilisées à la fois sur de larges emprises et à des échelles très locales.

Article 1 : Piedallu, C., Gégout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. Ann. For. Sci. 64, 899-909;

Article 2 : Piedallu, C., Gegout, J., 2008. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. Agricultural and Forest Meteorology 148, 1696-1706;

- **Deuxième objectif spécifique** (2 articles) : Etablir une carte de la réserve utile en eau maximale des sols forestiers de France (RUM) à résolution la plus fine possible à partir de descripteurs classiques relevés par les inventaires forestiers comme l'épaisseur et la texture des horizons ou la charge en cailloux, et de formules de pédotransfert évaluées au préalable. Cette carte vise à la fois à combler l'absence d'informations permettant de décrire relativement finement la variabilité spatiale de la réserve potentielle en eau des sols forestiers dans de nombreux pays comme la France, et à évaluer l'intérêt des données des inventaires forestiers nationaux pour construire ce type de cartes. *Le troisième article* de cette thèse a pour objectif de déterminer la meilleure méthode possible pour estimer les RUM sur les placettes de l'IFN, au regard des possibilités existantes. Il va permettre d'évaluer s'il est possible de produire une carte numérique performante avec ces données simples à collecter, en déterminant ses performances en fonction de l'échelle d'utilisation. Au regard de l'importance reconnue de la RUM vis-à-vis de la croissance des espèces, nous nous baserons dans un premier temps sur des indices de fertilité calculés pour trois essences (épicéa, hêtre et chêne sessile) sur 3762 placettes de l'IFN pour évaluer la pertinence biologique des données produites (Seynave *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008). Au cours du *quatrième article*, nous étudierons si la carte des RUM ainsi calculée permet d'améliorer les modèles de distribution de quatre essences élaborés à l'aide de variables climatiques ou trophiques. Nous espérons à travers ce deuxième objectif spécifique arriver à trouver une solution permettant de contourner le point de blocage limitant actuellement la cartographie des bilans hydriques édaphiques, lié à l'évaluation de la RUM des sols sur de grandes surfaces.

Article 3 : Piedallu, C., Gégout, J.C., Bruand, A., Seynave, I., 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. Geoderma 160, 355-366;

Article 4 : Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., Lebourgeois, F., Bertrand, R., 2009. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. Revue Forestière Française LXI -6, 567-593 ;

- **Troisième objectif spécifique** : Combiner les indices climatiques et édaphiques réalisés lors des deux étapes précédentes pour cartographier les paramètres du bilan en eau des sols forestiers de France et évaluer la pertinence des indices ainsi produits au regard de ceux qui sont traditionnellement utilisés par les écologues. Un *cinquième article* a pour objectif de comparer pour 37 essences la performance de modèles de distribution élaborés en utilisant des indices traditionnels (précipitations ou bilans hydriques climatiques) à ceux utilisant des indices issus du calcul de bilan hydrique édaphique. Nous espérons à travers ce travail déterminer si la prise en compte du compartiment sol dans l'évaluation de la ressource en eau permet malgré les difficultés liées à son estimation d'améliorer la prédiction de la niche écologique des espèces. Nous espérons également pouvoir estimer la pertinence des indices de pluie ou de bilans hydriques climatiques au regard d'indices liés à l'eau du sol. Cette dernière étape devrait nous permettre de d'évaluer quels indices utiliser pour caractériser la composante hydrique de la niche des espèces.

Article 5 : Piedallu C., Gégout, J.-C., Perez, V., Lebourgeois, F., 2011. Soil water balance improves determination of the distribution patterns of hygrophilous and xerophilous tree species, en préparation.

Nous avons veillé dans la mesure du possible à ce qu'un certain nombre de critères soient respectés lors de l'élaboration des indices :

- Les calculs devront être réalisés à l'échelle du territoire national à la plus fine résolution spatiale possible ;
- La méthode devra pouvoir être reproduite et généralisée facilement ;
- Les erreurs liées aux données calculées devront être caractérisées ;
- La pertinence des indices créés devra être évaluée pour différentes échelles ;
- L'intérêt des données produites devra être déterminé et quantifié pour prédire la distribution des essences ;
- Les indices créés devront être comparés par rapport aux indices existants ayant un sens biologique proche.

Après avoir détaillé la méthodologie générale de l'étude, la présentation des résultats s'articulera autour de trois chapitres correspondant aux trois objectifs spécifiques détaillés ci-dessus (modélisation et cartographie du rayonnement solaire, de la RUM des sols et du bilan hydrique édaphique), et des cinq articles scientifiques qui ont été élaborés dans le cadre de ce travail. Un sixième et dernier chapitre permettra ensuite de présenter la discussion et la conclusion. A travers une synthèse des principaux résultats issus de ce travail, nous essaierons de répondre aux différentes questions qui ont été évoquées lors de la présentation des objectifs.

CHAPITRE 2 : Méthodologie

La méthodologie détaillée des différentes étapes de travail sera présentée dans chacun des 5 articles. Ce chapitre a pour objectif de présenter l'approche générale qui a été utilisée et d'expliquer comment elle a été déclinée au sein de chacun des articles. Nous ferons ensuite le bilan sur les nombreuses bases de données qui ont été mobilisées à la fois pour calculer ou valider les indices, ou pour évaluer leur capacité prédictive vis-à-vis des essences étudiées. Enfin, nous évoquerons les principales méthodes de modélisation et de spatialisation qui ont été mises en œuvre au cours de ce travail.

1 Approche globale du travail

Nous avons utilisé une démarche générale visant à produire de l'information géographique sur une emprise ou à une résolution ou elle n'existe pas. Nous avons veillé à ce qu'elle soit valide pour une large gamme d'échelles afin qu'elle puisse prendre en compte des gradients écologiques importants tout en étant utilisable sur des emprises relativement locales. Afin que les données produites permettent de prédire la distribution des espèces dans un contexte de changement climatique, nous nous sommes attachés à ce qu'elles ne soient pas dépendantes de l'occupation du sol existante, qui évolue rapidement du fait des changements d'usage des sols et de climat, et dont les conditions actuelles peuvent ne pas refléter celles existant lors de l'installation de l'espèce. Ainsi, le bilan en eau modélisé prend en compte des conditions forestières qui correspondent à celles observées au sommet de la canopée. Cette approche permet d'éviter des problèmes de corrélation entre la distribution observée des essences et les indices produits, qui pourraient conduire à augmenter artificiellement la capacité prédictive des indices que nous allons calculer et à biaiser les prédictions des aires de distribution des essences. Elle permet également de réaliser des simulations de changements d'aire de distribution dans des contextes futurs, indépendamment d'une probable évolution de l'occupation du sol. Les données ont ainsi été calculées mensuellement pour caractériser les conditions moyennes de la période 1961-1990, période qui est représentative du climat moyen avant que le réchauffement ne soit trop important en France, et qui correspond à la période de référence le plus souvent utilisée dans les études concernant le changement climatique (IPCC, 2007).

Le cadre général du travail consiste en six étapes principales, qui peuvent être déclinées selon chacun des trois objectifs spécifiques de l'étude et des cinq articles présentés dans ce travail (table 2.1) :

- **Etape 1 : Collecte des mesures élémentaires nécessaires au calcul des indices :** La quantité et la nature des données élémentaires requises varient selon les indices que nous avons calculés. L'estimation du rayonnement solaire nécessite la connaissance de l'altitude en tout point de l'espace, qui peut être obtenue par l'intermédiaire d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT), et de la nébulosité qui a été cartographiée à partir des valeurs acquises sur des postes de mesure. Le calcul de la RUM nécessite des données de terrain acquises sur une fosse pédologique permettant de caractériser le nombre, l'épaisseur et la texture des horizons, la charge en cailloux sur le profil et les affleurements rocheux en surface. Enfin, il est nécessaire d'utiliser en plus de ces indices (rayonnement solaire et RUM) des valeurs de température et de précipitations pour calculer des bilans hydriques édaphiques. Ces données élémentaires doivent être géoréférencées, c'est-à-dire localisées le plus précisément dans l'espace, afin de permettre la production de cartes. Un effort particulier a été réalisé pour sélectionner les données relevées ponctuellement les plus précises, certaines ayant même été relocalisées lorsque la précision était jugée insuffisante (lors de la validation des rayonnements solaires par exemple).
- **Etape 2 : Calcul d'indices par transformation ou combinaison de variables élémentaires :** Le calcul du rayonnement solaire se fait à l'aide de formules astronomiques qui peuvent être calculées directement sous SIG dans le but d'estimer le rayonnement direct, diffus et réfléchi, ces trois composantes étant ensuite sommées pour obtenir le rayonnement global. Ces calculs sont déterminés en fonction des relations géométriques entre la terre et la surface terrestre, l'atténuation atmosphérique, et les facteurs topographiques (effets de masque, inclinaison). La RUM des sols est estimée à la fois à l'aide de formules permettant de déterminer le volume de terre prospectable par les racines, et de fonctions de pédotransfert établies par les pédologues qui permettent de convertir des classes texturales en teneur en eau volumique. La performance des différentes fonctions de pédotransfert disponibles pour la France (en classes et continues) a été comparée à l'aide d'un jeu de mesures de teneurs en eau volumiques pour différents horizons et la méthode la plus efficace pour évaluer la RUM des sols forestiers a été sélectionnée. Enfin, les calculs de bilans hydriques édaphiques peuvent varier selon la méthode de calcul de l'ETP et du bilan en eau des sols. Un choix important de formules plus ou moins complexes existe dans la littérature, nous avons choisi la formule de Turc pour l'estimation de l'ETP (Turc, 1961) et la formule de Thornthwaite pour le calcul des bilans hydriques édaphiques (Thornthwaite and Mather, 1955). L'ETP de Turc a été sélectionnée car elle est reconnue comme l'un des meilleurs compromis entre le nombre de données requises et les performances (Lu *et al.*, 2005). Le calcul du bilan hydrique

édaphique a été réalisé selon la formule de Thornthwaite car elle permet une approche à un pas de temps mensuel compatible avec les besoins des écologues et des forestiers, elle utilise des données dont la distribution spatiale peut être cartographiée, et son efficacité a déjà été prouvée dans de précédentes études (Lutz et al, 2010).

- **Etape 3 : Spatialisation, recherche de la résolution optimale et de la gamme d'emprise pour lesquelles la carte est valide :** Deux techniques de spatialisation différentes ont été utilisées. Le rayonnement solaire et les bilans hydriques édaphiques ont été calculés directement sous SIG à partir des données numériques spatialisées et des formules adéquates, par calcul directement sur le MNT pour le rayonnement solaire et par combinaison de couches existantes pour le bilan hydrique édaphique. La RUM a quant à elle été interpolée à l'aide de techniques statistiques par krigeage à partir de 100307 placettes. Nous avons bénéficié de l'importance du jeu de validation disponible pour les RUM pour adapter deux méthodes permettant de déterminer la résolution optimale à laquelle les données peuvent être calculées ainsi que la gamme d'emprises pour lesquelles elles sont valides. La résolution optimale représente la taille maximale de la cellule avant que le pouvoir prédictif de la carte ne décroisse, et vise à optimiser la performance de la carte en fonction du volume de données. La détermination de la gamme d'emprises pour lesquelles les données sont valides passe par la définition de la qualité prédictive moyenne de la carte en fonction de la taille de la zone de travail. Elle permet de définir la surface à partir de laquelle la donnée n'est plus pertinente pour caractériser le facteur écologique étudié lorsqu'on évolue vers des échelles plus locales.
- **Etape 4 : Validation et évaluation de la précision d'estimation avec des échantillons indépendants :** Du fait qu'il n'existe pas assez de données permettant, il n'est pas possible d'évaluer la pertinence de la distribution spatiale des bilans hydriques édaphiques à travers l'ensemble du territoire. A défaut, nous avons validé chacune de ses composantes. Le rayonnement solaire cartographié a ainsi été estimé à l'aide de mesures réalisées sur 88 postes météorologiques. Pour la RUM des sols, nous avons dans un premier temps déterminé la précision d'estimation de différentes fonctions de pédotransfert disponibles dans la littérature au regard de mesures de teneurs volumiques en eau disponibles sur 227 horizons. Dans un deuxième temps, nous avons validé la carte produite à l'aide de 20595 estimations de RUM calculées sur les placettes IFN du nouvel inventaire selon une méthodologie semblable à celle ayant permis de réaliser la carte, et nous avons représenté spatialement la précision d'estimation. La performance des données de précipitations et de températures utilisées pour le calcul des bilans hydriques édaphiques a elle aussi été estimée.

	Estimation du rayonnement solaire		Cartographie des RUM		Calcul des bilans en eau
	Article 1	Article 2	Article 3	Article 4	Article 5
Titre de l'article :	Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling	Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models	Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands	Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France	Soil water availability improve the determination of species distribution patterns
Objectif :	Calcul rayonnement solaire sous ciel nuageux	Evaluation de différents indices pour prédire la distribution de 3 essences	Cartographie de la RUM	Evaluation de la pertinence de la RUM pour prédire la distribution de 4 essences	Evaluation de la pertinence du bilan hydrique édaphique pour prédire la distribution des essences
1) Mesures élémentaires utilisées	Altitude, nébulosité		Épaisseur et texture des horizons, charge en cailloux, affleurements rocheux		Rayonnement solaire, température, précipitations, RUM des sols
2) Calcul des indices	Formules astronomiques existantes		Calcul du volume de terre prospectable + conversion de textures en teneur en eau		Formules de Turc pour le calcul de l'ETP et de Thornthwaite pour le bilan hydrique édaphique
3) Spatialisation	Calcul sous SIG à partir du MNT		Interpolation par krigeage de 100307 placettes		Combinaison de couches existantes sous SIG
4) Validation avec des échantillons indépendants	88 postes de mesure		Validation des fonctions de pédotransfert disponibles, et de la carte des RUM. Production d'une carte de la précision d'estimation		
5) Evaluation de la pertinence des données produites	Analyse de sensibilité et comparaison des bilans hydriques climatiques calculés avec une ETP Turc et une ETP Thornthwaite	Comparaison avec le sinus et le cosinus de l'exposition en interaction ou non avec la pente, et le rayonnement solaire sous ciel clair	Comparaison entre différentes fonctions de pédotransfert et à la profondeur du sol		Comparaison à la pluie et aux bilans hydriques climatiques du printemps, de l'été et de l'automne
6) Pertinence biologique	Distribution de l'érable sycomore, le chêne pubescent, le sapin	Distribution de l'érable sycomore, le chêne pubescent, le sapin	Indices de fertilité de l'épicéa, du hêtre et du chêne sessile	Distribution de l'épicéa, du sapin, du hêtre et du chêne sessile	Distribution de 37 espèces

Table 2.1 : Positionnement des études réalisées au cours des 5 articles par rapport aux 6 étapes de travail.

- **Etape 5 : Etude de la pertinence des données produites : comparaison des indices produits à des données traditionnellement utilisées et/ou analyse de leur sensibilité :** La sensibilité des différents paramètres concernant le rayonnement solaire a été évaluée afin de mieux comprendre l'action des différentes composantes utilisées lors de son calcul (altitude, pente, exposition, latitude, nébulosité), en fonction de l'échelle de travail concernée (trois échelles ont été étudiées, la France entière, la Lorraine, et un petit bassin versant des Vosges). La performance des indices de rayonnement solaire a également été comparée à différents indices traditionnellement utilisés par les écologues : le sinus et le cosinus de l'exposition, le cosinus de l'exposition en interaction avec la pente, et le rayonnement solaire sous ciel clair. Enfin, nous avons étudié la performance des bilans hydriques climatiques utilisant une ETP calculée avec la formule de Thornthwaite qui est basée sur des paramètres purement thermiques (Thornthwaite, 1948), et calculé avec la formule de Turc qui utilise le rayonnement solaire (Turc, 1961). Nous avons également évalué la pertinence des valeurs de RUM que nous avons calculées par rapport à celles obtenues à l'aide d'autres fonctions de pédotransfert, plus ou moins élaborées, ainsi qu'à des valeurs de profondeur de sol plus faciles à estimer. Les valeurs de RUM extraites de la carte ont été confrontées à celles relevées directement sur les placettes afin d'estimer la perte de capacité prédictive engendrée par l'étape de spatialisation. Pour ce qui concerne les bilans hydriques édaphiques, ils ont été comparés aux indices traditionnellement utilisés lors de la détermination de la niche écologique des espèces que sont les précipitations et les bilans hydriques climatiques.

- **Etape 6 : Utilisation des indices produits pour modéliser la distribution des espèces et évaluation de leur efficacité :** La pertinence de tous les indices produits a été évaluée pour prédire la distribution des espèces. Nous avons utilisé des arbres issus en grande majorité de régénération naturelle, en évitant les essences introduites ou les plus plantées. Ce choix est essentiel pour caractériser la niche écologique de ces espèces. De plus, l'utilisation d'espèces arborées est particulièrement intéressante pour l'évaluation des effets de la réserve utile des sols du fait de l'exploration du système racinaire sur une relativement grande profondeur. Ces tests de pertinence biologique ont servi à la fois à évaluer si les variables créées avaient du sens pour expliquer la distribution des espèces, à comparer la capacité prédictive de différents indices qui ne pouvaient être validés à l'aide de mesures, et à évaluer si les indices que nous avons créés sont plus performants que ceux qui sont traditionnellement utilisés pour la caractérisation de la niche écologique. L'évaluation de la performance du rayonnement solaire a été réalisée sur 3 essences ayant des comportements variés vis-à-vis de la lumière, l'érable sycomore, le sapin, et le chêne pubescent. Les effets de la RUM ont été testés sur la productivité de l'épicéa, du sapin, du hêtre et du chêne sessile pour lesquels des indices de fertilité étaient disponibles. Enfin, nous avons comparé la capacité prédictive des indices du bilan hydrique édaphique sur 37 essences

forestières qui représentent l'essentiel des espèces présentes dans des conditions relativement naturelles en France. Lors de l'article 4, nous avons déterminé pour chacune des 4 espèces étudiées quels étaient les principaux facteurs écologiques responsables de leur distribution et pour chacun d'entre eux la gamme des valeurs favorables. Nous avons également projeté les modèles dans des conditions climatiques futures afin d'évaluer quels pourraient être les secteurs les plus vulnérables à différentes échéances de temps.

2 Description des bases de données utilisées

De nombreuses bases de données ont été utilisées lors des différentes étapes de ce travail. Elles peuvent être regroupées en cinq catégories (table 2.2) :

- Le **Modèle numérique de Terrain** (MNT) : le MNT est une source importante d'informations car il caractérise la topographie de façon relativement fine et avec une bonne précision. Nous avons utilisé la BD alti au pas de 50 mètres acquise auprès de l'IGN pour la France entière, afin de pouvoir prendre en compte les effets topographiques (pente, exposition, altitude, effets de masque) dans le calcul de rayonnement solaire et afin de produire les modèles de températures, précipitations et nébulosités utilisés lors de l'article 5.
- **Les données climatiques** : De nombreuses données climatiques ont été utilisées, elles sont issues de trois sources différentes : le modèle AURELHY de météo France (Benichou and Le Breton, 1987), les données climatiques acquises sur les postes météorologiques auprès de Météo France, et les données de l'IPCC fournies par le centre de Tyndall (Mitchell *et al.*, 2004). Lors des articles 1, 2 et 4, les données de précipitations et de températures ont été fournies par le modèle AURELHY de Météo France, au pas de 1 km pour la période 1961-1990. Cependant, plusieurs limites sont liées à cette donnée : le modèle n'existe que pour des normales de 30 ans, il n'est pas validé et donc sa précision n'est pas connue, et enfin il ne permet pas de prendre en compte la topographie locale du fait d'un important lissage des prédictions à l'échelle de plusieurs kilomètres, conduisant à des valeurs peu réalistes en zone de relief. Pour toutes ces raisons, et afin de ne pas créer de biais qui soit dû à la résolution spatiale du modèle utilisé, nous avons recalculé des modèles de températures moyennes au pas de 50 mètres, et de précipitations moyennes au pas de 1 km à l'aide de techniques utilisées depuis de nombreuses années basées sur l'utilisation de covariables topographiques et géographiques, semblables à celles utilisées lors de la création du modèle AURELHY (Benichou and Le Breton, 1987; Ninyerola *et al.*, 2000). Ces modèles sont utilisés lors de l'article 5 et leurs performances y sont décrites. Une

description plus détaillée des modèles de températures est disponible dans un article en cours de publication (Bertrand *et al.*, 2011). Pour la construction et la validation de ces modèles, d'importants jeux de mesures ont été acquis auprès de Météo France. Cela concerne 730 postes avec des valeurs de températures et 903 postes avec des valeurs de précipitations, répartis sur tout le territoire métropolitain, un effort particulier ayant été réalisé pour collecter des données dans des zones de montagne ou de transition climatique (limites de la zone méditerranéenne par exemple). Les séries homogénéisées ont été choisies en priorité, puis les zones sous échantillonnées ont été complétées par des postes n'ayant pas de valeurs manquantes et dont les valeurs interannuelles étaient cohérentes au regard des postes voisins. D'autres données ont été nécessaires pour les calculs de rayonnement solaire : un jeu de 88 postes avec des mesures de rayonnement solaire a été acquis auprès de Météo France afin de valider le modèle développé, et des cartes numériques de nébulosité ont également été créées à partir de 87 postes météorologiques. Ces deux jeux de données concernent la totalité des postes complets qui étaient disponibles auprès de Météo France à la date de la demande. Enfin, les données fournies par le centre de Tyndall ont été utilisées pour simuler l'évolution des températures, précipitations, rayonnement solaire et bilans hydriques pour 3 périodes futures (2011-2040, 2041-2070, 2071-2100), dans une optique d'évaluation de l'impact potentiel du changement climatique sur quelques essences (article 4). Il s'agit des données correspondant au modèle général de circulation (MGC) Hadcm3 calculées par le Hadley center de Grande Bretagne pour le scénario a2, scénario qui est souvent présenté comme le plus plausible et qui est un des plus utilisés dans les publications internationales (Mitchell and Jones, 2005).

- **Les bases de données phytoécologiques et dendrologiques** : Quatre bases ont été utilisées : celle de l'Inventaire Forestier National (IFN), ancienne méthode (des années 1985 jusqu'en 2004) et nouvelle méthode (à partir de 2005) (Drapier and Cluzeau, 2001), ainsi que les bases phytoécologiques Ecoplant du LERFoB (Gegout *et al.*, 2005) et SOPHY du CNRS (Brisse and De Ruffray, 1995). Les bases de données écologiques de l'IFN ont été utilisées afin de créer et de valider la carte des RUM des sols forestiers (article 3). La totalité des données disponibles a été utilisée pour créer la carte soit 100307 placettes ancienne méthode géoréférencées avec une précision assez fine (quelques centaines de mètres à 50 m selon la période et la localisation (communication personnelle, IFN), et 20595 placettes nouvelle méthode pour la valider. Pour ce qui concerne les données nouvelle méthode, la position géographique est brouillée à plus ou moins 500 mètres pour des raisons de confidentialité. De ces deux bases nous avons extrait les informations nécessaires pour estimer la RUM à partir de la description du profil de sol et des données caractérisant l'écologie de la placette. Les présences et les absences des 37 essences étudiées lors de l'article 5 ont également été extraites des données nouvelle méthode afin de modéliser leur distribution, à partir d'un jeu de 32828 placettes. Enfin, un jeu d'indices de fertilité calculés par Ingrid Seynave sur

3760 placettes a été utilisé pour tester la capacité prédictive des RUM (article 3) (Seynave *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008). Les bases de données Ecoplant et Sophy ont fourni les relevés de présence et d'absence des espèces localisées avec une précision infra kilométrique pour réaliser les modèles de distribution lors des articles 1, 2 et 4. Un jeu variant entre 6000 et 7500 placettes relevées principalement entre 1960 et 2005 a été utilisé, correspondant aux données les mieux localisées après suppression des placettes distantes de moins d'un kilomètre afin d'éviter les problèmes d'autocorrélation spatiale. L'utilisation d'Ecoplant et de Sophy présente probablement l'avantage d'avoir une meilleure identification des espèces (pas de relevés hivernaux), et d'éviter les zones de plantation, mais les données ne sont pas réparties de façon homogène sur le territoire, le nord-est de la France étant surreprésenté aux dépens du sud et de l'ouest. Les données nouvelle méthode de l'IFN sont distribuées de façon homogène sur l'ensemble du territoire mais des erreurs d'identification de certaines essences sont attendues (présence de relevés hivernaux), et des relevés sont présents en zone de plantation. Lorsque les données IFN nouvelle méthode n'étaient pas disponibles, les bases Ecoplant et Sophy ont été utilisées pour modéliser la distribution des espèces, puis la dernière étude (article 5) s'est basée sur les données de l'IFN suite à la mise à disposition des données nouvelle méthode sur le web.

- **Les données de sol** : la modélisation de la distribution des espèces réalisée lors de l'article 4 a nécessité de calculer des valeurs d'engorgement temporaire, de pH, et de C/N afin de caractériser le comportement trophique et hydrique lié au sol. Celles-ci ont été estimées par bioindication et ont été extraites de cartes établies à l'échelle nationale (Gegout *et al.*, 2003; Coudun and Gégout, 2005a; Gegout *et al.*, 2005). L'identification de méthodes adéquates pour l'estimation des RUM a nécessité l'utilisation d'une base de données contenant des valeurs de teneur en eau des sols (article 3). Cette base contenant 227 horizons appartenant à 63 profils de sols provient principalement de la base SOLHYDRO développée entre l'INRA et l'ISTO d'Orléans (Bruand *et al.*, 2003), et des données de la thèse de François Bigorre (Bigorre, 2000).
- **L'occupation du sol** : la base de données vectorielle Corine Land Cover 2000 a été utilisée dans l'article 4 pour délimiter les zones forestières en France et dans l'article 5 pour calculer des modèles de températures qui prennent en compte les grands types d'occupation du sol.

	Article 1	Article 2	Article 3	Article 4	Article 5
Titre de l'article :	Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling	Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models	Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands	Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France	Soil water availability improve the determination of species distribution patterns
MNT BD alti IGN	France entière	France entière			France entière
Postes Météo France	88 postes avec Rg 87 postes avec nébulosité			97 postes avec T°C	730 postes avec T°C 903 postes avec P 87 postes avec nébulosité 86 postes avec Rg
Modèle AURELHY de météo France	P, T°C France entière 1961-1990	P, T°C France entière 1961-1990		P, T°C France 1961-1990	
GCM IPCC				HadCM3-a2 2011-2040, 2041-2070, 2071-2100	
ECOPLANT-SOPHY	6219 placettes	6184 placettes		7453 placettes	
IFN données ancienne méthode			3762 placettes avec indices de fertilité 100307 placettes avec relevés écologiques		
IFN données nouvelle méthode			20595 placettes avec relevés écologiques		32828 placettes avec relevés écologiques
Corine Land cover 2006				France entière	
BD sols			BD de 227 horizons 9 fonctions de pédotransfert		
Données de sol bioindiquées				Données nationales : Engorgement temporaire, pH, C/N	

Table 2.2 : Principales bases de données utilisées dans les 5 articles de la thèse (Rg = rayonnement solaire global, P = précipitations, T°C = températures).

3 Description des principales méthodes de spatialisation et de modélisation des données

Différentes méthodes ont été utilisées pour la réalisation des cartes des facteurs écologiques et l'évaluation de la capacité prédictive des indices produits au regard de la distribution ou de la croissance des essences. Deux techniques ont été utilisées pour transformer les données ponctuelles sur lesquelles l'indice écologique a été relevé ou estimé en couche raster continue décrivant la variabilité spatiale du phénomène : l'interpolation par technique géostatistique et la modélisation par régression (Matheron, 1963; Minasny and McBratney, 2007). Pour ce qui concerne les techniques géostatistiques, deux méthodes d'interpolation ont été utilisées, Inverse Distance Weighted (IDW) pour la création d'une couche continue de nébulosité lors des articles 1 et 2 et le krigeage ordinaire pour la réalisation de la carte des RUM (article 3) (Journel and Huijbregts, 1978; Goovaerts, 1998). La méthode IDW a été retenue pour spatialiser les données de nébulosité car elle est simple et rapide à mettre en œuvre, et elle a donné des résultats proches des autres méthodes avec le jeu de données utilisé (le krigeage ordinaire ou l'interpolation par splines par exemple). Le krigeage ordinaire a été mis en œuvre pour la carte des RUM (Matheron, 1963) car cette méthode est reconnue comme la technique géostatistique fournissant les meilleures estimations et elle a donné les meilleurs résultats (table 2.3) (Brus *et al.*, 1996; Mueller *et al.*, 2004). Lors de la réalisation de l'article 5, nous avons utilisé une méthode hybride combinant modélisation et interpolation des résidus à l'aide d'outils géostatistiques pour modéliser les données climatiques nécessaires (nébulosité, températures et précipitations). Nous avons modélisé les valeurs des indices relevés sur les postes météorologiques, avec des variables extraites du SIG et dont la variabilité spatiale est connue sur l'ensemble de la zone. Ces variables ont été choisies en fonction de l'indice à modéliser et peuvent concerner à la fois des aspects topographiques (exposition, position topographique), géographiques (distance aux différentes mers), ou liés à l'occupation du sol. Les résidus du modèle sont ensuite interpolés par krigeage ou par cokrigeage et sommés avec les prédictions issues du modèle pour chaque pixel (Bishop and McBratney, 2001). Cette méthode a été choisie car il a été montré qu'elle pouvait être plus performante que des techniques géostatistiques, ce qui a été le cas pour les trois indices modélisés (Bourennane *et al.*, 2000; Ninyerola *et al.*, 2000; Brown and Comrie, 2002; Huang *et al.*, 2009).

Pour le calcul de certains indices écologiques et pour l'évaluation de la pertinence biologique de tous les indices utilisés, il a été nécessaire de réaliser des modèles. La modélisation de données quantitatives (températures, précipitations, nébulosité, fertilité des essences) a été réalisée à l'aide de régressions linéaires multiples (Weisberg, 1980; Montgomery and Peck, 1992). Pour les données qualitatives (présence ou absence des essences), deux méthodes ont été utilisées, les modèles linéaires généralisés (GLM) (ter Braak and Looman, 1986; McCullagh and Nelder, 1997) et les modèles additifs généralisés (GAM) (Hastie and Tibshirani, 1990). Les GLM ont été utilisés dans les articles 1, 2 et 4 car il s'agit

d'une des méthodes les plus communes pour modéliser la distribution des espèces. Le fait qu'elle soit paramétrique facilite le calcul des modèles sous SIG lorsque la quantité de données est très importante (Guisan and Zimmermann, 2000). En effet, la réalisation d'une carte nationale au pas kilométrique génère environ 550000 calculs tandis qu'une carte au pas de 50 mètres en génère environ 220 millions. Lors de l'article 5, nous avons opté pour l'utilisation des GAM pour la modélisation des présences et absences afin de ne pas biaiser la comparaison entre les différents facteurs hydriques par des méthodes ne prenant pas en compte des formes de courbes de réponse asymétriques, des effets de seuils physiologiques étant attendus. En effet, les GLM ne permettent de générer que trois types de formes de courbes de réponse (en cloche, bimodale, ou monotone), tandis que les GAM permettent de prendre en compte des réponses beaucoup plus complexes. Lorsque des données binaires sont modélisées, on obtient des prédictions sous la forme d'une probabilité de présence comprise entre 0 et 1.

Pour chaque analyse, un tableau statistique est obtenu en croisant les placettes géoréférencées contenant la variable à expliquer avec les différentes couches d'informations géographiques des variables potentiellement explicatives du modèle. Trois types de modèles ont été réalisés au cours de cette étude (Table 2.3) :

- **Réalisation de modèles univariés** : on évalue la réponse statistique de chaque indice écologique utilisé seul, en calibrant autant de modèles qu'il y a de variables à tester. Cette méthode a été utilisée pour évaluer les cartes de rayonnement solaire, pour comparer les différents indices de rayonnement entre eux (articles 1 et 2), et pour comparer la performance des RUM prédites selon différentes méthodes de calcul (article 4).
- Des modèles sont calibrés **avec un nombre limité de facteurs écologiques** qui sont inclus systématiquement dans le modèle. Le but est d'évaluer l'effet d'un indice écologique une fois pris en compte d'autres facteurs qui sont reconnus pour leur importance vis-à-vis des espèces considérées, et qui sont sélectionnés à priori. Cette méthode a été utilisée dans les articles 1 et 2 pour évaluer les apports des différents indices de rayonnement solaire une fois pris en compte les effets du pH, de la température, des pluies et de l'altitude, et dans l'article 5 où les effets de l'eau du sol sont évalués une fois pris en compte les effets du froid et de la somme des températures au dessus du seuil de 5°C.
- **Des modèles complets** sont réalisés en sélectionnant étape par étape les variables qui sont significatives parmi un nombre souvent important de variables candidates. A chaque étape, chacune des variables candidates est évaluée statistiquement au regard de sa capacité prédictive. Nous sélectionnons celle qui est la plus explicative tout en étant statistiquement significative. Il faut également que sa pertinence écologique soit cohérente par rapport aux connaissances existantes, tout en ayant une interprétation biologique différentiable des variables précédemment prises en compte. Une fois la première variable sélectionnée, les variables candidates restantes sont à nouveau évaluées en fonction de la première, ce

processus étant répété autant de fois qu'il y a de variables pertinentes à intégrer dans le modèle. Son élaboration prend fin lorsqu'aucune des variables candidates restantes ne satisfait aux critères de sélection. L'intervention du modélisateur à chaque étape différencie cette méthode des outils « stepwise » qui sont souvent utilisés et qui permettent de réaliser le modèle automatiquement. La combinaison d'une phase automatisée (à chaque étape toutes les variables candidates sont évaluées par un programme) et d'une phase manuelle permet à l'opérateur de filtrer un certain nombre d'incohérences statistiques. Cette intervention permet par exemple de ne pas sélectionner certaines variables du fait d'interactions trop fortes, se traduisant le plus souvent par des incohérences dans la forme de la courbe de réponse. Elle permet également de réaliser des transformations ou de tester des interactions sur les variables qui semblent pertinentes, afin d'essayer d'améliorer leur prise en compte par le modèle. Ce type de méthodologie a été utilisé lors des articles 4 (distribution des espèces) et 5 (indices de nébulosité, températures, et précipitations).

Pour les régressions linéaires multiples, le critère statistique d'évaluation est le R^2 , tandis que pour les modèles GLM et GAM, il se base sur la réduction de déviance (d^2) ou l'Area Under Curve (AUC), qui est estimée selon la méthode de la courbe ROC (Fielding and Bell, 1997). Le principe de calcul de la courbe ROC se base sur l'évaluation de la performance d'un grand nombre de seuils possibles, afin de déterminer la part de présences et d'absences bien prédites par le modèle. Cette méthode permet de déterminer à la fois le seuil optimal permettant de discrétiser les prédictions qui s'échelonnent entre 0 et 1 en valeurs binaires (0 ou 1), et de déterminer l'AUC qui est un indicateur global de performance indépendant du choix d'un quelconque seuil. Cet indicateur qui est comparable entre les modèles s'échelonne entre 0.5 (aucun pouvoir explicatif) et 1 (la distribution observée est totalement expliquée par le modèle). Pour expliquer la distribution d'une espèce, on considère qu'à partir de 0.7 un modèle complet est acceptable, qu'il est bon entre 0.7 et 0.8 et très bon au-delà de 0.9 (Swets, 1988).

	Article 1	Article 2	Article 3	Article 4	Article 5
	Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling	Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models	Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands	Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France	Soil water availability improve the determination of species distribution patterns
CALCUL ET SPATIALISATION DES INDICES ECOLOGIQUES	Interpolation IDW	Réalisation de la carte des nébulosités			
	Krigeage	Carte des RUM à partir de placettes IFN Cartographie des imprécisions			
	Méthodes hybrides : modélisation + interpolation des résidus	Cartes mensuelles de températures, précipitations et nébulosité			
EVALUATION DE LA CAPACITE PREDICTIVE DES INDICES	GLM	Modélisation de la distribution de 3 espèces	Modélisation de la distribution de 3 espèces	Modélisation et cartographie de la distribution de 4 espèces	
	GAM	Modélisation et cartographie de la distribution de 37 espèces			
	Régression linéaire multiple	Modélisation des indices de fertilité de 3 essences			

Table 2.3 : Principales méthodes de modélisation et d'analyse des données utilisées dans les 5 articles de la thèse.

CHAPITRE 3 : Cartographie du rayonnement solaire sous ciel nuageux

Le rayonnement solaire est une composante importante du bilan en eau, qui intervient lors du calcul de l'ETP. Il est le plus souvent calculé sur des emprises de taille limitée, les études existantes utilisant couramment des valeurs de rayonnement estimées sous ciel clair pour son estimation. A défaut, il est parfois déterminé à l'aide d'indices topographiques dérivés de l'exposition. Nous allons présenter dans cette partie deux articles. Le premier décrit les méthodes de calcul ayant permis la réalisation de cartes de rayonnement solaire sous ciel nuageux au pas de 50 mètres sur la France entière et évalue la pertinence des cartes créés pour modéliser la distribution de 3 essences. Le deuxième compare pour différentes échelles la qualité prédictive des indices de rayonnement solaire sous ciel nuageux à d'autres indices traditionnellement utilisés caractérisant le rayonnement solaire sous ciel clair et divers indices basés sur la topographie.

1 Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling.

Article 1 : Piedallu, C., Gegout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Ann. For. Sci.* 64, pp 899-909.

Abstract

The recent development of large environmental databases allow the analysis of the ecological behaviour of species or communities over large territories. Solar radiation is a fundamental component of ecological processes, but is poorly used at this scale due to the lack of available data. Here we present a GIS program allowing to calculate solar radiation as well locally as at large scale, taking into account both topographical (slope, aspect, altitude, shadowing) and global (cloudiness and latitude) parameters. This model was applied to the whole of France (540 000 km²) for each month of the year, using only a 50-metre digital elevation model (DEM), latitude values and cloudiness data. Solar radiation measured from 88 meteorological stations used for validation indicated a R² of 0.78 between measured and predicted annual radiation with better predictions for winter than for summer. Radiation values increase with altitude, and with slope for southern exposure, excepted in summer. They decrease with latitude, nebulosity, and slope for north, east, and west exposures. The effect of cloudiness is important, and reduces radiation by around 20% in winter and 10% in summer. Models of plant distribution were calculated for *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, and *Quercus pubescens*, for France. The use of solar radiation improved modelling for the three species models directly or through the water balance variable. We conclude that models which incorporates both topographical and global variability of solar radiation can improve efficiency of large-scale models of plant distribution.

Keywords: solar radiation/water balance/geographical information system (GIS)/digital elevation model (DEM)/ plant distribution models/vegetation modelling.

1.1 Introduction

Solar radiation plays a paramount role in the distribution, composition, and productivity of ecosystems through photosynthesis and the water cycle. Solar radiation contributes to several parameters of the water balance (air and soil heating, evapotranspiration, winds, snow and ice melt), and represents a direct resource gradient (Austin, 2002b), which is related to vegetation processes. It is thus not surprising that many studies try to link solar radiation to the distribution of plant species (Davis and Goetz, 1990; Guisan and Zimmermann, 2000; Meentemeyer *et al.*, 2001; Lehmann *et al.*, 2002; Brang *et al.*, 2005; Lebourgeois, 2007). However, studies using solar radiation generally concern limited areas (from a few hectares to hundreds of square kilometres), due to the difficulty of accurately computing local and larger-scale radiation.

Solar radiation is measured directly at ground meteorological stations. Data can be interpolated to larger areas (Thornton *et al.*, 2000; Huld *et al.*, 2003), but the limited number of meteorological stations recording this parameter, and the strong variability due to topography, have hampered the drawing of accurate radiation maps (Fu and Rich, 2002; Hofierka and Suri, 2002). Satellite data, such as that of Meteosat, AVHRR or GOES, allow a spatial approach to vast territories, but the values do not take into account topographic variability (Hofierka and Suri, 2002).

Since the early 1990s, geographical information systems (GIS) technology has enabled researchers to develop several models of solar radiation. The “ATM” (Dubayah and Vankatwijk, 1992) and “Solarflux” (Hetrick *et al.*, 1993) models were the first developed, and were followed by others such as “Shortwave” and “Direct” (Kumar *et al.*, 1997), “Solar Analyst” (Fu and Rich, 2002), “Toporad” (Kang *et al.*, 2002), “SRAD” (Wilson and Gallant, 2000), “FORGAP” (Van Dam, 2001), and “r.sun” (Hofierka and Suri, 2002). These models adopt different methods of calculating radiation, but their use makes possible a great quantity of calculations, they are cost-efficient, well suited to topographically complex areas, and accurate (Duguay, 1993; Rich *et al.*, 1995). The data can be calculated with high resolution, according to the digital elevation model (DEM).

With the development of large databases (Brisse *et al.*, 1995; Gégout *et al.*, 2005) and methods of sampling (Elith *et al.*, 2006), vegetation studies require accurate environmental data over larger and larger areas in order to model species distribution on the scale of their distribution area (Guisan and Thuiller, 2005b). At broad scale, radiation calculation need to combine small-scale variability caused by topographic variations and large-scale modulators like latitude or cloudiness (Dubayah and Loechel, 1997). Some of the existing programs are not suited to large scale calculations because they only provide clear sky radiations, or they considered latitude as constant value (Kumar *et al.*, 1997; Fu and Rich, 2002). Other models used more elaborated methods of calculation, but they require many parameters difficult to spatially estimate and not always available on the study site like sunshine fraction, albedo, min and max air temperature, or atmospheric transmittance (Wilson and Gallant, 2000; Kang

et al., 2002). This problem of input availability is accentuated when studies overlay different countries, generally having heterogeneous ground meteorological datasets. If the improvement in computing capacity now allow national or continental solar radiation calculations at fine resolution, this limitations of current models explain they are actually poorly used in large-scale plant distribution modelling. If many studies established importance of solar radiation at local scale (Kumar and Skidmore, 2000; Horsch, 2003), its ability to improve plant distribution model at large scale is actually weakly known.

The aim of this study was to :

- present a new GIS based program, called Helios, allowing to easily calculate accurate solar radiation values, useful to predict plant distribution as well locally as for broad scales. This program must require few input parameters, largely available over the world;
- validate the solar radiation computation over a large area;
- evaluate the ability of calculated solar radiation to improve large scale plant distribution models.

The Helios program has been developped linked with ArcInfo, one of the most popular GIS software packages. The calculation combines local topographical (slope, aspect, shadowing) and global (cloudiness and latitude) parameters, allowing to estimate solar radiation whatever the scale. It requires only the use of a digital elevation model and values of cloudiness. This datas are freely available on the web for most of the countries. The values of cloudiness, which are classical measures, can also be interpolated from meteorological stations.

The radiation model was implemented for France at the finest available resolution covering the whole country (50*50 m. spaced grid). To assess their quality, modelled radiation data were compared to measured data in 88 meteorological stations scattered over the country. We then evaluated the sensitivity of the model on different geographical scales according to slope, aspect, altitude, latitude or cloudiness. Finally, we modelled the distribution of three plant species (*Abies alba*, *Quercus pubescens*, and *Acer pseudoplatanus*), in order to evaluate the ability of Helios to improve plant distribution models.

1.2 Method

1.2.1 Model description

Shortwave radiation covers the 0.28-5 μm range of the spectrum, they can be separated into three components (Gates, 1980; Dubayah and Rich, 1995) : direct radiation from the sun, which is generally the greatest; diffuse sky radiation, which is diffused by the atmosphere and depends on its composition, and terrain-reflected radiation, which is the part of the direct or diffuse radiation scattered by the ground. This component is a function of the ground cover, and can be large for snow-covered areas because of high albedo. The amount of global radiation is obtained by summation of the direct, diffuse and terrain-reflected components at the earth's surface. They are determined by three groups of factors: geometric relations between the sun and the earth's surface, atmospheric attenuation and topographic factors (Gates, 1980; Rich *et al.*, 1995; Van Dam, 2001; Hofierka and Suri, 2002). Geometric relations between the sun and the earth's surface are characterised by the earth's geometry, revolution, and rotation, that can be calculated with astronomic formulas. This explains the global scale latitudinal gradient observed with vegetation. Atmospheric attenuation is due to gases, and solid and liquid particles. Extraterrestrial solar radiation is attenuated according to the thickness of the atmosphere, and calculated according to altitude. It can be determined with a good level of precision. Topographic factors induce strong variations on a local scale, due to surface orientation and surface inclination, which modify the angle of incidence of insolation (Gates, 1980). On the other hand, sky obstruction by surrounding topography, which can be simulated with a DEM, can limit direct radiation in mountainous terrain by shadowing. These factors can be modelled with high accuracy, depending on the resolution of the DEM. Attenuation by clouds is considered separately. It can provide from different sources of data (Dubayah and Loechel, 1997). We used empirical equations based on extrapolation of average monthly cloudiness measured at ground meteorological stations (Kasten and Czeplak, 1980).

1.2.1.1. *Earth-sun geometry*

Sun position in the sky is a function of the time and latitude (Gates, 1980). At the beginning of the process, a grid with latitude values for each pixel is generated, which enables the use of latitude as a variable during all of the calculations. Sun position is defined by its solar altitude and solar azimuth angles.

Solar altitude angle (α) defines the elevation of the sun above the horizon for a location:

$$\sin \alpha = \sin \varphi * \sin \delta + \cos \varphi * \cos \eta * \cos \delta \quad (1)$$

where φ is latitude calculated for the studied cell, η is hour angle, (i.e. the angular distance between the sun and the local meridian line), δ is solar declination, the angle between the solar beam and the equatorial plane, varying depending on day number J (Cooper, 1969) (all formulas parameters and their abbreviations are resumed in Table 3.1):

$$\delta = 23.45 * \sin(360 (284 + J) / 365) \quad (2)$$

Solar azimuth (β) is the angle between the sun and true north. Oke's (Oke, 1987) formula was used:

$$\cos \beta = (\sin \delta * \cos \varphi - \cos \delta * \sin \varphi * \cos \eta) / \cos \alpha \quad (3)$$

1.2.1.2. Light characteristics and extinction

We calculated the solar flux outside the atmosphere (R_{out} , W/m²) with the model of Kreith and Kreider (1978). Solar flux is a function of solar constant Sc (we used the World Radiation Center value of 1367 W/m²), and the day of year (J) :

$$R_{out} = Sc * (1 + 0.034 * \cos (360 J/365)) \quad (4)$$

<i>Parameters</i>	<i>Abbreviation</i>	<i>Value</i>	<i>References</i>
Earth-sun geometry			
Solar altitude angle	α		Gates, 1980
Latitude	φ		
Hour angle	η		
Solar declination	δ		Cooper, 1969
Day number	J		
Solar azimuth	β		Oke, 1987
Light characteristics and extinction			
Solar flux outside the atmosphere	Rout	1367 W/m ²	Kreith and Kreider, 1978
Solar constant	Sc		
Coefficient of transmissivity	τ^M	$\tau = 0.6$	Gates, 1980
Length of the path	M		Kreith and Kreider, 1978
Atmospheric pressure	p/p0		List, 1984
Altitude	h		
Relative path length of the optical air mass at sea level	Mo		Kreith and Kreider, 1978
Topographical effects			
Angle of incidence	cos i		Campbell, 1981
Slope (°)	χ		
Aspect (°)	β_s		
Global radiation calculation			
Direct radiation	Rdir		Gates, 1980
Binary value of shadowing	Sh		
Diffuse radiation	Rdiff		Liu and Jordan, 1960
Terrain-reflected irradiance	Rreff		Gates, 1980
Reflectance of the ground surface	r	0.2	
Global radiation	Rtot		Gates, 1980
Overcast calculation			
Cloud attenuation factor	Kc		Kasten and Czeplak, 1980
Overcast radiation	Rtotc		
Cloudiness (oktas)	N		

Table 3.1: parameters and references used in Helios program.

The coefficient of transmissivity τ^M represent the fraction of incident radiation at the top of the atmosphere which reaches the ground along a vertical trajectory. We chose a value of 0.6 for τ (Gates, 1980). M represents the length of the path according to the solar azimuth. In mountainous areas it is necessary to use a correction factor related to the atmospheric pressure p/p0, which depends on altitude. We used the formulas of List (1984) and Kreith and Kreider (1978) :

$$M = Mo * P/Po \quad (5)$$

P/Po (mbar/mbar) is the correction of the atmospheric pressure calculated as follows:

$$P/Po = ((288 - 0.0065 * h) / 288)^{5.256} \quad (6)$$

Where h is altitude.

Mo is the relative path length of the optical air mass at sea level :

$$Mo = \sqrt{1229 + (614 * \sin \alpha)^2} - 614 * \sin \alpha \quad (7)$$

1.2.1.3. Topographical effects

To calculate radiation on tilted surfaces, it is necessary to define the angle of incidence ($\cos i$) between the incoming solar ray and the surface of the ground. It varies with sun position and topographical conditions (Campbell, 1981):

$$\cos i = \cos \alpha * \sin \chi * \cos (\beta - \beta_s) + \sin \alpha * \cos \chi \quad (8)$$

where χ is slope (degrees), and β_s is aspect (degrees).

1.2.1.4. Global radiation computation

The hourly calculation of global radiation is obtained by the summation of direct (R_{dir}), diffuse (R_{diff}) and reflected radiation (R_{ref}) from surrounding terrain (Gates, 1980):

$$R_{dir} = Sh * R_{out} \tau^M \cos i \quad (9)$$

where Sh is a binary value of shadowing calculated for each hour and each integer value of solar altitude angle (α) and solar azimuth (β) (table 3.1). Sh is calculated using the hillshade command in Arcinfo software, allowing to project a luminous ray of light from the calculated position of the sun on the DEM. When the cell is in the shadow of neighbouring slopes the value is 0, otherwise it is 1.

Modelling diffuse radiation is complex because irradiation is anisotropic, particularly under cloudy conditions. We assumed that diffuse radiation is isotropic (Dubayah, 1994; Kumar *et al.*, 1997) and chose the model of Liu and Jordan (1960). This model takes into account solar altitude angle and transmissivity of the atmosphere under clear-sky conditions:

$$R_{diff} = R_{out} * (0.271 - 0.294 * \tau^M) * \sin \alpha \quad (10)$$

Terrain-reflected irradiance is calculated using Gate's formula (Gates, 1980):

$$R_{ref} = r * Sc * (0.271 + 0.706 \tau^M) * \sin \alpha * \sin^2 (\chi/2) \quad (11)$$

where r is the reflectance of the ground surface (we used a value of 0.2).

The summation of the three components gives global radiation (R_{tot}) for each hour of calculation (W/m^2):

$$R_{tot} = R_{dir} + R_{diff} + R_{ref} \quad (12)$$

Daily values of global radiation are calculated by summation of hourly values from sunrise to sunset. Overcast sky (Dubayah and Loechel, 1997; Hofierka and Suri, 2002) are calculated using the cloud attenuation factor (K_c) defined by Kasten and Czeplak (1980). This empirical equation is easy to use, requiring cloudiness measured in oktas, as generally observed in meteorological ground stations, each okta representing cloud cover of 1/8 of the sky. A sufficient number of meteorological cloudiness ground measurements allow to interpolate them to obtain a spatially explicit information. Otherwise, gridded data sets are available for a large part of the world on the CRU website (New *et al.*, 1999). For France, we interpolated average values resulting from 30 years of daily measurements of 87 ground stations provided by Météo France, using the IDW method. We obtained a mean cloudiness grid for each month, at the same resolution as that of the DEM. Overcast radiation (R_{totc}) was then calculated daily using the following equation:

$$R_{totc} = R_{tot} * K_c \quad (13)$$

$$\text{Where } K_c = (1 - 0.75(N/8)^{3.4}) \quad (14)$$

and where N is cloudiness in oktas.

Global radiation can be calculated for durations from one day to one year, by summation of daily values over the period considered. This method is probably the most accurate, but is very costly in terms of computer time, and not well suited to calculations over large areas with high resolution and for long periods (monthly calculation, for example). To limit the calculation time, it is possible to estimate monthly solar radiation by extrapolating a limited number of daily calculations. In this case, the user defines a calculation interval, and the period is then divided into intervals of equal amplitude. For each interval, radiation is calculated for the median day and weighted by the number of days that it represents. This method reduces computing time, the daily variations being small in general.

1.2.2. Data calculation and assessment

The program Helios was run for the whole of France (540 000 km²), using a digital elevation model with 50 m x 50 m grid spacing. Solar radiation was calculated monthly and annually and mapped. To reduce computing time, monthly values were extrapolated from the median day for each of the 12 months.

The model was validated by comparing the data produced by Helios with those measured at meteorological stations of the Météo France network. We selected 88 weather stations scattered over the country, different from those used for the cloudiness calculations, located with an accuracy of 100 metres, and which have a minimum of 5 years of recording for each decade studied. The decadal values were collected over the period 1971-2002, and were aggregated to calculate monthly averages in order to be compared with GIS calculations. Errors generated by the interpolation to the entire month of a calculation achieved on a single day (the median of the month) were also evaluated. The quality of the model estimations was assessed by the absolute and relative mean differences between measured and Helios values, and by the correlation coefficient between these two values.

We also studied the sensitivity of the model according to conditions of slope, altitude, aspect, latitude, and cloudiness. We analysed the variability of radiation using the average values on the geographic area of calculation for all these environmental variables, except the one studied for which we changed its values with a specified interval, between its minimum and maximum. For example, to study latitude effect at national scale, we averaged values for slope, aspect, altitude and cloudiness, calculated for France, and made varying latitude from 41° (min value) to 51° (max value), by step of 1°. It corresponds to 11 simulations realised with Helios to make the solar radiation calculation for each degree of latitude. For altitude, we limited the test below 3000 metres, which is the limit of vegetation. The effect of scale was considered for three nested areas: the whole of France (540 000 km²), the Lorraine region in northeastern France (24 000 km²), and the Cornimont catchment in the Vosges mountains, northeastern France (2.4 km²).

1.2.3. Use of calculated solar radiation in plant species distribution modelling

A classical statistical method, stepwise logistic regression (McCullagh and Nelder, 1997), was used to model plant species distribution in order to estimate if solar radiation calculated with Helios could improve vegetation models for large scale studies. Three forest species known to be sensitive to light were used : *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, and *Quercus pubescens*. *Abies alba* (Silver Fir) is a 35-45 m coniferous tree, common in mountain ranges of France and Europe, and *Acer pseudoplatanus* (Sycamore) is a 20-30 m deciduous tree, principally distributed in continental Europe and eastern France. These two species are known to prefer atmospheric moisture (Rameau *et al.*, 1993). *Quercus pubescens* (Pubescent Oak) is a 10-25 m. sub-Mediterranean heliophilous and thermophilous tree, present in the southern two-thirds of France.

The presence/absence of these tree species was extracted from the EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005) and Sophy (Brisse *and De Ruffray*, 1995) databases which store complete floristic inventories on plots scattered over France. The position of the plots is known within 10 to

1000 m precision. We used a sample of plots stratified according to latitude (3 strata: 41-48°, 45-47.5°, 47.5-51°), slope and aspect (3 strata: slope less than 5°, more than 5° in north slope, more than 5° in south slopes). The data set contains 6219 plots, with each of the 9 strata including 514 to 750 plots (Figure 3.1). Plots too close to each other were eliminated in order to ensure a minimum distance of 1000 m between plots and thus avoid problems in distribution modelling linked to spatial autocorrelation.

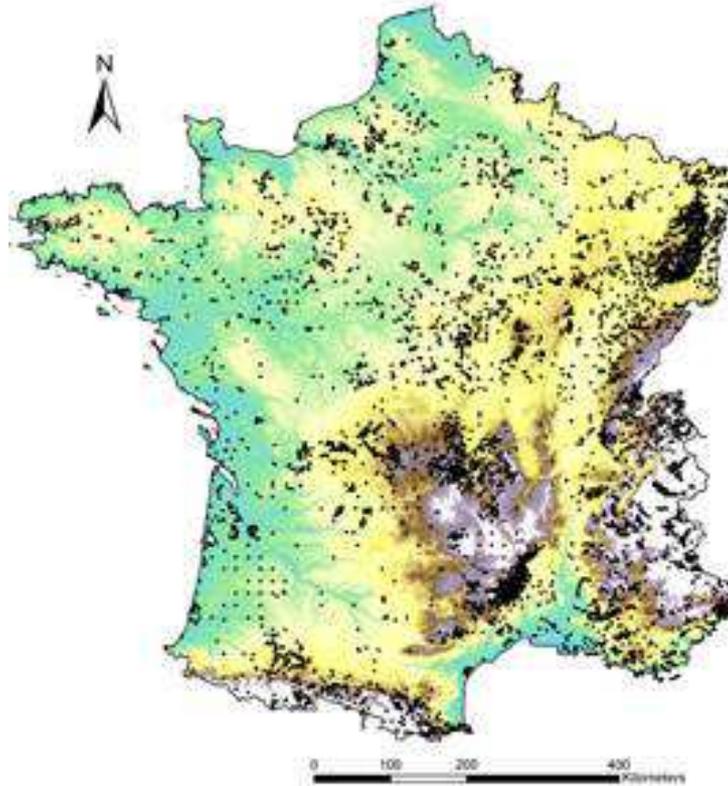


Figure 3.1: Location of the 6219 plots used to model plant species distribution.

For the three species, we evaluated the predictive ability of solar radiation. We compared distribution models realised without solar radiation values and others including Helios irradiation, considered alone or integrated in water balance calculations. In the first time, we modelled the species distribution according to four ecological variables relevant to characterisation of plant distribution (Franklin, 1995; Thuiller *et al.*, 2003; Moser *et al.*, 2005; Pinto and Gegout, 2005): mean annual temperature (MaT), mean annual precipitation (MaP), altitude, and soil pH. These variables were extracted from four GIS data layers: AURELHY model at 1 km² resolution for MaT and MaP (Benichou and Le Breton, 1987), DEM from the French Geographic Institute (IGN) at 50 m resolution for altitude, and pH from unpublished map elaborated with plant indicator values and used successfully to predict *Acer campestre* and *Vaccinium myrtillus* distribution (Coudun and Gégout, 2005b; Coudun *et al.*, 2006b).

Correlation between solar radiation and other variables used to model species distributions are poor: R^2 varies from 0.00094 for MaP to 0.066 for pH, ensuring the absence of multicollinearity problems during the distribution modelling phase.

Logistic regression was used to elaborate the models with a forward stepwise procedure to select the most relevant of these variables. At each step, we selected the variable having the maximal residual deviance (Coudun *et al.*, 2006b), tested with its quadratic form or if it not significant with the monotonic one (p-value < 0.001). The procedure was stopped when the adding of a new variable do not involve a significative increase of explained deviance or the remaining variables was not significant (p < 0.001). The quality of the model is characterised by explained deviance (D^2).

We then added to the initial candidate variables a supplementary one, in order to evaluate the direct correlation between modelled radiation and plant distribution, as well as its correlation through water balance, which is of crucial importance for plant distribution (Austin, 2002b). We compared effects of water balance calculated with the Thornthwaite formula (WBth), and water balance calculated with Turc's formula (Wbtu). These two water balance calculations obtained by subtracting PET to precipitation are well known since a long time and largely used in ecological modelling (Austin, 2002b). WBth is calculated with a PET formula which uses only temperature values and latitude (Rich *et al.*, 1995). The computation of solar radiation, combined with temperature values, allows to use Turc PET formula to calculate WBtu (Turc, 1961). We chose to calculate the value of the supplementary variable for June because of this month's importance for plant growth and distribution. The stepwise procedure was then run again including successively solar radiation, WBth and Wbtu, in complement to the initial Mat, MaP, altitude and soil pH variables.

1.3. Results

Annual solar radiation values ranged from 1200 to 7200 MJ/m², with a mean value near 4500 MJ/m² (Figure 3.2). The national map shows a latitudinal gradient with a radiation increase from north to south, with higher values in the Mediterranean area than on the Atlantic coast at the same latitude. The inset showing a little catchment in the Vosges mountains highlights the importance of topographic conditions on radiation in mountainous areas. For France, mean monthly values range between 880 MJ/m² in July and 350 MJ/m² in December. Maximum values are located on the southern slopes in the centre of the French Alps, and minimal values are both located in the north of France and on northern slopes in the mountains. The difference in radiation due to topography is as great in rugged mountains (cf. central Alps) as between the south and north of France.

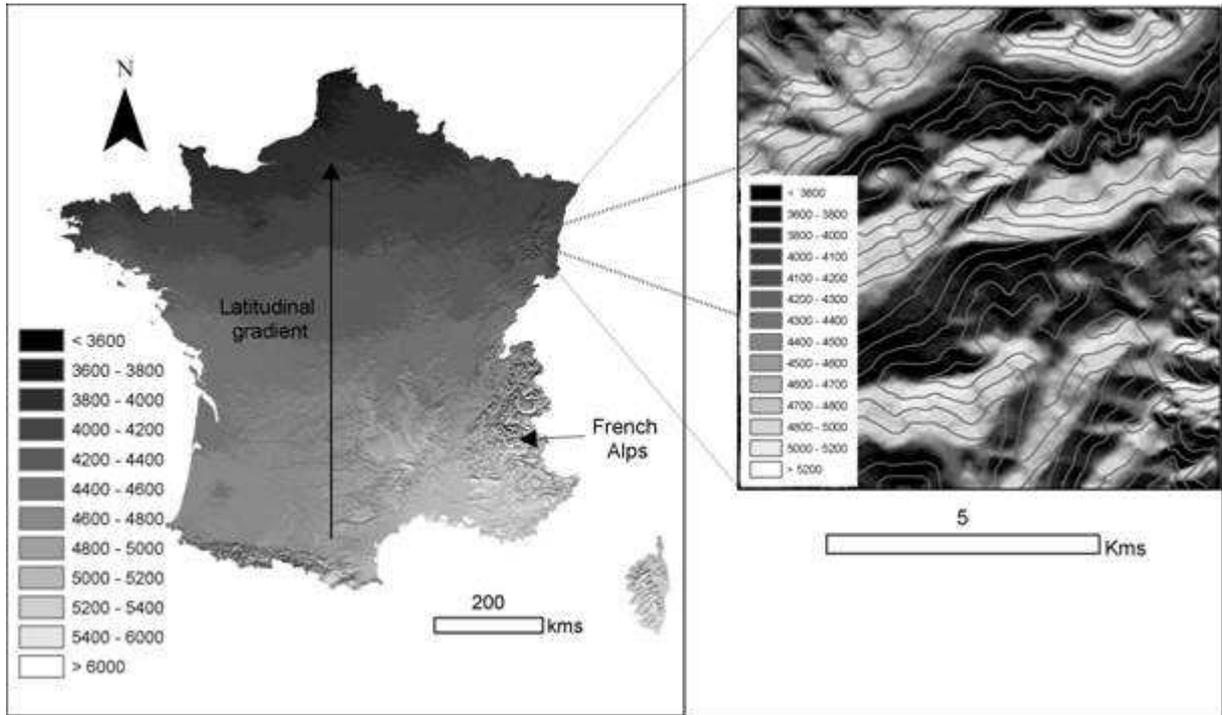


Figure 3.2: Annual solar radiation (MJ/m^2) simulated with the Helios program in France, with an inset showing Cornimont catchment in the Vosges mountains.

1.3.1. Validation of radiation model

The 88 stations used for the validation range from 0 to 2780 m in altitude, from 0 to 37 degrees in slope, and cover all aspects. The annual radiation, obtained by summation of the monthly values from the GIS model, is strongly correlated with those measured by Météo France (R^2 0.78), with a mean annual bias of $30.9 \text{ MJ}/\text{m}^2$ (less than 1%) (Figure 3.3, table 3.2). The mean absolute error is $194.50 \text{ MJ}/\text{m}^2$ for a mean global radiation value measured of $4450 \text{ MJ}/\text{m}^2$. 67% of stations present a difference between annual measured and modelled values less than 5 % of the measured values, and 93 % show a difference of less 10%, the maximum variation being 18 %. Ten of the stations giving the greatest underestimates are in the same region, in southeastern France (Figure 3.3). The problem of radiation estimation in this area could be due to differences in reflectance for the soils of Mediterranean regions, or an overestimation of cloudiness. For all stations, the examination of monthly values shows a summer overestimation and a winter underestimation of the model as compared to the measured data, the bias being reduced for the two equinoxes (table 3.2). The correlation between the model and the measured values is better in winter ($R^2 = 0.88$ in December or January, the lowest R^2 being 0.60 in April or May).

	January	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December	Annual
MF	128.7	190.9	350.1	454.8	582.6	619.3	648.5	571.6	397.4	253.9	147.0	105.4	4450.2
Helios	111.7	174.0	336.9	467.6	606.0	661.2	681.5	580.5	401.7	239.8	128.9	91.5	4481.2
bias	-17.0	-16.9	-13.2	12.8	23.4	41.9	33	8.9	4.3	-14.1	-18.1	-13.9	30.9
R ²	0.88	0.84	0.81	0.60	0.60	0.62	0.68	0.65	0.72	0.78	0.84	0.88	0.78

Table 3.2: Comparison of monthly and annual values of Helios radiation with 88 Météo France measurements (MF) (MJ/m²).

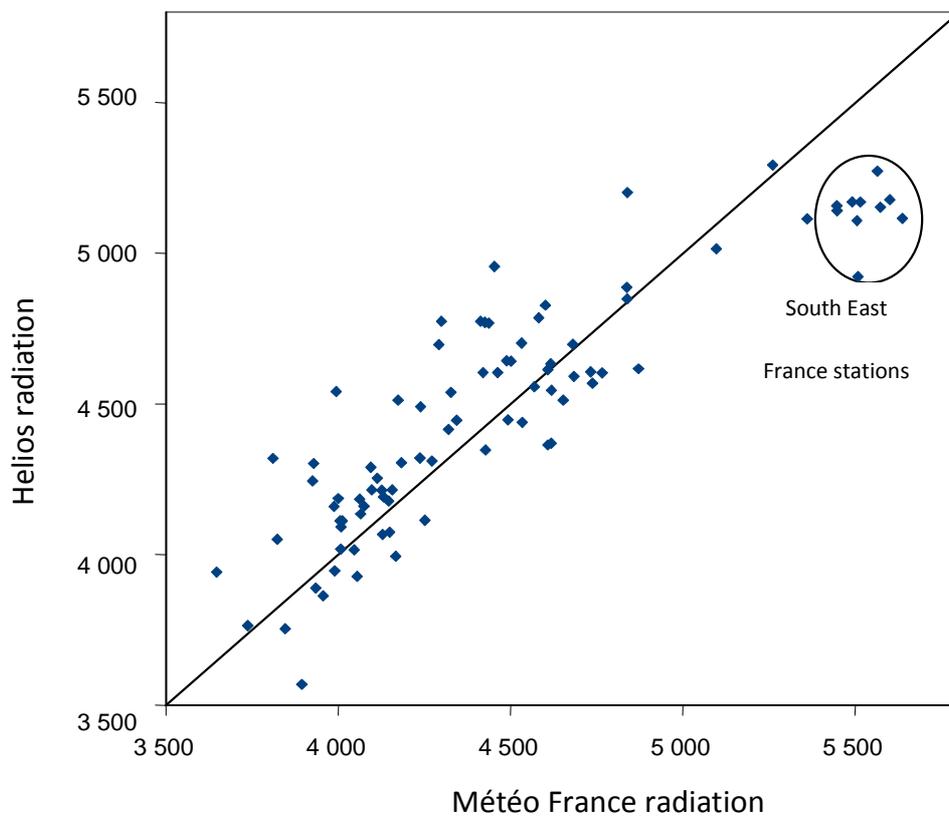


Figure 3.3: Relationship between annual solar radiation measured at Météo France stations and Helios values (MJ/m²)

We tested the Helios model using data from eleven measured ground stations with a slope of more than 5° (maximum value = 38°, mean value = 14°). These stations have a mean absolute error of 305 MJ/m² for a mean annual global radiation of 4417 MJ/m², which can be compared to 194.5 MJ/m² for all ground stations. However, it was not possible to link mean absolute error with slope ($p > 0.05$). This logical slight increase in error could be explained by the complexity of calculation in rugged areas, the fine scale variation of cloudiness (effect of

valleys or tops), and the precision of localisation of meteorological stations (100 m). The second limitation is the DEM resolution (50 m), which could average micro-topographic changes and modify slope and aspect values.

This GIS calculation, done for the median day and extrapolated to the month, does not show sizeable variation as compared to the monthly values obtained from the summation of all days of the month. The test made for 17 weather stations for March showed an average difference with measured value of 19.92 MJ/m² with the one-day calculation and 19.69 MJ/m² for the 30-day calculation. It is thus possible to calculate radiation over long periods using only the median day, which is quicker and sufficiently accurate. On the scale of France, the comparison with another origin of cloudiness (CRU data, (New *et al.*, 1999)) shows locally important differences. For example, we have about 1.20 oktas of variation for June with CRU data, in southwestern France, involving more than 11% of radiation differences, with worse results when using CRU cloudiness.

1.3.2. Sensitivity analysis

We characterised the relationship between the calculated global radiation and slope, aspect, altitude, latitude and cloudiness. An increase in cloudiness or latitude involves a decrease in radiation, while high altitudes receive more radiation than lower ones. For June, the difference in latitude between the south and north of France (approximately 10°) compensates for an elevation of 700 metres on radiation values: both involve a change of about 20 MJ/m² (Figure 3.4). The relationships between altitude or latitude and radiation are both almost linear. An increase of 100 metres in altitude involves an increase in radiation of 4.4 MJ/m² in December and 14.7 MJ/m² in June. Radiation values decrease naturally with latitude, this drop being greater at the equinoxes and smaller at the solstices, mainly at the summer solstice. For example, radiation decreases about 12.2 MJ/m² per degree of latitude for March, and 2.7 MJ/m² per degree of latitude for June.

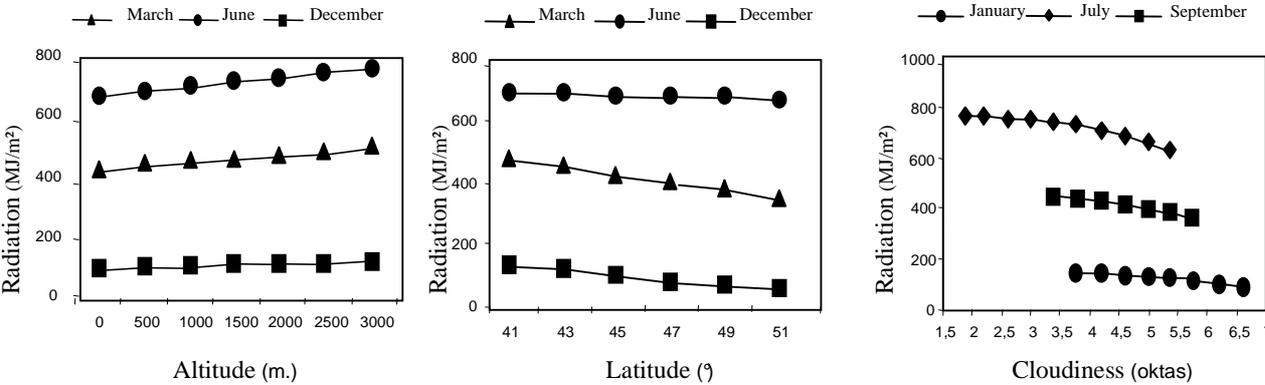


Figure 3.4: Variation of solar radiation for different conditions of altitude, latitude, and cloudiness (MJ/m²).

We tested variations of cloudiness for three months. January presents the maximum values of nebulosity (3.8 oktas and 6.6 oktas), July is the lowest cloudiness month (between 1.9 and 5.3 oktas), and September presents intermediate values (between 3.3 to 5.7 oktas). An increasing nebulosity between the two extremes recorded at the study site leads to a decrease for radiation of 18.3 MJ/m² per okta for January, 31.0 MJ/m² per okta for July, and 39.2 MJ/m² per okta for September (figure 3.4). Taking into account cloudiness in the calculations improves the model considerably, mainly in the north of France, which is cloudier, as we can see at the representative Météo France ground station of Luxeuil (47°47'12"N, 6°21'54"E, 271 metres altitude, yearly average cloudiness 5.5 oktas) (figure 3.5). For the 88 meteorological ground stations, use of cloudiness values decreases average solar radiation from 21% for December and January to 9% for August.

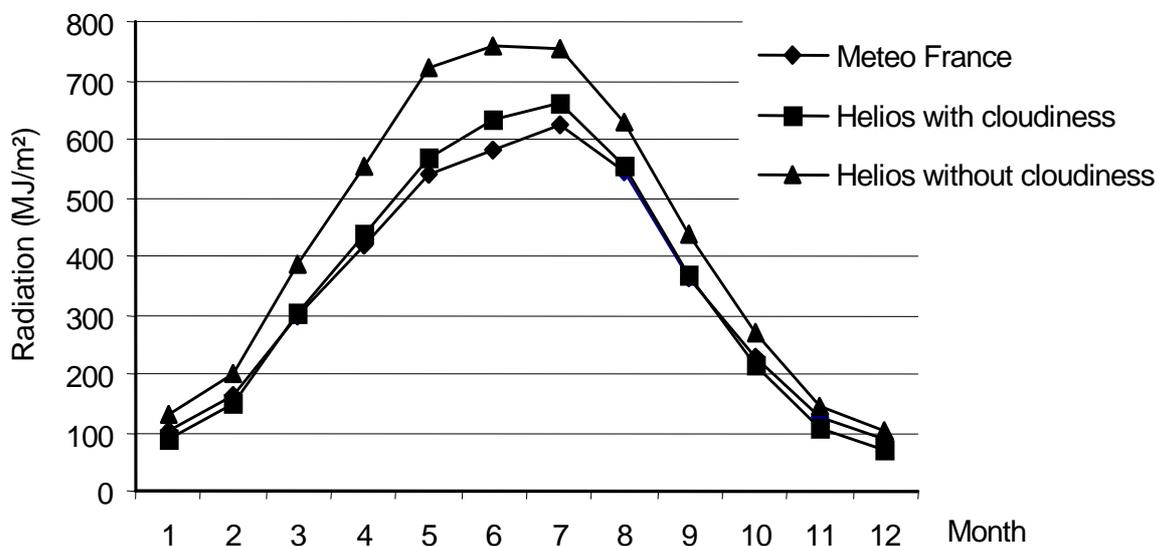


Figure 3.5: Solar radiation calculated with Helios with and without cloudiness for the Luxeuil

Change in radiation values following the increase in slope depends simultaneously on aspect and the period concerned (figure 3.6). An increase in slope corresponds to a decrease in radiation for east and west aspects (90 or 270°), and particularly for northern exposure. For the southern aspect, an increase in slope is linked to an increase in radiation in winter and to an initial increase followed by a decrease in radiation after 45° of slope in March and 30° in June, caused by the high position of the sun. Radiation variations according to aspect are sizeable for the highest slopes: for March, radiation ranges from 1 to 9 for a slope of 50°, and from 1 to 2 for a slope of 20°. The most important radiation variations due to the slope are observed for northern exposure: for example, the change in slope from 0 to 80° in June involves a division by 4, while the division is by 2 for southern exposure.

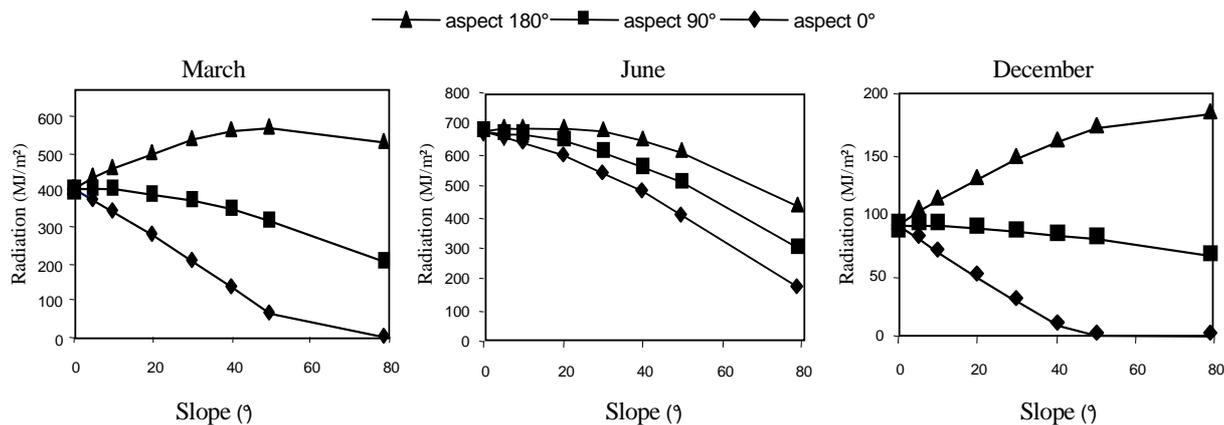


Figure 3.6: Variation of radiation with slope and aspect (MJ/m²)

	France (540,000 km ²)			Lorraine (24,000 km ²)			Cornimont (2.4 km ²)		
	Longitude 4°44'W to 9°33'E Latitude 41°20'N to 51°50'N			Longitude 4°53'E to 7°39'E Latitude 47°48'N to 49°37'N			Longitude 6°50'E to 6°57'E Latitude 47°57'N to 47°59'N		
	March	June	December	March	June	December	March	June	December
Altitude (< 3000 m.)	77	90	25	23	37	7	21	34	8
Cloudiness	106	152	45	5	8	5	0	0	0
Latitude	122	21	81	9	7	1	0	0	0
Aspect with slope 5°	59	24	22	35	24	14	48	29	18
Aspect with slope 10°	114	46	41	87	50	29	95	58	37
Aspect with slope 20°	224	91	81	172	98	57	187	115	72
Aspect with slope 40°	944	170	153	323	185	106	N	N	N

Table 3.3: Amplitude of radiation values (MJ/m²) obtained while varying successively each model parameter between its two extremes values for three nested areas. Altitude is limited to 3000 m., and slope to 40°. N = not observed.

However, radiation values are not distinguished by the same parameters for different scales. At a scale of a small study site, such as the Cornimont catchment area (2.4 km²), the local parameter changes in topography (slope, aspect, and to a lesser extent, altitude), explain the diversity of radiation values (table 3.3). The larger the surface of calculation, the more the effect of global parameter (latitude and cloudiness) increases, becoming more significant than altitude and aspect on gentle slopes in explaining the diversity of radiation values. For example, for gentle slopes (5°), the effect of latitude or cloudiness is most important than topography effect at the scale of France for March. However, for steep slopes (approximately 40°), aspect is the parameter involving the greatest radiation change on the scale of France. The incidence of parameter variations on radiation is also dependent on the time of year. This

is particularly true for aspects with high slope, and latitude, which is more important in March, and for cloudiness, which has a greater effect in June, for large territories.

1.3.3. Large-scale plant distribution modelling using solar radiation

The distribution modelling highlights a significant effect ($p < 0.001$) of calculated radiation for the three studied species. The D^2 with univariate radiation models reach 0.043, 0.018 and 0.100 for *Acer pseudoplatanus*, *Abies alba*, and *Quercus pubescens*, respectively. Temperature and precipitation are the most important variables in predicting the distribution of *Acer pseudoplatanus* and *Abies alba*, and pH is most important in predicting distribution of *Quercus pubescens*, according to the deviance criterion. Including solar radiation in the initial Altitude-MaT-MaP-pH model involves a significant increase in D^2 for the three studied species (Table 3.4). The response of *Acer pseudoplatanus* and *Abies alba* to solar radiation is decreasing, and the response of *Quercus pubescens* is increasing, according to knowledge of these species (Rameau *et al.*, 1993). Solar radiation acts in complement to other climatic or soil variables to explain these tree species distributions. The effect of water balance calculated using the Thornthwaite formula is significant for each species but it is systematically lower than the effect of water balance calculated with Turc's formula including solar radiation modelled with Helios (Table 3.4).

Species	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Quercus pubescens</i>
occurrence	819	1172	905
rad6	0,043	0,018	0,100
pH, MaT, MaP, DEM	0,184	0,332	0,328
pH, MaT, MaP, DEM + rad6	0,217	0,352	0,343
pH, MaT, MaP, DEM + WBth6	0,197	0,347	0,337
pH, MaT, MaP, DEMt + Wbtu6	0,235	0,364	0,358

Table 3.4: Occurrence of *Acer pseudoplatanus*, *Abies alba*, and *Quercus pubescens* ($n = 6219$), and explained deviance (D^2) for the models of distribution. June solar radiation (rad6), pH, mean annual temperature (MaT), mean annual precipitation (MaP), altitude (Alt), June Thornthwaite and Turc water balance (WBth6, WBtu6) are used depending on the models.

Each model was improved by addition of solar radiation, directly or included in water balance calculated with Turc's formula. The best results without radiation were obtained using WBth (respectively D^2 0.197, 0.347 and 0.337 for *Acer pseudoplatanus*, *Abies alba*, and

Quercus pubescens). When solar radiation is available, the best models used WBtu and D^2 increased to 0.235, 0.364, and 0.358 for the same three species.

1.4. Discussion, conclusion

Models using precise solar radiation taking topographical characteristics into account are generally carried out on a local to regional scale (Miller and Franklin, 2002; Ohmann and Gregory, 2002), but not on a larger scale, such as a country or continent (Turner *et al.*, 2004; Thuiller *et al.*, 2005b), due to the difficulty of calculating accurate data. Also, solar radiation is rarely used to model plant distribution over large territories.

We elaborated the Helios program, necessitating few input parameter largely available over the world, in order to calculate fine resolution spatially distributed solar radiation over large areas, with good accuracy. Helios, checked for France by comparing model outputs with data measured at weather stations, distinguished both global variability and local topographic conditions, which is not possible directly with interpolations from weather station or with layers provided by satellite imagery (Hofierka and Suri, 2002). We showed by a sensitivity analysis the importance of each one of these components depending of the scale, topographical effects having a major effect until regional scale, but requiring to be combined with latitude and cloudiness beyond.

The tests carried out stressed the importance of cloudiness to limit bias of radiation estimations at broad scale. Mean annual overestimation of the calculated radiation was 0.7% for the 88 weather stations used with the overcast model, and 17.25% with the clear sky model. Cloudiness improves consequently the model despite the few meteorological stations used for interpolation. In our study, the interpolated ground measurements from a meteorological network are more efficient than CRU datas (New *et al.*, 1999), that can nevertheless be used if no meteorological station datas are available.

It is difficult to compare the results of this calculation with data from other studies because of the lack of published validation for many models, and the important differences in methodology for the others. Reuter *et al.* (Reuter *et al.*, 2005) calculated differences between measured values and simulated irradiance with the SRAD model for two weather stations in Germany, with differences of 6.34% and 7.31% for July, compared with 5.09% for the July average of the 88 weather stations used in this study. Kang *et al.* (Kang *et al.*, 2002) also compared the results of three different models with 5 weather stations located in Korea and

obtained a 16.8% underestimation for the annual values with one model and an overestimation of respectively 20% and 1.6% for the two other models, compared with a 0.7% overestimation by Helios in our study. Nevertheless, calculations should be done at the same place, with the same protocol and with the same ground control points to compare the effectiveness of different models.

Helios is suited to large-scale plant distribution studies: it enhanced directly or indirectly, through water balance, the predictive performance of the models for the three species studied. Using solar radiation in water balance based on Turc formula for PET calculation seems to be more effective than its use alone. The efficiency of this index is confirmed by its successful use in tree growth prediction (Pinto *et al.*, accepted). The spatially-distributed nature of information provided by Helios allows to include solar radiation in predictive distribution maps of plant species.

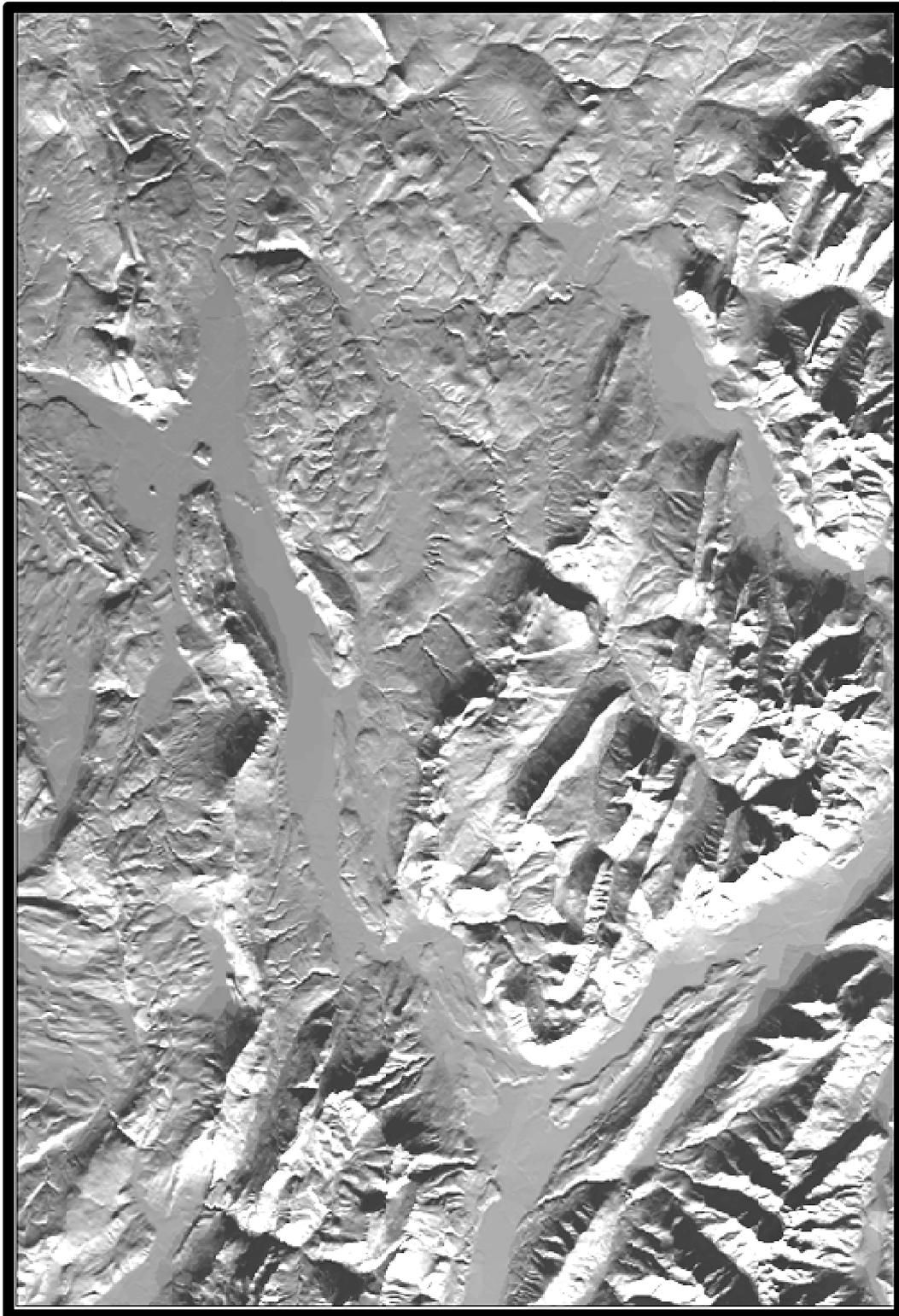
The model could be improved in different ways. The amount of clouds may vary in short distances, particularly in rugged terrain where we shown radiation estimations are less well estimated than elsewhere. A refinement of spatial and temporal cloudiness variability could be a major improvement, using satellite cloud measurements for example. The quality of the DEM is also important : errors in slope and aspect values as well as DEM resolution can generate significant differences in results. Make varying albedo depending of soil cover and season instead of the use of a constant value should also improve evaluation of terrain-reflected irradiance, particularly in mountainous areas where snow coverage has a high albedo, or in Mediterranean regions where the vegetation cover is discontinuous and the solar radiation systematically under-estimated. However, the estimation of this variable requires precise information about land cover, difficult to obtain at fine resolution. The best numerical data available for Europe is the 1 km² gridded Corine Land Cover layer. It could be possible to estimate values of albedo per vegetation units, or to directly use albedo values recorded by remote sensing. The estimation of radiation at soil level under forest cover could also be developed, for example using locally hemispherical viewshed or a Lidar DEM to obtain spatial information about tree shadowing.

Plant distribution modelling require to work over large territories, the extent of the study site should range beyond the observed environmental limits of the species distribution to identify all the conditions the species can live. However, large scale models generally don't take into account topography effect which is an important driver of ecological processes that acts as a local filter, allowing to distinguish favourable from unfavourable habitats inside the species range areas. Also, producing ecological GIS layers describing finely biophysical factors over large territories is an important stake in the next years. Our work allows to produce fine resolution solar radiation maps, and, by combination with other climatic datas, to derived drought indices, easy to use for plant ecologists from local to large scale. These data

allow to improve spatial distribution models and species behaviour analysis, an information particularly useful for ecosystem management in the actual global change context.

Acknowledgements

The authors wish to thank the anonymous reviewers for their valuable comments. This study was carried out with financial support from the Forest Ecosystems public-interest group (GIP-ECOFOR).



Rayonnement solaire dans le massif des Bauges et les préalpes de Savoie

2. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models

Article 2 : Piedallu, C., Gegout, J., 2008. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology* 148, pp 1696-1706.

Abstract

Plant ecologists have recognized the importance of solar radiation for decades but have difficulty measuring it on plots. Proxies recorded on the ground or geographical information system (GIS) indices processed with a digital elevation model (DEM) have generally been used. Here we compare the efficiency of different methods of estimating spatially distributed topographic solar radiation, from the simplest ones (proxies based on slope, and sine or cosine transformed values of aspect) to more elaborate ones using a GIS program suited to calculations of monthly clear sky and overcast solar radiation. We used a 50-metre DEM to estimate solar radiation with these different methods for the whole of France (550 000 km²). Radiation indices were compared with ground measurements from meteorological stations and used to model the distribution of silver fir (*Abies alba*), sycamore (*Acer pseudoplatanus*), and downy oak (*Quercus pubescens*), forest species known to be sensitive to light. Results show that sine and cosine of aspect, combined or not with slope, are inefficient at simulating solar radiation over large areas. Solar radiation, calculated for clear sky and especially including cloud cover, is more relevant, leading respectively to an R² of 0.46 and 0.78 between measured and predicted annual radiation. Calculation with cloud cover appears to be the most efficient index for improving distribution models for the three species studied. Slope and aspect transformations are less efficient than the GIS calculations, but the difference between these proxies decreased on a local scale. Using both with GIS solar radiation, cosine of aspect, with or without interaction with slope, slightly improves distribution models on a local scale, but this effect attenuates with increase in area studied. We conclude that the effect of proxies studied is scale-dependent, but GIS-based calculation including cloudiness variability is more appropriate than topographic proxies or clear sky models in estimating solar radiation and improving the efficiency of plant distribution models.

Keywords: solar radiation, topographic proxies, geographical information system (GIS), digital elevation model (DEM), plant distribution models, vegetation modelling.

2.1. Introduction

Vegetation studies require accurate data over extensive areas in order to model species distribution on the scale of their distribution area (Guisan and Thuiller, 2005). This is made possible by the development of large databases (Brisse et al., 1995; Gégout et al., 2005), improvements in sampling methods (Elith et al., 2006) and computing capacity. Solar radiation plays an important role in the distribution, composition, and productivity of ecosystems through photosynthetic activity (Satterlund and Means, 1978; Gates, 1980) and contributes to several parameters of the water balance (including air and soil heating, evapotranspiration, wind, snow and ice melt.) (Lebourgeois and Piedallu, 2005; Pierce et al., 2005). Many authors have sought to link solar radiation and the distribution or the productivity of plant species or communities (Franklin, 1998; Tappeiner *et al.*, 1998; Zimmermann and Kienast, 1999; Meentemeyer *et al.*, 2001; Dirnbock *et al.*, 2003).

Modelling plant distribution commonly requires information on both the presence and absence of species, recorded on the ground, and values of ecological factors in the same plots. These explanatory factors can be recorded in the field or obtained by combination with GIS data layers. Measuring long-term solar radiation directly on plots is unrealistic over large areas, due to the number of plots necessary to establish relevant distribution models (Coudun and Gégout, 2006a). Few ground meteorological stations record these data, which are among the climatological values least frequently measured (Pierce et al., 2005; Yang et al., 2006).

Researchers have therefore used other methods to estimate radiation on plots. The simplest is to use proxies based on slope or aspect, which are based on local differences in radiation. These variables are often used because they are easy to measure or calculate (Carroll et al., 1999; Clark et al., 1999). Aspect being a circular variable, ecologists use a sine or cosine transformation to obtain a continuous gradient, stressing the north-south or east-west gradient (northness or eastness). The sine or cosine-transformed aspect values can be recorded on the ground or determined by GIS indices processed with a DEM (Austin et al., 1990; Pierce et al., 2005). Development of GIS technology since the early 1990s has enabled researchers to elaborate more sophisticated models of solar radiation (Wilson and Gallant, 2000; Kang *et al.*, 2002). These provide geographical information for any point of the study site, using different more or less simplified methods of calculation. They are recognised to be in general cost-efficient and well suited to topographically complex areas (Rich *et al.*, 1995b; Hofierka and Suri, 2002), and are commonly used in ecological studies (Guisan et al., 1998; Zimmermann and Kienast, 1999).

The efficiency of these methods of radiation estimation has received little attention, although they have been used in many ecological studies, and important differences have already been noted between different data sources (Aber and Freuder, 2000). Slope and aspect

transformations represent an indirect gradient related to distribution of vegetation, and their effect is principally presumed to be linked to solar radiation (Austin, 2002). These proxies do not include effect of latitude and cloud on sunshine duration, and the same radiation value could arise from different combinations of slope and aspect when large areas are considered. However, they are considered interesting because they are generated without much loss of precision compared with biophysical indices (Guisan and Zimmermann, 2000). Solar radiation calculated with GIS models represents direct gradients having physiological effects on plants and is preferable to indirect gradients, the source of correlation with vegetation having been identified (Austin, 2002). However, different programs are used for solar radiation calculations, with variable success (Kang et al., 2002), making comparisons difficult. Many of them do not consider large-scale modulators like variations in cloud cover, and the effect of this simplification for predictive modelling has been little studied. The predictive ability of these different indices in modelling plant distribution is incompletely defined and previous studies have encountered difficulties in establishing the best explanatory variable to predict vegetation patterns, from slope or aspect transformed indices or potential solar radiation (Franklin et al., 2000; Miller and Franklin, 2002). Some authors also argue that solar radiation is not enough to describe vegetation/environment correlations and that microclimate represented by aspect and slope must be considered (Austin, 2005).

The aim of this study was to compare different methods of solar radiation estimation, to evaluate their contribution to measurements and their efficiency in plant distribution models. Five methods of calculation were used, i) sine transformation of aspect, ii) cosine transformation of aspect, iii) interaction between slope and cosine of aspect, iv) cloud-free solar radiation model, v) solar calculation modelled using cloud cover values. We used the Helios program (Piedallu and Gégout, 2007) to model solar radiation. We chose this program because it takes into account both local topographical (slope, aspect, shadowing) and global parameters (latitude, cloud cover), and requires few, easy-to-obtain input parameters: only DEM and cloud cover values from meteorological ground stations are needed. We compared these different methods in order to estimate i) if solar radiation calculated with GIS models performs better than slope-aspect transformations, ii) for the GIS models, if the method of calculation or the period considered have an influence on the results, iii) if the predictive ability of the different proxies is scale-dependent, iv) if the use of slope-aspect transformations enhances the species distribution models that include GIS processed solar radiation.

The five different solar radiation indices were implemented for France (550000 km²) at the finest available resolution covering the whole country (50*50 m grid resolution). To assess their quality, modelled radiation data were compared with a dataset of measured values collected from meteorological stations. Their ability to predict species distribution was then evaluated by modelling on different scales the distribution of three plant species known to be sensitive to light: silver fir (*Abies alba*), sycamore (*Acer pseudoplatanus*), and downy oak (*Quercus pubescens*).

2.2. Methods

2.2.1. Estimation of solar radiation

Slope and aspect were derived from the French National Geographic Institute (IGN) Digital Elevation Model at 50 m resolution with ArcGIS 9.0 software. Aspect was converted to linear measures of eastness and northness by sine and cosine transformation. Cosine of aspect was then multiplied by slope to include inclination variability in the proxy.

Helios, a GIS program (Piedallu and Gégout, 2007), was used to estimate clear sky (Helios) and overcast solar radiation (Helios-c). This program computes hourly shortwave radiation by adding direct, diffuse, and terrain-reflected components (Duguay, 1993; Dubayah and Rich, 1995). The calculation is determined by three groups of factors: geometric relations between the sun and the earth's surface, topographic factors, and atmospheric attenuation (Gates, 1980). Geometric relations between the sun and the earth's surface are calculated with astronomic formulae, involving variations of solar radiation with time and location. Topographic factors are calculated using a DEM to characterise the angle of incidence of insolation. Sky obstruction by surrounding topography is simulated by determining the projection of a luminous ray on the DEM, limiting direct radiation in mountainous terrain by shadowing. Atmospheric attenuation due to gases and solid or liquid particles depends on the thickness of the atmosphere, and is calculated according to altitude, which can be determined with a good level of precision (Hetrick *et al.*, 1993b; Wilson and Gallant, 2000).

Many programs used in plant ecology calculate solar radiation for clear sky, although clouds greatly attenuate the values (Dubayah and Loechel, 1997; Hofierka and Suri, 2002). In Helios, attenuation by clouds is considered separately, allowing the use of different sources of data. The overcast conditions are calculated using empirical equations based on extrapolation of average monthly cloud cover measured at ground meteorological stations, the cloud attenuation factor being defined by Kasten and Czeplak (1980).

2.2.2. Evaluation of the five solar radiation indices

The five radiation indices (sine and cosine of aspect, combination between slope and cosine of aspect, clear sky and overcast solar radiation) were calculated for the whole of France (540 000 km²) at the 50 * 50 m resolution. In order to reduce computer time, solar radiation was calculated for each month of the year by interpolating monthly values from the median day for each of the 12 months. A cell by cell analysis on the 50 meter square grid was

used to calculate coefficient of determination (R^2) between the different estimations for the whole of France.

The five calculation methods were compared with solar radiation measured in meteorological stations of the Météo France network. We selected 88 weather stations distributed throughout France, not including those used for the cloud cover calculations, and located with an accuracy of 100 metres. They range from 0 to 2780 m in altitude, from 0 to 38 degrees in slope, and cover all aspects. The decadal values were collected over the period 1971-2002 and were aggregated to calculate monthly averages in order to be compared with radiation indices. The selected stations have a minimum of 5 years of recording for each decade studied. The quality of the five estimations was evaluated by the determination coefficient (R^2) between measured and calculated values.

2.2.3. Effect of different solar radiation estimations in plant distribution models

To estimate if the different methods of solar radiation estimation could improve vegetation models, we modelled plant distribution with stepwise logistic regression for three forest species known to be sensitive to light: silver fir (*Abies alba*), sycamore (*Acer pseudoplatanus*), and downy oak (*Quercus pubescens*). Silver fir is a 35-45 m coniferous tree, common in the mountain ranges of France and Europe, and sycamore is a 20-30 m deciduous tree, principally distributed in continental Europe and eastern France. These two species are known to be reliant on atmospheric moisture (Rameau et al., 1993). Downy oak is a 10-25 m sub-Mediterranean heliophilous and thermophilous tree, present in the southern two thirds of France.

The presence/absence of these tree species was extracted from the EcoPlant (Gégout et al., 2005) and Sophy (Brisse et al., 1995) databases, which store plots with floristic inventories from all over France, located with 5 to 1000 m precision (Figure 3.7). We used a sample of 6184 plots stratified according to latitude (3 strata: 41-45°, 45-47.5°, 47.5, 51°), slope and aspect (3 strata: slope less than 5°, more than 5° in north slope ranging between 270° and 90°, more than 5° in south slopes ranging between 90° and 270°). This stratification meant that there was approximately the same number of plots on each slope, aspect, and latitude ranges. Plots too close to each other were eliminated in order to ensure a minimum distance of 1000 m between plots and thus avoid problems in distribution modelling linked to spatial autocorrelation (Diniz-Filho et al., 2003). For France, prevalence of sycamore is 13%, downy oak 14.5%, and silver fir 19% in the dataset.

In order to detect an effect of scale, different levels of analysis were defined, covering the range of scales classically observed for plant distribution modelling studies. The first one is the whole of France (550000 km²), which is divided into four parts of similar area to give level 2, (about 130000 km²) (Figure 3.7). Level 3 is obtained by splitting one part of level 2 into four (about 32000 km² per site), and for level 4 the same operation is achieved with one part of level 3 (about 8000 km² per site). We then obtained 13 study sites organised on 4 levels of decreasing size area. From the 6184 plots available at level 1, the number of remaining plots range from 717 to 2357 for level 2, from 375 to 764 for level 3, and from 146 to 229 for level 4, depending on the area considered.

Coordinates of the plots were intersected with GIS layers to obtain a dataset containing binary values showing presence or absence of the three studied species, and values of ecological factors including the five indices of radiation. The ecological response of silver fir, sycamore, and downy oak was derived from logistic regression, one case of a generalised linear model (GLM) family, and one of the techniques most frequently used to model species distribution (McCullagh and Nelder, 1997; Guisan and Zimmermann, 2000; Austin *et al.*, 2006). This method characterises the probability of occurrence of the species according to one or more environmental predictors. The goodness of fit was evaluated by calculating AUC, the area under the receiver operating characteristic curve (Fielding and Bell, 1997). We first defined the ecological response of the studied species according to the five different solar radiation indices for each geographical scale. Quadratic terms of the predictors were systematically used to consider curvilinear responses. Models were generated only when the number of occurrences exceeded 20. For clear sky and overcast Helios calculations, temporal variability was considered by examination of monthly and annual value effects.

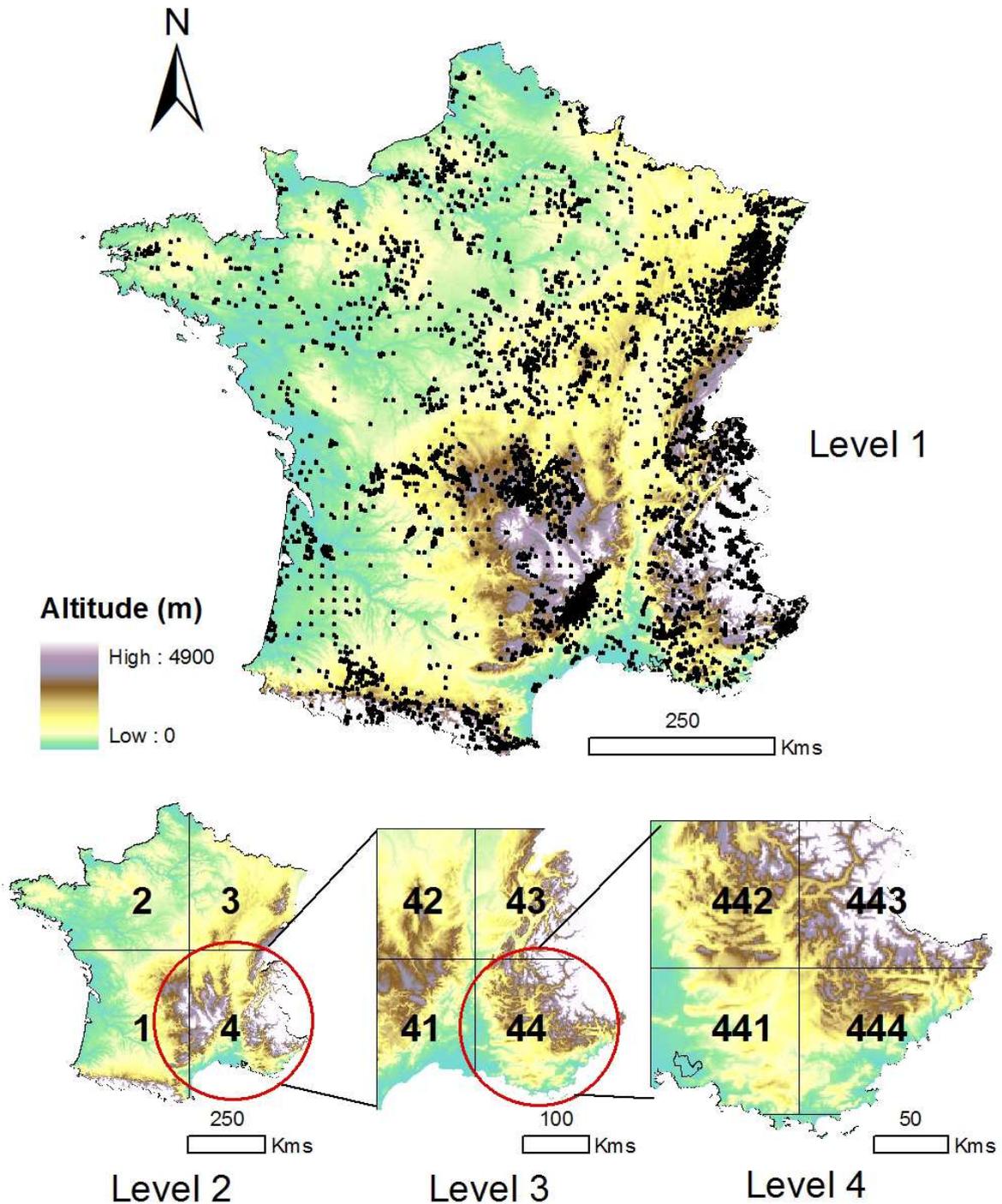


Figure 3.7: Location of the four levels of analysis used to evaluate predictive ability of the five solar radiation indices. Each level is divided successively into four parts in order to study species distribution across geographical scales. Black dots represent the location of the 6184 plots used to model plant distribution.

In order to analyse if solar radiation adds a complementary effect to other environmental variables, we modelled plant response according to each of the radiation indices added to four important ecological variables (Franklin, 1995; Thuiller *et al.*, 2003; Moser *et al.*, 2005): mean annual temperature (MaT), mean annual precipitation (MaP), altitude, and soil pH. These variables were extracted from four GIS data layers: AURELHY model at 1 km² resolution for MaT and MaP (Benichou and Le Breton, 1987), DEM from the French Geographic Institute (IGN) at 50 m resolution for altitude, and pH from unpublished maps drawn up with plant indicator values and used successfully to predict *Acer campestre* and *Vaccinium myrtillus* distribution (Gégout *et al.*, 2003; Coudun *et al.*, 2006a; Coudun and Gégout, 2007). A forward stepwise procedure was used to select the most relevant of these studied variables. For each one, the variable with its quadratic form was tested. The simple form of the variable (monotonic form) was then selected when the quadratic form was not significant ($p < 0.001$). The procedure was continued until adding a new variable did not produce a significant increase in the explained deviance. Finally GIS solar radiation indices were added to other environmental variables simultaneously with each of the topographic variables (i.e. eastness, northness, and interaction between northness and slope) in order to evaluate if both the proxies enhance plant distribution models.

2.3. Results

2.3.1. Calculation and mapping of the solar radiation indices

Eastness, northness, interaction between northness and slope, monthly and annual values of solar radiation with and without cloud cover, were calculated for France and mapped. An extract of maps showing the western part of the Alps highlights the importance of topographic conditions in mountainous areas (Figure 3.8). On the scale of France, maps of solar radiation, with and without cloud cover, show a latitudinal gradient with a radiation increase from north to south (Figure 3.9). Annual radiation calculated without cloud cover (Helios) ranged from 1400 to 8000 MJ/m², with a mean value of 5200 MJ/m². Annual values calculated with cloud cover (Helios-c) are logically lower, ranging from 1200 to 7200 MJ/m², with a mean value of 4500 MJ/m². The effect of cloud cover accentuates latitudinal effect and longitudinal variations. For example, regional climate such as high insolation in the Provence area is highlighted (noted A in the Helios-c map), as compared with the relatively low insolation of the Basque region at the same latitude (noted B) (Figure 3.9).

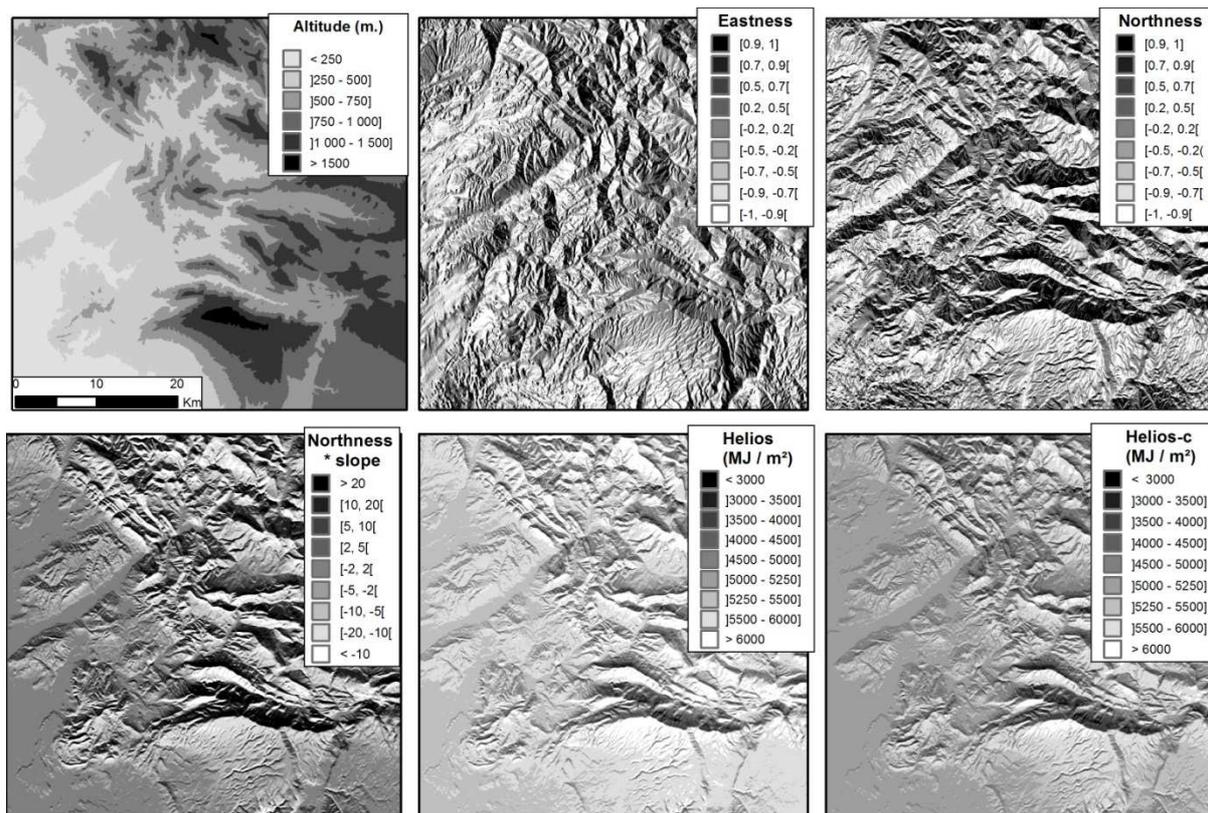


Figure 3.8: Sections of the national maps centred on the western Alps, showing different indices of solar radiation in rugged terrain. The calculations of eastness, northness, interaction between northness and slope, clear sky and overcast calculation with Helios (respectively Helios and Helios-c) are mapped.

Correlations between sine of aspect and the other radiation indices are very low for France (R^2 less than 0.02). They are higher between annual solar radiation simulated with Helios using cloud cover and cosine of aspect ($R^2 = 0.36$), or interaction between cosine of aspect and slope ($R^2 = 0.62$). The clear sky Helios model is more linked to topographical proxies than the overcast one : R^2 is 0.83 with interaction between cosine of aspect and slope (it was 0.62 with the overcast model). Interaction between cosine of aspect and slope is the best measure that can be recorded on the ground correlated with modelled solar radiation on a nationwide level. The maximal correlation is reached between annual values calculated by Helios, with and without cloud cover (R^2 0.89). On a local scale, correlations between the GIS model and topographical proxies increase: for example R^2 is 0.93 between Helios-c and interaction between cosine of aspect and slope for 8000 km² areas (level 4) compared to 0.62 on a national scale.

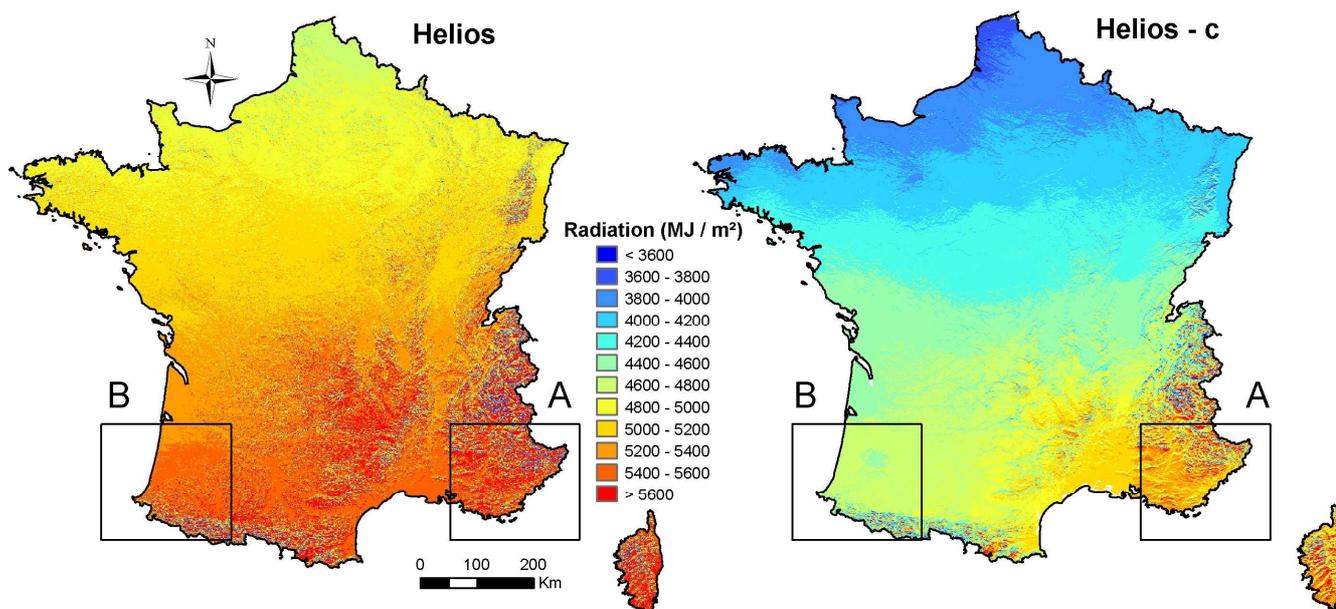


Figure 3.9: Annual solar radiation in France, calculation for clear sky (Helios) and overcast sky (Helios-c) (MJ/m²). A: Provence with high irradiation, B: Basque region at same latitude with lower irradiation showed by Helios-c.

2.3.2. Relation between measurement and the different indices of solar radiation

Correlations between indices and measurements of solar radiation made on a national scale differ greatly depending on the method used. Sine of aspect, cosine of aspect, with and without interaction with slope, show a very weak link with Météo France measurements (maximum $R^2 = 0.02$, Table 3.5). The solar radiation calculated without cloud cover shows higher correlation, but a lower one than the overcast calculation, for monthly and annual values (R^2 0.78, against 0.46 for clear sky radiation). The correlation between the Helios models and the measured values shows important variability depending on the period considered, the estimation being better in winter than in the other seasons. For the clear sky model, R^2 values ranged from 0 in June to 0.76 for December, while overcast model, R^2 ranged from 0.60 in May to 0.88 in December.

	Jan.	Feb.	March	April	May	June	July	August	Sept.	October	Nov.	Dec.	Annual
Eastness	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.01	0.00
Northness	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
North * slope	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Helios	0.72	0.62	0.53	0.29	0.01	0.00	0.12	0.25	0.46	0.58	0.68	0.76	0.46
Helios-c	0.88	0.84	0.81	0.60	0.60	0.62	0.68	0.65	0.72	0.78	0.84	0.88	0.78

Table 3.5: Coefficient of determination (R^2) between measured solar radiation for France (88 Météo France ground stations) and five radiation indices: eastness, northness, interaction between northness and slope, solar radiation estimated without cloud cover (Helios) and including cloud cover (Helios-c)

The clear sky model presents a mean absolute error of 778.8 MJ/m² and a mean annual bias of 750.9 MJ/m², representing an overestimation of the ground measurement of 14% (Figure 3.10). Taking cloud into account, bias drops to 30.9 MJ/m² (less than 1%) and the mean absolute error to 194.5 MJ/m². When cloud cover is not taken into account, radiation at only 7 ground stations is underestimated. Radiation of the others is largely overestimated, 73 of them exceeding 500 MJ/m² for annual values. Including cloud cover in the calculation, only 7% of stations present an annual variation exceeding 10% around the measured mean annual value. 10 Météo France stations located in the Mediterranean basin are underestimated, probably due to cloudiness overestimation or an albedo effect.

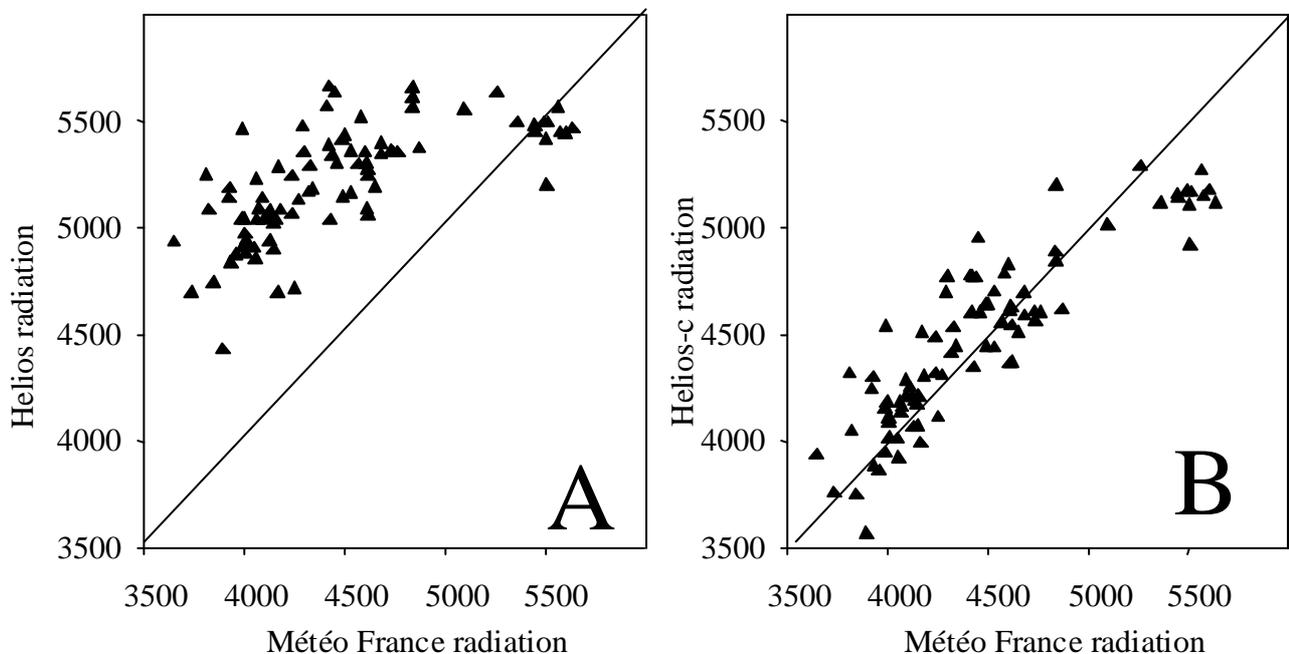


Figure 3.10: Relationship between annual solar radiation measured for 88 Météo France stations scattered throughout France and Helios values ignoring cloud (A) and including cloud (B) (MJ/m²)

We analysed the five radiation indices with a subset of eleven ground stations with a slope of more than 5°. Correlation remained very low for slope-aspect transformations, not exceeding an R^2 of 0.02 with annual values of measured radiation. We found a marked decrease in correlation for annual values without cloud cover, with an R^2 of 0.13 which can be compared with 0.46 for the set of all ground stations, and a smaller decrease for the cloud-cover model with an R^2 of 0.50 reduced from 0.78.

2.3.3. Effect of solar radiation indices on plant distribution modelling

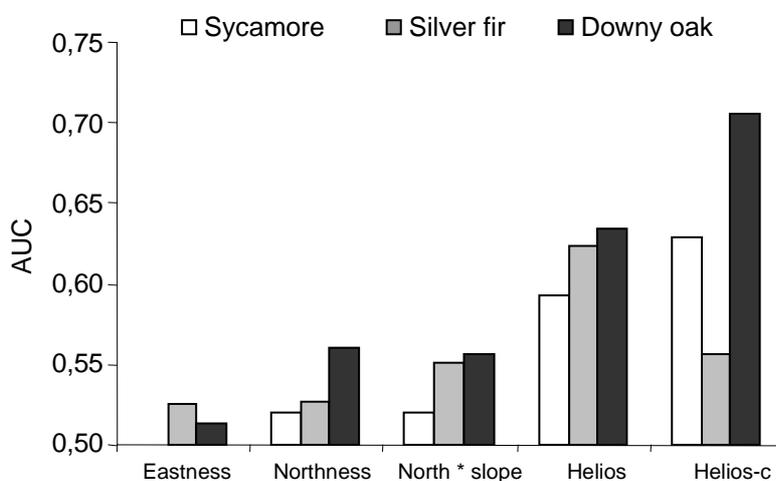


Figure 3.11: AUC for the univariate distribution models for sycamore, silver fir, and downy oak ($n = 6184$) derived on a national scale for France. Eastness, northness, interaction between northness and slope, solar radiation for clear sky (Helios) and including cloud (Helios-c) for the entire year are successively evaluated.

Univariate models between irradiation proxies and the three species distribution show that slope and aspect transformations were poorly relevant on a nationwide scale (Figure 3.11). These indices have consistently lower AUC than the annual values obtained with the GIS-based models. The highest ability to predict sycamore and downy oak distribution was observed with annual Helios-c (AUC values respectively 0.63 and 0.71). For silver fir, the best prediction was obtained using the Helios annual clear sky values (AUC = 0.62). The response of sycamore and silver fir to solar radiation is decreasing, whereas the response of downy oak is increasing, according to the ecological knowledge of this species (Rameau et al., 1989; Rameau et al., 1993). The better performance of GIS calculated solar radiation compared with slope-aspect transformations was observed for each geographical scale studied (Figure 3.12), except for downy oak at the most reduced area (level 4, 8000 km²). Except for the eastness variable, which was always inefficient whatever the scale, the differences

between the estimations dropped with the decrease in the area studied, both between the Helios model and slope-aspect transformations, and between the clear sky and the cloud cover GIS models. The better performance of the clear sky model compared with the model including cloud, observed on a national scale for silver fir, was not confirmed when considering more reduced areas. Northness and interaction between northness and slope were the best of the slope-aspect indices and their predictive ability seems to be relatively similar. Their effectiveness is close to that of solar radiation models when studying 8000 km² areas.

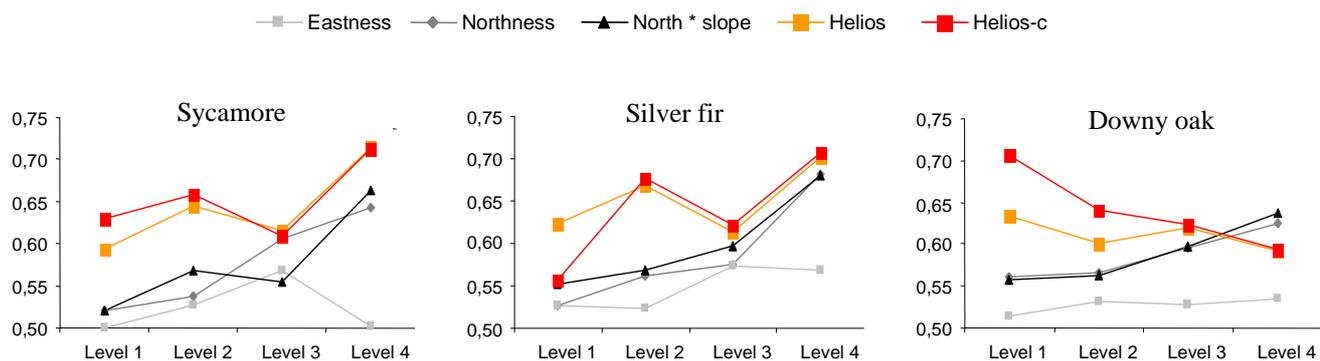


Figure 3.12 : Mean AUC for the univariate models of distribution for sycamore, silver fir, and downy oak calculated on 4 different scales (Level 1 = France, 550000 km², level 2 ≈ 130000 km², level 3 ≈ 32000 km², level 4 ≈ 8000 km²). Eastness, northness, interaction between northness and slope, are successively evaluated, and compared with annual solar radiation for clear sky (Helios) and including cloud (Helios-c).

The response of sycamore, silver fir and downy oak fits better with monthly values of radiation during winter and summer months than with annual values (Figure 3.13). It corresponds to the winter and summer solstice periods (21st December and 21st June), i.e. the periods when the sun is at its lowest and highest positions. When the effect of cloud cover is removed, the summer effect disappears for sycamore and downy oak, for which AUC decreases from 0.72 to 0.55 for June. For silver fir, in contrast to the other species, the clear sky model performs better than the cloud cover model for most of the year, though not for the winter period.

The studied indices of solar radiation were used in combination with climate and soil variables in order to predict plant distribution on a national scale. We chose, for solar radiation, to select the synthetic annual values, and monthly calculations for June and December, these periods being identified as important in the preceding analysis. On a national scale, correlations were poor between solar radiation proxies and other environmental variables used to model species distributions. R² ranged from 5.10⁻⁵ between MaP or pH and

sine of aspect to 0.066 between pH and Helios-c for June. Solar radiation estimated with the Helios-c model was not linked to environmental predictors: R^2 was 0.03 with MaT, 0.02 with altitude, and 0.003 with MaP. These low correlations ensure the absence of multicollinearity problems during the distribution modelling phase. The four variables are taken into account in monotonic or quadratic form in the downy oak and silver fir models, while altitude has no significant effect in the sycamore model.

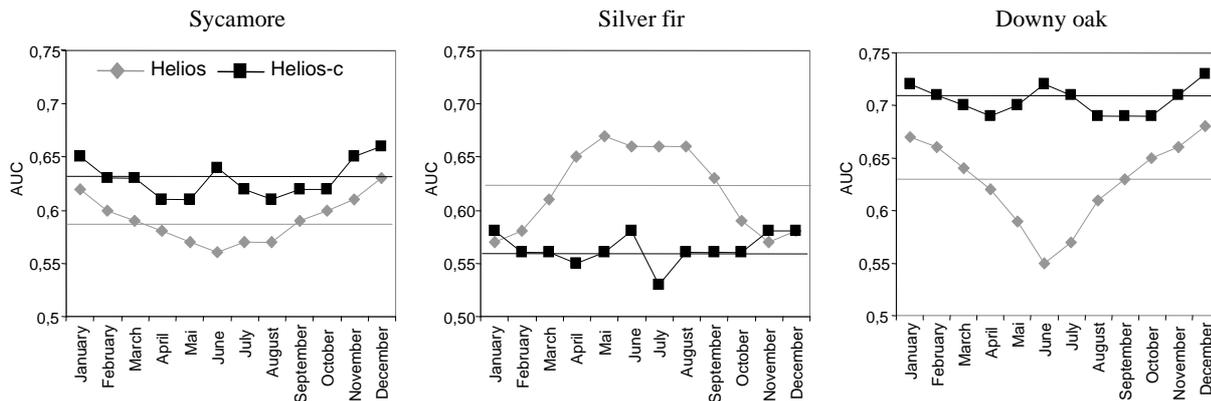


Figure 3.13: AUC of the distribution models of sycamore, silver fir and downy oak ($n = 6219$) obtained on the scale of France with solar radiation estimated by the clear sky model (Helios) and cloud cover model (Helios-c). Horizontal lines represent annual values of AUC for the two models.

On a national scale, the environmental models including altitude, MaT, MaP, and pH were better predictors for downy oak and silver fir distribution (respectively $AUC = 0.893$ and $AUC = 0.879$) than for sycamore ($AUC = 0.795$). The adding of slope-aspect transformations revealed only small effects, except for downy oak and silver fir where northness and interaction between northness and slope slightly increase the AUC (Figure 3.14). For the three species studied, the Helios model, with or without cloud cover, gave better results than slope-aspect transformation variables. The cloud cover model (Helios-c) always outperformed the clear sky one, including for silver fir for which predictive ability was worse than those of the clear sky model in the previous univariate analysis, probably due to correlations with the other environmental variables. Distribution models including annual values of solar radiation are less efficient than those including June or December values. Inclusion of a monthly value of overcast solar radiation (June or December) in the initial environmental model led to a statistically significant increase in AUC ($p < 0.001$) from 0.795 to 0.825 for sycamore, 0.879 to 0.887 for silver fir, and 0.893 to 0.897 for downy oak. The choice of month (June or December) led to little change in the results, December giving better results for sycamore and June for silver fir and downy oak.

The slope aspect transformations added on a local scale (8000 km² area) to Helios radiation and other environmental variables resulted in a slight improvement in distribution models for downy oak with northness, increasing AUC by 0.006 ($p < 0.05$), and for sycamore with interaction of northness and slope which increase the model AUC by 0.007 ($p < 0.05$). When the scale increases, this effect became very weak on a regional level (considered areas 130000 km²), and the AUC improvement was less than 0.001, although the effect of cosine of aspect with or without interaction with slope remained statistically significant for the three species ($p < 0.05$).

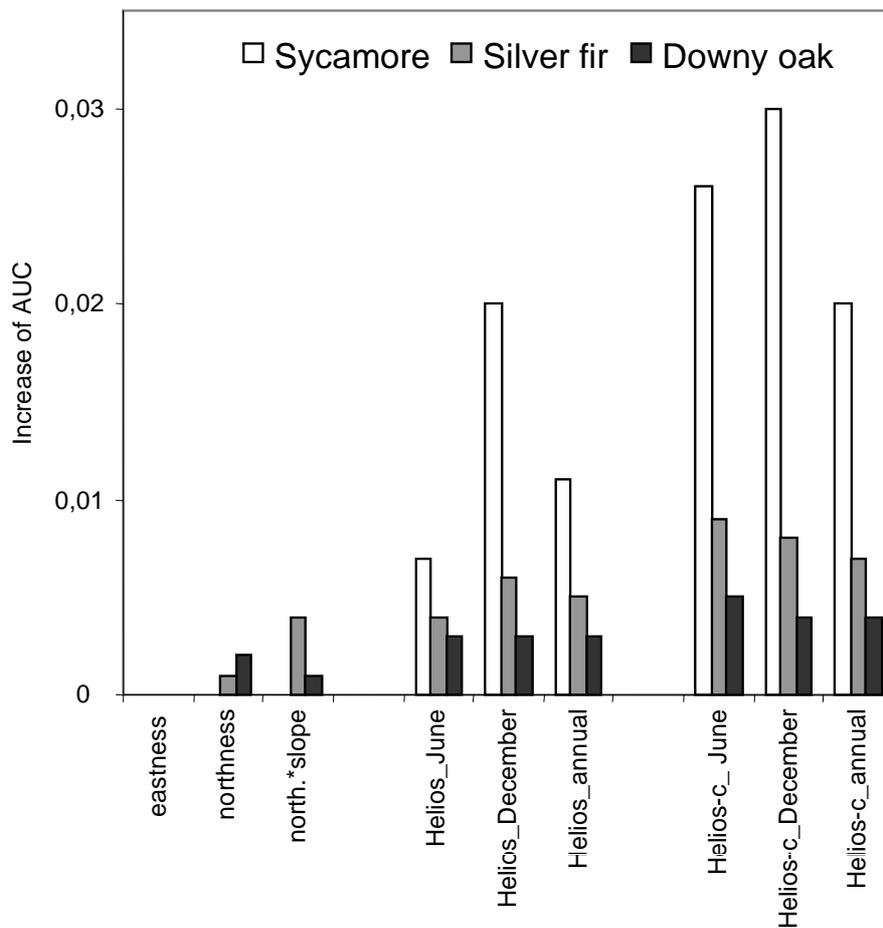


Figure 3.14 : Increase in AUC ($p < 0.001$) for sycamore, silver fir and downy oak distribution models derived for France including different proxies of solar radiation, as compared with the same models without solar radiation proxies. Each of the solar radiation indices was added to initial models including altitude, mean annual temperature, precipitation and soil pH.

2.4. Discussion

Ecologists have used many different methods to estimate solar radiation for studying plant species distribution, generally depending on data availability. The quality of biophysical maps is considered essential for improving plant modelling (Guisan and Zimmermann, 2000), and this study shows that large differences can occur in efficiency between the solar radiation proxies.

Comparison of solar radiation estimations shows that sine or cosine of aspect and interaction between slope and cosine of aspect have a very low correlation with measured solar radiation, unlike radiation values computed with the Helios model, which are strongly linked with those measured on the ground. However, the method of calculation greatly influences the results, and it appears essential to take extent of cloud cover into account in the elaboration of the radiation model: correlations with ground measurement are higher for the cloud cover model than for the clear sky one. The importance of cloud cover justifies the use of this variable on a large scale. This difference between models is more important in spring and summer, the clear sky model losing correlation with Météo France measurements in May and June. The low variability of solar radiation in summer (May, June and July) between aspects in mid-latitudes and the high variability of cloud cover for the same period probably explains why ground measurements are linked to overcast calculations ($R^2 = 0.60$ for June) and not to clear sky ones ($R^2 = 0$ for June). Thus, cloud cover plays a fundamental role in differentiating regional patterns of solar radiation, and spring and summer GIS-based calculations of clear sky radiation are not representative of ground measurements over an extensive area like France. The use of these too high and homogeneous values of spring and summer radiations, estimated without cloudiness, can lead to an overestimation of PET in water balance models, and a smoothing of regional climates.

The ability to predict plant distribution for the 5 studied proxies is directly related to their efficiency in estimating measured values of solar radiation, the best correlated with Météo France ground measurements being also the most efficient in predicting vegetation patterns. On a national scale, the cloud cover model is then the most effective, whereas slope and aspect transformations improve only slightly or are not significant when they are included in the distribution models for the three species considered. The difference in predictive ability between the Helios-c model and the clear sky model or slope-aspect transformation is greater for large areas than on local scale. On a national scale, amplitude in latitude is large, and the same radiation value can be found in different conditions of slope and aspect. For example, a radiation value on the northern slopes of southern France could also be found on the southern slopes located further north, making the effect of topographical proxies very weak. This compensation of south-north effect on radiation by a change in latitude was observed for tree production in north America (Chen et al., 2002). Including temperature and precipitation, correlated with radiation when considering large areas, in the species distribution models partly removes this latitudinal effect and allows examination of the efficiency of topographical proxies. However, even in this case, the impact of these proxies remains low. On a local scale, correlation between slope-aspect transformations and solar radiation

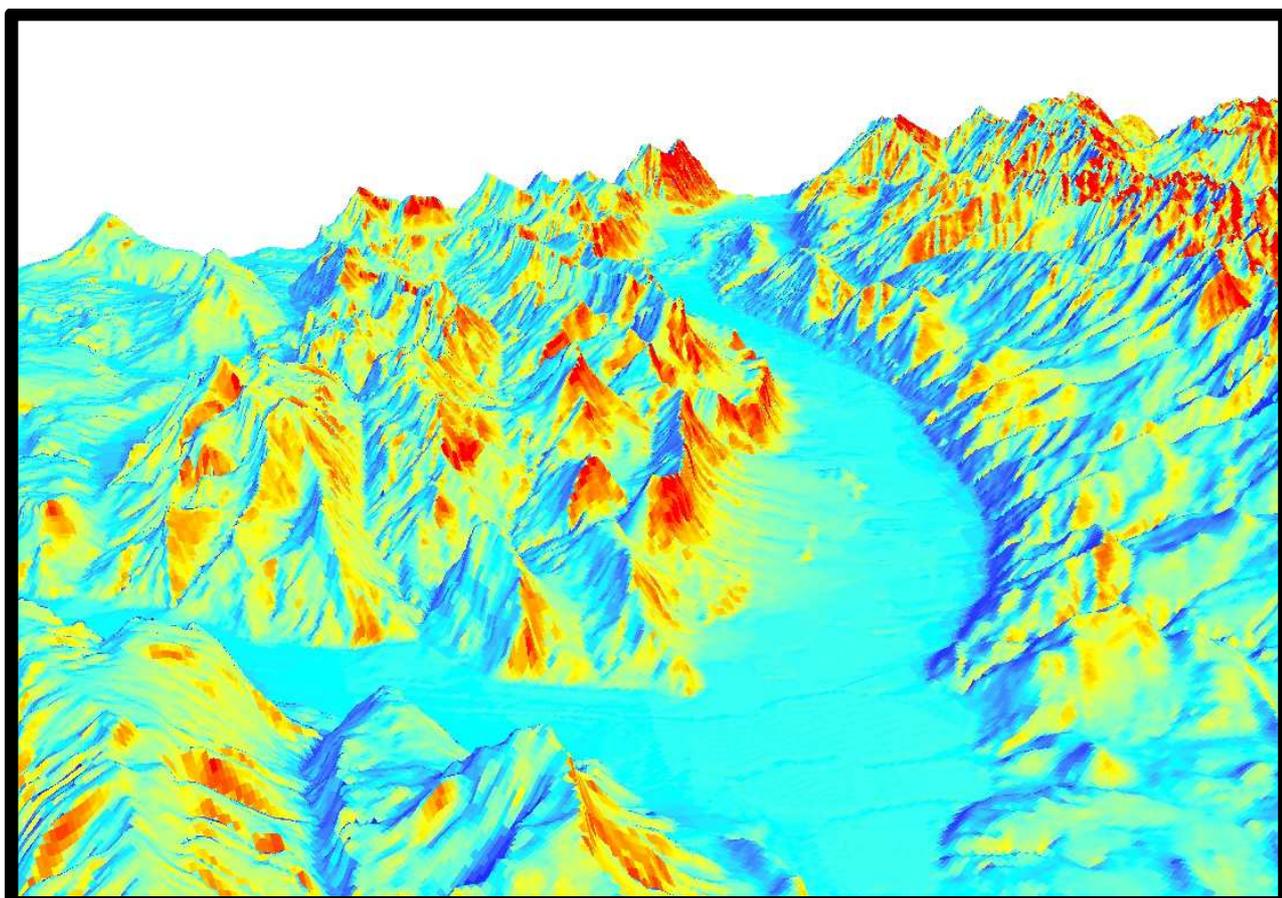
increases, because the length of gradients like latitude or cloud cover is low, and these modulators play a reduced role. We show that for an area of 8000 km², GIS calculations overall perform slightly better than slope-aspect transformations. This explains how many studies carried out on smaller areas detect predictive ability in northness or eastness indices (Horsch, 2003; Kennedy and Spiesa, 2004; Lassueur *et al.*, 2006; Fontaine *et al.*, 2007; Gong *et al.*, 2008). These results justify the choice of the cloud cover model for plant modelling for all the studied scales.

The evaluation of slope-aspect transformations combined with Helios-c values shows that plant distribution models can be slightly improved by slope-aspect variables on a local scale, even if the solar radiation effect is already taken into account. Other variables, like local climate, soil moisture, soil temperature, soil nutrient content, snow and wind vary with aspect and slope and can explain the cumulated effect of GIS radiation and slope-aspect transformations on a local scale, already observed by Austin (2005). On a wider scale this effect disappears probably because the link between topography and other environmental variables decreases. Furthermore, the smaller the area, the more limited the range of other ecological factors that determine the variability of species presence/absence, the main drivers of plant distribution on the local scale being linked to topographical effects. Then, slope-aspect transformations can be combined with solar radiation for plant modelling on a local scale.

Our study also shows an effect of the period when using GIS modelled solar radiation. Winter and summer solar radiation values are more relevant than annual values in predicting sycamore, silver fir and downy oak distribution. Summer values are linked to importance of drought for vegetation. The strong correlations of winter, and especially December, with species distribution has already been observed (Franklin *et al.*, 2000), and may be linked to frost, metabolic activity or photosynthetic activity for evergreen species like silver fir (Garfi, 2000; Lebourgeois *et al.*, 2005). They may also be related to the lower position of the sun over the horizon for this period, which increases the differentiation between north- and south-facing slopes (Franklin *et al.*, 2000), involving correlations with other ecological variables influenced by changes of aspect, like soil moisture or local temperature. Finally, the better correlation of winter radiation with measured values as compared with radiation estimations of the rest of the year can also explain their importance. The efficiency of monthly values compared with annual ones, and their impact on plant physiology, justifies their use in plant distribution modelling.

With the development of modelling of plant or community distributions, there is an increasing need for readily available environmental descriptors over increasingly large areas. For the same ecological factor, the method of estimation must be carefully chosen and validated, to improve model predictions and to avoid misinterpretation. This assessment must

consider scale dependence: for solar radiation, enlarging the size of the studied area reduces the correlation of slope and aspect transformations with plant species distribution and increases the value of GIS solar radiation including cloud cover. The use of a relevant method for solar radiation estimation, including both nebulosity and topographic features, should enhance the modelling of ecological factors at high resolution across geographical scales. Combined with other digital maps, they can be used to calculate derived variables, like spatially distributed actual evapotranspiration or water balance, which are key drivers of plant species growth and distribution, particularly in the context of the current climate change.



Rayonnement solaire dans les alpes externes et la vallée du Grésivaudan

CHAPITRE 4 : Cartographie de la RUM des sols forestiers et évaluation de sa pertinence biologique

Le manque de données permettant de cartographier les variations du stock d'eau du sol disponible pour les plantes est principalement dû au manque de connaissances concernant la distribution spatiale de la RUM du sol. Dans ce chapitre, deux articles vont être présentés. Le premier décrit les outils et les méthodes permettant de réaliser une carte des RUM au pas de 1km, à partir des données de l'Inventaire Forestier National Français. Il permet également de mettre au point différents outils permettant de choisir la résolution spatiale de la carte et de déterminer la gamme d'échelles pour laquelle elle est utile. La pertinence biologique de la RUM est dans un premier temps évaluée au regard de la productivité des essences car le lien entre la RUM et la croissance est connu depuis longtemps. Dans le deuxième article nous utiliserons la carte des RUM ainsi produite pour modéliser la distribution de 4 essences parmi les plus communes de France et pour déterminer leur sensibilité potentielle au changement climatique.

1. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands

Article 3 : Piedallu, C., Gégout, J., Bruand, A., Seynave, I., 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. *Geoderma* 160, pp 255-366

Abstract

Ecological studies require environmental descriptors to establish the response of species or communities to ecological conditions. The soil water resource is an important factor, but it is difficult for plant ecologists to use because of the lack of accessible data. We explored whether collecting a large number of plots with basic soil information within the framework of forest inventories would make it possible to map the soil water holding capacity (SWHC) with sufficient accuracy to predict tree species growth over large areas. We first compared the performance of the available pedotransfer functions (PTFs) and found significant differences in the SWHC prediction quality based on the PTFs selected. We also found that the most efficient class PTFs and continuous PTFs compared had similar performances. However, there was a significant reduction in efficiency when they were applied to soils that were different from those used to calibrate them. With a root mean squared error (RMSE) of $0.046 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ ($n = 227$ horizons), we selected the Al Majou class PTFs to predict the SWHC in the soil horizons described in every plot. Thus, 84% of the measured SWHC variance have been explained in soils that were free of stones ($n = 63$ plots). We then estimated the soil water holding capacity by integrating the stone content collected at the soil pit scale (SWHC') and both the stone content at the soil pit scale and rock outcrop at the plot scale (SWHC'') for the 100,307 forest plots recorded in France within the framework of forest inventories. The SWHC'' values were interpolated by kriging to produce a map with a 1-km² cell size, a wider resolution leading to a decrease in map accuracy. The SWHC'' values given by the map ranged from 0 to 148 mm for soil down to a depth of 1 m. The RMSE between the map values and plot estimates was 33.9 mm for the entire France, with a prediction accuracy similar for a large range of scale, the best predictions being recorded for soils developed on marl, clay, and hollow silicate rocks, and in flat areas. Finally, the abilities of SWHC' and SWHC'' to predict height growth for *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Quercus petraea* were investigated, and we found that the predictive ability of SWHC'' was much better than that of SWHC'. The SWHC'' values extracted from the map were significantly related to tree height growth. They explained 10.7% of the height growth index variance for Beech (*Fagus sylvatica*, $n = 866$), 14.1% for Sessile oak (*Quercus petraea*, $n = 877$), and 10.3% for Norway spruce (*Picea abies*, $n = 2067$). These proportions of variance

accounted by SWHC” were close to those found for the SWHC” values estimated from the plots (11.5, 11.7, and 18.6% for *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, and *Picea abies*, respectively). We conclude that SWHC” can be mapped with sufficient accuracy to predict species growth using basic soil parameters collected from inventories plots. Thus, the map could be used just as well for small areas as for large areas, directly or indirectly through water balance indices, to predict forest growth and thus production, today or in the future, in the context of an increasing drought period linked to a global change in climatic conditions.

Keywords : Digital soil mapping, soil water holding capacity water balance, GIS, site index, vegetation modelling.

1.1. Introduction

Relating plant species to environmental factors has been a central topic in plant ecology since pioneers first recognized the importance of climate in determining global vegetation types (Von Humboldt, 1807). Currently, the response of plant species or communities to ecological conditions is increasingly studied and affects many applications such as modelling ecological niches, mapping distribution ranges, and evaluating species abundance, diversity or productivity (Coops and Waring, 2001). For these studies, the availability of accurate environmental descriptors is of crucial importance (Dirnböck et al., 2002). Usually, climatic factors are considered alone because of their availability in large climatological datasets, or because geographic information systems (GIS) programs allow their calculation (Piedallu and Gegout, 2008). Although soil factors have been recognized for their importance (Coudun et al., 2006b), they are rarely used as input in predictive models (Guisan and Zimmermann, 2000), particularly for broad areas, because of their high cost and the long duration of the fieldwork required to obtain relevant data. The availability of accurate digital soil information at relevant scales for plant ecologists and forest managers is now a crucial factor in plant modelling studies (Cresswell et al., 2006; Carré et al., 2007b).

The soil water regime is recognized as one of the most important soil factors for plant growth, influencing carbon allocation, microbial activity, nutrient cycling, and the rate of photosynthesis (Lebourgeois et al., 2005; Breda et al., 2006). On the other hand, it is still difficult to evaluate the available water for plants because of a lack of accessible data, with its estimation requiring expensive laboratory measurements (Wosten et al., 1999). Therefore, it is usually estimated by plant ecologists through the climatic water balance (precipitation – actual evapotranspiration), which is more readily available (Piedallu and Gegout, 2007). However, the water retained in the soil is able to compensate for the lack of rain during dry periods in the year. The maximum amount of water that is stored in the soil and available for plants is one of the most important parameter used to characterise the capacity of the soil to

provide water for plant growth. It is estimated by the soil water holding capacity (SWHC), which is defined as the difference between the water contents at field capacity and wilting point (specified in cm of water for a soil of a given depth) (Bruand et al., 2003). This local characteristic is related to the vegetation production variability and, combined with climatic variables, makes it possible to calculate the soil water balance.

Numerous studies have focused on the development of pedotransfer functions (PTFs) (Bouma, 1989), which make it possible to predict complex soil hydraulic characteristics such as SWHC from basic soil properties (Wösten et al., 2001). The simplest PTFs are those that provide average values for the hydraulic properties of soil horizons grouped in classes (class PTFs). Their use requires easy-to-collect data, allowing the sampling density to be increased for the same effort, in order to better describe the soil spatial heterogeneity (Islam et al., 2006). During the last two decades, continuous PTFs have also been developed. These relate the particle size distribution, bulk density or organic carbon content to hydraulic parameters by empirical equations. Unlike class PTFs, continuous PTFs require input variables that are costly to collect. A comparison of PTFs for water content estimation shows poor to good prediction accuracy depending on the calculation method and the location and characteristics of the soil samples used for their calibration (Cornelis et al., 2001; Wagner et al., 2001; Givi et al., 2004). Comparisons of continuous and class PTFs have shown contrasting results. Some studies have highlighted the lower uncertainty with continuous PTFs (Van Alphen et al., 2001), while others have pointed out that the choice between class and continuous PTFs can be unclear when calculating soil functional characteristics (Al Majou et al., 2007; Rubio et al., 2008). Other authors such as Nemes (2003) have discussed the geographical origin of PTFs, and achieved better prediction with PTFs developed locally than with PTFs developed with soils originating from a large territory. Finally, it has been shown that PTFs developed on soils similar to those of the studied area perform well, thus avoiding the undesirable effect of regional specificity (Rawls et al., 2001; Schaap et al., 2001).

In forest areas, the relation between water content and stand productivity has been studied for several decades. However, the lack of available data is actually a major limitation when modelling species productivity over large and diversified areas. A knowledge of the SWHC is particularly important in the present climate change context, with the expected decrease in water availability over a large part of the world (Nemani et al., 2003). However, while most studies have focused on the creation of PTFs to predict water hydraulic soil properties, only a few have evaluated the performance of such PTFs, particularly when they are used for vegetation modelling (Nemes et al., 2006). The validity of using PTFs to predict the hydraulic properties of forested soils is thus poorly known, with most of the samples used for their elaboration originating from cultivated soils, which have different characteristics (Vincke and Delvaux, 2005). In this context, little research has focused on mapping the SWHC despite a clear interest for ecological studies and forest management (Romano and Santini, 1997; Orfanus and Mikulec, 2005). The existing SWHC maps were generally

achieved at a local scale using information that was costly to collect, and those few existing for large territories were generally derived from low resolution soil maps (McBratney et al., 2003; Al Majou et al., 2008). The quality of these maps is difficult to estimate and their predictive ability is generally unknown.

The aim of this study was thus to investigate whether easy-to-collect soil information collected from numerous forest plots during broad scale inventories could be used to achieve a fine resolution SWHC map over a large area. First, we studied the performance of six class PTFs available for French soils to convert the textural classes of horizons recorded in the French National Forest Inventory (NFI) into SWHC values. Their prediction quality was compared with the values calculated by three continuous PTFs, which were more sophisticated, using a dataset of 227 horizons with known particle size distributions, organic carbon contents, bulk densities and SWHC values. The class PTFs with the best performances were selected to estimate the soil water holding capacities at the pit scale by taking into account the stone content of the soil (SWHC'), and at the plot scale by taking into account both the stone content of the soil and the proportion of rock outcrop (SWHC''), for 120,902 plots scattered over the whole of France. In a second step, we used 100,307 of these plots to map the SWHC'' using geostatistical methods. The map resolution was chosen based on the cell size after a comparison of the prediction accuracy recorded with a validation dataset containing 20,595 independent plots. The quality of the final map was evaluated according to the type of bedrock, and at different scales, using the same validation dataset. Finally, on the basis of previous studies showing the effect of the SWHC on forest productivity (Bravo-Oviedo and Montero, 2005; Mitsuda et al., 2007), we compared the abilities of SWHC' and SWHC'' to predict potential growth for Beech, Sessile oak and Norway spruce, three common tree species of European forests. The suitability of using the basic soil information available in forested areas to map the SWHC'' and improve the potential production modelling was then investigated.

1.2. Material and methods

1.2.1. PTFs selected to identify class PTFs used for study

We selected 6 class PTFs established on soil datasets collected in France, or including soils located in France:

- The class PTFs established by Jamagne et al. (1977) using soils originating from an area to the north of the Paris basin (Jamagne class PTFs), and which provide SWHC values divided into 16 texture classes;

- The class PTFs developed by Bruand et al. (2002) and Bruand et al. (2004) using 219 and 302 horizons (85 A horizons and 217 E, B and C horizons), respectively,

originating from soils located in different French regions (Bruand-2002 and Bruand-2004 class PTFs). The Bruand-2002 class PTFs provide the volumetric water contents at different matrix potentials according to classes combining 8 textures and bulk density values. The Bruand-2004 class PTFs also provide volumetric water contents at different matrix potentials, but according to 13 texture classes, without any reference to bulk density;

- The class PTFs established by Al Majou et al. (2008) using 320 horizons (90 topsoil and 230 subsoil horizons), corresponding to a large range of French soil characteristics (Al Majou class PTFs). The Al Majou class PTFs provide volumetric water contents at different matrix potentials, but according to the 5 texture classes of the CEC texture triangle (Commission of the European Communities, 1985) and the location of the horizon in the profile (topsoil or subsoil);

- The class PTFs developed by Schapp et al. (2001). These correspond to the H1 first level of prediction of the Rosetta software, which was developed using 2134 soil samples originating from North American and European soils (Shaap class PTFs). The Shaap class PTFs provide sets of parameter values according to the 12 texture classes of the USDA triangle (SSSA, 1997) for the water retention curve established by Van Genuchten (1980):

$$\theta(h) = \theta_r + \frac{\theta_s - \theta_r}{[1 + (\alpha|h|)^n]^{1-1/n}} \quad (1)$$

where $\theta(h)$ is the volumetric water content ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) at the matrix potential h (cm); θ_s and θ_r are the saturated and residual water contents ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$), respectively; α (cm^{-1}) is a parameter related to the reciprocal of the air entry matrix potential; and n is another parameter related to the pore-size distribution;

- The class PTFs developed by Wösten et al. (2001) using the European Hypres soil database (Wösten class PTFs). Among the 5521 horizons making up Hypres, 171 originate from French soils. The Wösten class PTFs also provide sets of parameter values for the water retention curve established by Van Genuchten (1980), according to the 5 texture classes of the CEC triangle (Commission of the European Communities, 1985).

The prediction abilities of the above 6 class PTFs were compared with the prediction abilities of 3 continuous PTFs requiring particle size distribution, organic carbon content and bulk density information:

- The continuous PTFs developed by Vereecken et al. (1989) using soils from Belgium (Vereecken continuous PTFs), and recognized as leading to the best prediction when used for soils with characteristics similar in Belgium (Cornelis et al., 2005), Switzerland (Mermoud and Xu, 2006) and Germany (Tietje and Tapkenhinrichs, 1993);

- The continuous PTFs developed by Teepe (Teepe et al., 2003) with German soils located exclusively under forest (Teepe continuous PTFs);
- The continuous PTFs developed by Al Majou et al. (2007) using soils originating from different regions of France (Al Majou continuous PTFs).

1.2.2. Evaluation of efficiency of selected PTFs

The abilities of the selected class PTFs to predict water content at different matrix potentials were investigated and compared to those of the continuous PTFs, by using a database containing water content measurements. We brought together 227 horizons corresponding to 63 entire soil profiles, independent of the plots used to map the SWHC and develop the selected PTFs. A set of 140 horizons originated from the SOLHYDRO database (Bruand et al., 2003), while the other 87 horizons originated mainly from the work published by Bigorre (2000). The 227 horizons were collected in different soil types distributed mainly in the lowlands throughout the whole of France, and included various texture conditions (35 sandy, 128 loamy and 73 clayey horizons). Since most of the available PTFs were derived from measurements of cultivated soils, we evaluated their abilities to predict the water contents of soils under forest using a subset of 95 horizons. The horizons were sampled during winter when the soil was near the field capacity. The bulk density was measured using 1236 cm³ cylinders. The mean gravimetric water content was determined at different matrix potentials using a pressure membrane or pressure plate apparatus, with twelve to fifteen undisturbed 5–10 cm³ clods per sample (Bruand and Tessier, 2000). The volumetric water content (θ , in cm³ cm⁻³) was calculated by multiplying the mean gravimetric water content by the bulk density. For each horizon, the database also contained the particle size distribution and organic carbon content. The SWHC was computed by the difference between the volumetric water contents at the -100 hPa ($\theta_{2,0}$) and -15,000 hPa ($\theta_{4,2}$) matrix potentials for each horizon, for a maximum soil depth of 1 m. The water content at the field capacity corresponded to its value at -100 hPa, according to the results recorded by Al Majou et al. (2008).

The efficiencies of the PTFs were found by comparing the SWHCs predicted using the 6 class PTFs and 3 continuous PTFs with the measured SWHCs for the 227 horizons. It was also assessed at the soil level by comparing the predicted SWHCs to the calculated values, using the measured SWHCs for every horizon and the characteristics of the soil collected in every plot (horizon thickness, soil depth) for all 63 soils studied.

1.2.3. Estimation of soil water holding capacities of plots

The most efficient class PTF allowing the prediction of water content was selected for estimating the SWHCs of plots. A set of 120,902 soil descriptions surveyed in the forest within the framework of the French National Forest Inventory (NFI) and scattered over the whole territory of France (550,000 km²) was used to realize and validate the map (Figures 4.1a and b). Of this total, 100,307 were collected from 1989 to 2004 over the whole of France by quasi-systematic sampling, with a mean density of 1 plot per 1.1 km² (Drapier and Cluzeau, 2001). Then, from 2005 to 2007, 20,595 other plots were surveyed on a regular mesh over the entire French territory, with the mesh being moved each year. These have a density of 1 plot per 25 km². The protocol concerning the information required for SWHC estimation remained unchanged between the two periods. The 100,307 plots originating from the 1989 to 2004 period were used to establish the map, and the 20,595 plots from the 2005 to 2007 period were used for validation.

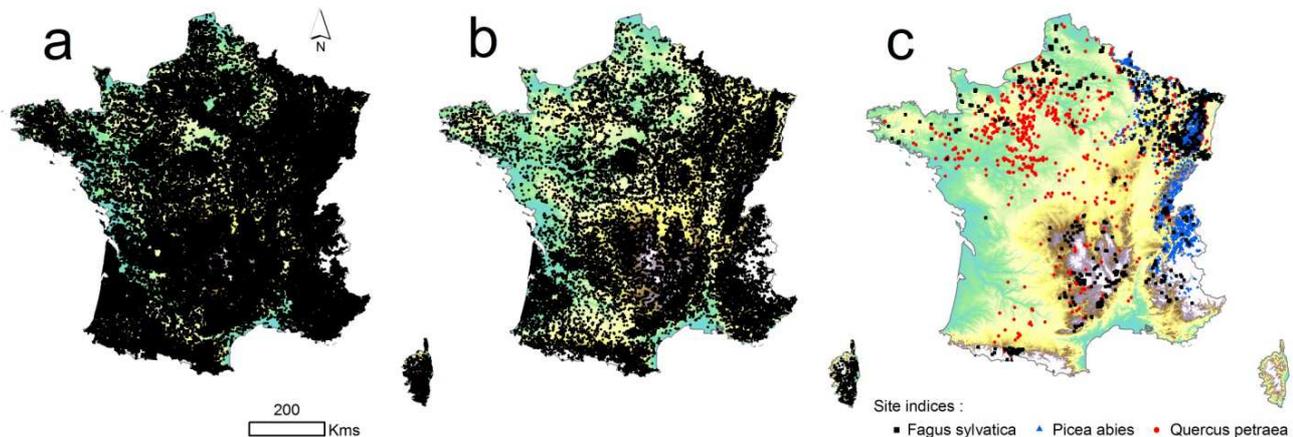


Figure 4.1: Locations of 100,307 plots used to create map (a), 20,595 plots used for validation (b) and 3,762 plots with site information about productivity for *Picea abies* ($n = 2,068$), *Fagus sylvatica* ($n = 816$), and *Quercus petraea* ($n = 878$) (c).

On each 400 m² surveyed plot, the proportion of surface area occupied by rock outcrop (RO) was visually estimated, and a soil pit was dug down to the 1-m depth when possible. This allowed the stone content (i.e. volumetric proportion of visible mineral fragment > 2 mm in size) to be assessed in every horizon of the vertical faces of the pit (Baize and Jabiol, 1995). At most, two horizons were distinguished in every soil pit. For every horizon, the

upper and lower limits were noted with a precision of 10 cm and the texture was manually estimated according to 9 classes (1, sand; 2, loamy sand; 3, sandy clay loam; 4, silt loam; 5, silty clay loam; 6, silt; 7, silty clay; 8, clay loam; and 9, clay). For a limited area in southern France (i.e. in the four French administrative departments of Pyrénées Orientales, Aude, Ariège and Tarn), the survey performed between 1989 and 1992 distinguished only one soil horizon, and the depth of the pit was limited to 70 cm.

We first calculated the soil water holding capacity at the soil pit scale (SWHC' in mm of water) by taking into account the stone content recorded in the soil in every pit as follows:

$$SWHC' = \sum_{i=1}^n \left[(1 - (\sqrt{SC^i})^3) (\theta_{2,0}^i - \theta_{4,2}^i) T^i \right] \quad (2)$$

where n is the number of horizons in the soil profile, SC^i is the stone proportional content in horizon i , $\theta_{2,0}^i$ is the water content at the -100 hPa matrix potential of horizon i , $\theta_{4,2}^i$ is the water content at the -15,000 hPa matrix potential of horizon i and T^i is the thickness of horizon i in millimetres.

We also calculated the soil water holding capacity at the plot scale (SWHC'') by taking into account both the stone content recorded in the soil studied and the proportion of rock outcrop recorded for each plot. We considered that RO corresponded to the proportion of soil volume that was actually occupied by rock. Thus, SWHC'' was calculated as follows:

$$SWHC'' = (1 - RO) \left\{ \sum_{i=1}^n \left[(1 - (\sqrt{SC^i})^3) (\theta_{2,0}^i - \theta_{4,2}^i) T^i \right] \right\} \quad (3)$$

The SWHC'' was assumed to be more closely related to the actual soil water holding capacity of every plot. In particular, it was smaller than SWHC' in mountain areas or on calcareous plateaus, where rock outcrops are frequent.

1.2.4. Mapping of soil water holding capacity

The ordinary kriging available on the ARCGIS 9.2 geostatistical module was used to predict the SWHC'' values at unsampled locations, using the estimates for NFI plots (Matheron, 1963). This is one of the most used interpolation methods, providing the best linear unbiased estimates (Brus et al., 1996; Mueller T.G. et al., 2004). The effectiveness of kriging is known to depend on the representativeness of the observations (Rosenbaum and Söderström, 2003). The calculation is based on spatial dependence, proximal observations being supposed to be more similar than distant ones. The modelling of spatial autocorrelation

is summarized by an experimental semivariogram, which represents the dissimilarity of values as a function of their distance. In order to perform the calculation, sample points are grouped in pairs, separated by a distance called the lag. In our analysis, a semivariogram was visually fitted with an exponential model, and no anisotropy was considered. We used the SWHC” values predicted for the 100,307 plots of the NFI database. A value of 2000 m was chosen for the lag spacing, and experimental variograms were calculated for distances of up to 120 km. A search radius limit of 60 km, the distance beyond which a semivariogram showed lower spatial autocorrelation, and the values of 40 neighbour plots were chosen as the parameters to calculate values in the grid according to the kriging procedure. These parameters ensured that the root mean square prediction errors calculated by cross validation with the Arcgis software were minimised.

The kriging procedure enables the generation of output surfaces for different cell sizes or resolutions. The resolution can affect the map quality. Although a large resolution map is quicker to build and easier to handle, because the file size is smaller, local information can be averaged, and the map can be less efficient at predicting local heterogeneity. However, because of the input plot density and measurement errors, a small resolution map might not contain more information than one with a larger resolution. We built different grids using the kriging procedure, with resolutions varying from 100-m to 50-km grid spacings. We thus considered 0.1, 0.25, 0.5, 1, 2.5, 5, 10, 15, 25 and 50-km mesh sizes. We estimated the quality of the map predictions for these various resolutions by a comparison with the SWHC” values calculated for the 20,595 independent NFI plots. The largest cell size showing no prediction degradation was selected to produce the final map.

1.2.5. Validity of map according to its scale

The developed map was validated for the whole of France using the independent dataset of 20,595 validation plots. The differences between the SWHC” values estimated for these plots and those extracted from the map were calculated and interpolated using ordinary kriging to produce a bias map for the whole country. We evaluated the map validity when considering reduced surfaces, a local use representing an evident interest. We divided France into decreasing areas, with side lengths ranging from 200 km to 5 km (with intermediate analyses at 10, 25, 50 and 100 km), corresponding to 6 levels of analysis. For all of the squares of each level of analysis, we compared the predicted values extracted from the map with the SWHC” values calculated on the independent NFI plots included in the area. The calculations were not carried out for areas with less than 10 plots. The average map prediction quality was then calculated for each level of analysis.

1.2.6. Ability of soil water holding capacity to predict species production

We examined the abilities of the SWHC' and SWHC'', calculated for plots using the different class PTFs or extracted from the map, to predict the potential productivities of three frequent tree species in Europe: one coniferous, Norway spruce (*Picea abies*) and two broadleaf species, Beech and Sessile oak (*Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*). *Picea abies* and *Fagus sylvatica* are mainly located in mountain areas or areas with elevated atmospheric moisture. *Quercus petraea* is mainly established in the lowlands of France, and is more tolerant to drought than *Fagus sylvatica*. We computed the SWHC values for 3762 NFI plots using the 6 class PTFs selected (Table 4.1). All of these plots were independent from the soil dataset used to establish the SWHC'' map (Figure 4.1c). The potential productivity values were calculated for even-aged pure stands, with 2068 plots of *Picea abies*, 816 plots of *Fagus sylvatica*, and 878 plots of *Quercus petraea* (Seynave et al., 2004; Seynave et al., 2008). In order to eliminate the age effect, the site productivity index was defined as the height of the dominant trees at a reference age. The height at 70 years was chosen for *Picea abies* and at 100 years for *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*. This index, called the site index, has been commonly used for decades by forest managers to estimate the production of even-aged pure stands (Zeide, 1993). The heights of the dominant trees were supposed to be independent of competition, and to vary only with site conditions and resources. Following previous studies of site index variations in relation to ecological factors, the soil water content was expected to affect each of the 3 studied species (Seynave et al., 2004; Seynave et al., 2008). We examined the abilities of the SWHC' and SWHC'' values calculated with the different class PTFs to predict spatial variations in the site indices for *Picea abies*, *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*. We also compared the predictive ability of the SWHC'' values estimated on plots or extracted from the map.

NFI textural class	Jamagne	Bruand -2002	Bruand -2004	Al Majou		Schaap		Wösten	MEAN	STD
				topsoil	subsoil	topsoil	subsoil			
1 sand	0,07	0,08	0,06	0,11	0,09	0,06	0,04	0,0001	0,06	0,035
2 loamysands	0,10	0,13	0,13	0,14	0,07	0,07	0,06	0,04	0,09	0,038
3 sandy clay loam	0,14	0,13	0,13	0,14	0,07	0,07	0,06	0,07	0,10	0,035
4 silt loam	0,14	0,14	0,17	0,17	0,14	0,09	0,08	0,09	0,13	0,036
5 silty clay loam	0,20	0,16	0,17	0,17	0,15	0,12	0,11	0,10	0,15	0,034
6 silt	0,18	0,16	0,21	0,17	0,15	0,12	0,11	0,10	0,15	0,038
7 silty clay	0,18	0,10	0,14	0,15	0,13	0,10	0,09	0,09	0,12	0,032
8 clay loam	0,17	0,11	0,16	0,16	0,14	0,09	0,08	0,07	0,12	0,041
9 clay	0,17	0,12	0,12	0,13	0,10	0,10	0,08	0,09	0,11	0,029

Table 4.1: Soil water holding capacity (SWHC, $\theta_2 - \theta_{4,2}$, in $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$), given by different class-PTFs for 9 NFI textural classes (STD = standard deviation).

1.2.7. Statistical analysis

The coefficient of determination (R^2), mean error (ME), root mean square error (RMSE) and relative RMSE (RMSEr) were used to compare the PTF efficiencies, validate the map and estimate the ability of the SWHC to predict the potential production of forest stands. These were computed as follows:

$$ME = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m [(y_j - \hat{y}_j)] \quad (4)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m [(y_j - \hat{y}_j)]^2} \quad (5)$$

$$RMSEr = \frac{\sqrt{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m [(y_j - \hat{y}_j)]^2}}{\bar{y}} \times 100 \quad (6)$$

where m is the number of recordings, y_j is the observed value, \hat{y}_j is the predicted value, and \bar{y} is the average of the observed values. R^2 was used to assess the proportion of variance explained; ME was used to estimate the prediction bias; RMSE was used to determine the standard deviation of error; and RMSEr was used to determine the variation in the standard deviation of error around the mean, expressed as a percentage.

1.3. Results

1.3.1. PTF selection

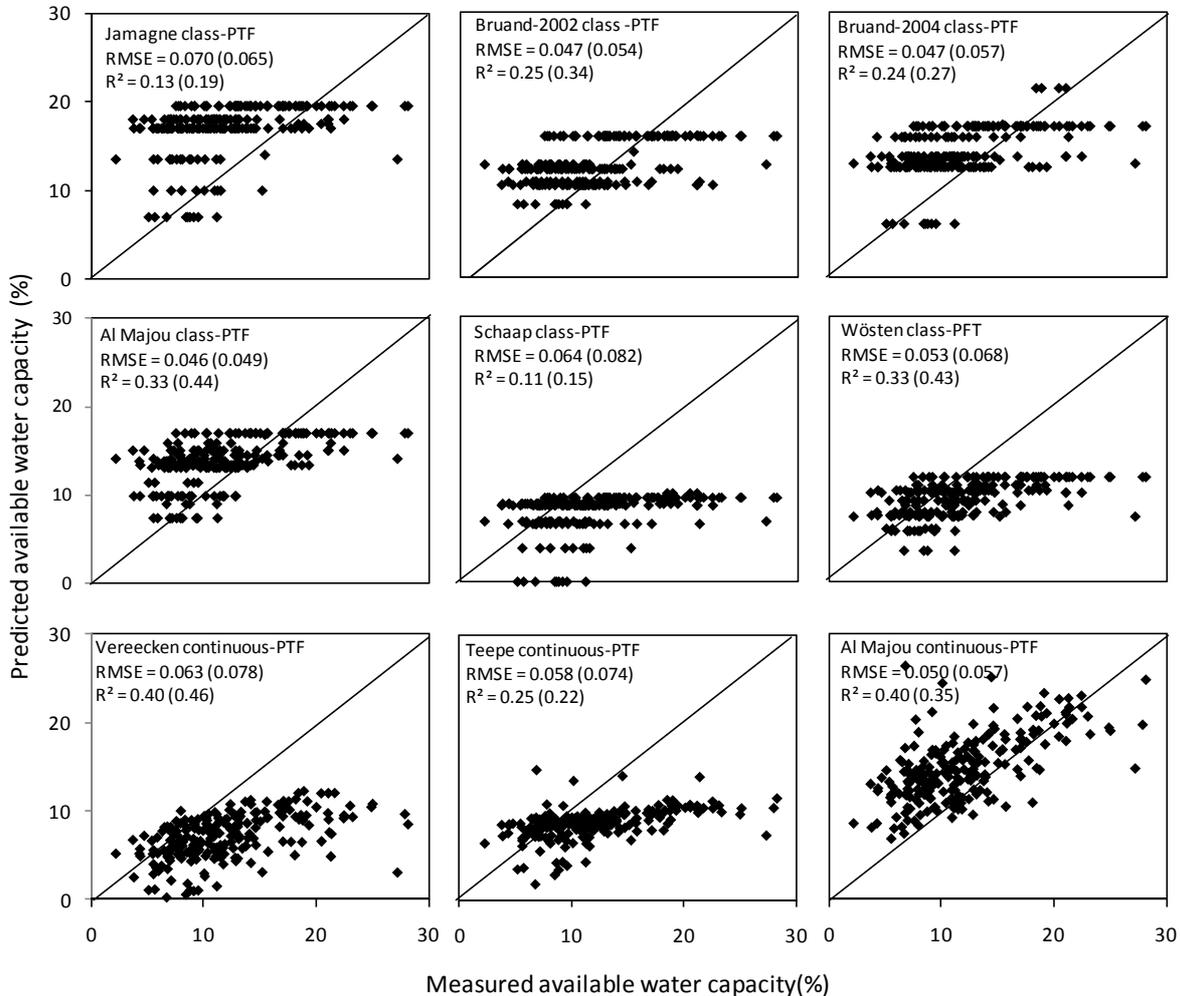


Figure 4.2: RMSE ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) and coefficient of determination (R^2) between soil water holding capacity ($\theta_2 - \theta_{4,2}$) predicted using 6 class-PTFs and 3 continuous-PTFs, and measured values for all horizons ($n = 227$) and only for forested ones ($n = 95$, in brackets).

The predicted and measured differences in the water contents between the wilting point and field capacity were compared for the 227 horizons of the database, using the 6 class PTFs and 3 continuous PTFs selected (Figure 4.2). The Al Majou and Vereecken continuous PTFs explained the highest proportion of variance ($R^2 = 0.40$ for both sets of PTFs), but they showed bias and RMSE values that were higher than the best class PTFs. The lowest RMSE was obtained with the Al Majou class PTFs ($\text{RMSE} = 0.046 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$), with the Bruand-2002 and Bruand-2004 class PTFs showing similar performances ($\text{RMSE} = 0.047 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$). These RMSEs represent 20% of the water content range recorded for the 227 horizons of the

validation dataset, ranging from 0.039 to 0.25 cm³ cm⁻³, with a mean value of 0.114 cm³ cm⁻³. The Jamagne, Schaap and Wösten class PTFs, and the Verrecken and Teepe continuous PTFs showed poor performances, with RMSEs ranging from 0.053 to 0.070 cm³ cm⁻³.

A comparison of the PTF performances when using only the 95 horizons originating from soils under forest showed results similar to those obtained when using the 227 horizons, although PTF performances were slightly lower: the RMSE was 6% higher using the Al Majou class PTFs, and was 15% and 21% higher using the Bruand-2002 and Bruand-2004 class PTFs, respectively.

The quality of the prediction was quantified for each of the 63 plots for every PTF using the ME, RMSE and R² (Table 4.2). A comparison of the 9 PTFs selected to predict the SWHC for all of the soil showed that the RMSE values ranged from 18.5 mm with the Al Majou class PTFs to 50.1 mm with the Jamagne class PTFs (Table 4.2). Using the Al Majou class PTFs, we predicted 84% of the SWHC variance for the soil profile, and the bias was small (ME = 3.8 mm).

	class-PFT						continuous-PFT		
	Jamagne	Bruand-2002	Bruand-2004	AlMajou	Schaap	Wösten	Vereecken	Teepe	AlMajou
RMSE	50,1	21,8	30,4	18,5	35,0	29,3	30,8	38,4	30,8
ME	41,5	8,3	20,6	3,8	-26,2	-15,3	-33,6	-22,9	23,6
R²	0,79	0,79	0,82	0,84	0,72	0,82	0,83	0,82	0,85

Table 4.2: RMSE (mm), mean error (ME, in mm) and coefficient of determination (R²) between predicted SWHC values using 6 class-PTFs and 3 continuous-PTFs, and measured SWHC values, for soil free of stones. Measured mean SWHC is 87 mm, ranging between 32 and 215 mm. R² between soil depth and measured SWHC is 0.73 (n = 63).

1.3.2. Mapping of soil water holding capacity

The SWHC” values calculated for the 100,307 NFI plots using the Al Majou class PTFs were interpolated at different resolutions over the whole of France. The performance of the interpolation procedure was evaluated by comparing the SWHC” values for the 20,595 independent NFI plots with the values resulting from the interpolation of the 100,307 plots. The performance decreased when the cell size increased: R² varied from 0.35 to 0.15 and RMSE varied from 33.9 to 39.9 mm for resolutions ranging from 100 to 50,000 m. (Figure 4.3a). The loss of accuracy began beyond the 1-km² cell size and increased greatly beyond the 5-km² resolution. With an R² = 0.35 and RMSE = 33.8 mm, we selected the 1-km² resolution to map the SWHC” (Figure 4.3b).

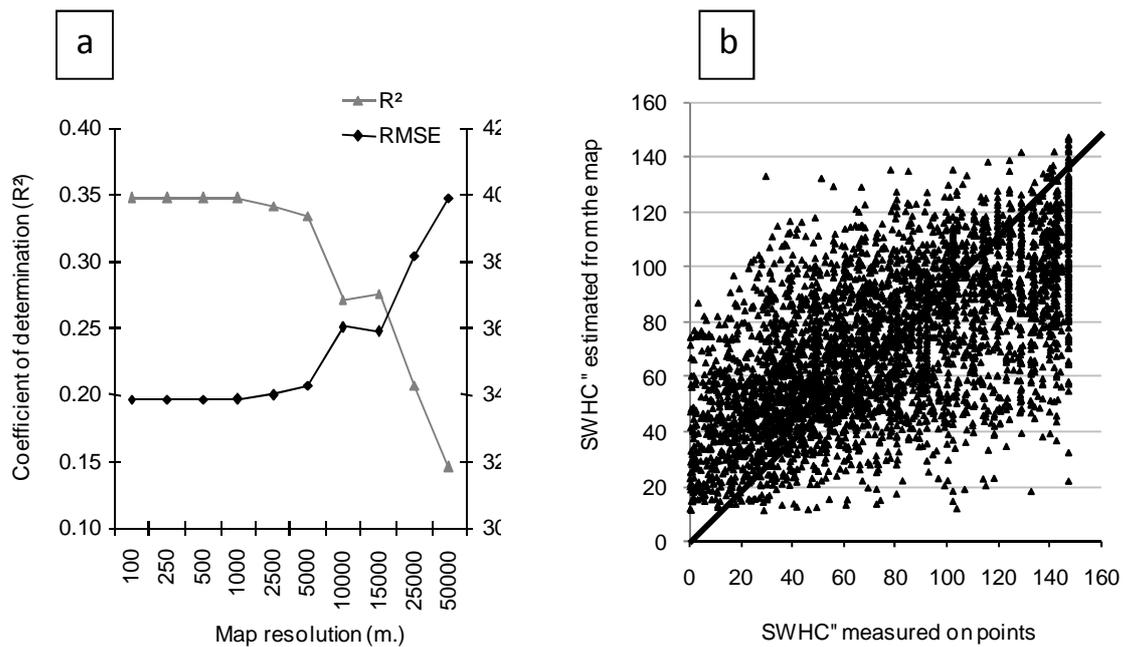


Figure 4.3: Relation between SWHC" values estimated on plots and obtained from map (in mm): for different resolutions (a) and for 1-km² cell size (b) (n = 20,595).

The map shows a large range of values across the country. The SWHC" values estimated for a maximum soil depth of 100 cm ranged from 0 to 148 mm, with an average of 78 mm (Figure 4.4b) and important variations on a local scale (Figure 4.4c). A spatial structure for the SWHC" distribution is visible on the map, with the semivariogram used to interpolate the 100,307 plots showing a spatial autocorrelation up to 60 km (Figure 4.5). The predicted SWHC" values were the highest on flat areas compared to steeply inclined areas, except for massive calcareous rocks (Table 4.3). The highest SWHC" values were found in regions H1, H2, H3 and H4, which correspond to sedimentary plains with alluvium, marl, clay or hollow silicate rocks (Figure 4.4a and 4.4b). The predicted SWHC" values were low in areas located over igneous, metamorphic or calcareous rocks (Table 4.3). This concerns regions L5 and L6, which were mainly in the southeast of France (Figure 4.4a), and regions L1, L2, L3 and L4, which were scattered over the rest of France (Figure 4.4a and Figure 4.4b). These regions with low SWHC" values showed an important variability, with a range of SWHC" values that could reach 100 mm.

Rock type	Flat areas				Steep area			
	n	Mean	RMSE	RMSEr	n	Mean	RMSE	RMSEr
Igneous/metamorphic rocks	56	73	38	51	1783	60	35	73
Massive silicate rocks	18	86	34	43	238	65	37	74
Hollow silicate rocks	4906	93	32	32	6345	83	37	43
Massive calcareous rocks	360	46	26	75	2522	46	30	88
Hollow calcareous rocks	746	66	32	47	2919	57	34	58
Marl, clay	295	101	23	21	363	81	34	37

Table 4.3: SWHC” map mean values, RMSE (in mm) and relative RMSE (RMSEr, in %) between map and plot estimations (n = 20,551), by bedrock units and according to topography types. Flat and steep areas are determined using the NFI topography code determined by field observation (n = number of plots).

The SWHC” comparison between the map and field values showed a difference of <20 mm for 46% of the 20,595 validation plots and a difference of >40 mm for 23% of the same set of plots. A map of the prediction errors showed area where SWHC” was underestimated by the SWHC” map, particularly in two regions, south of Bretagne (Figure 4d, region A) and southeast of the Massif Central (Figure 4.4d, region B). The areas where the mapped SWHC” was overestimated are mainly located on the Garonne plain and Perigord (Figure 4.4d, region C). The lowest map accuracy was found to the south of region A, and can be attributed to the small number of plots in this area, because of the limited presence of forest areas. The uncertainties located in regions B and C concern heterogeneous landscapes with important soil depth variations caused by bedrock outcropping. In these areas, we expected more survey errors and lower kriging performance because of the heterogeneity of the landscape. In general, the RMSE was higher when the area was steeply inclined, as well as for igneous, metamorphic, massive and hollow silicate rocks (Table 4.3). In order to perform a quality comparison of the predictions for different rock types, we calculated the RMSEr, allowing the variations in the predictions around the mean unit value to be estimated. The RMSEr highlighted an important dispersion of predictions for calcareous rocks, probably caused by the local heterogeneity of those units, which have a globally low SWHC”: the standard deviation of errors varied from 75% around the mean in flat areas to 88% in the steep ones (Table 4.3). At the opposite end, marls and clays, which are mainly located in sedimentary plains, were geological units with good prediction quality, in spite of their high SWHC” values.

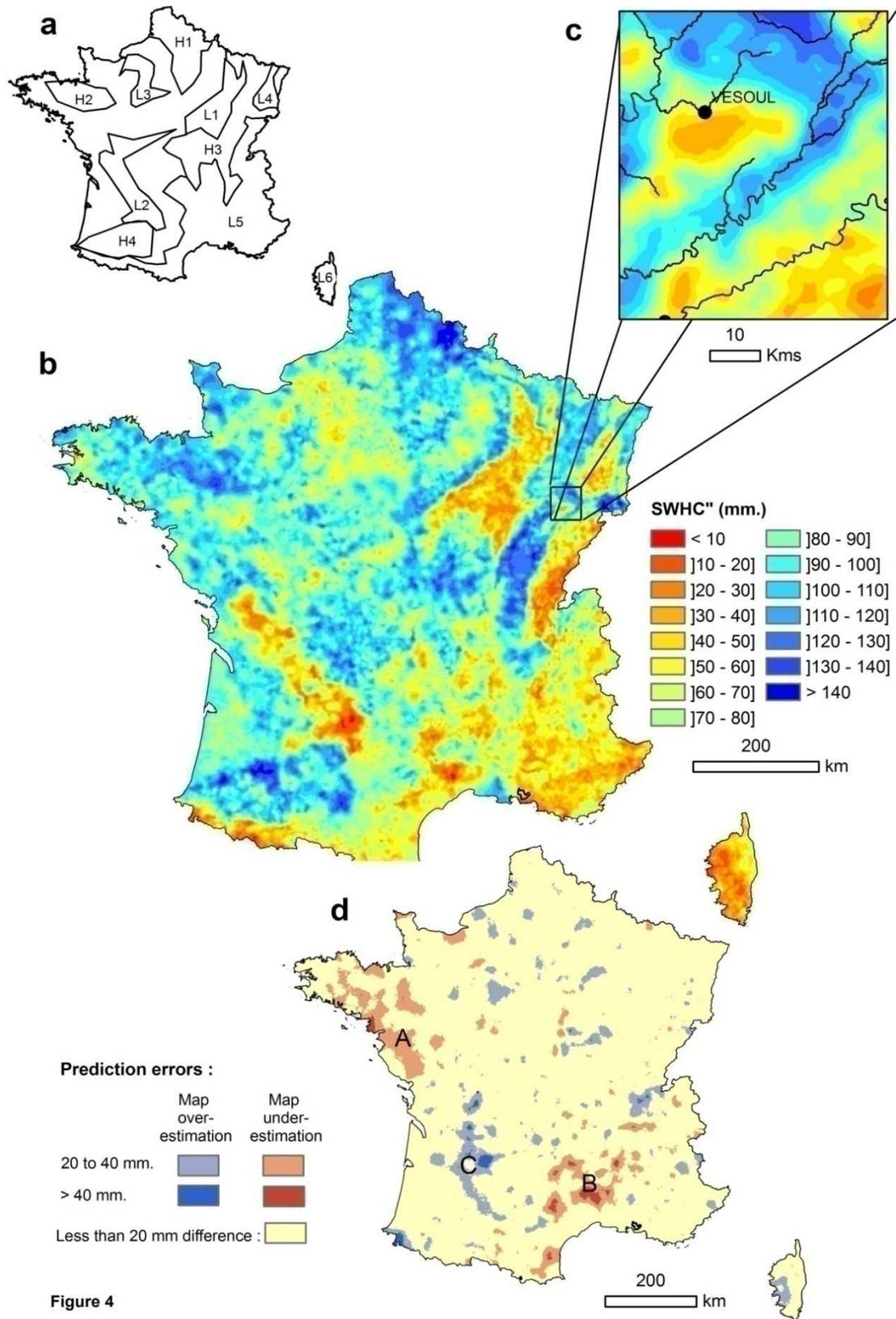


Figure 4.4 : Schematic view of France indicating natural regions with extreme values of SWHC" (a), SWHC" map (b), with an insert showing local variations (c), and spatial distribution of prediction errors interpolated from validation dataset (d) (n = 20,595).

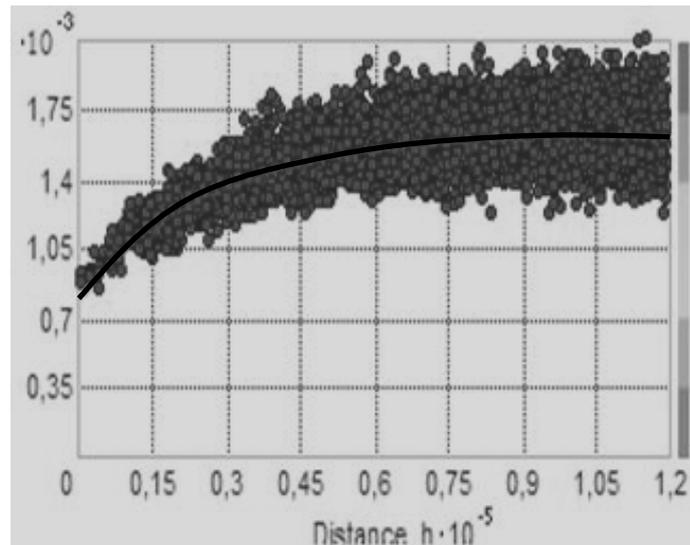


Figure 4.5: Semivariogram computed with ordinary kriging technique, using 100,307 plots with SWHC” values. Each dot represents a pair of points that have a common distance (lag size) between each other, with 60 lags of 2,000 m represented, showing relationships between plots for a distance up to 120 km.

The map prediction accuracy varied slightly depending on the size of the study site, for areas ranging from $10 \times 10 \text{ km}^2$ squares to the whole of France (Table 4.4). On a local scale, when using 94 $10 \times 10 \text{ km}^2$ squares, each containing more than 10 plots, the mean RMSE between the SWHC” values extracted from the map and the estimated values on independent plots was 32.1 mm, which was close to those recorded when considering the whole of France (33.9 mm).

	repeats	mean n	RMSE	STD
France	1	20955	33,9	ND
200 km	26	853	33,8	9,1
100 km	77	267	33,6	6,4
50 km	243	84	33,6	7,6
25 km	706	27	33,0	8,9
10 km	94	11	32,1	11,7

Table 4.4: Average SWHC” map prediction accuracy for different study site sizes, ranging from all of France to $10 \times 10 \text{ km}^2$ mesh. For each of the 6 levels of analysis considered, the number of squares used (repeats), mean number of plots per square (mean n, at least 10 records per square being required), RMSE and standard deviation between SWHC” values predicted by the map and estimations on validation plots are summarized ($n = 20595$). ND: not calculated.

1.3.3. Ability of soil water holding capacity to predict potential production of forest stands

Using the SWHC' and SWHC'' values estimated on the plots with the different class PTFs led to important prediction quality differences in the site indices of the 3 species studied. Overall, SWHC' showed a lower predictive ability than the soil depth alone for *Picea abies* and *Fagus sylvatica*, but a higher prediction accuracy for *Quercus petraea* (Table 4.5). On the other hand, SWHC'' showed a much better ability than SWHC' to predict site indices, with an average accuracy of 65% for *Fagus sylvatica*, 58% for *Picea abies*, and 27% for *Quercus petraea*. SWHC'' was more efficient than soil depth alone at predicting the potential growth of the 3 studied species for all of the class PTFs studied, except the Schaap class PTFs. Compared to soil depth, the SWHC'' calculated by the Al Majou class PTF explained 30% more site index variance for *Picea abies*, 60% more for *Fagus sylvatica*, and 56% more for *Quercus petraea*. The variance of the site indices accounted by SWHC'' varied from 7.2% to 20.4% for *Picea abies*, from 4.3% to 11.5% for *Fagus sylvatica*, and from 7.7% to 12.1% for *Quercus petraea*, depending on the class PTF used.

The best results were found using the Al Majou, Bruand-2002 and Bruand-2004 class PTFs, with performances that were statistically different from the Jamagne and Schaap class PTFs ($p < 0.05$). The Wösten class PTFs showed intermediate performance. The SWHC'' values computed with the Al Majou class PTFs and extracted from the 1-km cell size map were less efficient than estimations based on plots at predicting the site index for *Picea abies* ($R^2 = 10.7$ vs. 18.6). They were more efficient for *Quercus petraea* ($R^2 = 14.1$ using the map vs. 11.7), and the results were close for *Fagus sylvatica* ($R^2 = 10.3$ using the map vs. 11.5) (Figure 4.6).

	n	Depth	Formula	Jamagne	Bruand-2002	Bruand-2004	Schaap	Wösten	Al Majou
Picea abies	2068	14,4	SWHC'	9,4	14,0	12,2	4,5	10,7	11,8
			SWHC''	16,1	20,4	19,0	7,2	17,5	18,6
Fagus sylvatica	816	7,2	SWHC'	6,3	7,0	5,6	2,2	6,4	7,3
			SWHC''	10,4	11,1	9,5	4,3	10,6	11,5
Quercus petraea	878	7,5	SWHC'	6,7	9,7	9,9	6,5	8,7	9,4
			SWHC''	10,5	11,9	12,1	7,7	10,9	11,7

Table 4.5: *Picea abies* ($n = 2,068$), *Fagus sylvatica* ($n = 816$) and *Quercus petraea* ($n = 878$) site index variances (in %) explained by soil depth and logarithms of SWHC values estimated on NFI plots using 6 class-PFTs at pit scale (SWHC') and plot scale (SWHC'').

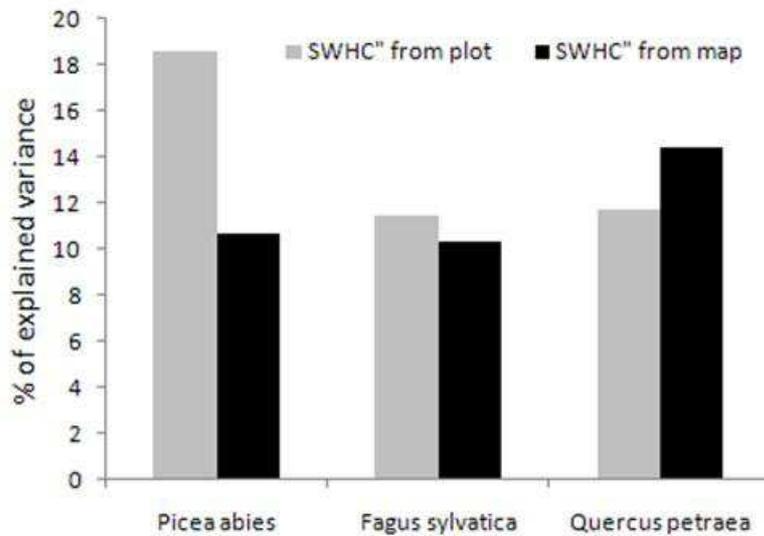


Figure 4.6: *Picea abies* ($n = 2,068$), *Fagus sylvatica* ($n = 816$), and *Quercus petraea* ($n = 878$) site index variances explained by logarithms of SWHC" values estimated on NFI plots and extracted from map (in %).

1.4. Discussion

For the first time, the maps produced make it possible to provide relatively fine spatial information about the SWHC" and associated prediction errors in forests scattered over an area corresponding to 550,000 km². Most existing large scale SWHC maps are based on the use of numerical maps of soils, thus providing averaged soil property values per soil mapping unit (Batjes, 1997; Wosten et al. et al., 1999). This approach is criticized because it does not account for variations in soil properties within soil units, and the soil classification criteria cannot correspond to the soil property being mapped (Leenhardt et al., 1994; Voltz et al., 1997; Utset et al., 2000). We have shown here that the use of easy-to-collect information surveyed on numerous plots located at regular spatial intervals makes it possible to overcome these limitations, offering new prospects for the large scale digital mapping of soil parameters. Because of the forest origin of the samples used, the map must only be considered valid for forest areas. Its ability to predict SWHC" in unforested areas remains to be determined, but can be assumed to be lower, the distance to sample plots being longer and the soil concerned being different. The accuracy of our map depends on the original soil information (sample locations, positions and attributes), the soil water estimation based on PTFs and the mapping procedure (Carré et al., 2007a).

1.4.1. Uncertainties linked to initial soil information

The original soil information collected to create the map and validate the results can be affected by different kinds of uncertainties. Errors are expected in the NFI database because the texture class, soil depth and stone content are difficult to evaluate in the field, and numerous operators are involved in the data survey. Errors are particularly expected for the textural classes, which are manually determined, and the stone content, which is visually quantified, involving subjectivity in their estimation. Moreover, soil depth can be under-evaluated because of the aleatory presence of stones, which prevent digging in the pit, particularly in calcareous and mountainous areas. This is probably a partial explanation for why the highest uncertainties were found in these areas. The one meter limitation for the maximum prospectable depth in the NFI protocol, which is in agreement with recommendations made in previous studies (Berges and Balandier, 2010), can lead to SWHC under-estimations because the portion of the soil surrounding roots can be more important (Breda et al., 1995). An important source of errors might be the influence of local soil conditions, particularly in relation to the soil depth or stone content, which could prevent the information collected in the pit from being representative of the plot area (Smithwick et al., 2005). The different errors in the raw data are difficult to evaluate but are expected to be one of the most important sources of uncertainties at the plot scale, probably explaining a part of the important nugget effect found in the semivariogram developed using the kriging procedure.

1.4.2. Uncertainties linked to soil water estimation

The transformation of the soil information collected at the plots to water content values can be another source of uncertainties, caused by the choice of PTF, the method defined to estimate the storage volume free of stones, or the simplifications done to characterise the soil hydraulic properties. Indeed, we considered the soil just as a reservoir for water, although it is composed of hydraulically different soil layers whose sequence can influence soil-water storage. If the determination of the wilting point from the water retention curve at a matric suction of 15,000 hPa ($\theta_{4,2}$) is commonly accepted for vegetation studies (Becker, 1974), the characterisation of the field capacity is more ambiguous. It should be viewed as a process-based parameter of soil, determined using specifically-designed field experiments, for example like those described by Romano and Santini (2002). However, for practical reasons, the field capacity is usually associated with a specific point of the soil water retention curve, with various potentials suggested by different authors (Minasny and McBratney, 2003). We estimated the SWHC using the available PTFs based on this classical method, and chose a matric suction of 100 hPa ($\theta_{2,0}$) for the field capacity, in keeping with previous studies carried out under the same soil conditions, showing this value to be the closest to the in situ volumetric water content, whatever the texture (Al Majou et al., 2008). A comparison with the SWHC determined using a matric suction of 330 hPa for the field capacity showed similar results, ensuring that our analysis was not linked to the choice of a

specific threshold. However, this classical static approach based on the benchmark pressure can be criticized for having the field capacity attached to the water retention values rather than the hydraulic conductivity characteristics of the soils. The evaluation of the SWHC using field capacity values defined as the soil water content when the drainage flux become negligible could be a solution to overcome these limits (Twarakavi et al., 2009). Improvements could also be made by using the integral energy principle, a method based on the entire soil water retention curve, to evaluate the energy required by plants to remove soil water. This would avoid the consideration of whether the water between the two potentials is equally available (Minasny and McBratney, 2003).

The comparison of the available PTFs showed that the RMSE between the estimated and measured SWHC values ranged from 0.046 to 0.070 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$, depending on the set of PTFs used. These values were consistent with those found by Wosten et al. (2001) or Schap (2004) in their reviews of PTF performance. Despite the relatively low efficiencies of the PTFs, it was possible to explain an important part of the SWHC variance for soils free of stones (between 72 and 85% depending of the PTF used), showing the importance of soil depth in the SWHC calculation. The stand productivity predictions for the three studied species showed a PTF hierarchy that was similar to the comparison of their performances with measured SWHC values: the Al Majou, Bruand-2002 and Bruand-2004 class PTFs gave the best results. The important variations in tree growth prediction illustrates the need to compare the efficiencies of the available PTFs (the worse being less efficient than soil depth alone). On the other hand, our results also showed that using class PTFs does not involve a reduction in the prediction quality when compared to more sophisticated PTFs such as continuous PTFs. Indeed, both PTF types led to similar prediction performances, which is in agreement with the results reported by Wösten et al. (1995) and Al Majou et al. (2007). This study complements those showing a lower performance for PTFs developed with large scale databases or using soils different from those of the studied area (Nemes et al., 2003). This probably explains why the lowest performances were recorded with the Vereecken and Teepe continuous PTFs, and the Wösten and Schaap class PTFs. We noted that the reduction in prediction accuracy for the SWHC estimates based on the PTFs was relatively low when validating with forested soils, particularly when using Al Majou class PTFs, despite the fact that most of the soil samples used for the development of the PTFs originated from agricultural soils.

Our results also showed that the proportion of surface area occupied by rock outcrops on the scale of every elementary plot was required to estimate the amount of water available for that plot. Indeed, we showed a much better prediction accuracy for stand productivity when using SWHC'' instead of SWHC'. In addition, the prediction performance with SWHC' was similar to using soil depth alone. When the plot was rocky, the pit was usually dug in an area with fewer rock outcrops, leading to an underestimation of the stone content at the plot scale. Our results also highlight the significance of appropriate estimates for both the stone content and proportion of surface area occupied by rock outcrops in SWHC'' estimations.

1.4.3. Uncertainties linked to mapping procedure

The uncertainties linked to the mapping procedure can be evaluated by comparing the SWHC” values extracted from the map and those estimated on the plot, and determining their respective predictive ability in regard to tree growth. With an R^2 of 0.35 and an RMSE of 33.9 mm, the prediction errors between the map and the independent validation dataset might appear to be relatively important. However, this comparison is difficult because it concerns information at different scales, map prediction representing a mean SWHC” value over a cell, and the validation plot a local measurement. SWHC” is known to be very heterogeneous because of variations in soil type, topography or the presence of rocks for example. Thus, a plot estimation might not be representative of the mean conditions of the area (Mummery et al., 1999). Moreover, the validation was realised using NFI plots collected with the same protocol as the plots used for mapping, which were probably affected by measurement errors, as described above. If this comparison makes it possible to describe the spatial distribution of the uncertainties linked to the mapping procedure, the averaging of a large number of measurements recorded at different locations for the same cell of the map could provide a more realistic idea of the quality of the predictions.

Despite variations in relation to the species being considered, the map shows a global performance close to estimates based on plots for predicting tree species productivity. This surprising result can be explained by the combination of two opposing effects. A negative effect is linked to the interpolation procedure, which used an average of neighbouring values to predict the SWHC” for a specified location, thereby smoothing local features of the plot. On the other hand, this smoothing can have a positive effect, by limiting the impact of field survey errors. By predicting the SWHC” values at un-sampled locations, while considering the effect of many neighbourhood plots, the impact of survey errors is limited. These two opposing effects can be more or less important, depending on the location: in steeply undulating areas, map interpolation can be less efficient than estimation on plots, probably because of the high spatial variability induced by topographic and geologic changes. This likely explains why the productivity of *Picea abies*, a mountain species, was better explained by the SWHC” estimated from plots, compared to the SWHC” extracted from the map. In contrast, *Quercus petraea* is principally located in sedimentary plains, where the units are more homogeneous over large areas. Because of this relative homogeneity, the average soil water content over various neighbouring plots provides a better estimate for a site than a single estimate carried out locally. This likely explains the observed higher predictive ability of SWHC” values extracted from the map, compared to those calculated from plots for this species. Because *Fagus sylvatica* is located both in sedimentary plains and mountainous areas, the two effects probably compensated for each other. Thus, close predictive abilities were found using the SWHC” values estimated from plots and extracted from the map.

The uncertainties associated with the mapping procedures were dependent on the output resolution and interpolation method. In general, the choice of output resolution is rarely discussed in studies leading to map production, despite its importance. We have shown that a maladapted resolution can lead to a significant increase in map uncertainty. The 1-km² resolution selected for this map was logically close to the distance between the NFI plots on the mesh (0.9 plots km⁻²). The uncertainties generated by kriging were more important when extreme values were smoothed. We had greater difficulty predicting SWHC” values in areas with abrupt changes in conditions, achieving better prediction in homogeneous geomorphological or topographical conditions.

These results suggest that the map uncertainties in sedimentary plains seemed to be mainly caused by the estimates of the soil volumes available to plants (linked to soil depth and stone volume estimation) and the method to convert these volumes to potential water contents. The mapping procedure could compensate for a part of these survey errors. In topographically complex areas, the uncertainties involved in the mapping procedure seemed to have been more important, and added to those involving the SWHC” estimation. An evaluation of other mapping methods could be a way to improve the map, although little is known about their validity in large area studies. For example, cokriging or regression-kriging using ancillary variables such as geology and terrain attributes have given good results in local studies in previous research (Bourennane et al., 2000; Minasny and McBratney, 2007). Instead of interpolating the SWHC” values estimated on plots, another possibility could be to first interpolate the raw properties required and then use the PTF to calculate SWHC” with GIS. The two procedures have already been compared at the local scale (Voltz and Goulard, 1994; Sinowski et al., 1997), and showed very small differences in comparison with the large uncertainties associated with PTF estimates (Vanderlinden et al., 2005).

1.4.4. Interest in SWHC” map for tree growth modelling

This study also highlighted the potential use of SWHC” maps for modelling tree growth, which can provide values with an efficiency comparable to the data recorded on a plot, without a ground survey needed for each location in the space. The SWHC” values extracted from the map made it possible to predict between 10.3% and 14.1% of the growth index variance for the three studied species, which was in agreement with the previous results obtained with plot estimations for the same species by Seynave et al. (2005; 2008). She showed that climatic factors were the main drivers of growth, soil richness and soil moisture acting as complementary variables, as already shown in previous studies (Curt et al., 2001; Chen et al., 2002). Because of the lack of data, the soil moisture effect appeared in these models through different proxies such as soil depth, stone content or topographic position, or through the SWHC values estimated using the Jamagne PTFs. The availability of SWHC”

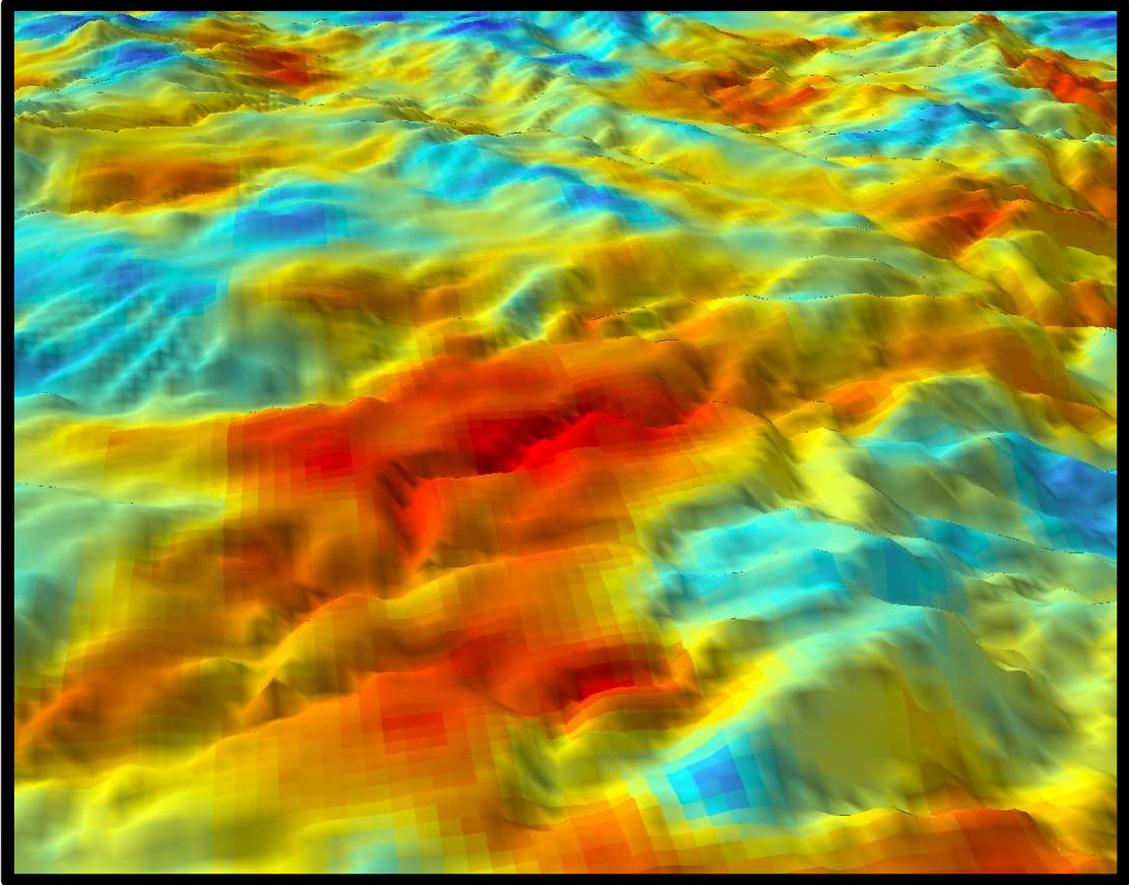
values calculated using efficient methods would make it possible to improve existing models and progress in our understanding of tree growth. In combination with climatic factors, it also offers the possibility of improving the characterisation of the soil moisture available for plants through the soil water balance estimation, thus providing indices having a direct effect on plant physiology and taking into account the water fluxes determined by precipitation, actual evapotranspiration or runoff (Zierl, 2001).

1.5. Conclusion

A SWHC” map that is accurate over a large range of scales and shows local variations over a large area is a useful tool, both for decision makers, who generally need information over vast areas, and for land managers, who need descriptors for more local studies. We have demonstrated the potential for using basic information that already exists or can be collected through national or international networks, for characterising water content properties on numerous plots with appropriate PTFs, thus allowing the derivation of maps by interpolation procedures. In this study, the site indices selected appeared to be appropriate biological indicators for comparing soil water holding capacity estimation methods or evaluating the predictive ability of the map, showing results that were concordant with those obtained with water content measurements for a comparison of PTFs. The SWHC” values extracted from the map can be used alone or combined with climatic factors to estimate the spatially-distributed soil water balance. Those indices with a physiological significance can be used to characterise the water available for plants over large areas, and to improve plant productivity or distribution models. This knowledge is particularly important in the current climate change context to determine and monitor the potential impacts of global warming on vegetation.

Acknowledgements

We are grateful to the GIP ECOFOR, who supported this work through the programme ‘Typologie des stations forestières’. We would like to thank the National Forest Inventory (NFI) group for providing the data that allowed the map to be realized, François Bigorre for providing information concerning soil water content measurements, Bernard Jabiol for his assistance and interesting suggestions, and Jean-Claude Pierrat, Dominique Arrouays, Jean Luc Flot and Max Bruciamacchie for their help.



RUM des sols dans le sud du Massif Central

2. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France

Article 4 : Piedallu, C., Perez, V., Gegout, J.-C., Lebourgeois, F., Bertrand, R., 2009. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France Revue Forestière Française (Nancy) 61, 567-593.

Résumé

De nombreuses études à travers le monde prédisent un impact du changement climatique sur la végétation, mais peu d'informations sont actuellement disponibles afin d'évaluer les conséquences sur la forêt Française. Nous avons étudié la distribution de 4 essences communes, l'épicéa, le sapin, le hêtre, et le chêne sessile, afin de déterminer le plus précisément possible leur écologie et d'évaluer leur sensibilité vis à vis d'un réchauffement du climat. Leur distribution pour la période 1961-1990 a été modélisée et cartographiée à l'échelle du territoire Français, à partir de variables écologiques caractérisant le climat, l'alimentation en eau, et la nutrition des sols. Les modèles réalisés montrent un effet des températures, de la ressource en eau, de l'engorgement, et du niveau trophique des sols, en adéquation avec les connaissances empiriques liées à ces espèces. L'évolution des probabilités de présence au cours du XXIème siècle a été étudiée selon les simulations des scénarios A2 et B2 du modèle climatique HadCM3. Selon ces simulations, le réchauffement prévu sur la France entre 1961-1990 et 2071-2100 varierait entre 3°C pour le scénario B2 et 4,2°C pour le scénario A2, avec de fortes hétérogénéités spatiales. Les mesures réalisées sur les postes météorologiques indiquent pour l'instant une augmentation plus élevée que les prédictions du scénario A2, avec une élévation moyenne d'environ 1°C entre les périodes 1961-1990 et 1991-2008. Une évolution climatique similaire aux prédictions du modèle HadCM3 conduirait à une diminution des probabilités de présence pour toutes les espèces étudiées, dès la 1ère partie du XXIème siècle sur les franges de leur distribution, puis de façon très importante sur la plupart des plaines et les massifs de moyenne montagne, même en considérant les modèles plus optimistes du scénario B2. La diminution des surfaces forestières favorables aux espèces étudiées atteint pour la période 2070-2100, selon le scénario envisagé, entre 92% et 99% pour l'épicéa, 80% et 93% pour le hêtre, 63 % et 83% pour le sapin, et 43% et 83% pour le chêne sessile. L'impact du changement climatique s'avère potentiellement très important au regard des conditions actuellement favorables à la présence de ces espèces, les variables édaphiques jouant le rôle de filtre local au sein de l'enveloppe climatique globale. Nous concluons sur l'intérêt de ces outils pour identifier et cartographier

les zones les plus vulnérables, afin de pouvoir suivre l'évolution du comportement des essences dans les zones les plus sensibles et déterminer les mesures de gestion nécessaires.

Mots clefs : forêt, végétation, changement climatique, vulnérabilité, modèle de distribution, Système d'information géographique.

2.1. Introduction

La gestion des impacts du changement climatique devient un enjeu majeur alors que de nombreuses études ont déjà mis en évidence une évolution notable du climat au cours des dernières décennies. Ainsi, en France, l'augmentation des températures moyennes pour le XXI^{ème} siècle s'établit entre 0,7°C et 1,1°C selon le lieu contre 0,7°C à l'échelle mondiale (IPCC, 2007), et celle des précipitations entre 5 et 10% principalement pendant l'hiver (Moisselin *et al.*, 2002). A l'échéance de la fin du XXI^{ème} siècle, les modèles climatiques prédisent une augmentation supplémentaire des températures moyennes comprise entre 2 et 4°C suivant les scénarios (Déqué, 2007). La fréquence et l'intensité des vagues de chaleur estivale devraient également augmenter à des vitesses de 10 à 100 fois plus élevées que le réchauffement « naturel » observé depuis la dernière glaciation (Briggs and Walters, 1997).

L'impact de ces changements sur la végétation est largement étudié par la communauté scientifique (Hughes, 2000; Bréda *et al.*, 2006; Parmesan, 2006; Lebourgeois *et al.*, 2010a), et préoccupe à la fois les scientifiques, les gestionnaires et les politiques, comme en témoigne le récent rapport interministériel sur la préparation des forêts françaises aux changements climatiques (Roman-amat, 2007). En effet, les premières conséquences du changement global sur les milieux forestiers ont déjà été démontrées, et font ressortir deux aspects contradictoires :

- une évolution positive de la productivité des espèces au cours du XXI^{ème} siècle, sans que les contributions de la concentration atmosphérique en CO₂, des dépôts azotés, et du réchauffement climatique n'aient pu être clairement dissociés (Nemani *et al.*, 2003; Bontemps *et al.*, 2005) ;
- un déplacement probable des aires de distribution des espèces vers le nord ou en altitude (Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Morin *et al.*, 2008). Ainsi Lenoir *et al.* (2008) ont récemment mis en évidence une remontée des espèces en altitude dans les forêts françaises d'environ 65 mètres au cours du siècle passé. D'après Thuiller (2007), le réchauffement prévu pour la France au cours de ce siècle correspondrait à un décalage latitudinal de l'aire de distribution des espèces compris entre 250 et 500 km.

Au vu de ces études, on peut s'interroger sur les conséquences du réchauffement climatique à moyen et long terme sur le paysage forestier. L'inquiétude de la communauté forestière est confortée par l'augmentation des symptômes de dépérissement observée ces dernières années (Le Meignen and Micas, 2008; Allen, 2009; Van Mantgem *et al.*, 2009).

De nombreux outils permettant de modéliser la distribution des espèces ont été développés ces 20 dernières années (Guisan and Zimmermann, 2000; Thuiller, 2003). Ils permettent de lier statistiquement la répartition observée d'une espèce pour une période donnée aux différents facteurs écologiques susceptibles de structurer son aire de distribution observée. Il est ainsi possible d'identifier les facteurs écologiques les plus pertinents pour expliquer la distribution d'une espèce, de déterminer leur gamme de valeurs la plus favorable, permettant ainsi d'évaluer la probabilité de présence de l'espèce en un lieu si les conditions de milieu qui conditionnent sa présence sont connues. De plus, à partir des conditions climatiques futures, les équations réalisées peuvent être utilisées pour prédire la distribution potentielle des espèces dans l'avenir. La majorité des modèles publiés jusqu'à présent ne prennent en compte que les variables climatiques, ils prédisent tous de fortes régressions de l'aire des espèces et une migration globale vers les hautes latitudes ou les altitudes élevées (Bakkenes *et al.*, 2002; Berry *et al.*, 2002; Badeau *et al.*, 2005). L'impact des variables liées au sol pour la détermination des zones favorables aux essences n'est généralement pas intégrée dans les modèles, malgré leur importance connue depuis longtemps vis-à-vis de la composition ou de la productivité des forêts (Becker, 1977; Coudun *et al.*, 2006b).

Face aux incertitudes engendrées par le changement climatique, les outils classiques du forestier pour le choix des essences (typiquement les catalogues des stations forestières) apparaissent peu adaptés pour guider le gestionnaire (Riou-Nivert, 2008, Riou-Nivert *et al.*, 2008). Non seulement les catalogues ne couvrent pas la totalité du territoire, mais la grande majorité d'entre eux a été élaborée avant la prise de conscience des risques induits par le changement climatique. Pour les catalogues ou les guides réalisés plus récemment, les auteurs sont confrontés au manque de connaissances quantitatives concernant le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs climatiques actuels et futurs et ceci sur des vastes territoires. Il est évident que l'on doit s'attendre à une diversité des réponses entre essences face à des changements qui conduiront à des conditions environnementales nouvelles dans de nombreuses parties du territoire (Gaudin, 2008; Landmann *et al.*, 2008).

Dans ce contexte, l'objectif de cet article est d'évaluer et de cartographier l'impact potentiel du changement climatique sur la distribution de 4 essences forestières, sélectionnées du fait de leur importance en France (hêtre, chêne sessile, sapin pectiné et épicéa commun) à l'aide de modèles intégrant les principaux facteurs édaphiques et climatiques qui structurent la distribution de la flore forestière. Les études menées au Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt Bois (LERFoB) depuis quelques années ont permis l'acquisition ou le calcul de données caractérisant la nutrition du sol (pH, C/N, ...) (Gégout *et al.*, 2005) ou son comportement vis-à-vis de l'eau (réserve utile maximale en eau, engorgement, bilans hydriques, etc.) (Piedallu and Gégout, 2007; Piedallu *et al.*, 2007). Elles sont disponibles de façon continue dans l'espace sous forme de couches d'information stockées sous système d'informations géographiques (SIG). Ces données, qui peuvent être calculées à fine résolution spatiale, ont déjà été utilisées pour réaliser des cartes prédisant le type de station forestière dans le massif

Vosgien à différentes échelles (Gégout et al., 2008). Elles ont également été utilisées pour modéliser la distribution et la productivité des essences (Coudun *et al.*, 2006b; Pinto *et al.*, 2008; Seynave *et al.*, 2008).

Les modèles de distribution des quatre essences ont ainsi été réalisés pour l'ensemble du territoire Français. Pour chacune d'entre elles, nous avons identifié les principales variables responsables de leur distribution, déterminé l'intervalle de leurs valeurs les plus favorables, puis nous avons simulé l'évolution de l'aire potentielle de distribution en fonction des prévisions du modèle HadCM3 et des deux scénarios A2 et B2 (Mitchell *et al.*, 2004). Nous avons ensuite discuté l'intérêt de ces outils dans le cadre de la gestion forestière, et plus particulièrement de l'utilisation des cartes produites à l'échelle locale afin d'intégrer la vulnérabilité des essences au changement climatique dans les diagnostics stationnels existants.

2.2. Matériel et méthodes

2.2.1. Description du jeu de données utilisé pour modéliser la distribution des essences

Pour la période 1961-1990, un total de 6920 relevés phytoécologiques géoréférencés avec une précision infrakilométrique ont été sélectionnés pour la calibration des modèles, à partir des bases de données EcoPlant et Sophy (Gégout et al., 2005, Brisse et al., 1995). Afin de limiter les effets d'autocorrélation spatiale, ces relevés sont localisés à plus de 1 km de distance les uns des autres (Figure 4.7, A). Un jeu complémentaire de 533 relevés indépendants distribués de façon relativement régulière sur le territoire Français a été utilisé pour la validation (Figure 4.7, B). Pour l'ensemble de ces placettes, la présence ou l'absence des 4 essences étudiées sont notées. Ces données concernent aussi bien les semis, que les arbustes et les arbres. La fréquence des essences dans le jeu de données de calibration s'établit à 11% pour l'épicéa, 17% pour le sapin, 41% pour le hêtre, et 21% pour le chêne sessile.

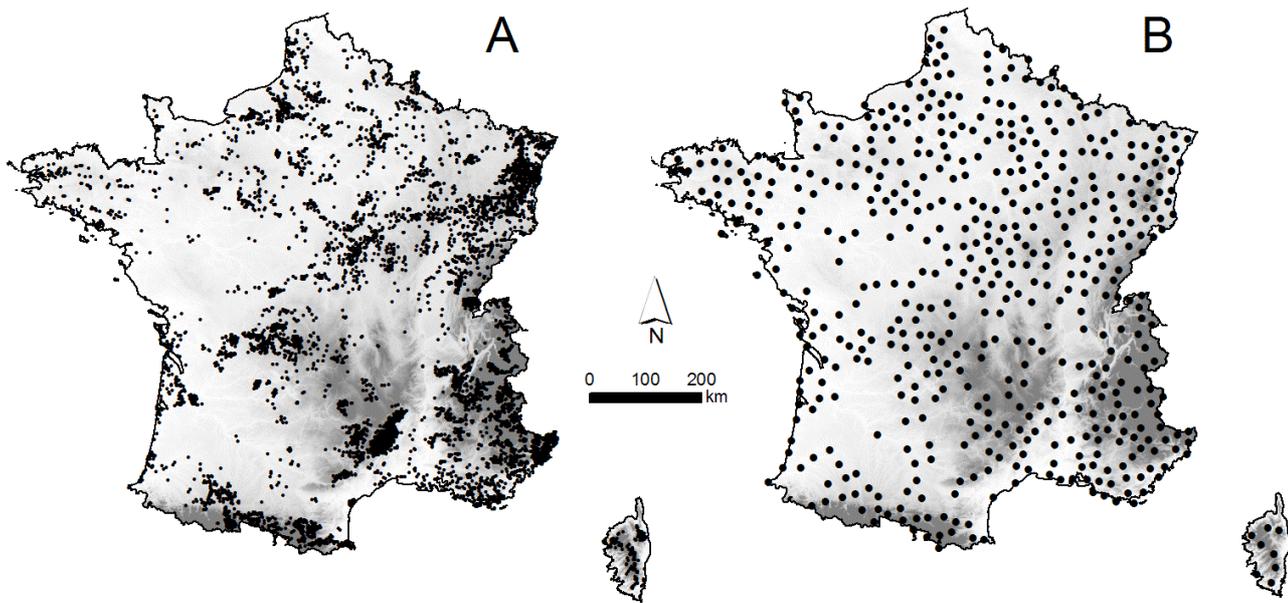


Figure 4.7 : Répartition des placettes des bases Ecoplant et Sophy collectées entre 1961 et 1990 ayant servi à la réalisation des modèles (A, $n = 6920$) et à leur validation (B, $n = 533$)

Les indices écologiques utilisés ont été choisis de façon à prendre en compte les principaux facteurs pouvant limiter la distribution des espèces, qui ont été identifiés à travers une synthèse des informations contenues dans les catalogues des stations forestières existants. Ceux-ci font apparaître trois principaux gradients : le niveau trophique des sols, l'alimentation en eau et les conditions thermiques. 9 variables ont été sélectionnées afin de caractériser les principales contraintes liées à chacun de ces gradients (Table 4.6). Le volet énergétique a été caractérisé par la température moyenne annuelle, la moyenne des ETP de printemps (de mars à mai) calculées selon la formule de Thornthwaite (Thornthwaite, 1948), et les températures moyennes d'hivers (de décembre à février). Les conditions d'approvisionnement local en eau ont été évaluées par les précipitations moyennes annuelles et la sécheresse estivale par le bilan hydrique climatique (P-ETP) de juillet; l'ETP ayant été calculée selon la formule de Turc (Turc, 1961; Lebourgeois and Piedallu, 2005; Piedallu and Gegout, 2008). La réserve utile maximale en eau du sol a été également considérée afin de tenir compte de la quantité d'eau que le sol peut stocker (Piedallu *et al.*, in prep.). Ces données sont complétées par un indice d'engorgement temporaire témoignant des excès d'eau pendant les périodes automnales et hivernales ainsi que des indices de pH et de C/N de l'horizon A1 du sol. Parmi ces variables, le bilan hydrique de juillet, l'ETP Thornthwaite de printemps, et le pH correspondent aux trois variables les mieux corrélées aux trois premiers axes d'une AFC réalisée en utilisant 16427 relevés et 782 espèces forestières répartis sur la France entière (Piedallu *et al.*, 2007). Le bilan hydrique climatique a été calculé en utilisant l'ETP Turc du fait des meilleures performances enregistrées lors d'études précédentes (Piedallu and Gegout, 2007; Piedallu *et al.*, 2007).

Type de variable	Dénomination		
Energie	Température moyenne annuelle	Température moyenne d'hiver (déc. à février)	ETP Thornthwaite de printemps (mars à mai)
Alimentation en eau	Précipitations moyennes annuelles	Bilan hydrique de juillet (P-ETP Turc)	Réserve Utile Maximale des sols (RUM)
Contraintes hydriques et nutritionnelles	Engorgement temporaire *	pH*	C/N*

Table 4.6 : présentation des variables écologiques utilisées pour modéliser la distribution des essences sur la France.* : variables bioindiquées par la flore. Les données climatiques sont des moyennes 1961-1990.

L'indice d'engorgement, le p/H et le C/N ont été estimés sur l'ensemble du territoire par bioindication à l'aide de la flore indicatrice et de relevés floristiques de l'Inventaire Forestier National (Gégout *et al.*, 2003). La RUM des sols a été estimée à l'aide de fonctions de pédotransfert sur plus de 100000 placettes IFN et interpolée sur l'ensemble du territoire (Piedallu *et al.*, in prep.). Les valeurs de températures et de précipitations sont issues du modèle AURELHY, élaboré par Météo-France (Benichou and Le Breton, 1987), et les valeurs de rayonnement solaire utilisées pour le calcul de l'ETP Turc ont été fournies par la modèle Helios (Piedallu and Gegout, 2007; Piedallu and Gegout, 2008). Pour chacune des variables climatiques, les valeurs moyennes pour la période 1961-1990 ont été prises en compte.

2.2.2. Modèles de climat futur

Les simulations de climat futur sont issues d'un des modèles généraux de circulation le plus utilisé (GCM, MGC en français), le modèle Hadcm3, cité dans le 4^{ème} rapport du GIEC (IPCC, 2007) et des deux scénarios A2 et B2. Les données de températures, de précipitations calculées par le *Tyndall Center for Climate Change Research* ont été extraites à 15 km de résolution pour les périodes 1961-1990, 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100 sur la France entière (Mitchell *et al.*, 2004). Pour ces données, les anomalies entre la période de référence (1961-1990) et chacune des trois périodes futures ont été calculées, puis interpolées au pas kilométrique. Ajoutées aux valeurs 1961-1990 du modèle AURELHY, elles ont permis d'obtenir des simulations d'évolution de températures et de précipitations au pas kilométrique tout en conservant les effets méso-topographiques pris en compte par le modèle de Météo France. Le rayonnement solaire a été estimé pour 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100 en intégrant les données de nébulosité du *Tyndall Center for Climate Change Research* pour ces périodes (Mitchell *et al.*, 2004), au rayonnement estimé sous ciel clair, en utilisant la méthode

décrite par Piedallu et Gégout (2007). Températures, précipitations et rayonnement solaire ont ensuite été combinés pour chacune des trois périodes futures afin de calculer des ETP Thornthwaite et des bilans hydriques climatiques (P-ETP) en utilisant la formule de Turc (Turc, 1961; Lebourgeois and Piedallu, 2005; Piedallu and Gégout, 2007).

2.2.3. Modélisation de la distribution des espèces

La distribution de chacune des espèces a été modélisée par régression logistique, permettant de prédire une probabilité de présence comprise entre 0 et 1 à partir des relevés floristiques collectés entre 1961 et 1990, et de variables écologiques (Ter Braak and Looman, 1986; Guisan and Zimmermann, 2000). Les modèles ont été réalisés pas-à-pas, chacune des variables étant à la fois testée selon sa forme simple et sa forme quadratique. Seule la variable la plus explicative (i.e. dont l'ajout dans le modèle engendre la plus forte baisse de déviance résiduelle), statistiquement significative ($p > 0,001$), dont l'action sur la plante est cohérente, clairement interprétable et différenciable des précédentes, a été sélectionnée à chaque étape. Le modèle prend donc fin lorsque aucune des variables candidates restante ne satisfait à ces critères. Pour chacune des espèces, une courbe de probabilité de présence est calculée pour chaque facteur intervenant dans le modèle. Pour cela, l'équation du modèle est utilisée pour toute la gamme de valeurs présentes dans le jeu de données de la variable considérée, une fois les valeurs des autres variables du modèle fixées à leur moyenne. Il est possible d'en déduire l'amplitude, qui représente l'étendue des valeurs les plus favorables au développement de l'espèce, et qui est calculée en sélectionnant les valeurs du facteur écologique pour lesquelles 80% de la distribution potentielle de l'espèce est présente (Gégout and Pierrat, 1998). L'apport de chaque variable du modèle a également été estimé, défini par la proportion de déviance expliquée par la variable étudiée lorsqu'elle est ajoutée au modèle.

Le modèle de distribution établi pour la période 1961-1990 a été calculé sous SIG pour chacune des essences afin de réaliser une carte de probabilité de présence. Pour chaque espèce étudiée, il est possible de sélectionner un seuil de probabilité optimal au delà duquel on prédit la présence de l'espèce et en deçà duquel on prédit son absence. Nous avons utilisé la méthode de la courbe ROC (Fielding and Bell, 1997) qui permet de transformer une probabilité continue en une variable binaire (présence ou absence), et ainsi de cartographier les secteurs où les conditions de milieu sont favorables à l'espèce. Il est ainsi possible d'évaluer la qualité des cartes produites en comparant les présences/absences prédites avec les présences/absences observées sur le terrain. La réalisation de matrices de confusion permet d'estimer le succès, c'est à dire le taux de bonnes prédictions (présences et absences confondues), la sensibilité et la spécificité, représentant respectivement le taux de présences et d'absences bien prédites. L'élaboration de la courbe ROC permet également de calculer l'Area Under the Curve (AUC), un indice évaluant la qualité globale du modèle indépendamment du seuil de probabilité choisi pour prédire les présences et les absences de l'espèce. Des valeurs d'AUC comprises entre 0,5 et 0,7 correspondent à des modèles mauvais

à médiocre, entre 0,7 et 0,8 à des modèles corrects, et respectivement entre 0,8 et 0,9 puis 0,9 et 1 à de bons puis très bons modèles (Swets, 1988).

Les équations des modèles calibrés sur la période 1961-1990 ont permis de prévoir et de cartographier la distribution potentielle des espèces pour les périodes 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100. Pour cela, les équations ont été recalculées en utilisant les variables climatiques disponibles sous SIG correspondant au modèle Hadcm3 pour les 2 scénarios utilisés. Les variables édaphiques, quant à elles, ont été considérées constantes sur le pas de temps étudié.

2.2.4. Cartographie à haute résolution

Les cartes de distribution potentielle des espèces pour les quatre périodes considérées ont été réalisées à résolution kilométrique, une valeur de probabilité de présence étant fournie pour chaque cellule de 1km². Si cette résolution est pertinente à des échelles nationales ou régionales, elle ne permet pas de discriminer des variations plus locales, dues par exemple à des changements de substrats ou de topographie. A travers l'exemple du sapin, nous avons recalculé le modèle de distribution sur une zone test pour laquelle nous disposons de données numériques à 50 mètres de résolution pour un certain nombre de facteurs écologiques. Ces données, élaborées lors d'études précédentes, ont été calculées à l'aide de méthodes statistiques et de covariables permettant de caractériser localement la géologie, la topographie et le climat (Piedallu *et al.*, 2006; Gégout *et al.*, 2008). La distribution potentielle du sapin a ainsi été cartographiée pour un petit bassin versant des Vosges Lorraines pour la période 1961-1990, et l'évolution des probabilités de présence au cours du XXI^{ème} siècle a été simulée dans le sud du massif vosgien, selon les prévisions du modèle Hadcm3 et du scénario a2.

2.3. Résultats

2.3.1. Evolution du climat

Les simulations d'évolution du climat issues du GCM HadCM3 pour la période 2070-2100 prédisent en France une augmentation moyenne de température par rapport à la période 1961-1990 de 4,2 °C selon le scénario A2 et 3°C selon le scénario B2 (Figure 4.8). Jusque dans les années 2050, les températures prévues par les deux scénarios sont très proches les unes des autres, l'écart augmentant plus fortement à partir de 2060. En outre, l'observation des données mesurées en continu depuis 1961 sur 97 postes Météo-France montre une

brusque augmentation des températures ces 20 dernières années, la température 1991-2008 étant en moyenne d'environ 1°C supérieure à celle de la période 1961-1990. Cette augmentation, cohérente avec celle publiée par Moisselin (2002), est nettement plus importante que celle prévue par le modèle HadCM3 pour cette période.

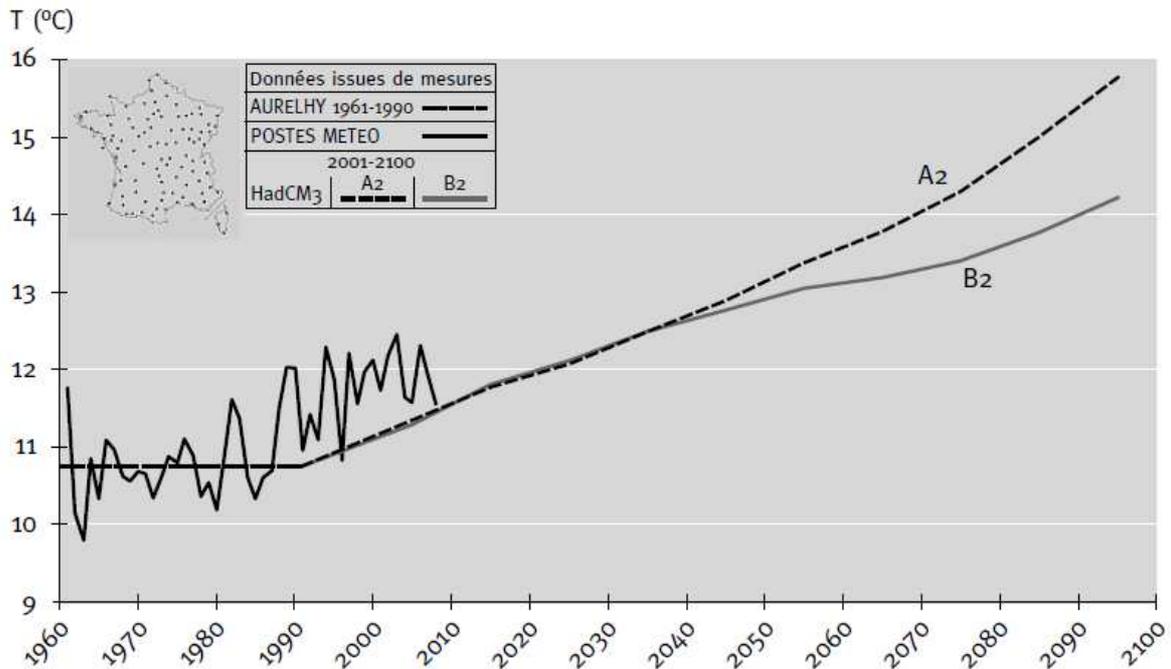


Figure 4.8 : Evolution des températures moyennes annuelles mesurées sur 97 postes météo France pour la période 1961-2008, et tendances pour la période 2000-2100 selon le GCM HadCM3 et les scénarios A2 et B2 (lissé à l'aide de moyennes mobiles sur 30 ans).

Le changement de climat prévu selon le GCM HadCM3 n'est pas homogène sur toute la France (Figure 4.9). Avec le scénario A2, les zones dont la température s'élève le plus rapidement sont situées dans un premier temps dans les Alpes et en Lorraine, puis s'étendent progressivement au cours du XXIème siècle sur toute la partie sud du pays, l'augmentation étant plus modérée sur le bassin méditerranéen et la Bretagne. Pour la période 2071-2100, l'amplitude des changements de température varie quasiment du simple au double selon la zone, entre 2,4 °C et 5,6°C. Concernant l'aridité, appréhendée à travers le bilan hydrique climatique de juillet, elle augmente d'abord dans le sud-ouest, puis s'étend dans une large partie ouest du pays, en excluant toutefois la Bretagne. La diminution du bilan hydrique de juillet est en moyenne de 35 mm entre les périodes 1961-1990 et 2071-2100, pour une valeur initiale moyenne de -72 mm. Cette baisse importante cache cependant de nombreuses disparités géographiques, les changements étant quasiment nuls voire positifs en Corse ou en zone méditerranéenne, et allant jusqu'à -70 mm dans les Pyrénées Centrales.

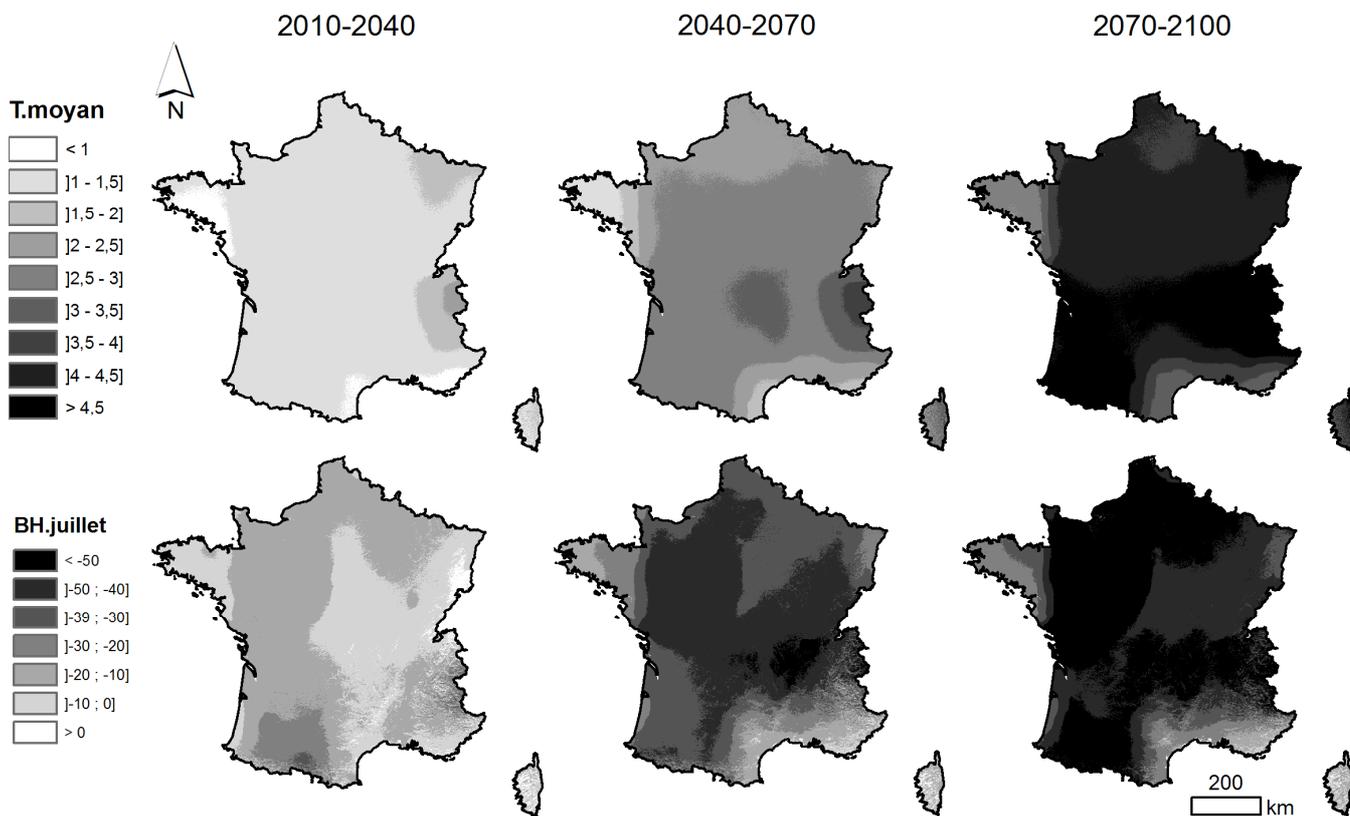


Figure 4.9 : Evolution prévisible des températures moyennes annuelles et des bilans hydriques climatiques de juillet ($P-ETP_{turc}$) entre la période 1961-1990 et 3 simulations pour les périodes 2010-2040, 2040-2070, 2070-2100 selon le GCM HadCM3 (scénario A2).

2.3.2. Modélisation de la distribution des espèces à partir des variables du milieu

Pour le jeu de données étudié, les variables liées au sol montrent de faibles corrélations avec les autres variables utilisées, sauf en ce qui concerne la RUM qui est logiquement liée à l'engorgement temporaire ($R^2 = 0,47$) (Table 4.7). Le coefficient de détermination est plus élevé quant on considère les variables climatiques entre elles, sauf en ce qui concerne les précipitations moyennes annuelles ou le bilan hydrique de juillet vis-à-vis des ETP de printemps ($R^2 \leq 0,21$). Les R^2 les plus élevés sont atteints entre les températures moyennes annuelles et les températures moyennes d'hiver ou les ETP de printemps.

Quatre à cinq variables écologiques ont été sélectionnées dans les modèles de distribution de chacune des essences. Parmi les variables climatiques candidates, seules les températures moyennes annuelles et le bilan hydrique de juillet ont montré un lien significatif avec la distribution des espèces, les températures d'hiver, les ETP de printemps, et les précipitations moyennes annuelles étant apparues peu discriminantes. Les variables

édaphiques et trophiques utilisées se sont quant à elles toutes révélées significatives pour au moins 3 des 4 essences traitées. Elles prennent une place importante dans la plupart des modèles : 4 variables sur les 5 entrant dans le modèle de distribution sont liées au sol pour le chêne sessile et 3 sur 5 pour le sapin et le hêtre, leur élimination entraînant une diminution importante de la qualité des modèles. La distribution de l'épicéa semble davantage liée aux aspects climatiques ; les 2 variables édaphiques significatives dans le modèle ayant une influence plus faible.

	T.moyan	T.moyhiv	ETP.prin	BH.juillet	P.moyan	RUM	Eng.temp	PH
T.moyan								
T.moyhiv	0,91							
ETP.prin	0,69	0,52						
BH.juillet	0,54	0,49	0,20					
P.moyan	0,12	0,09	0,19	0,21				
RUM	0,02	0,02	0,11	0,00	0,06			
Eng.temp	0,02	0,02	0,21	0,03	0,13	0,47		
PH	0,04	0,02	0,00	0,21	0,08	0,17	0,27	
CN	0,01	0,03	0,00	0,02	0,07	0,05	0,00	0,28

Table 4.7 : Matrice des corrélations (R^2) entre les variables utilisées pour réaliser les modèles de distribution ($n = 6920$).

Les modèles de distribution du sapin et de l'épicéa donnent de bonnes à très bonnes performances ($AUC > 0,86$), les résultats obtenus sur le jeu de calibration et de validation étant assez proches (Table 4.8). Les AUC obtenues pour le hêtre et le chêne sessile sont bonnes à correctes selon le jeu de données utilisé, elles s'échelonnent respectivement pour chacune de ces essences entre 0,81 et 0,80 sur le jeu de calibration, et 0,78 et 0,74 sur le jeu de validation. Ainsi, le modèle de distribution du sapin permet de prédire 89 % des présences et des absences observées sur les 533 relevés indépendants du jeu de validation, contre 84% pour l'épicéa, 68% pour le hêtre et 61% pour le chêne sessile, avec une meilleure capacité à prédire les présences que les absences (respectivement 72, 84, 93 et 89 % de bonnes prédictions des présences pour le sapin, l'épicéa, le hêtre et le chêne sessile sur le jeu de validation) (Table 4.8).

	Jeu de calibration					Jeu de validation				
	D2	AUC	succés	sensitivité	spécificité	occ.	AUC	succés	sensitivité	spécificité
Epicea	0,307	0,88	79	83	79	28	0,9	84	84	84
Sapin	0,379	0,90	81	88	80	54	0,86	89	72	91
Hetre	0,236	0,81	74	77	71	237	0,78	68	93	48
Ch.S	0,207	0,80	64	91	55	163	0,74	61	89	48

Table 4.8 : Qualité de la carte de distribution de l'épicéa, du sapin, du hêtre, et du chêne sessile évaluée selon le jeu de calibration ($n = 6920$) et le jeu de validation ($n = 533$). (occ. = nombre d'occurrences)

L'amplitude des espèces a été calculée pour chacun des facteurs écologiques sélectionnés dans les modèles de distribution (Figure 4.10). Les caractéristiques de résistance au froid et la préférence pour les climats humides de l'épicéa apparaissent nettement à travers le modèle réalisé (Figure 4.11), tout comme sa grande tolérance aux conditions de sols, que ce soit vis-à-vis de l'engorgement (qui n'est pas discriminant), de la RUM (présence sur sols peu à moyennement profonds), ou du pH (il est principalement présent sur les sols de pH compris entre 3 et 6,5).

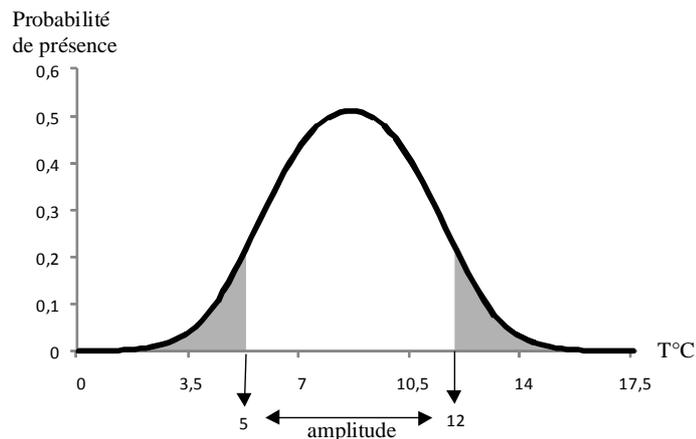


Figure 4.10 : Principe de calcul de l'amplitude écologique, exemple du hêtre en fonction de la température moyenne annuelle pour la période 1961-1990. La zone blanche située sous la courbe, centrée sur l'optimum des probabilités de présence, représente 80% de l'aire totale sous la courbe.

	T.moyan (°C)					BH.juillet (mm.)		RUM (mm.)		Eng.temp				pH				C/N										
	4	8	12	16	A	-100	-50	0	50	30	60	90	120	A	1.5	2	2.5	3	A	4	5	6	7	A	15	20	25	30
Epicea	[Bar chart]				3,1-8,5 (5,4)	[Bar chart]		21-85 (64)	[Bar chart]		8-103 (95)	[Bar chart]				A	[Bar chart]				3-6,5 (3,5)	[Bar chart]				A		
Sapin	[Bar chart]				6-12,5 (6,5)	[Bar chart]		-54-59 (113)	[Bar chart]		54-150 (96)	[Bar chart]				1-1,8 (0,8)	[Bar chart]				A	[Bar chart]				14-26 (12)	A	
Hêtre	[Bar chart]				5-12 (7)	[Bar chart]		8-99 (89)	[Bar chart]		[Bar chart]				1-2,7 (1,7)	[Bar chart]				3-5,9 (2,9)	[Bar chart]				10-24 (14)	A		
Chêne S.	[Bar chart]				7,3-13 (5,6)	[Bar chart]		[Bar chart]		8-99 (89)	[Bar chart]				1,6-3,2 (1,6)	[Bar chart]				3-5,9 (2,9)	[Bar chart]				10-24 (14)	A		

Figure 4.11 : Intervalles considérés comme favorable à la distribution de l'épicéa, du sapin, du hêtre, et du chêne sessile pour chacune des variables sélectionnées dans les modèles ($p < 0.001$). L'épaisseur de chaque rectangle est proportionnelle à son apport dans le modèle. A = valeurs de la variable correspondant aux bornes inférieures et supérieures de l'intervalle (en italique) et amplitude écologique (entre parenthèse), exprimé selon l'unité de la variable.

Les distributions du hêtre et du sapin présentent des similitudes. Ces deux essences sont présentes dans des zones de températures annuelles plutôt fraîches à moyennes, et de

bilan hydrique de juillet plutôt favorable, mais elles ne supportent pas aussi bien que l'épicéa les conditions climatiques froides liées essentiellement aux altitudes élevées. La plus grande sensibilité du sapin au bilan hydrique de juillet, celle du hêtre à la température moyenne annuelle, ainsi qu'une amplitude du hêtre plus large constituent les principales différences de comportement par rapport au climat qui distinguent les deux essences. D'un point de vue édaphique, sapin et hêtre sont exclus des zones à engorgement temporaire prononcé et préfèrent des sols relativement riches en azote, particulièrement pour le hêtre. En outre, le sapin préfère les sols ayant les plus fortes RUM, et le hêtre est davantage présent pour les sols à $\text{pH} < 6$. Le chêne sessile se différencie par une présence située majoritairement dans les zones à températures moyennes annuelles plus élevées. Par rapport aux autres essences, sa présence apparaît également plus forte dans les situations plus engorgées et dans les stations à RUM moyenne voire faible. Son comportement trophique est similaire à celui du hêtre, à savoir une préférence pour les pH acides et les sols à bonne nutrition azotée.

2.3.3. Cartographie de la distribution des essences à l'échelle de la France

Les modèles de distribution permettent de réaliser une carte de probabilité de présence des essences en chaque point du territoire en fonction des conditions de milieu. Les cartes réalisées au pas kilométrique montrent globalement une bonne concordance entre les prédictions et les relevés de terrain pour les quatre essences (Figure 4.12). Ainsi, le sapin et l'épicéa sont principalement prédits dans les zones de montagne, l'épicéa étant présent à des altitudes globalement plus élevées, principalement dans les Vosges, le Jura, et les Alpes du Nord, le sapin étant prédit plus largement dans le Massif Central et les Pyrénées. Selon ces cartes, le hêtre occupe un large tiers nord-est de la France ainsi que les zones de montagnes humides ; le chêne sessile étant quant à lui exclu des zones de montagnes élevées et des bassins méditerranéen et aquitain. On observe que des effets régionaux peuvent être restitués, comme les plateaux calcaires du sud du Massif Central où la probabilité de rencontrer du hêtre est plus faible que dans les zones environnantes, ou encore les peuplements en limite d'aire d'épicéa situés au sud des Alpes qui sont correctement localisés.

Les surfaces favorables estimées en utilisant le seuil de la courbe ROC pour chacune des 4 essences étudiées sont supérieures aux surfaces déterminées d'après les relevés de la période 2004-2007 à l'aide des relevés de l'Inventaire Forestier National (Figure 4.13). Cette surestimation est de l'ordre d'1/3 des surfaces pour l'épicéa, le sapin, et le hêtre, elle double la surface pour le chêne sessile, du fait d'absences diffuses sur son aire de distribution, qui ne sont pas prédites.

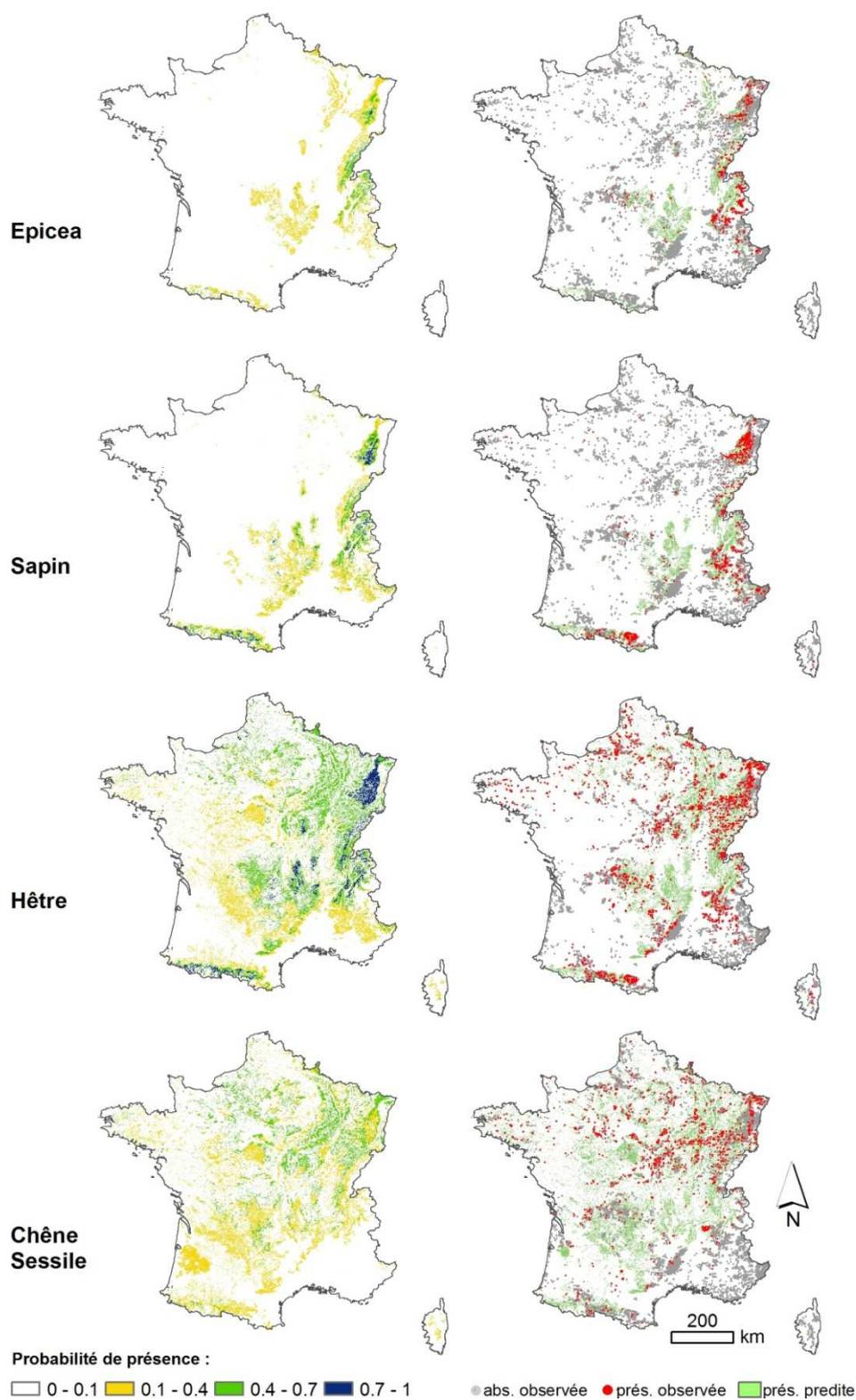


Figure 4.12 : probabilité de présence prédite dans les zones forestières (période 1961-1990, à gauche), et distribution observée sur le jeu de validation (à droite), de l'épicéa, du sapin, du hêtre et du chêne sessile ($n = 6920$). Les présences prédites figurant sur les cartes de droite ont été calculées en fonction du seuil optimal permettant de discriminer les présences et les absences (0,11 pour l'épicéa, 0,18 pour le sapin, 0,43 pour le hêtre 0,16 pour le chêne sessile). Les surfaces forestières ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006.

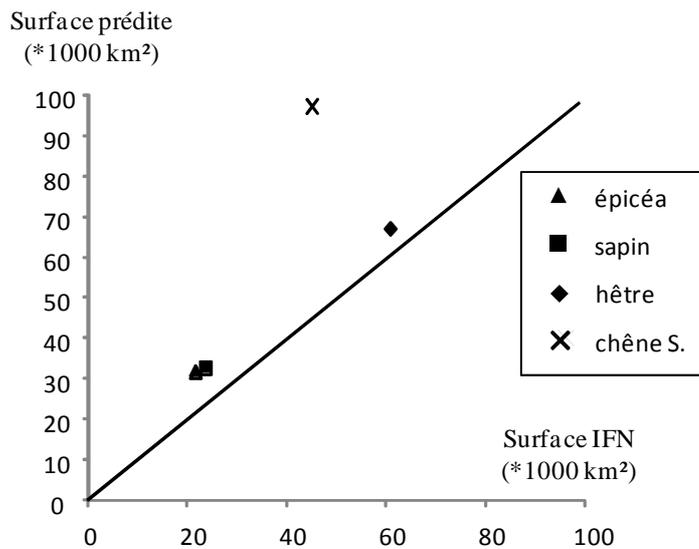


Figure 4.13 : comparaison des surfaces forestières favorables à la distribution de l'épicéa, du sapin, du hêtre, et du chêne sessile, prédites par les modèles et estimées à l'aide des données IFN, pour la France. Les surfaces forestières des prévisions faites par les modèles ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006.

2.3.4. Cartographie de la distribution potentielle des espèces à l'échelle locale

Si la cartographie à résolution kilométrique permet d'avoir une vision nationale voire régionale de la distribution des espèces, elle n'est pas discriminante à l'échelle du massif ou de la forêt. Afin de pouvoir prédire les potentialités de présence des espèces plus localement, il est nécessaire que les facteurs écologiques sélectionnés dans le modèle soient disponibles sous forme de cartes numériques décrivant finement la variabilité des conditions écologiques. Nous avons ainsi recalculé la probabilité de présence du sapin pour la période 1961-1990 sur une zone test dans l'ouest du massif Vosgien (secteur de Rupt sur Moselle), pour laquelle existaient des couches SIG à haute résolution des facteurs écologiques utilisés (Figure 4.14). Ainsi, pour le sapin, les probabilités de présence sont les plus fortes sur les stations fraîches de versant nord, à fortes RUM et bonne nutrition azotée situées plutôt sur granite et bas de pente. Les stations à mauvaise nutrition azotée (C/N élevé), en versant chaud, et réserve utile faible situées plutôt sur grès siliceux se révèlent moins favorables à la présence du sapin : sa probabilité de présence prédite diminue sur ces stations par rapport aux zones adjacentes.

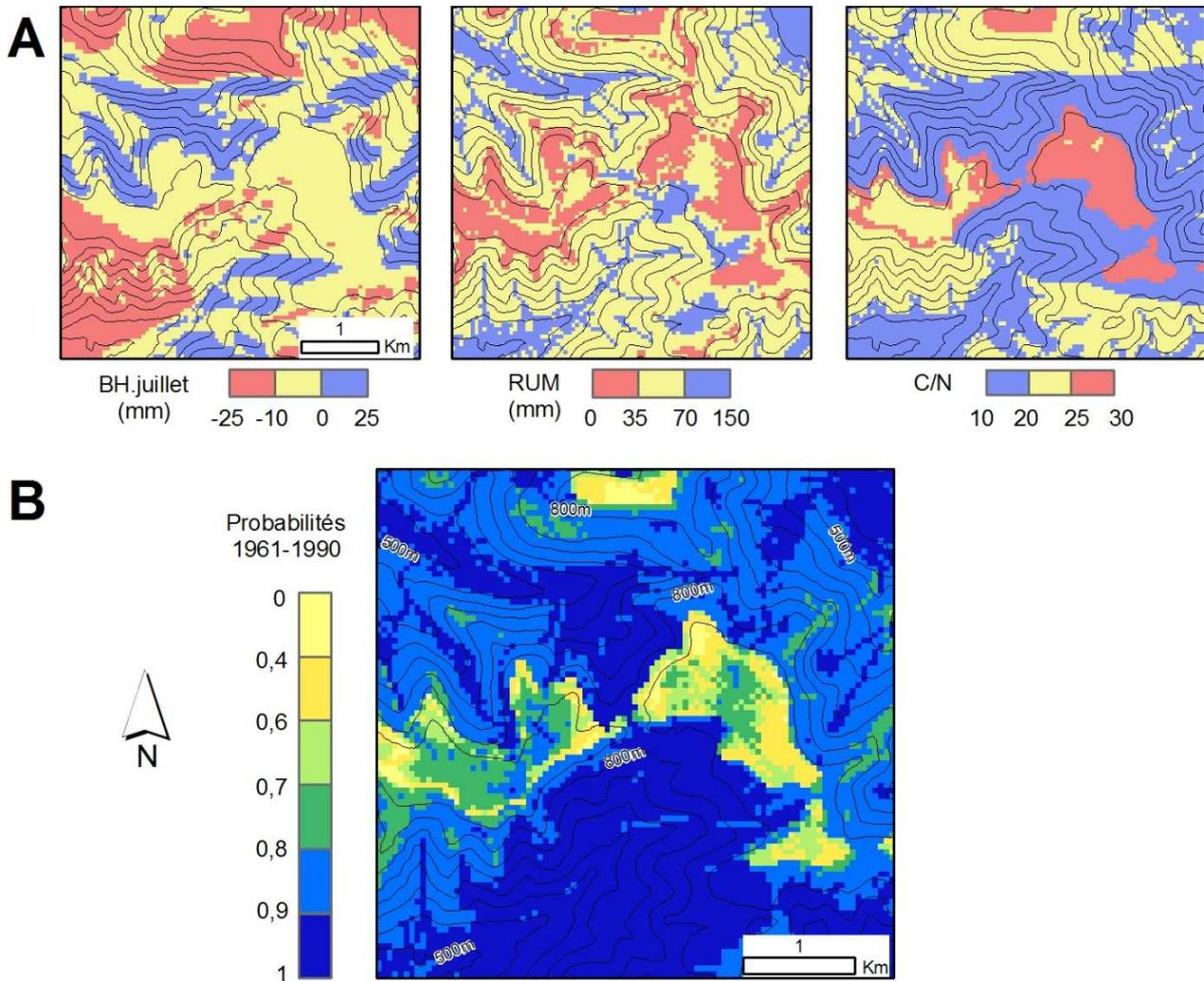


Figure 4.14 : cartographie à haute résolution des stations favorables au sapin pour un bassin versant de l'ouest du massif Vosgien : principales variables déterminant localement les conditions favorables à sa présence (A), et aire de distribution potentielle pour la période 1961-1990 (B).

2.3.5. Evolution de la distribution potentielle des espèces

Les modèles de distribution élaborés pour la période 1961-1990 ont été utilisés pour prédire la probabilité de présence des essences en prenant en compte les conditions climatiques prévues pour les périodes 2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100. Pour la fin du siècle, on note une forte régression de la probabilité de présence pour chacune des 4 essences étudiées, sur une grande partie de leur aire de distribution établie sur la période 1961-1990 (Figures 4.15).

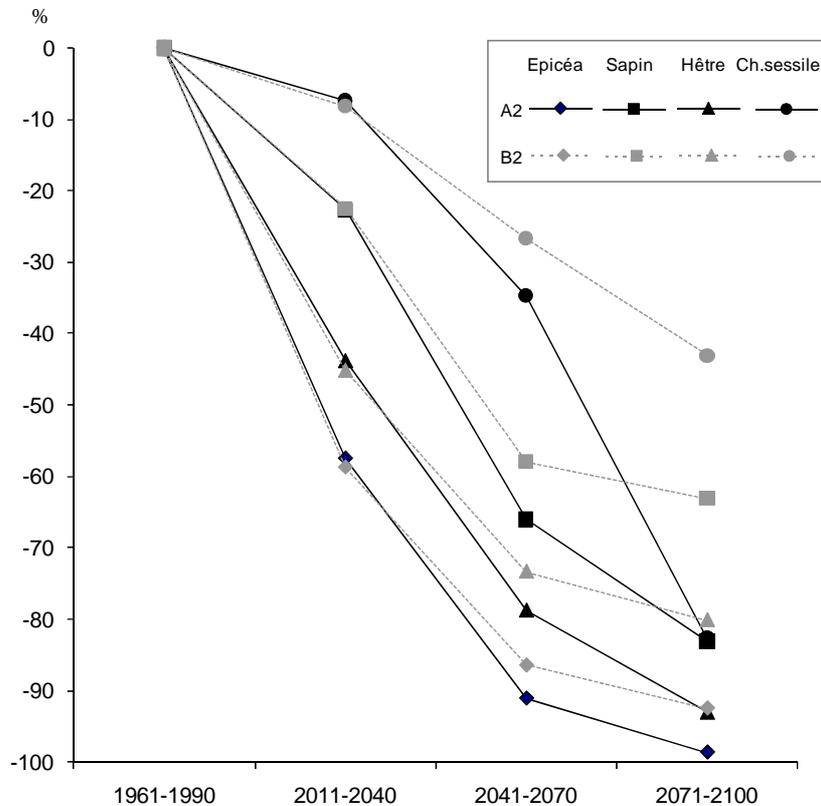
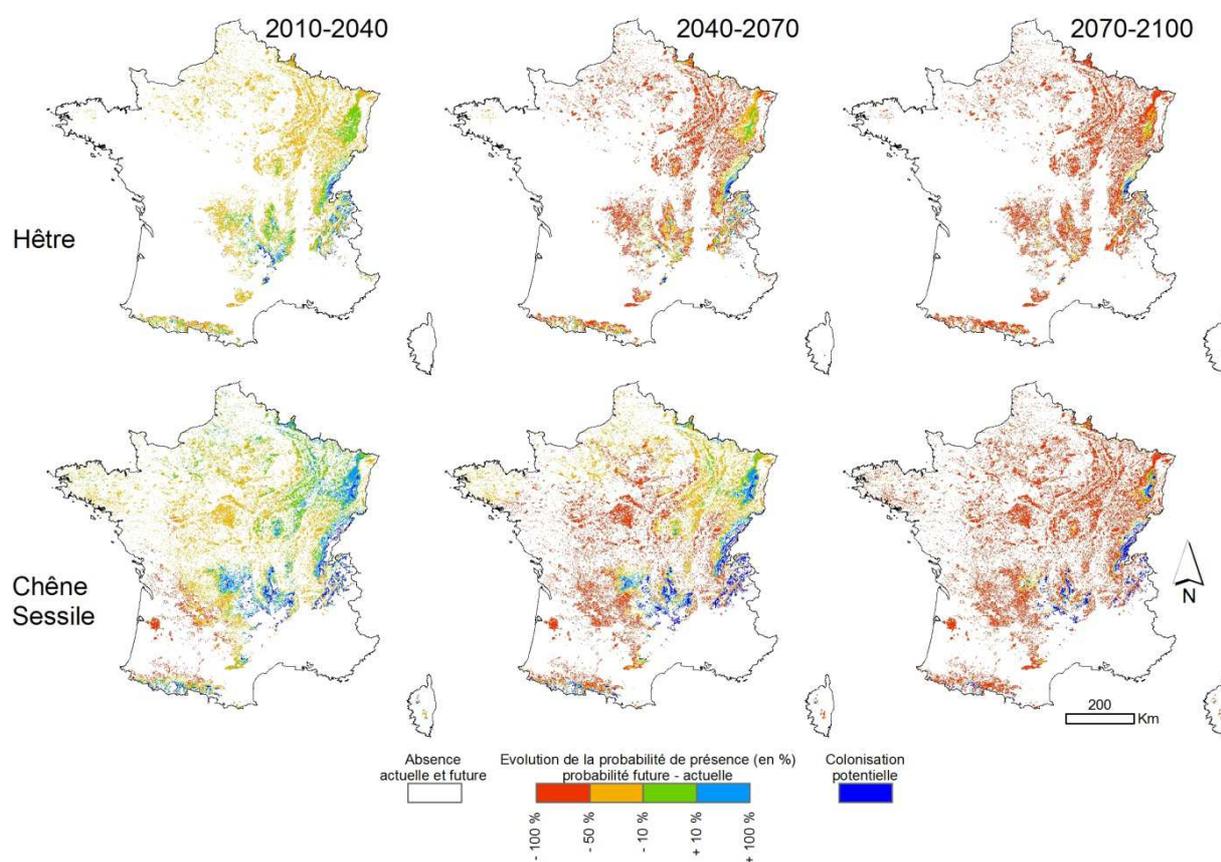


Figure 4.15 : Evolution des surfaces en France actuellement forestières potentiellement favorables à la distribution de l'épicéa , du sapin, du hêtre et du chêne sessile entre les périodes 1961-1990 et 2070-2100, selon le modèle HadCM3 et les scénarios A2 et B2. Les surfaces favorables ont été calculées en fonction du seuil optimal de la courbe ROC permettant de discriminer les présences et les absences pour chacune des espèces (0,11 pour l'épicéa, 0,44 pour le hêtre, 0,18 pour le sapin, 0,16 pour le chêne sessile). Les surfaces forestières ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006.

A l'échelle nationale, les surfaces favorables au hêtre et à l'épicéa sont les plus lourdement affectées et ce dès le début du XXI^{ème} siècle, celles du sapin et du chêne sessile baissant plus fortement à partir du milieu du siècle. Ainsi, les surfaces propices à la présence du hêtre et de l'épicéa sont divisées par deux entre les périodes 1961-1990 et 2011-2040, et diminuent à la fin du XXI^{ème} siècle de 80 à 93% pour le hêtre, et de 92 à 99% pour l'épicéa, selon que l'on considère le scénario B2 ou A2. Pour l'épicéa, les zones les plus favorables à la fin du XXI^{ème} siècle se cantonnent à une petite frange aux altitudes les plus élevées des Alpes internes (Figure 4.16). Pour le hêtre, ce sont les plaines qui seraient les plus touchées, particulièrement à partir du milieu du siècle. La différence d'impact du changement climatique entre les scénarios A2 et B2 semble relativement faible pour ces 2 essences.



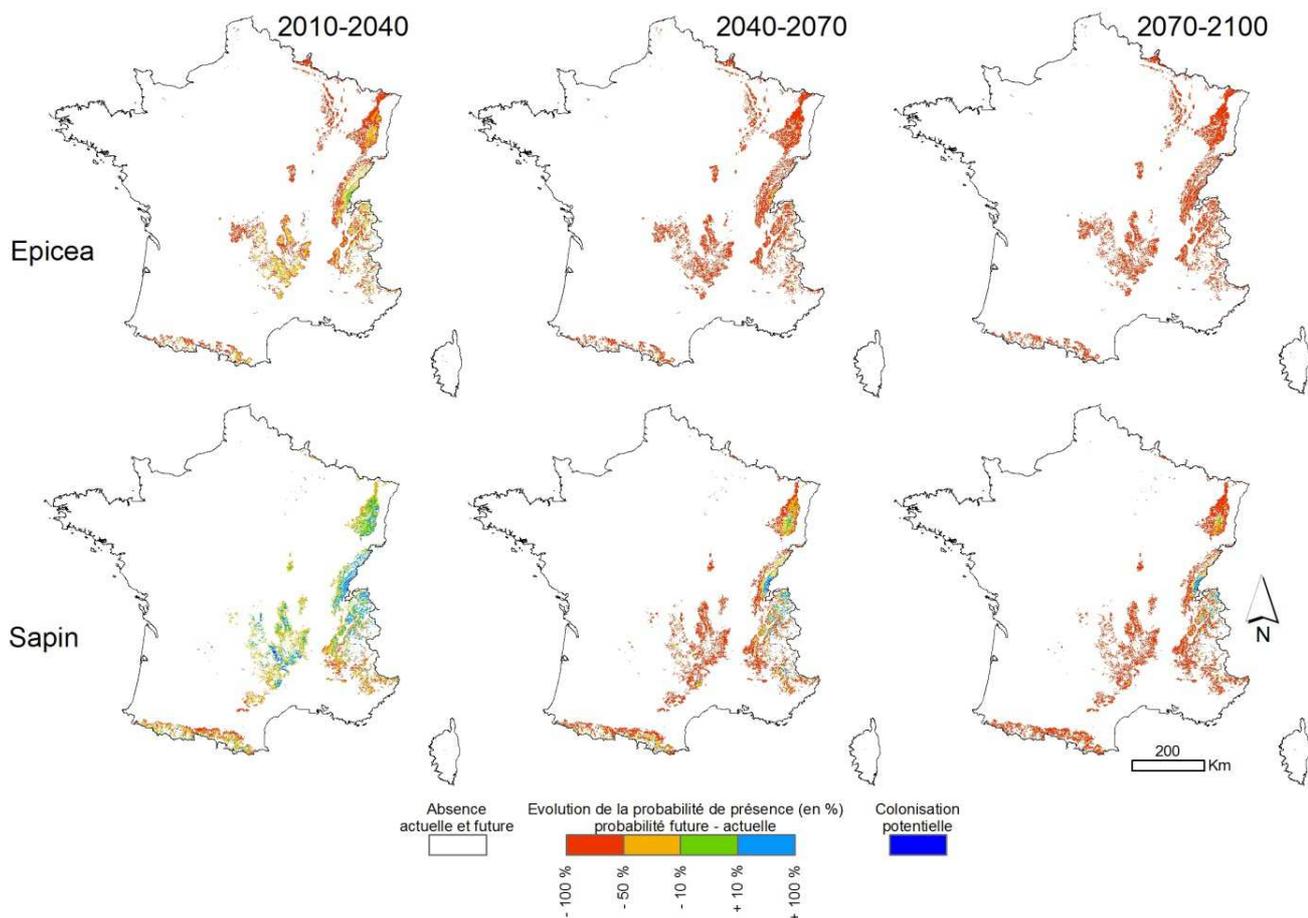


Figure 4.16 : Evolution prévisible de la distribution potentielle de l'épicéa, du sapin, du hêtre, et du chêne sessile entre 1961-1990 et les périodes 2010-2040, 2040-2070, et 2070-2100 (GCM HadCM3-A2). Les zones représentant l'absence pour la période 1961-1990 ont été délimitées en fonction d'un seuil statistiquement optimal pour chaque l'espèce. Les surfaces forestières ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006.

La surface favorable à la présence du sapin diminuerait plus tardivement, elle atteindrait cependant 83% à la fin du XXI^{ème} siècle selon le scénario A2, alors qu'elle serait plus limitée selon le scénario B2, avec une perte de 63% de son aire de distribution potentielle, du fait d'une relative stabilisation entre 2041-2070 et 2071-2100 (Figure 4.15). Ainsi, les habitats favorables au sapin ne régresseraient dans un premier temps que dans le sud de la France (Pyrénées, sud du Massif Central, des Alpes), avant de toucher progressivement les zones de moyenne montagne et même les massifs les plus élevés du sud du pays. Le chêne sessile pourrait être l'essence la moins atteinte, la surface favorable à sa présence diminuerait plus tardivement, l'impact du changement climatique paraissant limité jusqu'au milieu du XXI^{ème} siècle (moins de 10 % de pertes). Selon le scénario B2, la perte attendue d'ici la fin de ce siècle, égale à 43%, serait plus faible que pour les autres essences. Par contre, le scénario A2 est plus pessimiste, avec une augmentation forte de la surface devenant défavorable lors de la 2^{ème} moitié du XXI^{ème} siècle, atteignant 83% pour la période 2070-2100. Les zones de plaines seraient les premières affectées, les effets du réchauffement

se faisant d'abord sentir dans le bassin Aquitain et les pays de Loire, certaines zones du nord de la France restant préservées un peu plus longtemps (Figure 4.16). Cependant, comme pour le hêtre, seules les zones de montagne seraient épargnées à l'échéance de la fin du siècle selon le scénario étudié le plus pessimiste. Il est à noter que selon le scénario A2, la diminution des probabilités de présence se fait dans un premier temps de façon relativement diffuse sur leur aire de distribution pour l'épicéa et le hêtre, tandis que les zones méridionales sont les plus affectées en ce qui concerne le sapin et le chêne sessile (Figure 4.16).

Pour chacune de ces essences, il existe des zones actuellement forestières ou l'espèce n'est pas présente actuellement, et dont les conditions écologiques deviendraient favorables dans un contexte de réchauffement climatique. Ces zones de colonisation potentielle ne représentent qu'une petite part de l'aire de distribution actuelle (moins de 8% selon l'espèce et le scénario), et se situent toutes dans des zones de montagne, à des altitudes plus élevées que les présences actuelles. Le chêne sessile est l'essence pour laquelle les zones de recolonisation constituent le plus grand potentiel au regard de la distribution actuelle (6 % selon le scénario A2, 8% selon le B2, pour la période 2070-2100), mais elles ne présentent qu'une petite surface par rapport à celles qui deviendraient potentiellement défavorables (Figure 4.16).

A l'échelle locale, nous prévoyons que l'impact du changement climatique se traduirait dans les zones où les espèces étudiées sont susceptibles de se maintenir par une remontée des conditions favorables en altitude et un maintien ou un déplacement sur les versants frais exposés au nord. C'est le cas du sapin dans le sud du massif vosgien, dans une zone qui lui est actuellement très favorable et où sa limite basse de distribution se situe vers 500 mètres d'altitude (Figure 4.17). Au fil du XXI^{ème} siècle, l'évolution défavorable du bilan hydrique conduit à une diminution des habitats potentiels à basse altitude (période 2010-2040), puis à un cantonnement des habitats favorables à altitude élevée et en versant nord (2040-2070), suivi enfin d'une baisse générale de la probabilité de présence du sapin sur toute la zone avec maintien des situations les plus favorables en versant nord à haute altitude (2070-2100). Ainsi, dans ce secteur, la probabilité de rencontrer du sapin plus de 4 fois sur 10, qui correspond actuellement à une altitude supérieure à 500 m, ne se rencontrerait plus à la fin du XXI^{ème} siècle sur les versants exposés au sud inférieurs à 1100 mètres d'altitude, et se cantonnerait dans les combes fraîches des versants exposés au nord au-delà de 750 m d'altitude.

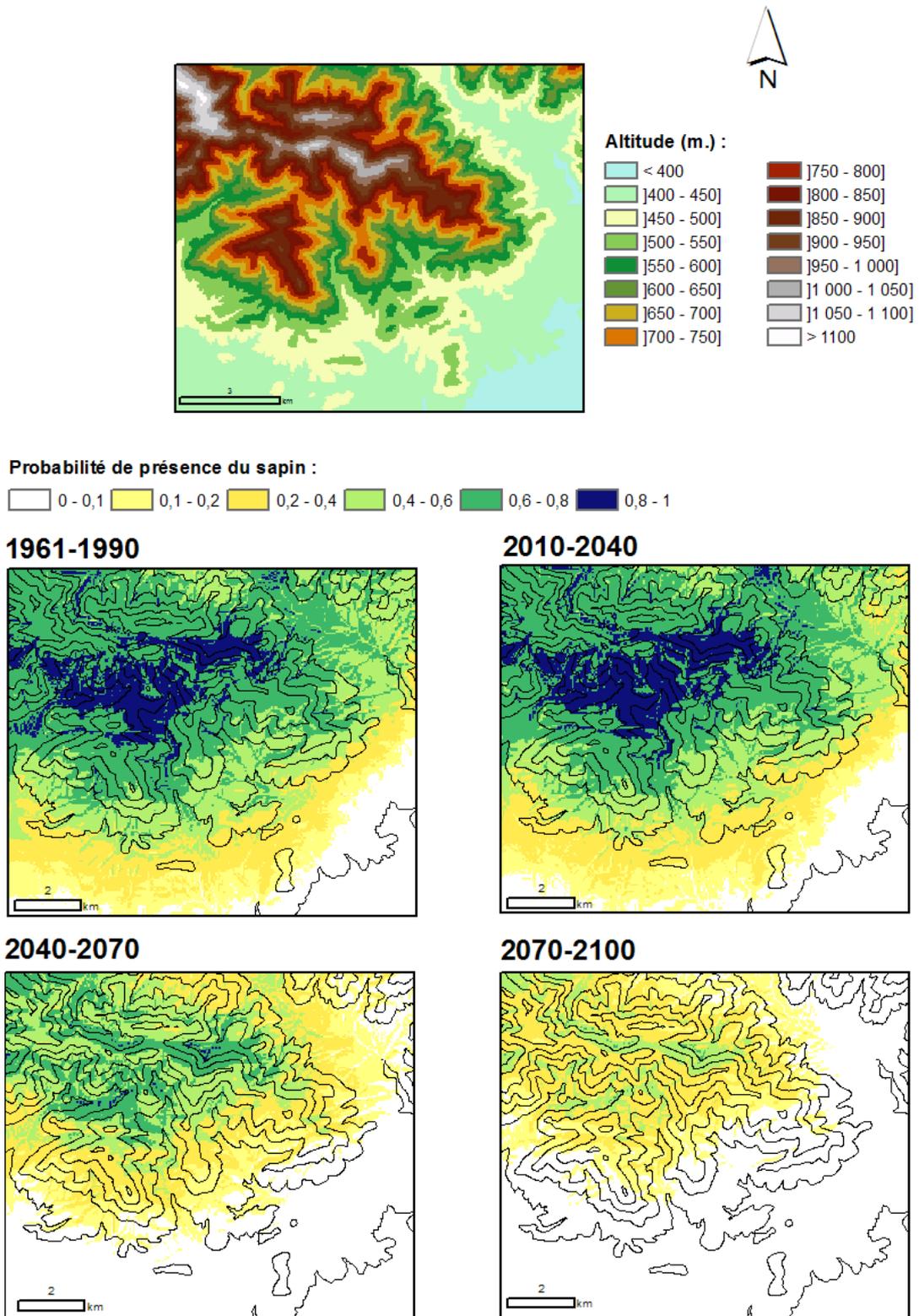


Figure 4.17 : cartographie au 1/50000ème de la présence potentielle du sapin pour les périodes 1961-1990 , 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100, dans le sud du massif Vosgien . Les simulations pour les périodes 2010-2040, 2040-2070, et 2070-2100 ont réalisées en utilisant le GCM HadCM3 scénario A2.

2.4. Discussion

Les simulations d'évolution du climat prédisent un réchauffement important et durable à l'échelle de ce siècle, dont le début est confirmé par les mesures réalisées sur les postes météorologiques, qui montrent une forte augmentation des températures à partir du milieu des années 1980. Le réchauffement mesuré en France ces dernières années semble même plus important d'environ 0,5°C que celui prédit pour la période 2001-2010 selon une hypothèse déjà pessimiste, celle du GCM HadCM3 et du scénario A2. L'évaluation à différentes échelles spatiales des conséquences de ce réchauffement passe par la modélisation de la distribution des essences à partir des facteurs du climat et du sol. Le travail réalisé sur quatre essences permettant à la fois de préciser leur écologie, de cartographier les zones actuellement propices à leur distribution, et de délimiter des zones potentiellement vulnérables au regard des changements de climats prévus.

2.4.1. Connaissances concernant l'écologie des espèces

Les modèles réalisés permettent de préciser l'écologie des espèces étudiées en étudiant leur comportement au regard de variables difficiles à relever sur le terrain. Ils mettent ainsi en évidence l'effet des températures moyennes annuelles préférentiellement aux autres variables thermiques (températures d'hivers et ETP de printemps). Il apparaît également que le bilan hydrique climatique de juillet, mois le plus chaud de l'année, est nettement plus performant que les précipitations annuelles, dont le pouvoir prédictif s'est avéré très faible. Ce travail met également en évidence la forte importance des variables édaphiques testées, qu'elles soient liées au comportement hydrique ou à la nutrition des sols, qui entrent dans les 4 modèles réalisés. Ces résultats confirment l'importance donnée aux conditions de sol dans la définition traditionnelle des stations et des potentialités forestières. Comme dans les typologies de stations, une évaluation de la RUM des sols basée sur des relevés de terrain et une approche par bioindication du niveau trophique et de l'hydromorphie du sol ont été utilisées. A la différence de l'approche traditionnelle par groupes écologiques, le développement d'une approche utilisant la valeur indicatrice des espèces (la valeur indicatrice est égale à la valeur du facteur où l'espèce est la plus fréquente) a permis d'effectuer des estimations quantitatives des variables bioindiquées et ainsi de les intégrer dans les modèles de distribution des essences. Contrairement aux approches traditionnelles, le niveau d'acidité a été clairement distingué du niveau de nutrition azotée car ces deux facteurs interviennent de façon non corrélée sur la distribution des essences (un pH acide et une bonne nutrition azotée sont favorables à la présence du hêtre et du chêne) et parce qu'ils évoluent différemment sur les stations en contexte environnemental changeant.

Les résultats obtenus sont cohérents avec les connaissances concernant le comportement de ces essences. Ainsi, le besoin en eau et la bonne tolérance au froid de l'épicéa sont identifiés depuis longtemps, et ils expliquent sa présence à altitude élevée (Aussenac, 1970; Guehl, 1985). La proximité entre l'écologie du sapin et celle du hêtre que nous avons observée est également visible sur le terrain, ces deux essences étant souvent associées à l'étage du montagnard inférieur dans la série de la hêtraie-sapinière. Selon Ducrey (1970), Moreau et Schaeffer (1957), l'optimum écologique du sapin se situe entre +7 et +11°C, dans les zones bien arrosées ou avec des sols profonds, présentant une hydromorphie peu intense, en concordance avec les résultats obtenus. La moindre exigence du hêtre vis-à-vis des conditions fraîches et humides, déjà observée par Becker (1981) ou Lemoine et al., (2002), lui permettent de coloniser des contextes plus secs en été et expliquent sa présence dans les zones de plaine du nord de la France. Enfin, la meilleure résistance à la sécheresse du chêne sessile observée dans les modèles est en adéquation avec les travaux de Timbal et Aussenac (1996) qui indiquent un optimum de présence pour une température moyenne annuelle de 11°C. Si le travail réalisé montre une bonne concordance avec les optimums climatiques connus de ces espèces, il permet aussi de préciser leur comportement vis-à-vis les facteurs du sol, qui sont souvent déterminés à l'échelle locale, et dont les effets sont difficiles à décorrélérer de ceux du climat. La formalisation du caractère favorable des milieux à la présence d'une essence par une estimation de sa probabilité de présence, ainsi que l'intégration de paramètres thermiques, hydriques, et nutritionnels dans un modèle unique de distribution, constituent une avancée importante par rapport aux approches traditionnelles d'autécologie des essences.

2.4.2. Distribution des espèces pour la période 1961-1990

Les modèles de distribution réalisés pour les quatre essences étudiées permettent de cartographier les zones où les conditions écologiques leur sont favorables ¹. Avec une AUC moyenne établie sur le jeu de validation de 0,82 et aucun des modèles n'étant inférieur à 0,70, les quatre modèles réalisés sont jugés satisfaisants (Marmion *et al.*, 2009). Les plus performants, ceux du sapin et de l'épicéa, concernent des espèces qui sont en limite de leur aire de distribution. Pour l'épicéa, le jeu de données utilisé pour calibrer les modèles est en grande partie issu d'études qui n'ont pas échantillonné les zones de plantations facilement reconnaissables, et seule une très petite partie des occurrences proviennent de zones de plaine. Cependant, le modèle prédit des habitats favorables dans le Massif Central et dans les Pyrénées, en dehors de son aire naturelle de distribution limitée aux massifs montagneux de l'est de la France (Alpes, Jura, Vosges). Ces prédictions hors de son aire naturelle de distribution sont cohérentes avec la réussite des plantations réalisées sur de vastes surfaces.

¹ Les modèles de distribution calculés à l'échelle nationale sont disponibles sur le site web de l'équipe écologie forestière du laboratoire d'étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB) : <https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/ecologie-forestiere/>, rubrique « données SIG »

Les aires de distribution prédites sont logiquement plus importantes que celles estimées d'après les relevés de l'IFN. En effet, les conditions peuvent être favorables à la présence d'une espèce, mais celle-ci peut ne pas y être, du fait de la concurrence avec d'autres espèces, de son absence de dissémination, ou de choix sylvicoles. Ceci est particulièrement vrai pour le chêne sessile, qui est globalement présent une fois sur deux dans une aire de distribution potentielle assez vaste. Il est par exemple quasiment absent de la partie ouest du massif central malgré que les conditions écologiques y soient globalement favorables, probablement du fait de la présence de vastes zones de plantations résineuses. Les cartes de distribution potentielle peuvent ainsi à la fois être utilisées pour aider au choix d'espèces de substitution dans un contexte de diversification des essences, ou pour localiser des peuplements qui pourraient être dans des conditions écologiques peu adaptées.

Les modèles réalisés intègrent pour la première fois des facteurs à la fois climatiques, trophiques et hydriques, en cohérence avec les connaissances actuelles concernant ces espèces. L'apport de variables édaphiques ayant une action physiologique sur la plante permet de rendre ces modèles plus fonctionnels, en évitant qu'une partie de l'information concernant les sols ne soit prise en compte de façon statistique et purement fortuite par les variables climatiques qui leur sont corrélées. D'une manière générale, les paramètres liés au sol jouent un effet de filtre régional à local au sein de l'enveloppe climatique favorable à l'espèce. Par exemple, les modèles construits uniquement avec des variables climatiques montrent que les conditions des plaines du nord-est de la France peuvent être localement favorables à la distribution du sapin et de l'épicéa (Badeau *et al.*, 2005; Berry, 2007), l'intégration de variables liées au sol entraînant une diminution des probabilités de présence dans ces zones, en adéquation avec les connaissances liées à ces espèces (Rameau *et al.*, 1993). Pour ces raisons, l'intégration de variables liées au sol permet d'affiner les cartes réalisées uniquement avec des variables climatiques, et ouvre la porte à des utilisations plus locales.

A travers l'exemple du sapin, nous avons montré qu'il était également possible de réaliser des cartes de distribution des espèces à fine résolution spatiale, pouvant servir d'outil d'aide à la décision pour le gestionnaire forestier dans la définition du choix des essences. Cette approche à l'échelle locale est pour l'instant limitée par la disponibilité des cartes à haute résolution des facteurs écologiques nécessaires à leur élaboration, dont le calcul est long et coûteux. Actuellement, seul un nombre limité de variables concernant des zones géographiques restreintes sont disponibles. D'autre part, la validité de ce type de cartes prédictives devra être confirmée sur le terrain, en couplant ces nouveaux outils aux méthodes traditionnelles d'inventaires stationnels par exemple. La cartographie des probabilités de présence des espèces potentiellement présentes pourrait ainsi contribuer à limiter les coûts des campagnes de terrain en permettant de mieux cibler les zones à inventorier.

2.4.3. Evolution des zones écologiquement favorables

La projection des modèles de distribution selon les conditions climatiques simulées pour le futur montre une très forte diminution des probabilités de présence pour les 4 essences

étudiées malgré l'effet important des variables édaphiques dans les modèles, qui ont été considérées comme constantes dans le temps. En utilisant l'hypothèse du scénario B2, plus optimiste, seuls le sapin et le chêne sessile ne dépassent pas 60% de perte de surfaces favorables d'ici la fin du siècle. Ces simulations sont cohérentes avec les études déjà réalisées en milieu forestier, qui prévoient toutes des modifications importantes des aires de distribution potentielle (Kienast *et al.*, 2000; Badeau *et al.*, 2005; Landmann *et al.*, 2008). En comparant nos prévisions avec celles publiées par Badeau et al (2005) concernant l'épicéa, le sapin et le hêtre, nous prévoyons une aire de distribution favorable à ces essences plus limitée à l'échéance de la fin de ce siècle. Cela s'explique à la fois par le choix du scénario climatique A2, qui est considéré comme la référence aujourd'hui, et dont le réchauffement est plus sévère que le scénario B2 utilisé par Badeau et al (2005), et aussi par l'utilisation des variables édaphiques qui limitent à la fois l'aire de distribution initiale des essences et les possibilités de recolonisation aux substrats qui leur sont favorables.

Le fort recul constaté des probabilités de présence des espèces étudiées s'explique par la faible amplitude écologique des espèces vis-à-vis des facteurs climatiques : elle varie par exemple pour la température entre 5,5°C pour l'épicéa ou le chêne sessile, et 6,5 à 7°C pour le hêtre ou le sapin. Les prévisions de réchauffement (entre 3°C et 4,2°C d'augmentation d'ici la fin du siècle selon le scénario), représentent entre 40 et 80% de l'amplitude des espèces étudiées vis-à-vis de la température, et entre 20 et 70% vis-à-vis du bilan hydrique. Un réchauffement, même modéré, a pour effet de rendre de nombreuses zones où ces essences sont présentes rapidement défavorables, en commençant par les secteurs les plus chauds ou secs en marge de leur distribution. Ainsi, les conditions écologiques pourraient être assez rapidement inadaptées sur une partie importante de l'aire de répartition actuelle des essences étudiées. La réalisation de cartes à différentes échelles montrant l'évolution des probabilités de présence pourrait permettre de différencier pour chaque essence des zones ayant des degrés différents de vulnérabilité potentielle au changement climatique, fournissant ainsi des outils permettant de réfléchir à la place des essences selon l'intensité du réchauffement climatique. Ces outils, qui doivent être confrontés aux observations de terrain, pourraient être particulièrement utiles dans le cadre de la création ou la mise à jour des catalogues de stations forestières, ou de documents de gestion à l'échelle de la forêt.

2.4.4. Incertitudes liées aux données utilisées

La qualité des cartes produites est directement dépendante des données utilisées pour élaborer les modèles et des prévisions d'évolution des facteurs écologiques sélectionnés. Le nombre, la qualité, et la répartition spatiale des relevés phytosociologiques joue sur la qualité des résultats. L'utilisation des bases de données Ecoplant et Sophy présente l'inconvénient d'un nombre de relevés moins conséquent et moins bien distribué dans l'espace comparativement à la base de données écologiques de l'IFN, mais a pour avantage un relevé floristique de qualité réalisé le plus souvent en saison de végétation par des botanistes, et

généralement localisé hors des zones de plantations. On peut ainsi espérer limiter les confusions entre essences assez proches, comme pour les chênes sessiles et pédonculés. Une comparaison entre des modèles réalisés à partir de ces deux bases de données permettrait d'évaluer d'éventuelles différences de résultats. La nature des indices écologiques utilisés et la qualité de leur estimation joue également un rôle prépondérant sur la qualité et la pertinence des modèles. Même si l'apport des variables hydriques et trophiques permet la réalisation de modèles plus proches des connaissances de terrain concernant les espèces étudiées, de nombreux facteurs ne sont pas encore évalués faute d'informations disponibles, comme par exemple l'humidité atmosphérique, l'eau disponible dans le sol, les aspects historiques ou la compétition entre espèces. L'intégration de nouveaux paramètres, et la réduction des incertitudes liées à l'estimation des indices utilisés, permettront de mieux comprendre l'écologie des espèces étudiées et d'améliorer localement la qualité des prédictions.

Concernant la prévision des conditions écologiques au cours du XXI^{ème} siècle, nous avons utilisé les simulations d'évolution du climat du GCM HadCM3, qui est un des plus couramment utilisé. Un large panel de GCM est désormais disponible (IPCC, 2007), et on peut s'attendre à des différences dans l'intensité et la distribution spatiale des changements de climat prévus. La comparaison des différentes hypothèses existantes est nécessaire afin de déterminer la sensibilité locale d'une espèce au changement climatique, en permettant d'évaluer pour chaque espèce la gamme des réponses possibles, et ainsi d'estimer la part des incertitudes liées au choix du GCM. D'autre part, nous avons considéré que le pH, le C/N, et l'engorgement n'évolueraient pas au cours du XXI^{ème} siècle. Si cette approche semble plausible à court voire à moyen terme pour ces deux premières variables, il est possible que l'engorgement des sols soit modifié dans un contexte où il pourrait y avoir plus de pluies hivernales, et des ETP plus élevées. Des études complémentaires ayant pour but de déterminer le comportement possible de ces facteurs devront être réalisées.

2.4.5. Signification et usage des cartes produites

Il est important de rappeler que les cartes réalisées identifient pour différentes périodes les zones dont les conditions écologiques sont favorables à l'espèce, et non leur distribution, qu'elle soit présente ou future. Les zones où il est prévu une diminution des probabilités de présence indiquent ainsi que les conditions écologiques pourraient devenir moins favorables pour les espèces étudiées, la réaction de chaque espèce à ces nouvelles conditions environnementales étant actuellement très difficile à prévoir. Elle sera probablement dépendante de ses caractéristiques génétiques, et pourra conduire à une migration vers des conditions devenues favorables, à une adaptation physiologique et/ou génétique aux nouvelles conditions plus chaudes et sèches, à des extinctions locales de populations, voire à une combinaison de ces trois possibilités (Kremer, 2000; Engler *et al.*, 2009). De plus, les modèles sont calibrés en prenant en compte l'aire de distribution réelle des essences, qui peut être déterminée en partie par les relations de compétition entre espèces. Si ces relations se

modifient sous l'impact du changement climatique, le comportement des essences pourrait différer par rapport aux prévisions réalisées. Enfin, ces modèles sont calibrés à l'aide de données climatiques moyennes sur des pas de temps longs, alors que l'évolution des aires de distribution risque d'être façonnée au moins en partie par l'impact des événements extrêmes. L'intensité des sécheresses, leur durée, leur succession dans le temps, tout comme l'existence de valeurs seuils sont autant de paramètres propres à chaque essence et qui pourront expliquer des différences de comportements.

Si les modèles de distribution permettent de mieux comprendre l'écologie des espèces étudiées et leur évolution possible face au réchauffement climatique, un grand nombre d'incertitudes demeurent encore quant à leur comportement réel, dans un contexte où les gestionnaires sont confrontés à la question du choix des essences. Face aux incertitudes liées à l'avenir, ces outils peuvent permettre de contribuer à l'identification des zones les plus sensibles pour chacune des principales essences françaises. Le couplage avec une approche expérimentale permettrait de vérifier si les conditions prévues dans ces zones conduisent à une augmentation de la mortalité ou à une diminution de la régénération, deux phénomènes qui confirmeraient la possibilité d'extinctions locales de populations. L'impact du réchauffement d'environ 1°C déjà enregistré pourrait également être confronté au comportement des essences dans les zones cartographiées comme sensibles. Cette analyse pourrait être menée dans différentes directions, concernant l'évolution de la production, la plasticité génétique, la possible augmentation de problèmes phytosanitaires et de dépérissement, ou le repérage de stations relictées favorables isolées dans des zones devenues défavorables.

Vu l'intensité et la rapidité du réchauffement prévu, il est peu probable que les essences étudiées s'adaptent aux nouvelles conditions sur la totalité du territoire, et une augmentation des symptômes de dépérissements est envisageable si le climat continue de se réchauffer. Une diminution de la vitalité de ces essences pourrait laisser la place à un développement plus important d'essences compagnes ainsi qu'à l'implantation d'essences adaptées à des climats plus chauds. La diminution des surfaces ayant des conditions favorables ne pourra pas être compensée pour les essences étudiées par les zones actuellement trop froides devenant propices, car elles occupent des secteurs géographiquement restreints, et les capacités de colonisation naturelle en un temps si court restent incertaines.

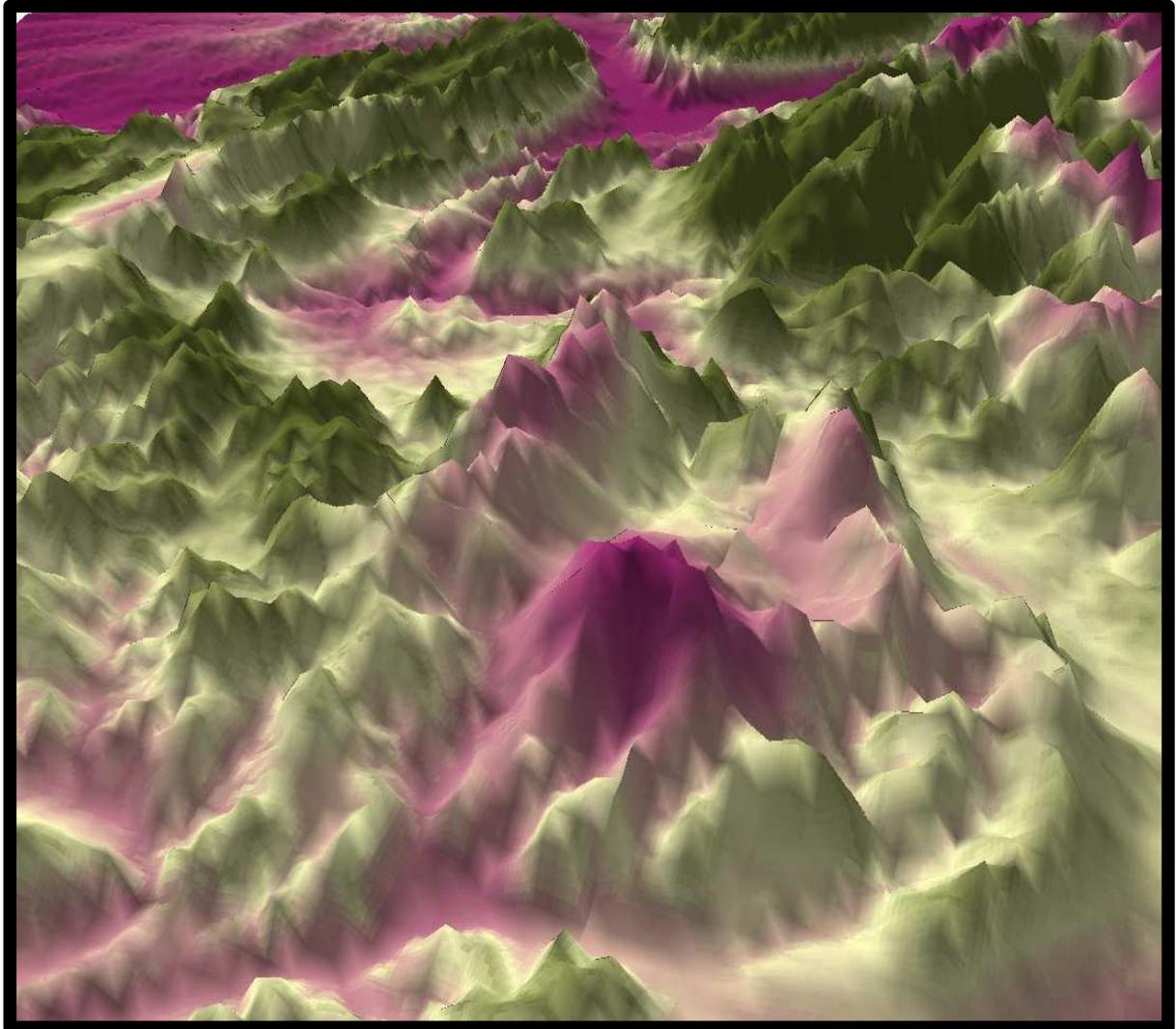
2.5. Conclusions

Contrairement aux espèces herbacées, les arbres n'ont pas la faculté de se déplacer rapidement, ce qui les rend à priori plus sensibles aux effets d'un changement brutal de climat. Les simulations réalisées montrent qu'à l'échéance de la vie d'un arbre, les conditions

écologiques devraient changer de façon importante et durable, pouvant devenir défavorables sur de vastes zones, et faisant peser un lot d'incertitudes sur les espèces étudiées. La réalisation de modèles et de cartes de distribution permet de délimiter à différentes échelles et pour de nombreuses essences des secteurs où elles pourraient être plus sensibles au réchauffement en cours. Un travail d'inventaire et de suivi doit être réalisé dans ces zones afin de déterminer la réaction des arbres à ces contraintes nouvelles. Face à ces enjeux considérables, aussi bien en terme écologique (impact en terme de biodiversité, de stockage de carbone), que socio-économique (production forestière, bois énergie, risques naturels), ou même paysager, il est urgent de poursuivre les recherches permettant de caractériser le niveau de risque pour chaque espèce sur les territoires où elle est présente, afin de pouvoir définir les mesures de gestion permettant d'adapter au mieux la forêt française aux changements environnementaux en cours.

Remerciements

Nous tenons à remercier J.M. Rousselle pour son aide concernant l'extraction des données Tyndall, J.C. Pierrat et B. Jabiol pour leurs conseils en statistiques et pédologie, ainsi que les relecteurs anonymes pour leur aide.



Probabilité de présence du sapin dans le massif des Ecrins

CHAPITRE 5 : Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling

Lors du premier chapitre, nous avons calculé des valeurs de rayonnement solaire intégrant la nébulosité, et nous avons montré que ces données étaient plus performantes que celles utilisées traditionnellement. Nous avons également mis en évidence qu'elles étaient efficaces pour prédire la distribution des espèces aussi bien sur de vastes échelles que localement. Lors du chapitre deux, nous avons calculé une carte des RUM des sols forestiers de France, qui est elle aussi valide pour une large gamme d'échelles, et efficace pour prédire à la fois la distribution et la productivité de essences. Ce dernier chapitre de résultats qui est constitué d'un article scientifique en préparation va permettre de combiner les indices calculés lors des deux étapes précédentes avec des données de températures et de précipitations dans l'objectif de calculer le bilan en eau des sols. La performance des indices dérivés du bilan hydrique édaphique sera comparée à celle d'indices traditionnellement utilisés de pluie ou de bilan hydrique climatique pour modéliser la distribution des espèces.

Article 5 : Piedallu, C., Gegout, J.-C., Perez, V., Lebourgeois, F., submitted : Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling.

Abstract

Aim: Soil water is essential for the physiological processes of plant growth and fitness. Owing to the difficulties in assessing the wide variability in soil water reserves, plant distribution models usually take into account available water for plants through climatic proxies calculated using precipitation (P) or climatic water balance (P minus potential evapotranspiration). We evaluated the importance of simple climatic proxies and soil water balance indices in improving the determination of the ecological niches of forest tree species.

Location: France

Methods: Soil water content and deficits were computed and mapped at a resolution of 1×1 km throughout France. Their predictive abilities were compared to P and climatic water balance to model the distribution of 37 of the most common European tree species. We focused on 2 species with contrasting water tolerance, *Quercus robur* and *Quercus pubescens*, to illustrate the differences between climatic proxies and soil water balance in species response curves and distribution maps.

Results: Soil water content showed very low correlation with P or climatic water balance. In contrast to P in mountain areas, lower P in lowlands can be compensated by deeper soils. Soil water balance performed better than simple climatic water variables for explaining tree species distribution, improving 82% of the models for hygrophilous, meso-hygrophilous, meso-xerophilous, and xerophilous species.

Main conclusions: Our results showed that simple climatic values do not accurately represent available water for trees and that soil water balance indices can be mapped with sufficient accuracy to improve tree species distribution models substantially. This point is crucial in avoiding the underestimation of the importance of water in studies aiming to determine the ecological niche of plant species and their response to climate change.

Key words: water balance; water availability; digital soil mapping; species distribution model; tree ecology; ecological niche; spatial biogeography; climate change; geographic information system

1 Introduction

Plant distribution models are used worldwide for a variety of applications in ecology and biogeography. The number of studies within this scope is increasing as research linked to the impact of global change on vegetation continues to expand (Guisan and Thuiller, 2005). Such applications include the identification of priority conservation areas, invasive species control and planning, and the identification of native assemblages for restoration (Platts *et al.*, 2010; Siles *et al.*, 2010). Despite the recent development of spatially distributed explanatory variables available through remote sensing or geographic information system (GIS) techniques, the availability over large areas of ecological descriptors influencing plant physiology is limited (Austin, 2002).

Soil water availability is recognized as one of the most important ecological factors for plant growth and development, influencing both gross primary production and CO₂ uptake (Davi *et al.*, 2005). The ecophysiological effects of water stress are fully documented for plants and include increased nutrient supplies, decreased transpiration, and inhibited photosynthesis, which lead to plant death if drought events are severe or repeated over time (Breda *et al.*, 2006; Reichstein *et al.*, 2007). Water stress is commonly evaluated using soil water balance modelling, which calculates the change in water resources stored in the soil by comparing incoming and outgoing water in the rooted soil for a given time.

Although the relationships between available water and vegetation distribution were identified decades ago (Stephenson, 1990), soil water balance is used sparsely in plant distribution studies. In recent years, only a few studies have tried to characterize the responses of species to soil water content (SWC) to analyse their sensitivity to recorded or expected climate changes (Engelbrecht *et al.*, 2007; Lutz *et al.*, 2010). These studies showed individual species responses to soil water availability, identified as a direct determinant of niche differentiation. The importance of available water to the determination of plant vulnerability to climate change has been illustrated by several researchers. In a study in California, Crimmins *et al.* (2011) attributed an observed shift in species distribution range to changes in water balance rather than to changes in temperature. Moreover, increasing drought conditions have been shown to play a key role in tree mortality rates in the western United States (Van Mantgem *et al.*, 2009). Because ongoing climatic changes may strongly affect the water cycle (Holsten *et al.*, 2009), these studies emphasize the need for ecologists and land managers to evaluate water budgets more thoroughly to define more accurately the ecological niche of plants and their responses to climate warming.

Since the advent of GIS techniques in the early 1990s, a number of spatially distributed water balance models have been elaborated. Most of these were developed for hydrological purposes and are unsuitable for regional scale simulations (Beven, 2001), and they are not generally convenient for modelling species distribution, which requires large ecological gradients for the determination of ecological niche. Digital spatially distributed soil data have only recently become available for large areas, and datasets are now capable of describing the maximum amount of water that can be stored by the soil required for soil water

balance modelling, defined as the soil water-holding capacity (SWHC) (Dyer, 2009). However, plant ecologists commonly predict hydrological processes using easily available climatic proxies such as precipitation (P) or climatic water balance (CWB), computed as the difference between P and potential evapotranspiration (PET) (Kerkhoff *et al.*, 2004). The consequences of using climatic proxies instead of soil water balance have been poorly studied; therefore, the performance differences between these predictors in the shaping of plant distribution remain unknown. Despite the importance of drought on plant fitness, the available water-related ecological niches of species and the consequences of the change in expected water availability on plant vulnerability and species range shifts are poorly understood.

The aim of this study was to map soil water balance information over a broad area using readily available data and to evaluate its capability to improve plant distribution models compared to the data obtained using traditional climatic proxies. Considering growing degree days $>5^{\circ}\text{C}$ (GDD₅), minimum winter temperature (minWT), and various water availability indices, we computed distribution models for 37 tree species, including 20 of the 25 most common European tree species. To evaluate water availability, we compared 3 climatic proxies with 2 indices of soil water balance. For the climatic proxies, we used P and 2 CWB indices, one considering the whole gradient (CWB_w) and the other only the negative values (CWB_{<0}). The soil water balance indices used were the Thornthwaite SWC and soil water deficit (SWD). To illustrate the relevance of climatic proxies and soil water balance on species niche assessment and distribution maps, we focused on 2 species of the same genus that display contrasting drought tolerances, *Quercus robur* (a meso-hygrophilous species) and *Quercus pubescens* (a xerophilous species).

2 Material and methods

2.1 Species dataset

We selected 37 species of the most common trees growing in Europe, excluding the most frequently planted ones, with various drought tolerances (Table 1) (Rameau *et al.*, 1989; Timbal and Aussenac, 1996). Presence and absence were extracted over the entire French territory from 32,828 geo-referenced plots of the phytoecological database collected by the French National Forest Inventory between 2004 and 2008 (Drapier and Cluzeau, 2001) using a systematic sample grid that shifted every year and with plots that geo-referenced with a precision of ± 500 m. This database has the advantage of presenting homogeneous sample intensity inside the forest area while avoiding spatial autocorrelation problems. The mean species prevalence was approximately 10% (range, 0.10%–40%). With elevation ranging from 0 to 2500 m and 5 biogeographical regions included, a vast range of European ecological conditions were considered.

2.2 Climatic data

Monthly values for mean temperature, total P, and cloudiness were used for the 1961–1990 period in climate models based on GIS techniques using the approach developed by Ninyerola *et al.* (2000). These values were modelled and mapped over the entire French territory using hybrid methods that combined modelling with spatially distributed variables characterising the topography or distance to the sea and the interpolation of model residuals. Data gathered from 237, 432, and 87 meteorological stations (source: Météo-France) throughout France were used to model mean temperature, P, and cloudiness, respectively. Cloudiness was then combined with clear sky solar radiation from the Helios model to produce solar radiation maps (Piedallu and Gegout, 2007). These models were validated using 493 meteorological stations for temperature, 471 for P, and 86 for solar radiation. They explained 93%, 82%, and 78% of the variance in temperature, solar radiation, and P of measured annual values (Table 2). Minimum temperatures were extracted from 1 km² resolution-gridded datasets provided by Météo-France (Benichou and Le Breton, 1987).

This climatological dataset was used to derive various indices characterising the physiological constraints of plant development that are currently used in plant distribution studies (Marmion *et al.*, 2009). The effects of temperature on vegetation were defined by GDD₅, representing the yearly sum of temperatures above 5°C, and minWT, representing frost (Prentice *et al.*, 1992). Complementary climatic proxies to P were also used from the CWB, calculated by the difference between P and PET. PET is the amount of water that can be evaporated and transpired by a standard crop when available water is unlimited. PET was estimated with a combination of mean temperature and solar radiation using the Turc formula (Turc, 1961), which is recognized as one of the best compromises between data availability and performance (Lu *et al.*, 2005). From the CWB calculation, we used both CWB_w considering the whole gradient and CWB_{<0}, characterizing the difference between P and PET when outgoing water is greater than incoming water. For CWB_{<0}, a null value was assigned when no deficit existed. These indices were averaged for the spring, summer, and autumn months of the 1961–1990 period at a resolution of 1 km².

Species	Pr	Water tolerance
<i>Acer pseudoplatanus</i>	13.8	hygrophilous
<i>Alnus glutinosa</i>	4.9	
<i>Betula pubescens</i>	0.3	
<i>Fraxinus excelsior</i>	31.0	
<i>Prunus padus</i>	0.8	
<i>Salix alba</i>	0.6	
<i>Salix cinerea</i>	3.0	
<i>Acer platanoides</i>	2.6	meso- hygrophilous
<i>Alnus incana</i>	0.3	
<i>Fraxinus angustifolia</i>	0.8	
<i>Populus tremula</i>	13.1	
<i>Quercus robur</i>	37.4	
<i>Salix caprea</i>	14.0	
<i>Salix fragilis</i>	0.1	
<i>Abies alba</i>	15.8	mesophilous
<i>Acer campestre</i>	19.0	
<i>Carpinus betulus</i>	30.4	
<i>Fagus sylvatica</i>	39.6	
<i>Larix decidua</i>	1.7	
<i>Pinus cembra</i>	0.3	
<i>Pinus sylvestris</i>	18.6	
<i>Quercus petraea</i>	28.1	
<i>Sorbus aucuparia</i>	10.8	
<i>Sorbus torminalis</i>	14.6	
<i>Tilia cordata</i>	3.8	
<i>Tilia platyphyllos</i>	3.9	
<i>Acer opalus</i>	4.0	meso- xerophilous
<i>Fraxinus ornus</i>	0.9	
<i>Pinus pinaster</i>	0.3	
<i>Quercus pubescens</i>	19.5	
<i>Quercus pyrenaica</i>	2.3	
<i>Quercus suber</i>	1.1	
<i>Sorbus aria</i>	16.9	
<i>Acer monspessulanum</i>	3.2	xerophilous
<i>Pinus halepensis</i>	2.7	
<i>Prunus mahaleb</i>	3.6	
<i>Quercus ilex</i>	9.6	

Table 5.1: Prevalence (Pr, in %) of the 37 studied species organised by ecological groups related to drought.

	n	Spring	Summer	Autumn	Annual
Temperature (°C)	493	0.93 (0.52)	0.92 (0.57)	0.94 (0.51)	0.93 (0.54) *
Precipitation (mm)	471	0.79 (10.9)	0.86 (8.42)	0.80 (13.4)	0.78 (11.4) **
Solar radiation (MJ/m ²)	86	0.74 (24.4)	0.66 (42.1)	0.80 (20.0)	0.82 (227) **
SWHC (mm)	20595				0.35 (33.9)

Table 5.2: Performance of the models used to calculate the elementary variables required for the estimation of water balance expressed by R^2 and root mean square error (in parentheses) between predicted values and measurements at meteorological stations. n , number of meteorological stations used for validation; SWHC, soil water-holding capacity; *, average monthly value; **, sum of monthly values.

2.3 Soil water balance mapping

Soil water balance was calculated using climatic data and an SWHC map (cell size, 1 km²) (Piedallu *et al.*, 2011). This map was obtained through interpolation using kriging of SWHC values estimated on 100,307 plots scattered over the French forests surveyed by the French National Forest inventory in a quasi-systematic sampling. SWHC was estimated on each plot by taking into account both the stone content at the soil pit scale and the rock outcrop at the plot scale for a maximum soil depth of 1 m. For each horizon, the difference in potential water content between -100 hPa and $-15,000$ hPa was evaluated using class pedotransfer functions. A comparison of the SWHC estimated by the map and that of independent plot estimates showed an R^2 of 0.35 and a root mean square error of 33.9 mm for values between 0 and 148 mm ($n = 20,595$). The map was capable of predicting species growth with a precision close to that found for the values estimated from the plots (Piedallu *et al.*, 2011).

We chose the Thornthwaite formulas to compute soil water balance for the 1961–1990 period (Thornthwaite and Mather, 1955) because they are among the most commonly used methods requiring a limited number of parameters available for the studied area (Lutz *et al.*, 2010). The formulas allow the estimation of monthly water content fluctuations driven by P and PET. When evapotranspirative water loss exceeds P, part of the water demand is supplied by soil moisture, which decreases SWC in a manner that follows an exponential negative curve. The actual evapotranspiration (AET) is the amount of water that can be evaporated and transpired given the level of soil water availability. AET becomes lower than PET when the amount of water remaining in the soil decreases. A SWD appears when the evaporative demand is not met by the available water. SWC calculation is based on the difference between P and PET for a given month (t):

If $P_{(t)} \geq PET_{(t)}$, then $SWC_{(t)} = \text{minimum value between } SWC_{(t-1)} + P_{(t)} - PET_{(t)} \text{ and SWHC}$, and $AET_{(t)} = PET_{(t)}$;

If $P_{(t)} < PET_{(t)}$, then $SWC_{(t)} = SWC_{(t-1)} \times \exp\{(P_{[t]} - PET_{[t]})/SWHC\}$, and $AET_{(t)} = SWC_{(t-1)} + (P_{[t]} - SWC_{[t]})$;

$$SWD_{(t)} = PET_{(t)} - AET_{(t)}$$

We calculated classically used indices in vegetation studies to determine the spring, summer, autumn, and annual values for the 1961–1990 period by averaging monthly values for SWC, AET, AET/PET ratio, and SWC/SWHC ratio and by using SWD value summation (Granier *et al.*, 1999; Schwarzel *et al.*, 2009). Herein, we present only the results for SWC and SWD because they performed better than the others did to explain plant distribution.

2.4 Plant distribution models

We modelled species distribution with annual and seasonal predictors using a generalised additive model, a non-parametric method with a logistic link function and a binomial error distribution that fit a smoothing spline, allowing for the consideration of complex response shapes (Hastie and Tibshirani, 1990). We allowed up to 4 degrees of freedom for the smoothing functions. To evaluate the importance of water on plant distribution and compare the efficiency of various moisture indices, we modelled species occurrence coded in the presence or absence of the 37 species with the various indices. The predictive capabilities of climatic proxies (P, CWB_w , and $CWB_{<0}$) and soil water balance indices (SWC and SWD) were evaluated and compared to those of temperature (GDD₅ or minWT) to define their respective importance in shaping plant distribution. The predictive ability of the water-related indices was also determined when temperature effects were taken into account. The performances of these predictors were separately evaluated for each species and then averaged for various ecological groups linked to drought (Julve, 1998). The area under the receiver operating characteristic curve (AUC) was calculated for each model (Fielding and Bell, 1997), and the mean AUC improvement related to the various water availability indices was provided. For each predictor, we also reported the proportion of models for which they performed best.

2.5 Effects of soil water reserve on response curves to water and distribution maps: an illustration for *Q. robur* and *Q. Pubescens*

We focused on the differences elicited by the choice between climatic proxies and soil water indices for 2 major European trees with opposite water tolerances, *Q. robur*, a temperate oak, and *Q. pubescens*, a Mediterranean oak. *Quercus robur* is the most common meso-hygrophilous species in the studied area (see Table 1). This species is distributed in a

large range of soil nutritional conditions and is sensitive to summer drought (Timbal and Aussenac, 1996). It can be found in a large part of the French territory, except the Mediterranean basin, and in forests up to 1300 m. *Quercus pubescens* is the most common meso-xerophilous species in France (see Table 1). Because it tolerates a warm climate, it occupies a large portion of the southern territory, up to 1400 m in mountainous areas (Timbal and Aussenac, 1996). For each species, we selected the best climatic proxy—P, CWB_w , or $CWB_{<0}$ —and the best soil water balance index—SWC or SWD—to improve the model based on GDD_5 and minWT. The performances of the models, water response curve shapes, and distribution maps were examined. To compare the observed distribution with predictions from the various models, we split the continuous probabilities of presence in presence-absence maps using an optimal threshold from the receiver operating characteristic curve (Fielding and Bell, 1997).

3 Results

3.1 Water availability indices mapping and comparison

The mean annual values of the studied water availability indices were calculated for the 1961–1990 period and mapped across France (Fig. 1). These values are generally poorly correlated with GDD_5 and minWT (Table 3), the maximum Pearson's r reaching -0.76 between $CWB_{<0}$ and GDD_5 . P and CWB_w had a similar pattern ($r = 0.96$), with higher water content found in mountainous areas and lower content in the Mediterranean area and Parisian basin. $CWB_{<0}$ is logically more strongly linked to CWB_w ($r = 0.82$) than to P ($r = 0.67$) owing to higher PET values in the southern and western parts of the country, indicating increased water deficits in these regions compared to the those in mountainous areas and northern regions.

				Climatic water balance		Soil water balance	
	GDD_5	MinWT	P_{year}	CWB_w_{year}	$CWB_{<0}_{year}$	SWC_{year}	SWD_{year}
SWHC	0.12	0.22	-0.28	-0.23	-0.02	0.78	-0.19
GDD_5		0.77	-0.41	-0.61	-0.74	-0.08	0.61
MinWT			-0.45	-0.57	-0.66	0.01	0.52
P_{year}				0.96	0.67	0.01	-0.47
CWB_w_{year}					0.82	0.06	-0.70
$CWB_{<0}_{year}$						0.23	-0.96
SWC_{year}							-0.47

Table 5.3: Pearson's coefficient of correlation (r^2) between the main indices used in plant distribution models ($n = 32828$). SWHC, soil water-holding capacity; GDD_5 , growing degree days above 5°C ; minWT, minimum winter temperature; P, precipitation; CWB_w , and $CWB_{<0}$, climatic water balance using whole values and only negative values; SWC and SWD, Thornthwaite soil water content and deficit.

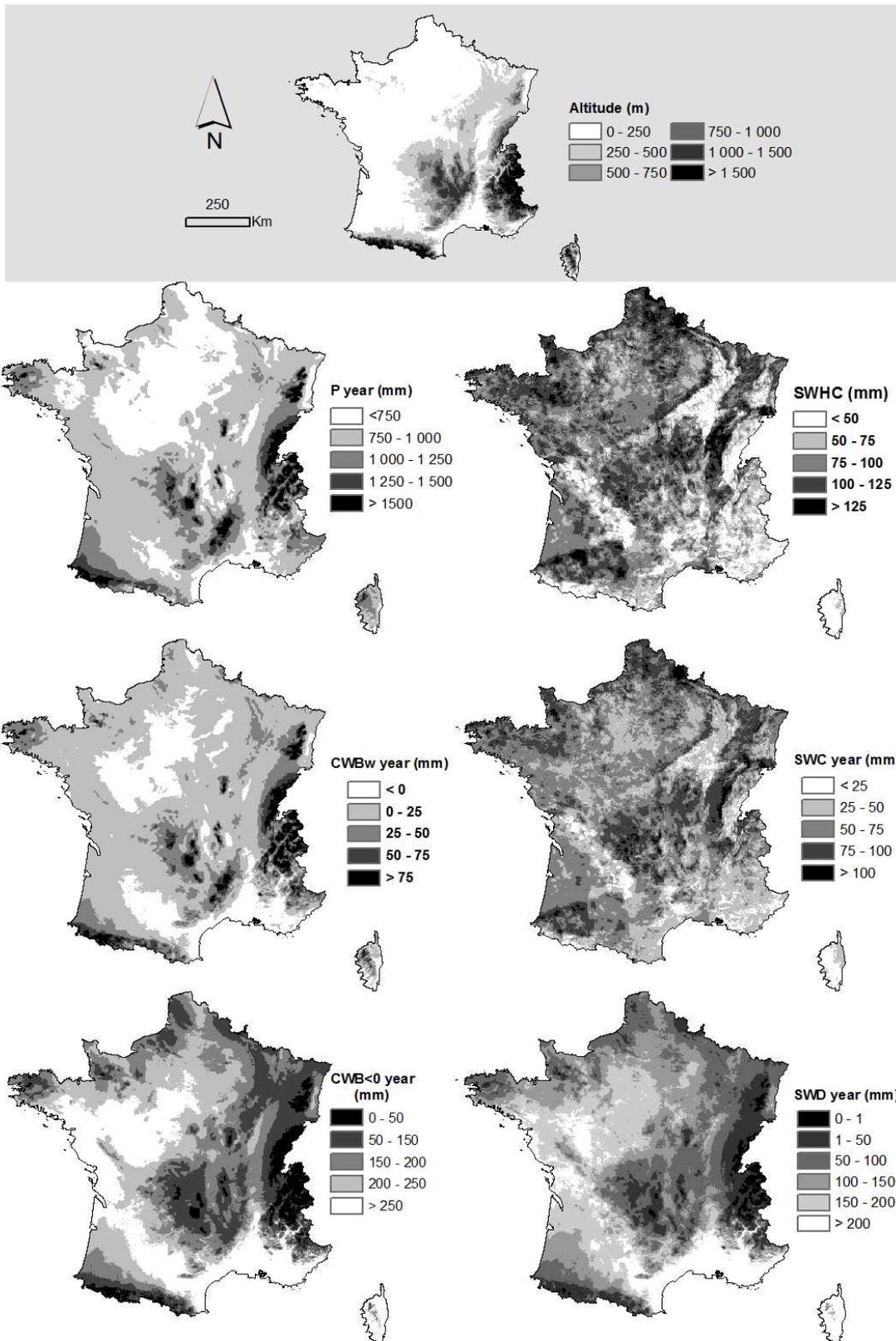


Figure 5.1: At the top: spatial distribution of altitude, on the left: 1961–1990 mean annual values for precipitation (P), and climatic water balance calculated using the whole values (CWB_w) and only negative values ($CWB_{<0}$), on the right : soil water-holding capacity ($SWHC$), 1961–1990 mean annual values for soil water content (SWC) and deficit (SWD) derived from the soil water balance.

The annual SWC map is logically correlated with SWHC ($r = 0.78$) but surprisingly not with climatic proxies (r ranging between 0.01 and 0.06 with P, CWB_w , or $CWB_{<0}$; see Table 3). It shows that the water available to plants is mainly located in the sedimentary plains and is less available in mountainous areas, in calcareous plateaus, and in southern France (see Fig. 1). We observed different spatial distribution in water inputs and SWHC. High SWHC values can be found in areas with relatively dry and warm climates in which the water stored during winter provides a reserve for the plants for a large part of the year. On the contrary, the wettest areas are mainly located in the mountains, where the SWHC is generally lower, leading to moderate SWC. Thus, the lower P in the lowlands compared with that in the mountains is compensated for by deeper soils. On a more local scale, the spatial variability of SWC is greater than that of climatic water indices because SWHC is influenced by geology and topography. The annual water deficit calculated using soil (SWD) and climate ($CWB_{<0}$) indicates similar patterns on the France scale ($r = -0.96$; see Table 3) despite water deficits being lower in sedimentary plains with SWD than those estimated using $CWB_{<0}$ (see Fig. 1).

The evolution of the studied indices during the year illustrates these differences (Fig. 2). The mean P observed in France is roughly constant throughout the year despite small summertime decreases, whereas the CWB indices show important losses during this period because PET is elevated. When SWHC is high, the water stored in the soil provides an important complementary reserve, limiting SWD even in dry climates. On the contrary, the connection between low SWHC and low P involves an important decrease in water availability with both the climatic and the soil water balance indices.

3.2 Climatic proxy versus soil water balance index performance in predicting plant distribution

We compared the performances of the most efficient climatic proxies (from P, CWB_w , and $CWB_{<0}$) and those using the most efficient soil water balance indices (from SWC and SWD) to improve distribution models based on GDD_5 and minWT for the 37 studied species (Fig. 3). Models taking into account the soil water reserve are statistically more efficient than those based on climatic parameters only (mean difference in AUC +0.019; $n = 37$, Student's paired sample t-test, $t = 3.68$, degrees of freedom = 36; $P = 0.0008$). When the GDD_5 and minWT values are taken into account, mean AUC increases from 0.76 to 0.80 using climatic proxies, and to 0.82 using soil water balance. SWC or SWD perform better for 14 of the 16 species whose AUC increased by a value of >0.05 compared to values in the GDD_5 and minWT models. SWC and SWD perform similarly for species whose distribution is better predicted by soil water balance. From the climatic proxies, only P is efficient, remaining a better index than are soil-related variables for predicting the distribution of 13 species.

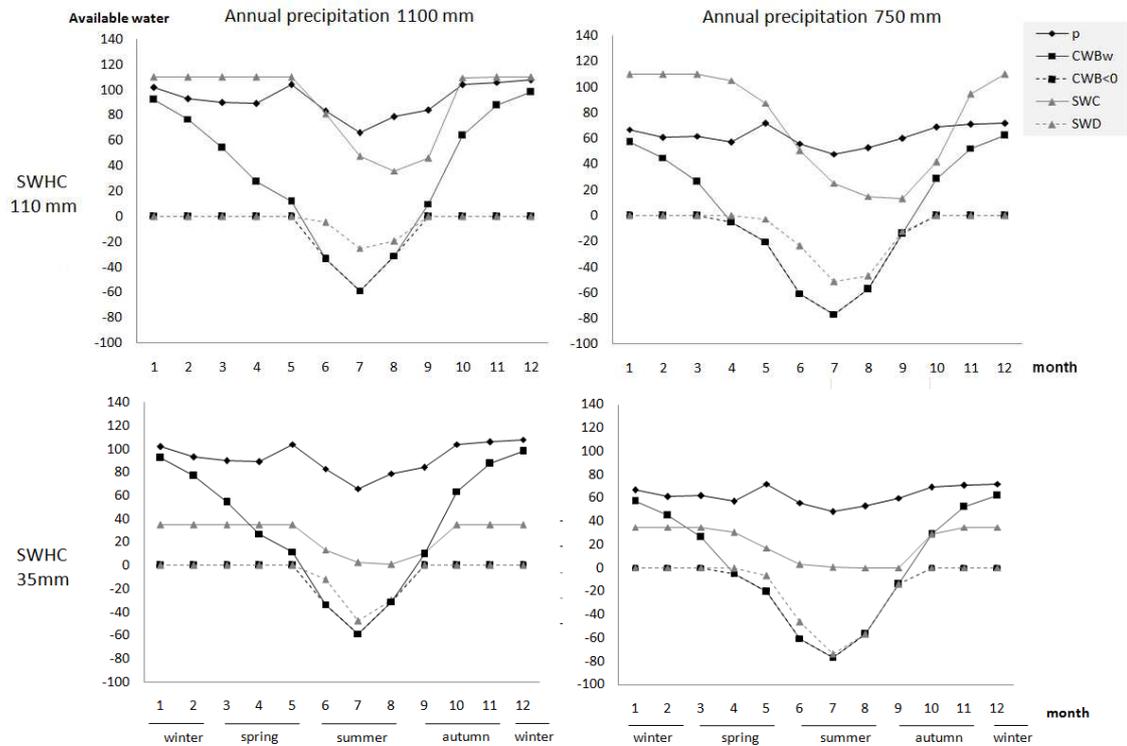


Figure 5.2: Monthly values of precipitation, climatic and soil water balance indices for contrasting conditions of soil water-holding capacity (SWHC) and annual precipitation (P). Climatic water balance is characterised by indices based on the whole values (CWB_w) and only the negative values ($CWB_{<0}$), whereas soil water balance is taken into account through soil water content (SWC) and deficit (SWD). Values of SWHC and P correspond to the first and ninth decile of the observed value ($n = 32828$), and mean monthly potential evapotranspiration values for France were used in the water balance calculations.

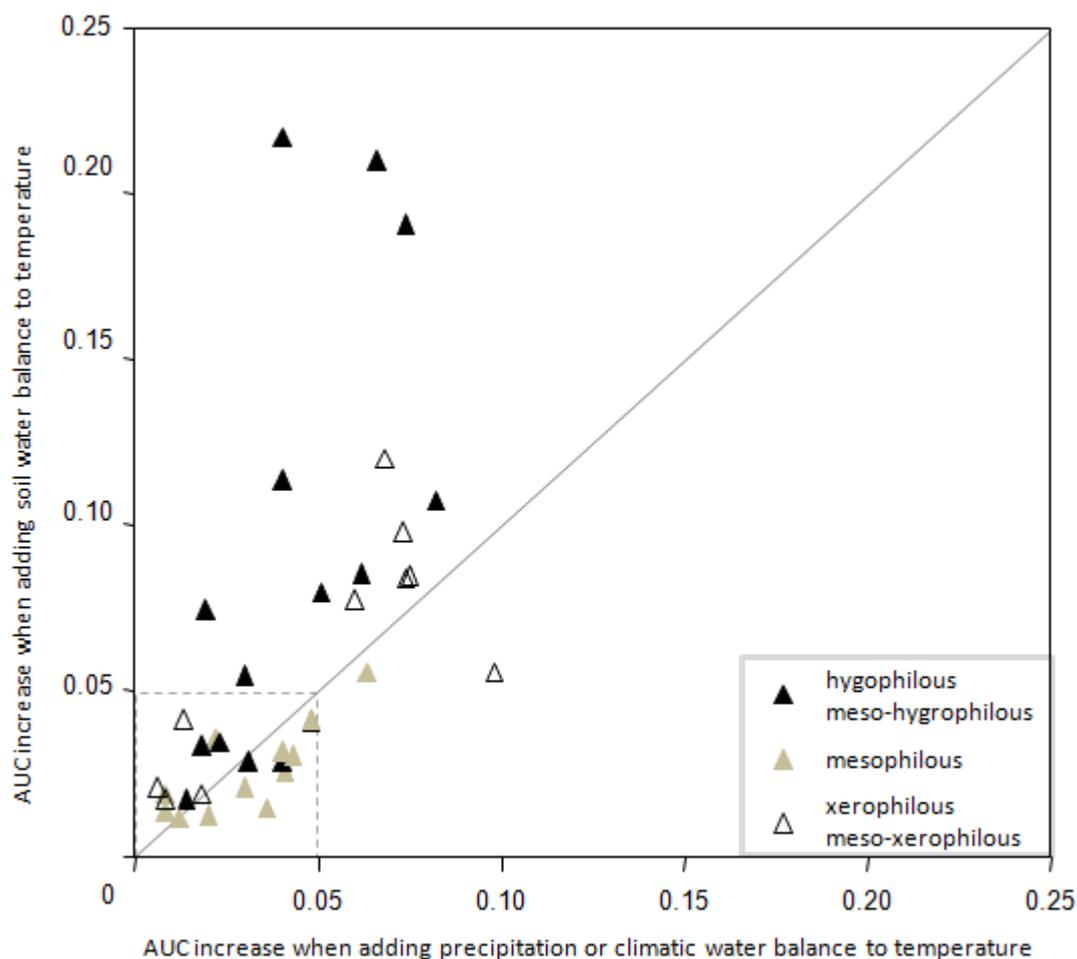


Figure 5.3: Area under the curve (AUC) increase for species distribution models determined using the most efficient index among either climatic proxies or soil water balance, when added to growing degree days above 5°C and minimum winter temperature ($n = 37$ species). Climatic proxies are represented by precipitation and climatic water balance taken into account using 2 indices based on the whole values or only their negative values (CWB_w and $CWB_{<0}$), whereas soil water balance is characterised by soil water content or deficit (SWC and SWD). Spring, summer, and autumn values were used for all of the indices. Mean AUC increase for models including climatic proxies was 0.041, whereas that for models including soil water balance was 0.060.

We examined the predictive capability of the various water availability indices for species gathered in indicator groups according to drought status. Soil water balance leads to better models compared to those produced using climatic proxy values for most hygrophilous, meso-hygrophilous, meso-xerophilous, and xerophilous species (see Fig. 3, Table 4) both when the predictors are considered alone and when they are used in addition to GDD_5 and $minWT$ (see Table 4). Models elaborated only with temperature information perform less robustly than do those based on soil water balance indices (SWC or SWD) for hygrophilous,

meso-hygrophilous, and xerophilous species (see Table 4). On the contrary, temperature-related variables explain most of the distribution of mesophilous species, and simple climatic proxies and soil water indices perform nearly equally in the characterization of available water for plants.

A	n	SWHC	GDD ₅	MinWT	P	Climatic	Soil	% species improved by soil water balance
						water balance	water balance	
Hygrophilous	7	0.63	0.63	0.64	0.66	0.66	0.74	71
Meso-hygrophilous	7	0.63	0.65	0.68	0.68	0.67	0.76	86
Mesophilous	12	0.61	0.73	0.74	0.71	0.70	0.70	33
Meso-xerophilous	7	0.73	0.80	0.82	0.80	0.81	0.83	57
Xerophilous	4	0.76	0.74	0.68	0.80	0.77	0.83	75

B	n	T	T + P	T + climatic	T + soil	% species improved by soil water balance
				water balance	water balance	
Hygrophilous	7	0.68	0.73	0.72	0.78	71
Meso-hygrophilous	7	0.72	0.74	0.74	0.79	100
Mesophilous	12	0.77	0.80	0.79	0.80	25
Meso-xerophilous	7	0.86	0.89	0.89	0.90	79
Xerophilous	4	0.77	0.85	0.82	0.86	75

Table 5.4: Performance of water availability indices to predict plant distribution for species grouped according to drought-related indicator values (n = 37). A: Average area under the curve (AUC) for models elaborated with soil water-holding capacity (SWHC), growing degree days above 5°C (GDD₅), minimum winter temperature (minWT), precipitation (P), climatic water balance estimated using whole values (CWB_w) or only the negatives values (CWB_{<0}), and soil water balance represented by soil water content (SWC) or deficit (SWD). B: AUC for models elaborated with temperature (T, GDD₅ and minWT used together), and added to P, climatic or soil water balance. The most efficient index for spring, summer, and autumn values was used for all the water availability indices. Percentage (%) species improved by soil water balance: proportion of models for which soil water balance indices are more efficient than P or climatic water balance indices in improving the AUC of models, when these indices are used alone (A) or combined with T (B). n = number of species.

3.3 Comparison of distribution models using climatic proxies or soil water for *Q. robur* and *Q. pubescens*

Summer CWB_w and SWC values were the most efficient climatic proxy and soil water balance index, respectively, for improving the *Q. robur* and *Q. pubescens* distribution models based on GDD_5 and $minWT$. The AUC improved by 0.05 and 0.06 using CWB_w and 0.08 and 0.09 using SWC for *Q. robur* and *Q. pubescens*, respectively. The use of soil water balance indices instead of climatic proxies improves the performances of the models and leads to important differences in the water response curve shape (Fig. 4). The choice between CWB_w and SWC also strongly modifies the spatial distribution predictions of the species, as illustrated in south-western France in a region of contrasted geomorphological units (Fig. 5). *Quercus robur* is observed in most of the area, except in a calcareous plateau extending from the southeast to the northwest (Fig. 5A); *Q. pubescens* showed the opposite pattern, the ground survey showing its absence in most of the area except in the calcareous plateau. The use of CWB_w in the models predicts the presence of *Q. robur* and the absence of *Q. pubescens* for the whole studied area (Fig. 5B). When substituting summer CWB_w with SWC, the models highlight the absence of *Q. robur* and the presence of *Q. pubescens* on the calcareous plateau (Fig. 5C). The observed distribution of both species is clearly better linked to soil water availability than to climatic indices, available soil water being a key factor discriminating the distribution of both species in this area.

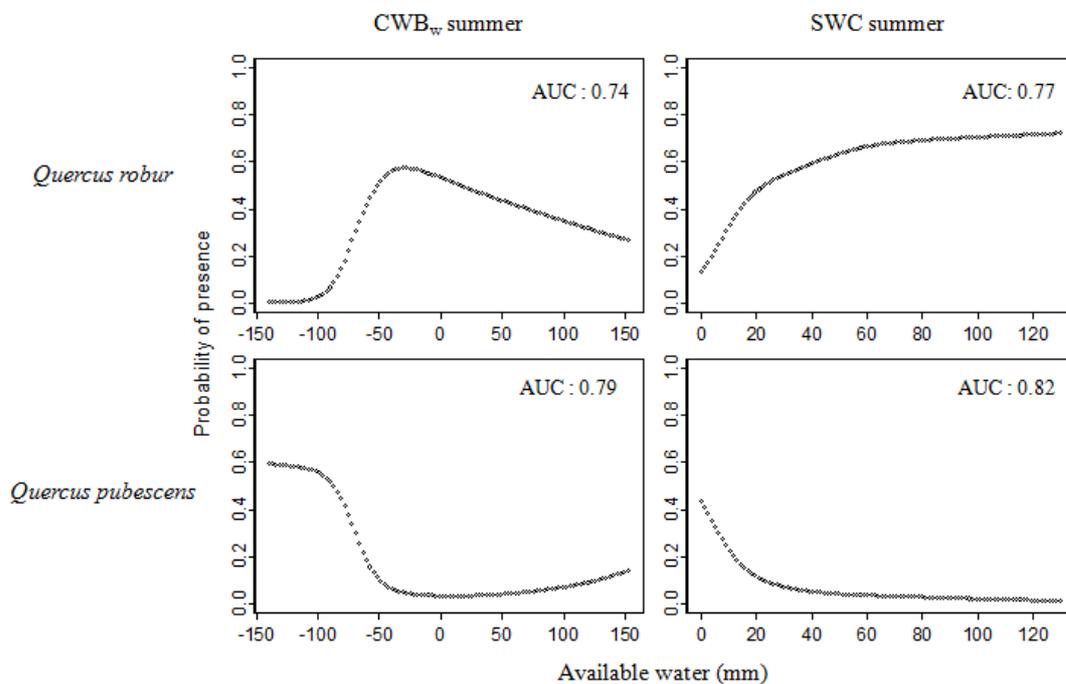


Figure 5.4: Probability of the presence of *Quercus robur* and *Quercus pubescens* and area under the curve (AUC) according to summer climatic water balance calculated using the whole values (CWB_w summer, in millimetres) or soil water content (SWC summer, in millimetres) to complement growing degree days above 5°C and minimum winter temperature.

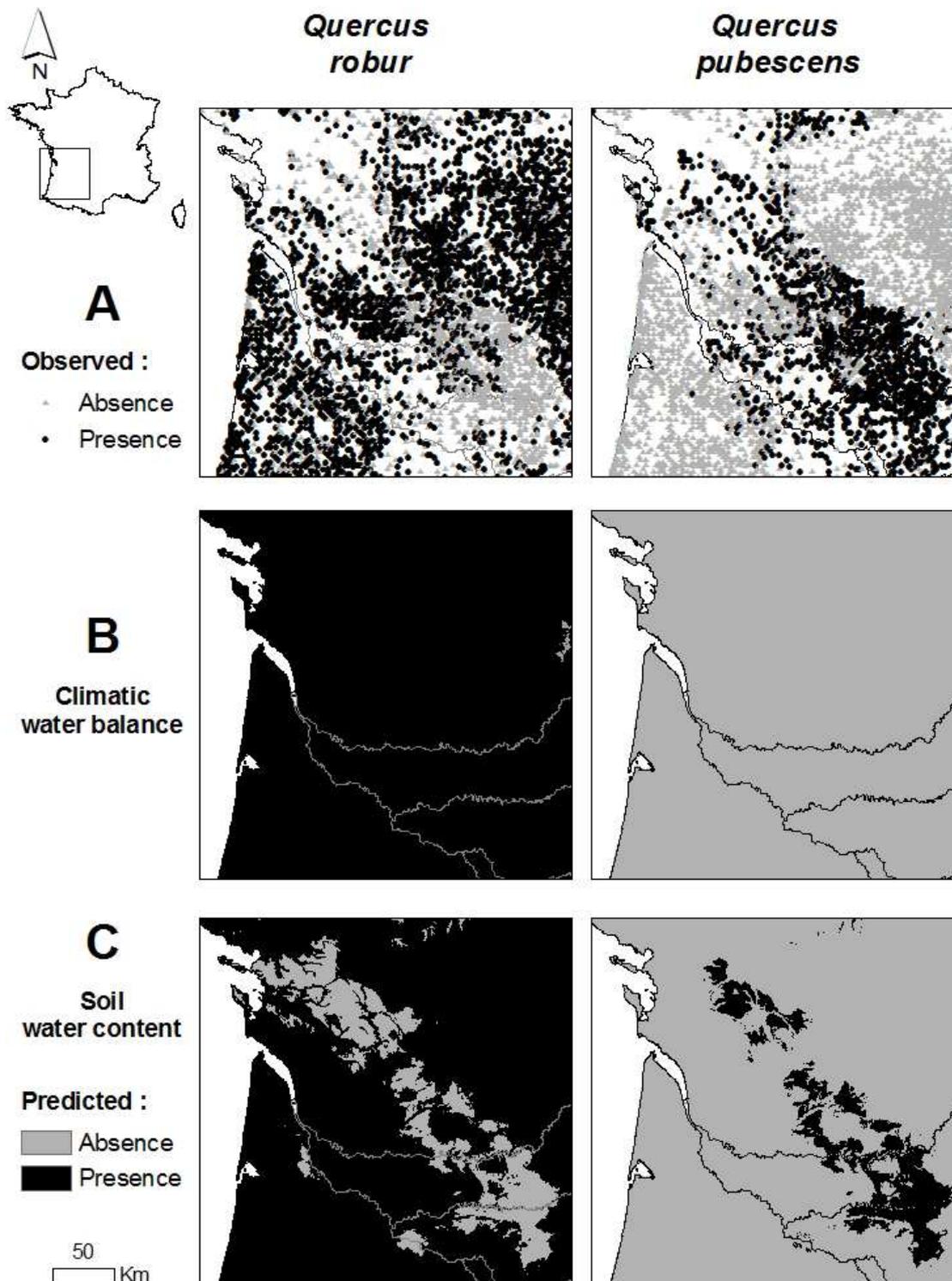


Figure 5.5: Observed distribution (A) and maps predicting the delimitation of the distribution of *Quercus robur* and *Quercus pubescens* in south-western France. Predictions are made using summer climatic water balance calculated using the whole values (CWBw; B) or summer soil water content (SWC; C) combined with growing degree days above 5°C and minimum winter temperature. Presence-absence maps have been created from continuous probabilities of presence using the most efficient thresholds for each model (respectively, 0.39 and 0.41 when using summer CWBw or summer SWC for *Q. robur*, and 0.26 and 0.20 when using summer CWBw or summer SWC for *Q. pubescens*).

4 Discussion

Soil water balance provides physiologically meaningful predictors, but its calculation requires information that is sometimes difficult to obtain. As a result, plant ecologists mostly use simple climatic water variables that are more readily available. We showed that these traditional indices can be inadequate to represent the soil available water for plants. We also demonstrated that these indices perform less robustly than do soil water balance values to explain the distribution of European tree species. Our results clearly show that simple climatic proxies can lead to underestimations of the importance of water in plant distribution studies, a conclusion that agrees with numerous studies demonstrating a major role for soil water balance in tree physiology and growth (Lebourgeois *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2007). Thus, our study provides new insights into the importance of soil water balance modelling for the accurate estimation of plant distribution. They complement temperate forest research identifying the importance of soil moisture to shape plant functional types on a continent scale and individual species on a local scale in tropical forests (Stephenson, 1990; Engelbrecht *et al.*, 2007).

Even if soil scientists expect low relations between climatic water variables and SWC, to our knowledge, no comparison of these 2 approaches has been made over broad areas. Water evaluation based on climatic predictors shows important differences in geographical patterns and drought intensity compared with results based on SWC evaluation. Water stored in soil acts as a reserve by limiting losses related to summer PET, highlighting fine-scale variations owing to geomorphological changes, as has been observed in local-scale studies based on field data (Lookingbill and Urban, 2004; Dyer, 2009). In most temperate countries, lowlands correspond to warmer areas than those of highlands because evaporative demand is higher and P is generally lower. Most lowlands are also sedimentary plains with important SWHC, however, and the use of climatic water indices in these areas can highly overestimate water stress. Conversely, P does not always translate to significant water reserves for plants if the soil is too superficial to store water. This relationship was demonstrated in both a wide range of soils (from podzols in siliceous substrates to calcareous soils) and climates (with mean annual P ranging from 550 to 2500 mm and mean annual temperature ranging from 5°C to 15°C), making our findings relevant for most ecological conditions in temperate latitudes.

Simple climatic water variables remain a better index than are soil water balance variables for predicting the distribution of 35% of the studied tree species. These species were mainly mesophilous, and their distribution is less influenced by water availability than that of the other studied trees. Their range seems to be influenced mainly by temperature, whereas the other studied variables had little influence on their distribution, allowing soil or climatic water proxies to be randomly selected in the models. Conversely, we showed that water

availability can be a more important determinant than temperature is in shaping the distribution of continental tree species living to the extremes of the water balance gradient. For more water-dependant species, soil water balance performs better than climatic proxies, as illustrated by *Q. robur* and *Q. pubescens* responses in south-western France. For plants located in the warmest areas, the greater effect of available water compared to other climatic predictors has already been observed in plant richness (Hawkins *et al.*, 2003).

Soil water balance improves the performance of the models by refining the prediction of the spatial distribution of species compared to the prediction made using simple climatic water proxies. Soil water balance allows the differentiation of probabilities of the presence of a species in areas with the same climatic conditions—predicting, for example, an absence of drought-sensitive species when soil water reserve is the lowest. Conversely, drought-resistant species can be excluded from areas with deeper soils despite dry climatic conditions, probably owing to higher competition with species that require more water. The observed difference in sensitivity between species provides new insights into plant distribution responses to water resources. The response curves allow the determination of the thresholds of the presence of a species related to available water, which refines empirical plant functional classification (Ellenberg *et al.*, 1992) and complements ecophysiological studies of the drought tolerance of forest tree species (Bréda *et al.*, 2006). Further investigations are nevertheless necessary to compare species responses to water stress using plant distribution modelling and ecophysiological approach.

In this study, we used the AUC to measure the performance of the elaborated models. Several authors have pointed out limits of accuracy for measures proposed in the literature when applied to distribution modelling. For AUC, these limits are, mainly, a dependence on the geographical extent and number of predictors used; problems increase when pseudo-absences are generated (Lobo *et al.*, 2008). These drawbacks are important when AUC is used to compare the performance of models with different species, particularly when the ratio between the extent of occurrence and the whole extent of the studied territory differs between species. In this study, AUC was used to compare the predictive ability of the studied water indices for the same species, without variation in extent or number of predictors and using phytoecological surveys with recorded presence and absence. Thus, the differences observed between the various predictors cannot be attributed to the reported limits concerning AUC.

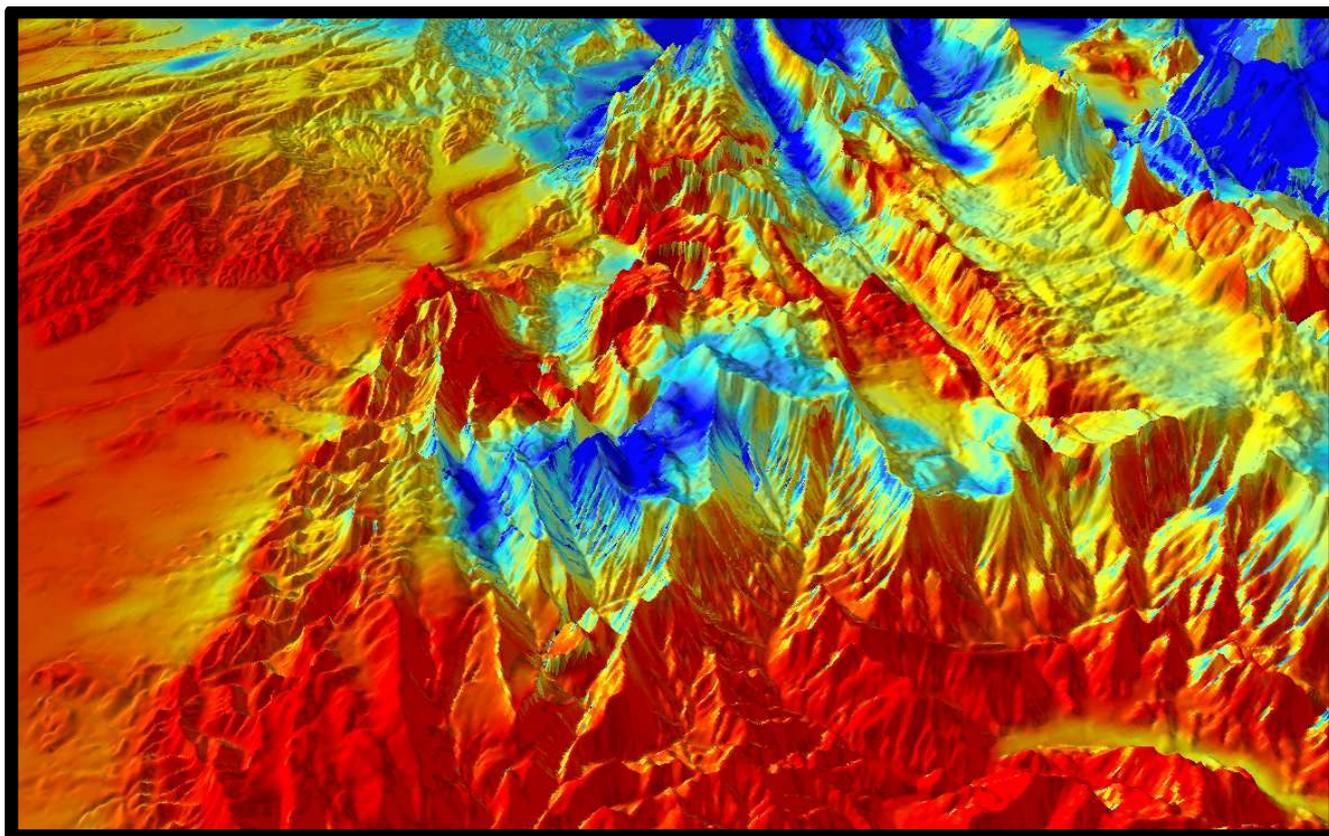
The soil water balance maps were elaborated using simple formulas on a monthly scale. SWHC introduces an important source of uncertainty compared to climatic information owing to the difficulties of surveying soil parameters and the important spatial variability of SWHC on a local scale (Piedallu *et al.*, 2011). To estimate SHWC, we accounted for soil depth up to 1 m according to studies showing that 95% of roots occur within the top meter (Jackson *et al.*, 1996) and that the site index prediction was not improved when using SWHC estimated for soil profiles exceeding 1 m (Berges and Balandier, 2010). The importance of the small fraction of fine roots located deeper in the soil to water uptake is well known and influences tree resistance to drought (Breda *et al.*, 1995). The use of 1 m soil depth probably leads to global underestimation of SWC owing to difficulties in determining the volume of soil able to store available water for trees, particularly in fragmented bedrock or areas with

rock outcroppings. Moreover, snow, lateral runoff, and percolation effects are excluded from the water balance calculation, despite the probability that taking them into account would improve the quality of estimations (Redding and Devito, 2008; Viviroli *et al.*, 2009). Improvements in soil water balance mapping will probably lead to greater insights into the importance of soil water variables in future distribution models.

The development of efficient calculations to estimate available water over broad areas is a major step to evaluate the effects of water stress on plants. The use of soil water maps improves our understanding of the mechanisms related to plant distribution patterns and allows better determination of the ecological niches of species. Soil water balance indices can be averaged over long periods to characterize mean conditions for a site, or estimated for shorter periods to determine the effects of extreme conditions. In the current context of climate change, the use of relevant predictors is crucial for the evaluation of changes in available water for plants and their consequences in terms of vegetation shifts. These predictors can also contribute to the identification of potential refugia or opportunities for local expansion in the context of species migration (Keppel *et al.*, 2012), aid in the selection of alternative tree species in forestry, and to detect areas that are potentially more sensitive to changes in tree productivity or mortality.

Acknowledgements

This study was supported by the GIP ECOFOR, the RMT AFORCE, the Région Lorraine, and the Direction Régionale de l'Alimentation, de l'agriculture et de la Forêt de la région Lorraine. We also thank the referees for their helpful review of the manuscript, and the national forest inventory for providing the data.



Réserve en eau des sols du mois d'août dans le massif du Vercors

CHAPITRE 6 : Discussion générale

Depuis qu'il est reconnu que le changement de climat en cours allait avoir des impacts potentiellement importants sur la distribution de la ressource, de nombreuses inquiétudes ont vu de jour chez les gestionnaires des milieux naturels et tout particulièrement les forestiers (Legay *et al.*, 2007; Gaudin, 2008; Riou-Nivert, 2008; Riou-Nivert *et al.*, 2008). Ceux-ci sont demandeurs de connaissances scientifiques et d'outils d'assistance à la gestion, alors que de nombreuses incertitudes demeurent concernant la détermination de l'écologie des espèces et de leur vulnérabilité face à un changement de climat. Un des points faibles des études actuelles concerne l'accès à des données environnementales pertinentes pour déterminer le comportement des espèces, et particulièrement pour ce qui concerne l'eau disponible pour les plantes. Le développement des systèmes d'informations géographiques, de grosses bases de données géographiques, et de méthodes de production de données numériques ouvre de nouveaux horizons pour calculer des indices sur de vastes territoires dans le but réaliser des cartes prédictives de la distribution de la ressource (Franklin, 1995; McBratney *et al.*, 2003; Scull *et al.*, 2003).

Aujourd'hui, la plupart des indices écologiques disponibles le sont soit sur de vastes territoires, mais avec une résolution spatiale relativement grossière (Le Bas *et al.*, 1997; Churkina and Running, 1998; O'Brien, 1998; Ting *et al.*, 2008; Hickler *et al.*, 2009), soit à plus fine résolution spatiale, mais le plus souvent sur des zones d'étendue limitée (Gurtz *et al.*, 2003; Scull *et al.*, 2003; Schwarzel *et al.*, 2009a), ce qui limite leur utilisation à une gamme limitée d'échelles. Le travail réalisé avait pour but de cartographier le bilan en eau des sols et ses différentes composantes à l'échelle de la France, contribuant à combler ce vide en élaborant des indices à fine résolution spatiale disponibles sur de vastes emprises (Figure 6.1). Ils permettent ainsi de prendre en compte des gradients écologiques les plus complets possibles, tout en pouvant être utilisés à des échelles locales pour des problématiques de gestion des milieux. Nous allons discuter les principales avancées et limites mises en évidence lors de ce travail, ainsi que l'intérêt des indices produits pour contribuer à déterminer la vulnérabilité des espèces et adapter les outils de gestion existants face au changement climatique.

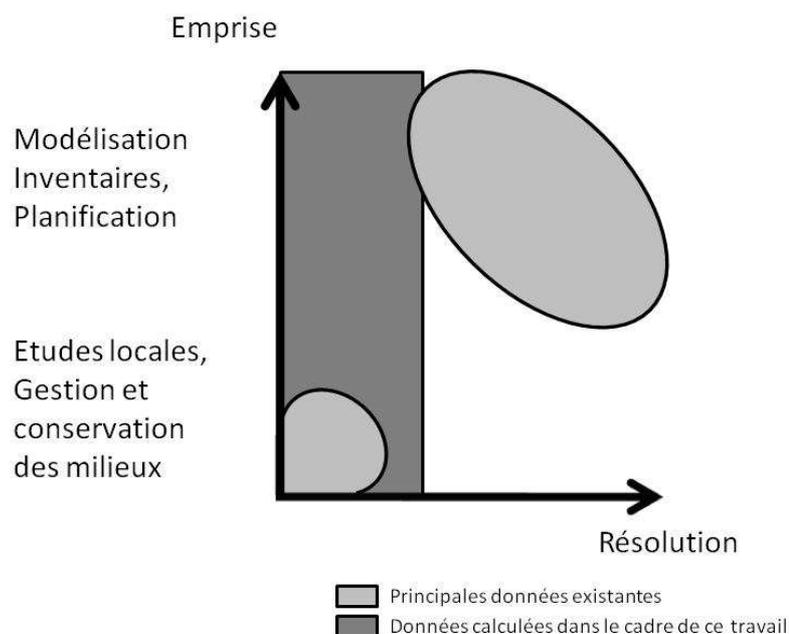


Figure 6.1 : Positionnement du travail réalisé par rapport aux principaux travaux existants dans un cadre déterminé par la résolution des données et l'emprise de la zone considérée

1 Quels indices utiliser dans nos modèles ?

Nous allons considérer un indice écologique comme une représentation d'un facteur écologique abiotique, facteur qui peut être tout élément du milieu agissant sur le développement de la plante (Landolt, 1977). Alors qu'ils sont la clef de nombreuses études écologiques et que le développement des SIG permet de mettre à disposition de nouvelles catégories de données distribuées dans l'espace, très peu d'intérêt a été porté par la littérature au choix, aux méthodes de calcul, ou à la validité des indices écologiques qui conditionnent le développement des végétaux, (Franklin, 1995; Wilson and Gallant, 2000). Leur intérêt pour le chercheur ou le praticien va être dépendant de trois critères clef : **leur pertinence biologique**, qui va être plus importante si l'indice représente un facteur écologique ayant une action physiologique reconnue sur la plante, **la précision de leur estimation**, qui doit être évidemment la meilleure possible, et **la gamme d'emprises** pour lesquelles ils sont valides, plus celle-ci étant importante plus l'indice pouvant être utilisé par un nombre important d'acteurs (Figure 6.2). Ces trois critères vont être discutés en fonction des principaux enseignements qui peuvent être tirés des travaux réalisés. Nous allons d'abord comparer la capacité prédictive d'indices ayant différents niveaux de pertinence biologique pour caractériser un même facteur écologique. Dans un deuxième temps, nous allons regarder si, à importance physiologique égale, la méthode de calcul utilisée entraîne des différences en terme de qualité des indices. Enfin, à travers l'exemple de la RUM des sols, nous examinerons comment déterminer la gamme d'emprise pour laquelle les indices sont valides.

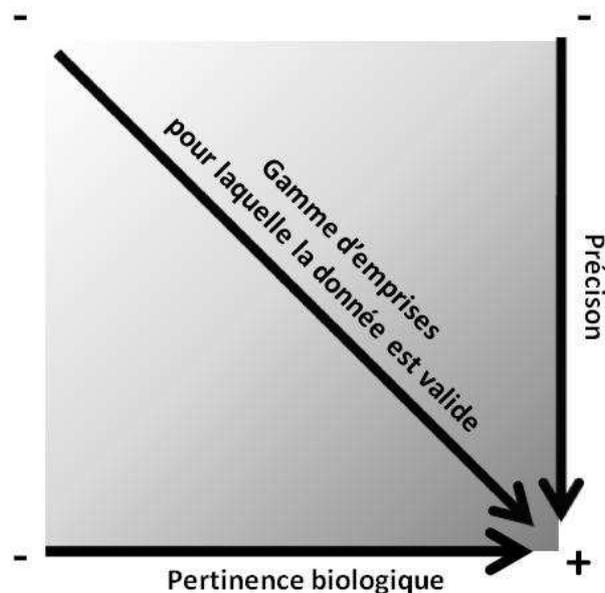


Figure 6.2 : Critères d'évaluation de l'intérêt d'un indice écologique. Le dégradé de couleur indique un intérêt croissant du blanc vers le gris.

1.1 Les indices les plus performants sont ceux qui ont une meilleure pertinence biologique.

Les facteurs écologiques ont été classés par certains auteurs selon l'importance qu'ils ont sur la physiologie des plantes (Austin, 1980; Guisan and Theurillat, 2000; Austin, 2002a). Ils ont distingué des facteurs ressource, qui sont consommées par les plantes (eau, rayonnement solaire, ...), des facteurs directs, qui ont un rôle biologique sans être consommés (pH, température, ...), des facteurs indirects, qui n'ont pas d'effets physiologiques directs (topographie, latitude, géologie, ...), et des facteurs stochastiques liés aux événements aléatoires (grands froids, sécheresses, tempêtes, ...) (Figure 6.3) (Guisan and Zimmermann, 2000; Austin, 2002b). De manière simplifiée, deux cas différents peuvent être distingués : les facteurs qui ont un sens physiologique au regard des plantes (facteurs directs ou ressource), et les facteurs qui n'en ont pas, et qui sont utilisés comme « proxies », c'est à dire qu'ils sont utilisés en remplacement d'un autre indice plus difficile à calculer, parce qu'ils leur sont corrélés (ce sont les gradients indirects au sens d'Austin). Hormis pour le CO₂ dont l'élévation du taux est uniforme à la surface de la terre et ne peut expliquer des variations spatiales, les principaux facteurs ayant une action physiologique reconnue sur les plantes sont la température (les effets de la chaleur et du froid), la lumière, l'humidité (du sol et atmosphérique), les nutriments, ainsi que certains facteurs ayant des actions de toxicité sur les plantes : l'aluminium, la salinité, l'engorgement des sols, etc.... (Figure 6.3) (Guisan and Zimmermann, 2000).

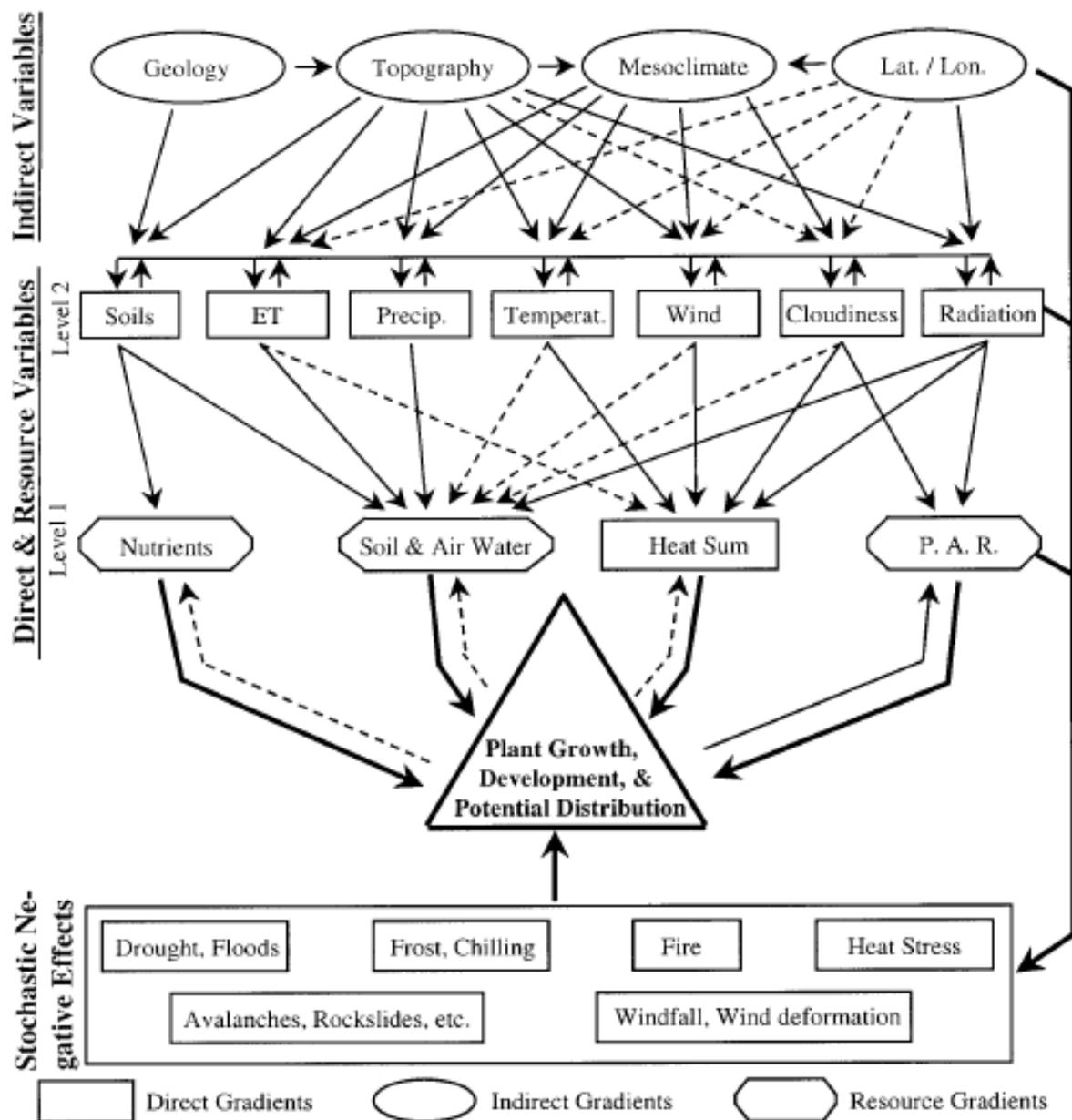


Figure 6.3 : Schéma conceptuel des relations entre les gradients environnementaux de type ressource, direct et indirect, et leurs influences sur la croissance, le développement, et la distribution géographique de plantes (Guisan and Zimmermann, 2000).

L'utilisation des facteurs indirects présente un certain nombre d'inconvénients, car ils ne caractérisent en général pas qu'un seul processus, étant le plus souvent corrélés avec plusieurs facteurs directs ou ressources (Franklin, 1995). L'utilisation de tels prédicteurs peut empêcher la compréhension des liens de cause à effet, et interférer dans la sélection des variables du modèle du fait de ces corrélations. Enfin, dans le cadre d'études concernant l'impact du changement global, leur utilisation peut créer des biais lorsqu'ils sont extrapolés dans le temps. Même si ces facteurs indirects présentent un certain nombre de limites, ceux-ci

sont abondamment utilisés dans les études écologiques (Franklin *et al.*, 2000; Meentemeyer *et al.*, 2001; Randin *et al.*, 2006; Iversen *et al.*, 2008), lorsque les informations disponibles pour caractériser des facteurs ayant un sens physiologique sont manquantes (Richerson and Lum, 1980; O'Brien *et al.*, 2000; Bruun *et al.*, 2006). Une meilleure capacité prédictive peut même leur être attribuée, comme c'est le cas pour les indices topographiques, du fait de la qualité de leur estimation, ceux-ci étant généralement dérivés de MNT assez précis (Guisan and Zimmermann, 2000).

Nous avons positionné les différents indices que nous avons utilisés dans un schéma dynamique en fonction de leur capacité à caractériser un facteur écologique dont le rôle physiologique est reconnu, permettant de déterminer un continuum allant des variables qui n'ont pas d'impact direct sur les plantes aux variables les plus pertinentes biologiquement (Figure 6.4). De telles classifications ont déjà été utilisées par Austin (Austin, 2002b) qui distingue l'indice écologique « distal » de l'indice « proximal ». Les indices de type « proximal » sont identifiés comme des variables causales générant la réponse de l'espèce, tandis que les facteurs indirects appartiennent à la catégorie « distal ».

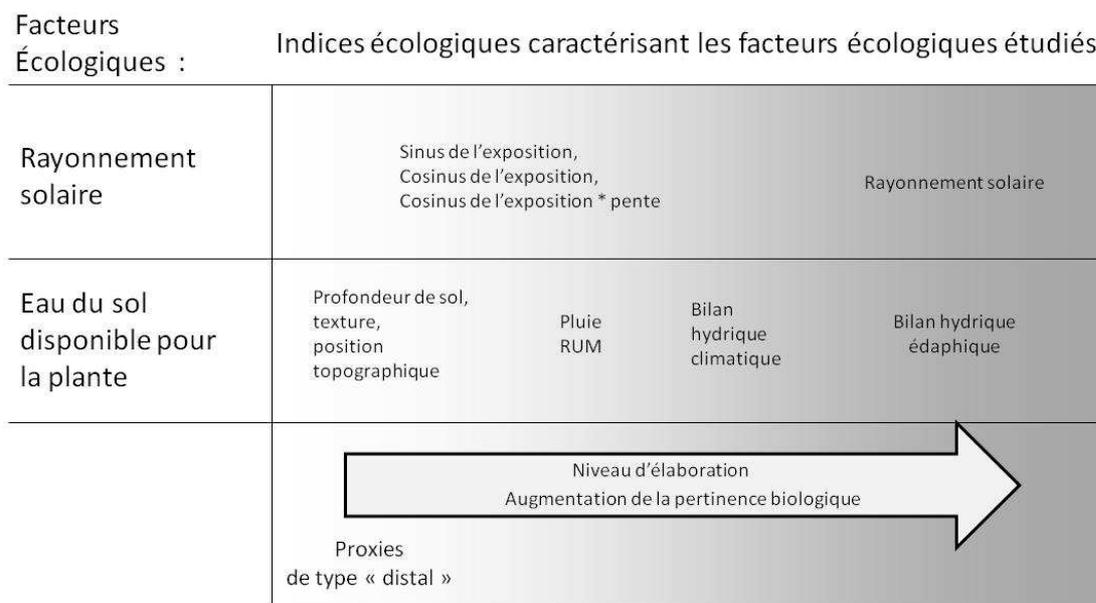


Figure 6.4 : Niveaux d'élaboration des indices écologiques utilisés en fonction de leur pertinence biologique pour les deux facteurs écologiques étudiés, le rayonnement solaire et l'eau disponible pour la plante.

La capacité prédictive d'indices ayant différents niveaux de pertinence biologique a été comparée à différentes reprises lors de ce travail, lors des études concernant le rayonnement solaire, la RUM, et les bilans hydriques du sol. Pour chacune de ces analyses les indices ayant l'impact le plus direct sur la plante ont été comparés avec des indices moins élaborés :

- les calculs de rayonnement solaire avec le sinus de l'exposition, le cosinus de l'exposition, et son interaction avec la pente (Article 2) ;
- les valeurs de RUM avec les profondeurs du sol (article 3) ;
- les bilans hydriques édaphiques avec les bilans hydriques climatiques ou les précipitations (article 5)

Pour chacune de ces trois analyses, les indices ayant une meilleure pertinence biologique ont montré une capacité prédictive plus importante à l'échelle de la France. C'est le cas pour le rayonnement solaire qui est nettement plus performant que les indices topographiques (sinus et cosinus de l'exposition avec ou sans interaction avec la pente), qui se sont montrés assez inefficaces pour prédire la distribution des trois essences étudiées et qui ont montré une absence totale de corrélation avec les mesures à l'échelle de la France (article 1). Cela s'explique probablement par le fait qu'à une valeur de rayonnement solaire peuvent correspondre différentes valeurs d'un de ces indices topographiques. Par exemple, à rayonnement donné, nous pourrions être sur un versant sud dans le nord de la France, et dans un versant nord à des latitudes plus basses, donc avec des valeurs de cosinus de l'exposition opposées. C'est ce que Walter appelait « the law of relative site constancy », les espèces compensant des différences climatiques régionales par des adaptations locales suivant la topographie (Walter and Walter, 1953; Guisan and Zimmermann, 2000). De même, l'estimation des RUM que nous avons sélectionnée est plus performante que la profondeur du sol pour prédire l'indice de fertilité des trois essences étudiées (article 3). Enfin, les calculs de bilans hydriques édaphiques sont globalement plus performants que les indices climatiques pour prédire la distribution des 37 essences évaluées (article 5). Seul le bilan hydrique climatique n'a pas l'air plus performant que les pluies (article 5), bien que des résultats contraires aient été montrés sur un nombre plus limité d'espèces (article 4). Cependant, ces deux variables sont largement corrélées ($R^2 = 0.66$), et leurs performances sont très proches pour une majorité d'espèces, le choix de l'une ou l'autre d'entre elles pouvant être influencé par la nature des variables précédemment sélectionnées dans les modèles. Des études complémentaires seraient nécessaires pour définir laquelle d'entre elles est la plus efficace pour prédire la distribution des espèces.

Les travaux réalisés montrent qu'à l'échelle d'un large territoire, il est possible de calculer des indices ayant un sens physiologique avec des données élémentaires relativement simples à collecter, que ce soit un MNT pour le rayonnement solaire, ou des textures, des charges en cailloux et des profondeurs pour l'estimation des RUM. Ils montrent également qu'à cette échelle certains proxies utilisés ne sont pas pertinents. Ainsi, pour la France, les indices topographiques ne sont pas corrélés avec le rayonnement solaire et n'ont pas une bonne capacité prédictive au regard de la distribution de l'érable sycomore, du sapin et du chêne pubescent. L'écart de performance entre la RUM et la profondeur de sol est un peu plus réduit du fait d'une plus importante corrélation entre ces deux variables ($R^2 = 0.73$), mais les données de profondeur ne devraient être utilisées que pour des estimations de terrain car

l'investissement le plus lourd concerne le creusement de la fosse, la récolte des paramètres nécessaires au calcul des RUM ne prenant pas beaucoup plus de temps au regard des bénéfices attendus. Pour ce qui concerne les pluies et les bilans hydriques climatiques, leur obtention est beaucoup plus facile que les bilans hydriques édaphiques, qui nécessitent des valeurs de RUM, maintenant disponibles pour la France, mais qui peuvent être coûteuses à collecter là où elles n'existent pas. Cependant, nous avons montré que la quantité d'eau disponible dans le sol n'était pas corrélée à la quantité d'eau fournie par le climat, du fait du rôle tampon que jouent les RUM. En effet, les zones les plus pluvieuses sont en général situées en montagne, dans des secteurs où les sols peuvent être superficiels et où la quantité d'eau retenue peut être faible. Cette faible RUM couplée à une forte ETP sur les versants sud peut conduire à des zones sèches en fin d'été malgré les fortes pluies hivernales. Inversement si le bassin méditerranéen est bien la zone la plus sèche en été, certains secteurs disposent de fortes capacités de stockage leur permettant de limiter l'assèchement des sols en été (la plaine de la Crau par exemple). Outre cette faible corrélation entre eau atmosphérique et eau du sol, nous avons montré que les pluies et les bilans hydriques climatiques avaient de moins bonnes performances pour prédire la distribution des 37 espèces testées, particulièrement pour les espèces hygrophiles ou xérophiles. Les bilans hydriques édaphiques s'avèrent donc plus pertinents que les indices climatiques lors de la réalisation des modèles de distribution des espèces. D'autre part, ceux-ci pourraient conduire à exagérer le niveau de risque de certaines espèces, une diminution du bilan hydrique climatique pouvant être en partie compensée par une forte RUM.

Un certain nombre d'auteurs a proposé de sélectionner les facteurs liés à l'équation de Jenny (Jenny, 1941), initialement destinée aux études concernant le sol, comme prédicteurs dans les modèles de distribution des espèces (Perring, 1960; Austin and Van Niel, 2011b) :

$$V = f(cl, p, r, o, t)$$

Avec cl le climat régional, p le matériau parental, r la topographie, o les facteurs biotiques et t le temps.

Nos résultats suggèrent que l'intégration des données topographiques pourrait se faire non pas directement comme des variables spécifiques dans le modèle (composante r), mais indirectement à travers les facteurs climatiques, trophiques et hydriques. En effet, la résolution de calcul souvent assez lâche et l'absence de prise en compte des facteurs liés au sol conduisent dans de nombreuses études à utiliser la topographie de façon complémentaire afin de pallier le manque de données permettant de décrire la variabilité locale (Franklin, 1998; Randin *et al.*, 2006; Iverson *et al.*, 2008). Cependant, nous avons montré qu'il était possible de construire des indices de bilan en eau à fine résolution spatiale prenant à la fois en compte la topographie locale et le compartiment sol. De ce fait, la variabilité locale pourrait être directement intégrée dans ces indices qui représentent des facteurs qui ont un sens physiologique, et qui sont disponibles pour une large gamme d'échelles (Pearson and Dawson, 2003). Ces améliorations pourraient conduire à la réalisation de modèles plus faciles

à interpréter au regard des connaissances liées à la physiologie des plantes, contribuant ainsi à améliorer la compréhension de l'écologie des espèces.

1.2 La précision de chaque indice varie selon sa nature et sa méthode de calcul.

Si l'utilisation d'indices écologiques est très courante dans la littérature, la qualité des données produites et des limites qui leur sont associées sont souvent peu documentés. Un même facteur écologique peut être représenté par une infinité d'indices selon la méthode d'estimation utilisée, chacun d'entre eux ayant une précision qui lui est propre. C'est le cas par exemple des précipitations qui peuvent être calculées de différentes façons, comme avec le modèle AURELHY de Météo France (Benichou and Le Breton, 1987) ou TYNDALL du CRU (New *et al.*, 2002; Mitchell and Jones, 2005), dont la comparaison fait apparaître des différences significatives (Figure 6.5). Les sources d'imprécision pourront être liées à la méthode utilisée pour le calcul, la qualité, la quantité et à la distribution spatiale des données utilisées pour l'interpolation, ou à la méthode de spatialisation (Voltz and Goulard, 1994; Bourennane *et al.*, 2000; Julia *et al.*, 2004). Dans un premier temps, nous allons discuter de la qualité des données que nous avons calculées en fonction de la méthode d'estimation utilisée, puis des différentes sources d'imprécisions identifiées dans les composantes utilisées pour le calcul de bilan hydrique édaphique, avant de comparer la différence de performance entre les valeurs extraites des cartes ou directement estimées sur les placettes sur lesquelles les relevés sont réalisés.

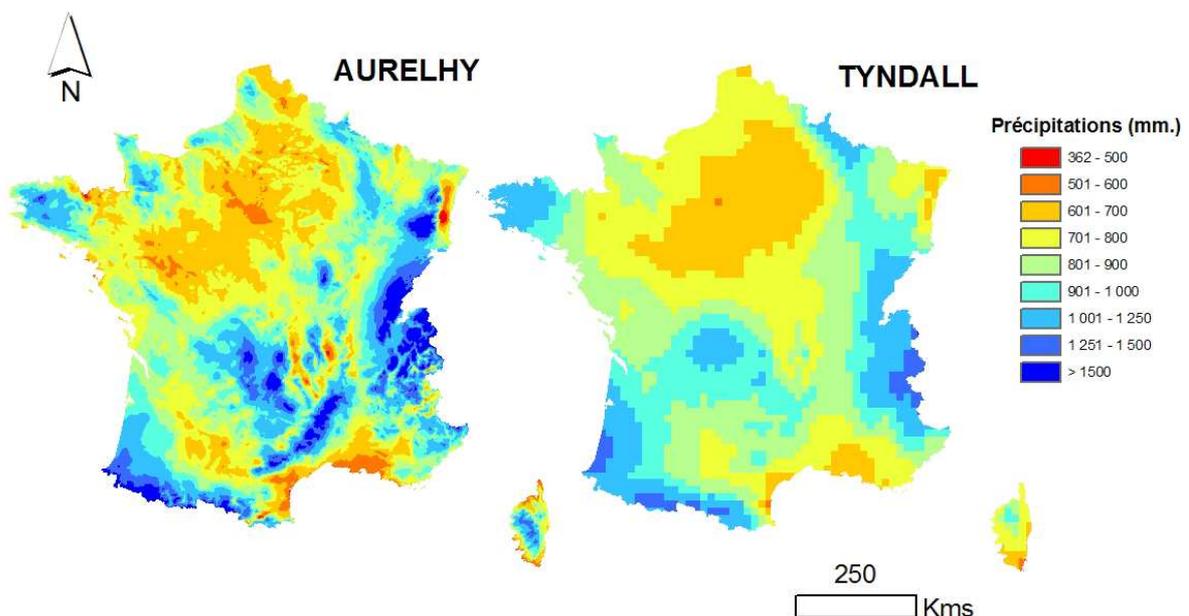


Figure 6.5 : précipitations annuelles en France métropolitaine pour la période 1961-1990 d'après les données du modèle AURELHY de Météo France (à gauche) et les données Tyndall du CRU (à droite). On notera d'importantes différences entre les deux cartes, principalement dans les zones de montagne.

1.2.1 La méthode de calcul influence fortement la performance des indices

A différentes reprises lors de ce travail, nous avons estimé un indice écologique avec différentes méthodes de calcul. Il s'agit du rayonnement solaire, selon que son calcul intègre ou non les données de nébulosité, des bilans hydriques climatiques, basés pour le calcul de l'ETP sur la formule de Turc ou celle de Thornthwaite, ainsi que des RUM estimées à l'aide de différentes fonctions de pédotransfert. L'évaluation de ces indices avec des mesures indépendantes a permis de déterminer l'incertitude générée par la méthode de calcul (Heuvelink, 1998; Lin *et al.*, 2005). Pour le calcul du rayonnement solaire, nous avons mis en évidence que la prise en compte de la nébulosité améliorerait de façon très conséquente la qualité des cartes produites (le R^2 des moyennes annuelles augmente de 0,46 à 0,78, $n = 86$, article 2). Cela est particulièrement le cas pour les rayonnements solaires sous ciel clair des mois d'été qui ne montrent aucun lien avec les mesures de terrain ($R^2 = 0$ pour le mois de juin) alors qu'avec les estimations sous ciel nuageux le R^2 atteint 0,62 pour la même période. Une grande vigilance s'impose donc vis-à-vis de l'utilisation de données de rayonnement solaire sous ciel clair pour des études à large échelle. De plus, leur usage peut conduire à augmenter les incertitudes liées aux simulations dans des contextes de climat futur, du fait des changements de nébulosité engendrés par le réchauffement climatique (Wielicki *et al.*, 2002; Nemani *et al.*, 2003). D'importantes différences de performances ont également été mises en évidence pour ce qui concerne l'évaluation de la teneur en eau des sols, nécessaire pour le calcul des RUM. Une comparaison entre 9 fonctions de pédotransfert disponibles pour la zone d'étude a montré des variations de R^2 allant du simple au triple (allant de 0,13 à 0,40) à partir d'un jeu de mesures de laboratoires indépendantes.

Enfin, des écarts de performances sont également apparus lors des calculs de bilans hydriques climatiques, l'utilisation de la formule de Thornthwaite (Thornthwaite, 1948; Thornthwaite and Mather, 1957) pour l'estimation de l'ETP conduisant à des résultats nettement moins performants pour prédire la distribution des espèces que celle de Turc (article 1) (Turc, 1955, 1961). Le bilan hydrique climatique calculé avec l'ETP Thornthwaite a même une capacité à expliquer la distribution de l'érable sycomore, du sapin et du chêne pubescent inférieure à celle du rayonnement solaire, alors que le calcul réalisé avec l'ETP Turc est plus performant (article 1). De tels résultats confirment différents travaux qui ont montré que l'utilisation de formules d'ETP incluant le rayonnement solaire donnait de meilleurs résultats que des modèles basés uniquement sur les températures (Lu *et al.*, 2005; Martinez and Thepadia, 2010; Tabari, 2010; Xystrakis and Matzarakis, 2011). Des résultats contraires ont cependant été observés lors de la modélisation d'indices de fertilité, la formule de Thornthwaite ayant été plus efficace (Seynave *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008). Cet effet pourrait être induit par le fait que le calcul de Thornthwaite est uniquement basé sur des températures et qu'il pourrait refléter en partie la longueur de saison de végétation, qui est reconnue comme un important déterminant de la croissance des arbres.

La qualité de prédiction des indices varie également en fonction de la période prise en compte. Dans le cas du rayonnement solaire, les prédictions sont meilleures en hiver qu'en été, du fait de variations dans le déterminisme du rayonnement solaire en fonction de la période. Ainsi, il est principalement influencé par la topographie l'hiver, qui est facilement modélisable, tandis que la nébulosité dont la variabilité spatiale est moins bien connue joue un rôle prépondérant l'été. Ces différences entre saisons sont importantes, et peuvent engendrer des variations de capacité prédictive supérieures à 30% des valeurs moyennes. Elles pourraient être la cause de biais lors de la sélection et l'interprétation des variables pendant l'élaboration de modèles visant à prédire la distribution ou la productivité des espèces, car certaines périodes peuvent être sélectionnées non pas du fait de leur importance physiologique sur la plante, mais de la meilleure qualité de leur prédiction. Ces résultats montrent qu'un même facteur écologique peut être simulé à l'aide d'une grande variété d'indices dont la qualité peut fortement varier. Il est particulièrement important d'évaluer la performance de tout nouvel indice créé, et de déterminer son intérêt par rapport à ceux qui étaient utilisés précédemment. L'utilisation de données mal estimées peut conduire à des interprétations erronées de la niche écologique des espèces et à la sélection de variables inappropriées, du fait de leur meilleure qualité d'estimation et de leur de corrélations avec des facteurs écologiques mal estimés.

1.2.2 Les plus fortes imprécisions dans le calcul du bilan en eau proviennent principalement de l'estimation de la RUM

L'évaluation de la précision des bilans hydriques édaphiques ne peut être réalisée à l'échelle de la France faute de données disponibles en nombre suffisantes. Par contre, l'estimation de la qualité des modèles ayant permis la réalisation de chacune des couches élémentaires a été réalisée à l'aide de jeux de placettes indépendantes. A l'échelle nationale, ce sont les températures moyennes mensuelles qui sont les mieux prédites (R^2 entre 0,93 et 0,94 selon la saison, $n = 49$), devant le rayonnement solaire (R^2 entre 0,66 et 0,89 selon la saison, $n = 86$ postes), les précipitations moyennes (R^2 entre 0,68 et 0,89 selon la saison, $n = 471$ postes) et la RUM ($R^2 = 0,35$, $n = 20595$ placettes). Nous observons ainsi une qualité relativement bonne de la prédiction des données climatiques, en cohérence avec les nombreux modèles climatiques existants (Brown and Comrie, 2002; Di Luzio *et al.*, 2008; Esteban *et al.*, 2009). En Catalogne, dans un contexte climatique varié, Ninyerola et al ont ainsi obtenu des valeurs mensuelles de R^2 similaires en utilisant une méthodologie semblable, variant entre 0,83 et 0,87 pour la température moyenne annuelle et 0,60 à 0,91 pour les précipitations.

Les données de RUM sont les moins bien prédites, avec un R^2 qui est « seulement » de 0,35. Cette différence entre variables climatiques et variables édaphiques est logique pour

plusieurs raisons : tout d'abord, les données climatiques sont plus faciles à mesurer que les RUM, dont l'estimation est empreinte d'un grand nombre de simplifications et d'imprécisions, et probablement également d'erreurs de mesure (dans le jeu de calibration mais aussi dans le jeu de validation). De plus, les RUM présentent une variabilité spatiale probablement beaucoup plus importante que les variables climatiques, la profondeur du sol ou la charge en cailloux pouvant varier fortement à des échelles très locales (Mummery *et al.*, 1999; Schwarzel *et al.*, 2009b). Cela a été confirmé par Richard (2011) qui a montré une forte hétérogénéité locale en réalisant des estimations de RUM sur les plateaux calcaires de Bourgogne à partir de fosses situées à quelques mètres de distance, les écarts d'estimation pouvant quasiment varier du simple au double. Cette forte variabilité spatiale rend plus difficile à la fois la création de la carte des RUM et sa validation. En effet, les valeurs prédites par le modèle numérique donnent une valeur moyenne par pixel, alors que la validation se fait à l'aide de mesures ponctuelles caractérisant les conditions à l'échelle de la fosse pédologique (Figure 6.6). Les données locales utilisées pour la validation peuvent ainsi fournir des informations qui ne sont pas représentatives de la zone étudiée. Les valeurs de R^2 ou de RMSE qui définissent le lien entre la carte numérique et les mesures du jeu de validation témoignent de différences qui peuvent aussi bien être dues à des imprécisions de la carte qu'à l'absence de représentativité d'une partie du jeu de validation. Une solution pour limiter cet effet serait d'utiliser un jeu de validation dont les mesures seraient répétées en différents endroits au sein d'un pixel, puis moyennées. Cependant, la mise en œuvre d'une telle méthode d'échantillonnage serait très lourde à mettre en place.

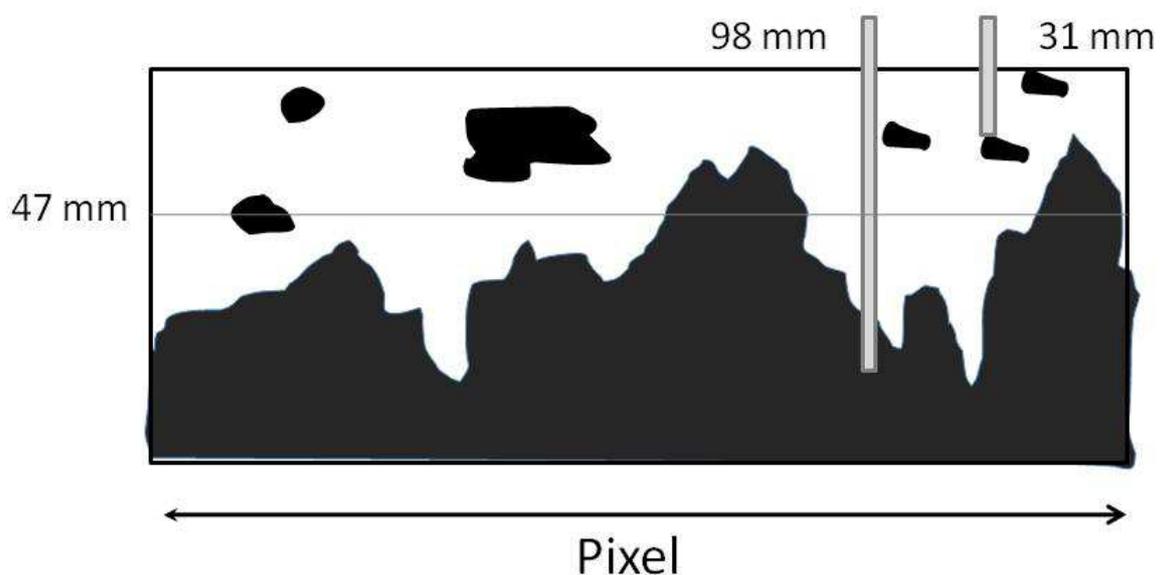


Figure 6.6 : schéma théorique illustrant les difficultés de validation des modèles numériques de RUM avec des données ponctuelles. Le trait rouge représente la valeur de RUM prédite dans le pixel. Du fait de l'importante variabilité spatiale des RUM, la mesure faite localement (représentée en bleu) peut ne pas être représentative des conditions moyennes.

1.2.3 Les données issues de la carte pourraient être dans certains cas aussi performantes que celles estimées sur la placette.

La faible représentativité des données de RUM estimées sur les placettes pourrait expliquer que la carte puisse dans certains cas être aussi performante que les données relevées sur les placettes. La capacité prédictive des RUM estimées sur le terrain ou extraites de la carte a été comparée pour prédire les indices de fertilité de l'épicéa, du hêtre et du chêne sessile (article 3). Cette comparaison basée sur un jeu de données indépendant a montré des performances en moyenne assez proche entre ces deux jeux de données. Ces résultats sont relativement surprenants car de nombreuses imprécisions sont censées être générées par la phase d'interpolation qui a pour objectif de prédire des données en un lieu où elles n'ont pas été mesurées (Goovaerts, 1999; Wackernagel, 2003). De plus, les méthodes d'interpolation mises en œuvre lors de ce travail ne permettent pas d'appréhender finement les variations induites par les changements d'unités géologiques ou la topographie locale (Rawls and Pachepsky, 2002; Wu *et al.*, 2003; Minasny and McBratney, 2007). Cependant, des résultats similaires ont déjà été observés lors de la réalisation d'une carte des pH à l'échelle de la France à partir de données bioindiquées (Coudun *et al.*, 2006b; Gégout, 2006). Des performances assez proches au regard de mesures de terrain avaient été notées entre les valeurs de pH prédites à l'aide de la carte et à l'aide de la flore relevée directement sur la placette ($R^2 = 0.61$ et $RMSE = 0.81$ avec la bioindication sur le relevé et $R^2 = 0.58$ et $RMSE = 0.79$ avec la donnée dérivée de la carte).

Cette proximité de performances pourrait s'expliquer par un double effet de l'interpolation, la prédiction de la valeur de l'indice étant logiquement plus difficile à travers l'utilisation d'un modèle que par une estimation de terrain, mais le lissage des erreurs d'estimation pourrait plus ou moins compenser cette perte de qualité prédictive. Une telle explication irait de pair avec les différences observées entre les essences étudiées lors de l'article 3. Les données extraites de la carte étaient moins performantes que celles mesurées pour prédire l'indice de fertilité de l'épicéa, mais plus performantes pour le chêne sessile, des résultats très proches ayant été observés pour le hêtre. Cela pourrait s'expliquer par le fait que l'étape d'interpolation masque des différences très locales dans les zones de montagnes, du fait de la forte hétérogénéité des RUM qui existe sur le terrain. Par contre, dans des zones de plaines plus homogènes, nous pouvons penser que l'étape de spatialisation permet de lisser les valeurs de relevés qui ne sont pas représentatifs de la zone étudiée, pouvant améliorer localement les prédictions. Les différences de performances observées entre essences pourraient ainsi s'expliquer par le fait que l'épicéa soit majoritairement situé en zone de montagnes, le chêne sessile en zone de plaines, le hêtre étant présent indifféremment dans les deux. Ces résultats sont probablement liés au fait que les valeurs estimées sur les placettes soient entachées de nombreuses erreurs d'estimations (ce qui est vrai pour la RUM mais aussi

le pH bioindiqué). Cette hypothèse devrait être confirmée à travers des études complémentaires visant à évaluer si de semblables résultats peuvent être observés sur d'autres essences ou à d'autres échelles. Des améliorations pourraient être déduites de ces observations, concernant les méthodes d'estimation traditionnelles de la RUM sur des placettes de terrain. Des moyennes de valeurs issues de répliquations de mesures à faible distance pourraient ainsi être utilisées pour obtenir des tendances moyennes à l'échelle d'une placette. La comparaison des valeurs obtenues sur le terrain à des valeurs moyennes suivant le substrat et la position topographique calculées à l'aide des données de l'IFN permettrait de déterminer les placettes dont les valeurs sont suspectes et qui pourraient être vérifiées. Enfin, lorsque le jeu de données le permet, la réalisation de cartes aiderait à identifier les mesures les moins cohérentes par rapport à leurs voisines et isoler un certain nombre de relevés de terrain qui seraient à vérifier.

Malgré leur simplicité, les RUM estimées à l'aide des données collectées par l'IFN permettent de faire progresser les connaissances concernant la distribution spatiale de la ressource en eau. En effet, la plupart des cartographies de RUM existantes sont conçues par dérivation d'une valeur moyenne à partir des cartes de sol existantes (Batjes, 1997; Wosten *et al.*, 1999). Cette approche est critiquée car elle ne permet pas de prendre en compte les variations des propriétés du sol dans les unités définies, et les critères de classification des sols peuvent ne pas correspondre aux propriétés des RUM (Leenhardt *et al.*, 1994; Voltz *et al.*, 1997; Utset *et al.*, 2000). Cette méthode a été mise en œuvre pour la France avec les données de la carte des sols d'Europe au 1/1000000ème (Le Bas *et al.*, 1997; Jamagne *et al.*, 2001). La carte résultante ne permet pas d'appréhender la variabilité locale de la RUM, celle-ci étant basée sur des unités de sol de grande surface. La méthode développée lors de ce travail permet de dépasser ces limites et de décrire plus finement les variations de RUM au sein des grands types de sol. Cette approche pourrait être généralisée à l'échelle de l'Europe entière alors que des réflexions sont en cours pour essayer de construire l'inventaire forestier Européen et d'harmoniser les politiques de collecte de données.

1.3 La validité des indices écologiques calculés dépend de leur résolution et de leur échelle d'utilisation

Le choix de l'échelle appropriée est une question à la fois centrale et non résolue en écologie, qui peut conduire à d'important biais dans les résultats si elle n'est pas pertinente (Van Horn, 2002; Wiens, 2002; Guisan and Thuiller, 2005). D'ailleurs, la notion d'échelle est assez ambiguë et souvent galvaudée. Il s'agit d'un terme issu de la cartographie traditionnelle qui indiquait la correspondance sur le plan entre les unités du terrain et les unités de la carte. Lors de la création de modèles numériques de type raster comme ceux utilisés lors de ce travail, nous parlons de façon générale de données valides à large échelle ou à des échelles

plus locales pour donner une estimation de leur usage possible. Cependant, cette notion reste très générale et ne suffit pas à définir correctement les limites d'utilisation. Aussi, nous allons commencer par définir le vocabulaire qui sera utilisé par la suite pour déterminer la qualité et l'usage des cartes numériques (Elith and Leathwick, 2009):

- **L'emprise** permet de définir la zone concernée par la carte ;
- **La résolution** permet de déterminer la taille de la cellule qui contient l'information élémentaire, pour une même emprise celle-ci peut être grossière ou fine ;
- **L'emprise minimale** détermine le domaine d'utilisation possible de la carte numérique, en définissant une emprise minimale à partir de laquelle la carte n'est plus utilisable. Elle est dépendante de la résolution et de la précision d'estimation des données produites. Ce n'est pas parce qu'on travaille sur une emprise réduite ou que la résolution est fine que la précision des données est bonne.

Au cours de nos travaux, nous avons cherché à mettre au point des méthodes pour déterminer l'emprise minimale pour laquelle un indice pourra être utilisé, et le choix de la résolution optimale d'une couche. La comparaison de la capacité prédictive du rayonnement solaire avec différents proxies a montré que la pertinence des indices était très dépendante de l'emprise considérée. Ainsi, l'écart de performance observé à l'échelle de la France entre le rayonnement solaire et les indices topographiques au profit du rayonnement solaire diminue quand la zone d'étude se restreint, les différents indices ayant globalement les mêmes capacités prédictives lorsqu'ils sont considérés sur une emprise de taille réduite (article 2). Ces résultats s'expliquent par le fait que la corrélation entre le rayonnement solaire et les proxies augmente quand l'emprise diminue. Ils suggèrent que pour des études concernant une emprise de taille inférieure à celle du département, les proxies topographiques plus faciles à calculer pourraient être utilisés à la place de valeurs de rayonnement solaire sans affecter les performances des modèles de distribution des espèces. Cependant, du fait de leur incapacité à déterminer les liens de cause à effet, et des difficultés à les utiliser lors de projection de changements de climat, il est nécessaire d'être très vigilant vis-à-vis de leur usage, même sur des emprises limitées. Ces résultats rejoignent les préconisations d'un certain nombre d'auteurs qui n'accordent qu'une validité locale aux facteurs indirects (Guisan and Zimmermann, 2000).

La dépendance de la performance des indices à l'emprise sur laquelle on les évalue requiert, pour être exhaustif, une validation à de multiples échelles. En effet, il est évident que tout indice se confronte à un seuil au-delà duquel son utilisation n'est plus pertinente. Pour le déterminer, nous avons cherché à évaluer la pertinence de la carte pour des emprises de taille différente. Un nombre infini de solutions existe concernant les possibilités d'agrégation des données, ce problème étant connu et identifié sous le terme de MAUP (Modifiable Areal Unit Problem) (Openshaw and Taylor, 1981). Nous avons choisi de découper le territoire en carrés homogènes de taille décroissante, au sein desquels nous avons évalué la pertinence de la carte grâce à un important jeu de validation constitué des données IFN nouvelle méthode, pour

lequel nous avons estimé les valeurs de RUM. Les résultats montrent que la carte de résolution kilométrique a une capacité prédictive similaire de la France entière jusqu'à des zones de 10*10 km de côté. Par manque d'estimations de terrain disponibles avec une forte densité, nous n'avons pu évaluer sa pertinence pour des zones plus petites. Nous pouvons penser qu'elle décroît brutalement à partir d'un certain seuil, celle-ci étant obligatoirement nulle lorsque la résolution de la couche est atteinte. La méthode utilisée pour la validation de la carte des RUM pourrait être généralisée à d'autres variables soit à l'aide de jeux de données indépendantes, soit en utilisant des techniques de type « bootstrap » quand celles-ci ne sont pas disponibles (Efron and Tibshirani, 1986; Davison and Hinkley, 1997). Les résultats obtenus démontrent qu'il est possible de calculer des données qui soient valides pour une large gamme d'emprises à partir d'informations de base relativement simples et corrélées dans l'espace.

La validité de la carte est également dépendante de sa résolution, le choix d'une résolution trop grossière pouvant conduire à une perte conséquente d'information (Dietrich *et al.*, 1995; Thompson *et al.*, 2001), tandis que le choix d'une résolution trop fine augmente inutilement la volumétrie de la couche, et donne une fausse impression de précision (Wilson and Gallant, 2000; Liang *et al.*, 2004). La réalisation d'études écologiques sur de grandes emprises n'implique pas l'utilisation de données ayant une résolution grossière, celles-ci étant le plus souvent utilisées car ce sont les seules disponibles (Guisan and Thuiller, 2005). Lors de la réalisation de la carte des RUM, nous avons cherché à évaluer la résolution optimale, c'est-à-dire la plus grosse taille de cellule possible avant que la performance des estimations ne décroisse. Pour cela nous avons généré un grand nombre de couches à des résolutions spatiales croissantes, que nous avons ensuite évaluées en utilisant le même jeu de données indépendantes. Il est apparu que pour la carte des RUM la diminution de la taille des cellules au deçà du seuil de 1 km n'améliorait plus la capacité prédictive de l'indice. Par contre, l'augmentation de la résolution au-delà du kilomètre entraîne une perte de capacité prédictive, beaucoup plus importante lorsque les mailles dépassent 2500 m de côté. Ce seuil à partir duquel la performance décroît est probablement propre à chaque indice écologique, il est influencé par la méthode de réalisation de la carte et le jeu de données utilisé (Figure 6.7). Cette méthode est dérivée de celle utilisée par Florinsky and Kuryakova (2000) qui avaient cherché à déterminer la résolution adéquate des MNT pour estimer les propriétés des sols. Bien que de nombreuses possibilités existent pour le faire (Hengl, 2006), le choix de la résolution n'est souvent pas justifié dans les études existantes. La méthode utilisée a pour avantage de se baser sur la performance mesurée des différentes cartes et non pas sur une estimation théorique réalisée à priori en fonction de la surface du site d'étude, et du nombre ou de la distance entre les placettes utilisées comme c'est souvent le cas (Boots and Getis, 1988; Izenman, 1991). Elle pourrait être généralisée afin de déterminer de façon cohérente la résolution optimale des indices, et contribuer à déterminer l'échelle à laquelle les processus écologiques se déroulent.

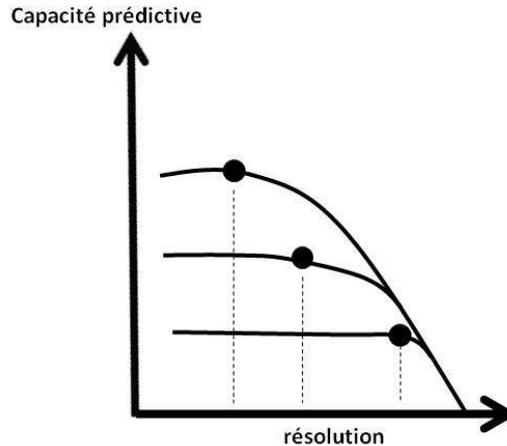


Figure 6.7 : Différents schémas d'évolution théorique de la capacité prédictive d'une carte numérique en fonction de sa résolution, permettant de déterminer la résolution optimale de la carte définie comme étant la plus importante résolution avant que la capacité prédictive ne diminue (point noir).

Le bilan en eau des sols a été calculé avec des données élaborées sur une même emprise mais à des résolutions spatiales différentes. Parmi les quatre composantes utilisées, deux sont au pas de 50 mètres (rayonnement solaire et températures) et deux à résolution kilométrique (RUM et précipitations). Deux solutions techniques sont alors possibles : ré échantillonner les données de RUM et de températures afin de produire des cartes au pas de 50 mètres ou agréger les données de températures et de précipitations afin de produire un modèle au pas kilométrique. Du fait de la leur forte variabilité locale des bilans en eau (Li *et al.*, 2001; Beniston, 2005; Stahl *et al.*, 2006), nous avons choisi de calculer le bilan hydrique édaphique au pas de 50 mètres pour ne pas perdre l'information concernant la variabilité topographique fournie par les modèles de températures et de rayonnement solaire. Il est peu probable que les données de précipitations varient fortement au sein de pixels d'1 km de côté et la perte d'information liée à l'utilisation de données de pluie à cette résolution est certainement plus faible que l'imprécision liée à l'utilisation du modèle lui même. L'utilisation d'une résolution kilométrique pour les données de RUM est certainement plus limitante, et des études complémentaires devront être menées de façon prioritaire pour essayer d'améliorer la connaissance de sa distribution spatiale à des échelles locales. Les différentes données calculées au pas de 50 mètres ont été utilisées dans les articles 1, 2 et 4. Faute de données suffisamment précises disponibles, nous n'avons pas pu évaluer la pertinence des cartes de bilan en eau des sols au pas de 50 mètres vis-à-vis de la distribution des espèces lors de l'article 5. En effet, nous avons utilisé lors de cet article les relevés floristiques IFN nouvelle méthode dont la localisation géographique est brouillée à +/- 500 m. Afin d'être concordant avec cette imprécision, nous avons été obligé de moyenniser les valeurs des couches SIG utilisées lors de cette étude sur des pixels de 1 km. Une évaluation de la pertinence des cartes existant au pas de 50 mètres reste à réaliser, par exemple à l'aide des relevés floristiques des conservatoires botaniques nationaux, qui sont finement localisées dans l'espace.

2 Intérêts et limites des travaux réalisés pour modéliser la distribution des espèces et évaluer leur vulnérabilité climatique.

Nous avons calculé à fine résolution spatiale un nombre conséquent d'indices écologiques représentant des facteurs ressources ou directs. La capacité de chacun d'entre eux pour prédire la distribution ou la productivité des espèces a été évaluée, soit lors des articles consacrés à leur élaboration (articles 1 à 3 et article 5), soit lors d'un article transversal visant à comparer l'importance de différents facteurs écologiques (article 4). Nous allons maintenant discuter des limites des données calculées et des possibilités d'améliorations existantes, avant d'évoquer leur intérêt dans le cadre d'études concernant l'écologie des espèces et pour contribuer à améliorer les outils de gestion existants.

2.1 Limites des indices calculés et perspectives d'amélioration

Les principales limites concernant les indices que nous avons calculés tiennent à l'estimation **des paramètres élémentaires** nécessaires au calcul, **aux méthodes d'assemblage** utilisées pour calculer les indices, ainsi qu'aux **méthodes de spatialisation mises en œuvre** pour la réalisation des cartes numériques.

Les limites liées à l'estimation des **paramètres élémentaires** peuvent être caractérisées par des critères d'incertitude, d'erreur et de biais (Table 6.1). L'incertitude définit la marge d'imprécision autour de leur estimation, tandis que l'erreur traduit l'usage ou la création de données fausses. Un biais existe lorsque l'incertitude n'est pas centrée autour de la moyenne, et tend à surestimer ou sous estimer les valeurs. Les incertitudes les plus importantes sont probablement liées aux paramètres permettant de calculer la RUM : la profondeur de sol, la texture et la charge en cailloux. La profondeur du sol prospectable est un des paramètres les plus importants lors du calcul de la RUM, mais elle est systématiquement sous-estimée du fait de la limitation de la profondeur de sondage à 1 mètre, et de la difficulté de sa détermination lorsque la charge en cailloux est importante. L'évaluation des textures est également peu précise, du fait de biais systématiques lors de la détermination manuelle de certaines d'entre elles (B. Jabiol, communication personnelle), et de nombreuses erreurs d'estimation sur le terrain (JP Renaud, communication personnelle). Afin de pallier en partie à ce biais, une correction « à dire d'expert » a été réalisée et a permis l'amélioration des performances lors de la mise en correspondance entre les textures relevées selon les classes de l'IFN et celles du triangle de la FAO utilisées par les fonctions de pédotransfert d'Al Majou. Enfin, la charge en cailloux, qui est appréciée visuellement sur le profil de la fosse, est en général systématiquement surestimée.

		Source	Incertitudes	Erreurs	Biais
Rayonnement solaire	MNT	IGN	< 10 m (Certu, 2000)	Peu	Non
	Nébulosité	Météo France	Liées aux effets opérateur	Possible lors du levé manuel	Possible lors de conditions particulières (brouillard, ...)
RUM	Profondeur	IFN	Fortes du fait de l'emplacement de la placette et de l'effet opérateur, particulièrement en zones hétérogènes	Possible lors du codage sur le terrain	Oui : sous estimation de la profondeur totale et de la profondeur prospectée si la charge en cailloux est importante
	Texture	IFN	Fortes du fait des erreurs et des biais observés	Nombreuses du fait de l'estimation au toucher et de l'hétérogénéité des compétences	Oui du fait des difficultés d'identification de certaines textures
	Charge en cailloux	IFN	Assez forte du fait de l'emplacement de la placette, des difficultés d'évaluation, des effets opérateur	Possibles particulièrement pour la partie basse du profil sondé à la tarière ou du fait d'erreurs de codage	Tendance à la sur estimation (Bernard Jabiol, communication personnelle)
	Affleurements rocheux	IFN	Moyenne, difficultés d'évaluation et nombreux opérateurs	Possibles lors du codage	Surestimation possible
Bilans hydriques édaphiques	Précipitations	Météo France	Faibles mais possibles du fait des déplacements de postes, des changements d'occupation du sol ou de matériels (séries non harmonisées)	Rares mais possibles lors du codage (des erreurs évidentes ont été détectées sur quelques postes)	Non
	Températures	Météo France			Non

Table 6.1 : Estimation des incertitudes, erreurs et biais liés aux paramètres élémentaires utilisés

Différents moyens peuvent être utilisés pour caractériser les sources d'incertitudes. Un retour sur la fosse avec des opérateurs différents permettrait d'évaluer l'incertitude liée à l'effet opérateur lors de la détermination de la profondeur, de la texture, et de la pierrosité. La réalisation de plusieurs fosses sur une même placette rendrait possible l'estimation des incertitudes qui sont liées à l'emplacement de la fosse au sein de la placette. Enfin, la réalisation d'analyses de texture sur un nombre limité de placettes pour chaque échelon de l'IFN permettrait de comparer les données estimées manuellement à celles analysées. Une telle comparaison permettrait de détecter s'il existe des biais entre équipes et éventuellement d'améliorer la formation des agents. Pour ce qui concerne les données climatologiques utilisées (nébulosité, précipitations, températures), elles sont probablement bien plus précises que les données de sol, du fait de la réalisation de mesures, la plupart automatisées, pour une majorité d'entre elles. Les estimations de nébulosité sont certainement les moins fiables car elles sont effectuées manuellement par des opérateurs différents sur un nombre limité de postes météorologiques. Lorsque des mesures de précipitations ou de températures sont utilisées, quelques erreurs ou biais peuvent cependant exister, principalement quand les séries ne sont pas harmonisées. Ils sont principalement liés à des déplacements de postes, à des changements d'occupation du sol, de matériel, ou des erreurs de retranscription. Des vérifications basées sur la comparaison de mesures entre postes voisins ont permis d'éliminer une partie des données suspectes. Le développement des séries homogénéisées sur un nombre plus conséquent de postes permettrait de limiter ces problèmes, celles-ci n'existant actuellement que sur un nombre limité de postes mal répartis sur le territoire (Mestre O., 2001; Moisselin *et al.*, 2002).

Les limites **liées aux méthodes d'assemblage** des variables élémentaires ne sont probablement pas les mêmes selon l'indice estimé (Table 6.2). L'estimation de la RUM est certainement l'une des plus difficiles, particulièrement du fait de la complexité à définir le volume de terre prospectable. Celui-ci devrait être fonction de la profondeur d'enracinement des espèces, mais il n'est pas possible de l'évaluer sur le terrain avec des moyens relativement simples à mettre en œuvre. Bien que la méthode que nous avons utilisée (seuillage de la profondeur maximale à 1 mètre) soit cohérente avec les pratiques traditionnelles (Berges and Balandier, 2010), il est clair qu'elle induit une incertitude importante du fait de l'importance physiologique des racines les plus profondes, qui peuvent descendre à plusieurs mètres de profondeur (Rambal, 1984).

		Source	Qualité d'estimation	Possibilités d'amélioration
Rayonnement solaire	Formules astronomiques pour un calcul sous ciel clair	Gates 1980, Cooper 1969, Oke 1987, Kreith et Kreider 1978, List 1984, Campbell 1981, Liu et Jordan 1960	Supposée bonne	Une comparaison entre différentes formules permettrait d'évaluer les incertitudes qui leur sont liées
	Prise en compte de la nébulosité	Kasten et Czeplak 1980	Sa prise en compte améliore très fortement les estimations de rayonnement solaire (article 2). Sa qualité d'estimation est probablement le principal facteur d'amélioration du calcul de rayonnement solaire	1) Echantillon de mesures plus important 2) Mise à jour de la formule permettant de convertir le rayonnement sous ciel clair en rayonnement sous ciel nuageux en calibrant une nouvelle formule pour la France 3) Etudier les possibilités de couplage avec des données satellitales
RUM	Formules de pédotransfert	Al majou 2008	Evaluation de la précision d'estimation des formules de pédotransfert (entre 0.049 cm ³ /cm ³ et 0.082 cm ³ /cm ³ selon la formule pour des horizons forestiers (article 3)	Améliorations des fonctions de pédotransfert nécessitant un nombre limité de paramètres par les pédologues
	Estimation du volume de terre prospectable	(Gras, 1994)	Amélioré par la prise en compte des affleurements rocheux (article 3) Probablement affectée par la limitation de la profondeur prospectable à 1 mètre.	Réfléchir à l'utilisation de calculs sur des profondeurs moindre pour les espèces herbacées
Bilans hydriques édaphiques	Formules d'ETP	Turc 1961	Formule supposée performante quand Penman-Monteith n'est pas calculable	Comparaison des performances entre différentes formules d'ETP pour la France
	Bilan hydrique édaphique	Thornthwaite 1955	Imprécision liée à la formule de Thornthwaite peu connue Pas de prise en compte des effets liés à la neige, des flux latéraux en eau dus à la topographie et aux nappes, et de la végétation.	1) Comparaison : i) de formules (Palmer 1965 par exemple) ii) d'indices caractérisant la sécheresse iii) de pas de temps. 2) Intégrer la neige et les flux latéraux ou verticaux

Table 6.2 : Estimation de la qualité d'estimation et des possibilités d'amélioration lors de l'assemblage des paramètres élémentaires

Nous avons mis en évidence l'importance des affleurements rocheux pour bien caractériser le volume de terre disponible. Les calculs de RUM réalisés selon la méthode traditionnelle de description du profil pédologique ont donné de moins bons résultats que la profondeur de sol pour prédire la fertilité de l'épicéa, du hêtre et du chêne sessile, au contraire du calcul intégrant les affleurements rocheux. Cette différence provient probablement de biais lors de l'évaluation de la charge en cailloux à l'échelle de la placette, conduisant à creuser dans les emplacements les plus dépourvus de pierres. L'amélioration de la prise en compte du volume de terre prospectable à travers l'utilisation d'un calcul volumique de la charge en cailloux, qui ne demande pas beaucoup d'efforts supplémentaires sur le terrain (les affleurements rocheux sont faciles à relever), et pourrait être généralisée pour les calculs de RUM. La conversion des textures estimées sur le profil en teneurs en eau des sols est également une source assez importante d'imprécision. Nous les avons estimées à $0,049 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ lorsque les classes de pédotransfert d'Al Majou sont utilisées, pour des valeurs de teneur en eau qui s'échelonnent entre 0,07 et $0,017 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ selon la classe de texture. La définition de fonctions de pédotransfert efficaces pour transformer des informations faciles à relever sur le terrain en valeurs de teneur en eau des sols est un enjeu important, leur amélioration pouvant probablement être réalisée à l'aide du développement de bases de données permettant de connaître les teneurs en eau pour un nombre important de conditions de sol. L'élaboration de fonctions différentes selon la profondeur de sol et la région naturelle permettrait de mieux prendre en compte les caractéristiques locales et probablement d'améliorer leur pertinence, du fait que les fonctions calibrées localement soient reconnues plus performantes (Rawls *et al.*, 2001; Nemes *et al.*, 2003).

Les limites concernant le calcul du rayonnement solaire semblent moins importantes que pour l'estimation des RUM du fait d'une meilleure connaissance des processus impliqués. La principale amélioration pourrait concerner la manière de prendre en compte les données de nébulosité. En effet, la formule utilisée a été calibrée en Allemagne et cela pourrait expliquer la moins bonne prédiction des postes situés en zone méditerranéenne (article 1). Les postes de Météo France ayant à la fois des données de nébulosité et des mesures de rayonnement solaire pourraient être utilisés afin de calibrer une équation qui soit valide pour la France. Pour ce qui concerne les formules astronomiques utilisées, il n'existe pas de comparaisons entre les différentes possibilités de calcul existantes, alors que de nombreuses possibilités de calcul existent (Gates, 1980; Dubayah and Rich, 1995). Le jeu de validation que nous avons utilisé pourrait permettre de les comparer et ainsi d'évaluer l'incertitude engendrée par le choix de la formule.

Pour ce qui concerne les méthodes de calcul des bilans hydriques édaphiques, il n'existe étrangement pas d'informations publiées concernant l'évaluation des formules et des indices que nous avons utilisés. Les rares comparaisons existantes s'intéressent à des modèles réalisés en zones de culture basés sur des estimations ponctuelles et qui ne peuvent être

appliquées à des problématiques de cartographie en forêt (Eitzinger *et al.*, 2004). En préalable au 5^{ème} article réalisé, nous avons comparé les méthodes de calcul de Thornthwaite (Thornthwaite and Mather, 1955) et de Palmer (Palmer, 1965), ainsi que différents indices dérivés du calcul de bilan en eau (Richard, 2011). La formule de Thornthwaite et les indices de réserve utile et de déficit d'évaporation ont donné les meilleurs résultats pour prédire la distribution des principales essences Françaises. Des études complémentaires devront être réalisées afin de compléter les travaux existants, en incluant un plus grand nombre d'espèces et d'indices permettant de caractériser la sécheresse, et en comparant si possible des approches à pas de temps mensuelles et journalières.

Enfin, il sera nécessaire d'essayer d'améliorer les cartes de bilans en eau en prenant en compte les effets décalés dus à la neige et en simulant la dynamique de l'eau dans le sol. Différents modèles permettent actuellement de prendre en compte la neige mais ils se basent sur des données journalières qui sont peu compatibles avec les surfaces étudiées et les besoins de données sur de longues périodes (Frankenberger *et al.*, 1999; Hammel and Kennel, 2001; Zierl, 2001). Il faudra étudier l'adaptation de ces méthodes aux calculs au pas de temps mensuel. D'autre part, différentes méthodes existent pour avoir une vision dynamique de l'eau dans le sol. Les écoulements latéraux peuvent être évalués par exemple à l'aide de la « SCS curve number method » (Williams, 1991). La percolation, et la distribution de l'eau dans la zone non saturée du sol pouvant être simulées à l'aide des équations de Darcy ou de Richard (Darcy, 1856; Richards, 1941). Différents modèles le plus souvent développés pour l'agronomie permettent d'intégrer cette vision dynamique de l'eau dans le sol à l'échelle de la placette. C'est le cas par exemple des modèles CERES (Ritchie, 1998), STICS (Brisson *et al.*, 2003) ou THESEUX (Wegehenkel, 2000). Un enjeu important réside dans le transfert des outils existant à une approche spatiale de l'évaluation des bilans en eau forestiers. Les bénéfices liés à une prise en compte de la neige et de la dynamique de l'eau dans le sol devront être évalués.

Un dernier volet permettant l'amélioration de la qualité des indices produits concerne les **méthodes de spatialisation** utilisées. Il est possible d'agir à la fois sur le jeu de relevés de terrain qui est utilisé pour l'interpolation, et sur les méthodes de spatialisation mises en œuvre. La prise en compte de postes météorologiques localisés dans des zones de forts gradients pourrait permettre d'améliorer le volet climatique du calcul de bilan en eau. En effet, même si nous avons fait un effort pour échantillonner au mieux les zones de montagne, une majorité des postes du réseau de Météo France ayant servi à l'élaboration des modèles de pluie et de températures est située à proximité des villes dans des zones le plus souvent faiblement pentues. De ce fait, il est probable que les effets de l'exposition et de la pente soient sous évalués, et que les extrapolations en haute altitude soient peu précises. L'utilisation de postes climatiques appartenant à des réseaux privés et localisés en haute altitude ou sur de fortes pentes, permettrait probablement d'améliorer la pertinence du calcul des bilans en eau en zone de relief.

La comparaison de différentes techniques d'interpolation spatiale pourrait permettre d'améliorer la qualité des cartes produites. Le travail réalisé lors de l'article 3 s'est focalisé principalement sur la méthode d'estimation des RUM et la validation de la carte produite, mais peu sur la méthode de spatialisation, le krigeage ordinaire ayant été utilisé pour sa facilité de mise en œuvre et la qualité reconnue de ses estimations (Brus *et al.*, 1996; Mueller *et al.*, 2004). D'autres techniques basées sur l'utilisation de covariables explicatives pourraient être testées (McKenzie and Austin, 1993; King *et al.*, 1999). Il pourrait s'agir par exemple du cokrigeage ou de la régression GWR (Geographic Weighted Regression), cette dernière étant particulièrement adaptée aux objectifs de cartographie du fait qu'elle permette un ajustement des coefficients de la régression en fonction de la localisation géographique (Zhang *et al.*, 2005). L'utilisation de méthodes hybrides combinant à la fois un modèle déterministe basé sur des variables spatialisées topographiques, de sol ou géologiques, et une interpolation des résidus du modèle, pourrait permettre de prendre en compte les effets du substrat ou du sol, et de la topographie pour essayer d'affiner les prédictions (Odeh *et al.*, 1994; Minasny and McBratney, 2007). Ils ont montré dans plusieurs études de meilleures performances par rapport aux modèles purement géostatistiques (Bishop and McBratney, 2001; Herbst *et al.*, 2006). D'autre part, l'utilisation de descripteurs du sol ou de la géologie à fine échelle pourrait permettre d'améliorer la résolution spatiale et la pertinence locale de la carte. Il existe par exemple des cartes géologiques du BRGM au 1/50000ème disponibles de manière numérique quasiment à l'échelle de la France entière. Elles ont déjà été utilisées avec succès pour améliorer la distribution spatiale des pH des forêts Françaises, permettant de réaliser des cartes numériques à 50 mètres de résolution spatiale sur la Lorraine (Piedallu *et al.*, 2010). Des études en cours sur la même zone géographique montrent qu'elles permettraient également d'améliorer les cartes des RUM existantes (Villiers, 2011). Enfin, au lieu d'interpoler les valeurs de RUM estimées sur la placette, il serait possible d'interpoler chacune des propriétés élémentaires individuellement. Dans le cas des RUM, cela reviendrait à spatialiser séparément les affleurements rocheux, la charge en cailloux, la texture et la profondeur de chaque horizon. Ces deux procédures ont déjà été comparées et il semblerait que cette dernière méthode permette d'obtenir dans certains cas de meilleurs résultats (Voltz and Goulard, 1994; Sinowski *et al.*, 1997). Des études complémentaires seraient nécessaires afin de vérifier si elles permettent d'améliorer la carte des RUM.

Pour conclure sur l'intérêt et le domaine de validité des indices calculés, un certain nombre de comparaisons pourraient être réalisées concernant la carte des RUM, les indices climatiques et de bilan en eau. Ainsi, la carte des RUM des sols forestiers pourrait être comparée à la carte existante établie pour la France basée sur la carte des sols d'Europe au 1/1000000ème (Le Bas *et al.*, 1997; Jamagne *et al.*, 2001). Il serait également intéressant d'évaluer la pertinence de la carte en dehors des zones forestières, en utilisant par exemple le réseau RMQS qui contient les données permettant l'évaluation des RUM en milieu agricole (Arrouays *et al.*, 2002). Une qualité de prédiction inférieure est attendue en milieu ouvert du fait du plus grand éloignement par rapport aux placettes de relevés, mais il est possible que

l'utilisation de techniques hybrides basées sur l'usage de covariables donne de meilleurs résultats que lorsque les données sont extrapolées. L'utilisation des données de RUM sur l'ensemble du territoire Français permettrait d'ouvrir le champ d'application des cartes de bilan en eau à des usages plus large concernant par exemple l'écologie des plantes de milieux ouverts, ou l'impact du changement climatique sur l'agriculture ou sur le cycle de l'eau. Pour ce qui concerne les données de précipitations et de températures, il serait possible de comparer les résultats produits lors de ce travail à ceux issus du système d'analyse Safran de Météo France, dont une réanalyse des données sur les cinquante dernières années est disponible sur une maille de 8km depuis peu (Vidal *et al.*, 2010a). Enfin, pour ce qui concerne les données de bilan en eau, les cartes produites pourraient être évaluées au regard du « Soil Wetness Index » (SWI) calculé par Météo France, qui caractérise par pixels de 8 km de côté l'humidité des sols sur l'ensemble du territoire, mais qui prend en compte le compartiment sol de façon très simplifiée (Vidal *et al.*, 2010b). Le couplage des indices de bilan en eau avec les données issues de la télédétection est également une piste à explorer. Il est par exemple possible de comparer les indices calculés sous SIG avec des indicateurs de stress hydrique de la végétation estimés par imagerie satellitale (Cheret and Denux, 2011). De récents travaux menés dans le sud de la France cherchent ainsi à évaluer et à comprendre les liens entre les données issues de ces deux approches (Cheret *et al.*, 2011; Drolon, 2011).

2.2 Contribution pour une meilleure connaissance de l'écologie des espèces

Les cartes numériques que nous avons calculées à fine résolution spatiale ont pour objectif de mettre à disposition des indices ayant une meilleure pertinence biologique que ceux existant auparavant sur l'ensemble du territoire étudié. Elles ont pour finalité de permettre de mieux comprendre les mécanismes mis en œuvre pour déterminer la niche écologique des espèces et de contribuer à évaluer leur sensibilité au changement de climat. Afin de vérifier si elles répondaient à cet objectif, elles ont été utilisées comme intrants dans les modèles de distribution et de productivité des espèces et comparées aux indices qui sont traditionnellement utilisés. Nous avons ainsi mis en évidence aussi bien pour ce qui concerne les rayonnements solaires, la RUM des sols, ou encore le calcul de bilan hydrique édaphique, que les cartes digitales que nous avons élaborées permettaient dans tous les cas d'améliorer les modèles de distribution ou de productivité existants.

Nous avons noté en introduction un paradoxe entre de nombreuses études concernant la physiologie des plantes ou la croissance des arbres qui démontrent l'importance du rôle de l'eau, et le fait que la majorité des études s'intéressant aux changements d'aires de distribution des espèces les explique principalement par des changements de températures. Nos résultats permettent en partie d'expliquer ce paradoxe. Ils démontrent que l'eau

disponible pourrait jouer un rôle au moins aussi important que les températures, mais qu'il pourrait être minimisé quand la seule composante atmosphérique est prise en compte. D'importantes différences entre espèces ont été mises en évidence, l'eau jouant un rôle prépondérant pour expliquer la distribution de certaines d'entre elles alors qu'elle pourrait être secondaire pour d'autres. La distribution des plantes mésophiles semble principalement régie par des facteurs thermiques et semble relativement peu influencée par l'eau disponible, qu'elle soit évaluée en prenant en compte le compartiment sol ou non. Inversement, la distribution des plantes hygrophiles, mésohygrophiles, mésoxérophiles et xérophiles semble être principalement déterminée par des facteurs hydriques, les aspects thermiques semblant plus secondaires. Pour ces espèces, le bilan hydrique édaphique est plus performant que les pluies ou les bilans hydriques climatiques, avec des différences qui peuvent être conséquentes pour certaines espèces. Nous avons observé une bonne concordance entre l'importance observée de l'eau du sol pour expliquer la distribution des espèces et les groupes indicateurs établis de façon empirique (Rameau *et al.*, 1989; Ellenberg *et al.*, 1992; Julve, 1998). Nos résultats pourraient permettre d'affiner ces classements en différenciant pour chaque espèce un gradient thermique et un gradient hydrique selon une approche quantitative, ce qui n'est pas le cas actuellement dans les flores forestières (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993; Rameau *et al.*, 2008). Ils devront également être confortés pour un nombre plus important d'espèces. Il serait particulièrement intéressant d'évaluer si des résultats similaires peuvent être obtenus pour les espèces herbacées ou arbustives. D'autre part, les corrélations avec les autres facteurs liés au sol (richesse chimique, engorgement, ...) demandent également à être approfondis à travers des études complémentaires. Ces résultats démontrent que les difficultés d'évaluation de la ressource en eau du sol peuvent être une limite à la compréhension des mécanismes qui expliquent la distribution des espèces. Ils renforcent les résultats d'un certain nombre d'études ayant mis en évidence le rôle de l'eau dans la détermination de la distribution d'espèces ou de groupes fonctionnels (Brown, 1997; Engelbrecht *et al.*, 2007; Kelly and Goulden, 2008; Crimmins *et al.*, 2011).

Nos travaux permettent également de mettre en évidence l'intérêt d'utiliser des indicateurs biologiques pour évaluer la pertinence de différents indices écologiques. Cette évaluation est nécessaire même si des mesures sont disponibles pour la validation, car un indice peut être bien évalué mais ne pas être pertinent vis à vis de la biologie des espèces. De plus, leur comparaison n'est pas toujours possible au regard de mesures de terrain, ce qui est le cas par exemple pour les indices de disponibilité en eau. Dans ce cas, la détermination de leur capacité à prédire la distribution ou la productivité des espèces s'avère un bon moyen pour les évaluer indirectement et comparer leur efficacité. Nous avons mis en évidence à travers les articles 2 et 3 qu'il existait un lien entre la précision des indices calculés et leur importance vis-à-vis des plantes. Nous avons comparé la précision de différents indices permettant d'évaluer le rayonnement solaire et la RUM au regard d'un jeu de mesures, et leur qualité prédictive vis-à-vis de la distribution ou la croissance des espèces. Dans ces deux cas, l'amélioration de la méthode de calcul de l'indice se traduit par une meilleure capacité prédictive au regard de la ressource. Le rayonnement solaire intégrant la nébulosité est bien

plus efficace que le rayonnement sous ciel clair ou que les indices topographiques à la fois pour prédire le rayonnement solaire mesuré sur des postes Météo France et la distribution des trois essences étudiées (article 2). De même pour ce qui concerne l'évaluation de la RUM, les fonctions de pédotransfert d'Al Majou et Bruand sont plus efficaces que celles de Wösten puis Jamagne et enfin Schaap à la fois pour prédire les mesures de teneurs en eau du jeu de validation et la fertilité de chacune des 3 essences évaluées (article 3). Ces résultats encouragent l'utilisation d'indicateurs biologiques pour évaluer l'intérêt écologique des nouveaux indices.

Les indices calculés lors de ce travail permettent de progresser dans la connaissance de l'écologie des espèces. En effet, les facteurs pertinents pour expliquer la distribution ou la croissance de chaque espèce et la gamme des valeurs qui leurs sont favorables restent peu connus (Seynave et al, 2005, Seynave et al, 2008). Les modèles élaborés ne permettent pas toujours une interprétation cohérente des résultats du fait de la résolution ou de la nature des données prises en compte, et des méthodes de modélisation automatiques qui peuvent être utilisées pour traiter un nombre important d'espèces. Pourtant, la définition des conditions écologiques favorables est une demande forte des gestionnaires qui utilisent en forêt des moyens lourds basés sur l'élaboration des catalogues de station et la cartographie associée pour les déterminer. L'utilisation des indices produits lors de cette étude contribue à dépasser ces limites. Nous avons pu comparer pour 4 essences le comportement vis-à-vis de 8 facteurs caractérisant un large panel de conditions environnementales (article 4), mettant en évidence des relations cohérentes au regard des connaissances empiriques concernant ces espèces (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993). Les résultats montrent une importance partagée entre les facteurs énergétiques, hydriques et nutritionnels, de façon cohérente avec les principaux déterminants utilisés dans les catalogues de stations forestières. Le fait de prendre en compte des données caractérisant l'eau du sol évite de favoriser la sélection de prédicteurs qui lui sont corrélés et de biaiser le modèle. Cette approche permet d'identifier de façon statistique les facteurs clef pour chacune des espèces étudiées, et de quantifier pour chacun d'entre eux la gamme des valeurs qui leurs sont favorables tout en intégrant les interactions entre eux. Elle permet également d'améliorer la cartographie de la distribution des espèces et de limiter les biais lors de la projection de ces modèles pour des périodes futures.

Les indices de bilan en eau ont été utilisés sous forme de moyennes pour la période 1961-1990, permettant de calibrer des modèles de distribution pour des conditions antérieures au changement de climat et de faire des projections avec les modèles de l'IPCC pour différentes périodes au cours du XXIème siècle. L'intérêt de leur utilisation peut être considérablement élargi en recalculant les données de bilan en eau année par année. Les bases de données climatiques que nous avons réalisées pour les besoins de cette étude débutent en 1960, permettant de calculer mois par mois l'évolution des variables climatiques et donc du stock d'eau du sol depuis cette période. La modélisation des températures a déjà été réalisée au pas de temps mensuel, permettant de comparer l'évolution des températures modélisées et

bioindiquées par les plantes (Bertrand *et al.*, 2011). La généralisation en cours de ce travail aux pluies et à la nébulosité permettra de réaliser un suivi au pas de temps mensuel du stock d'eau du sol, afin de mieux comprendre la réaction des espèces vis-à-vis du changement de climat. Ces données pourront être utilisées par exemple pour mieux comprendre l'importance des événements extrêmes au regard des tendances à long terme (Zimmermann *et al.*, 2009; Lebourgeois *et al.*, 2010a). Elles pourraient servir lors d'études concernant les changements de phénologie ou de productivité, pour essayer de comprendre les facteurs de mortalité des essences ou simuler leur migration en fonction de la topographie. Elles ont ainsi récemment permis de montrer que les mortalités du sapin et du pin sylvestre étaient plus importantes depuis 2005 en France dans les zones où les pluies avaient le plus diminué et les températures le plus augmenté (Thauvin, 2011). De telles études permettent de progresser dans l'évaluation des risques induit par le changement de climat et ouvrent la porte à l'amélioration des outils de gestion existants.

2.3 Perspectives de développement de nouveaux outils de gestion.

Les données qui ont été créées lors de ce travail permettent à la fois d'améliorer l'évaluation du stock d'eau disponible pour les plantes, et la connaissance des espèces qui en dépendent. Elles comblent une lacune importante des modèles de distribution des espèces au regard des pratiques des gestionnaires qui évaluent depuis longtemps l'eau disponible à travers une estimation de la réserve en eau des sols, ce que la plupart des modèles étaient incapables de faire sur de vastes emprises. L'approche de terrain caractérise en général la profondeur de sol ou la RUM et la position topographique pour estimer les apports en eau, l'exposition et l'altitude pour caractériser le climat. Par rapport à la cartographie des bilans en eau que nous avons réalisée, cette approche a l'avantage d'essayer d'intégrer les apports latéraux en eau (via la position topographique). Par contre, elle présente l'inconvénient de ne prendre en compte que très partiellement la variabilité des paramètres climatiques (pluie, température, rayonnement solaire), ce qui est d'autant plus vrai que la zone concernée par le catalogue ou le guide est grande et variée. De plus, l'estimation de la profondeur de sol ou de la RUM cherche à identifier la réserve potentielle en eau, qui ne représente pas la quantité d'eau réellement disponible pour la végétation. Enfin, la réalisation de codages stationnels à l'aide de facteurs indirects ne permet pas d'estimer la quantité d'eau disponible en un point donné. De ce fait, il n'est pas possible de connaître les préférendums des espèces ni de réaliser des simulations dans des conditions différentes. L'utilisation des modèles numériques de bilan en eau a pour avantage d'autoriser une approche quantitative combinant les facteurs climatiques et liés au sol, qui sont utilisables pour une gamme d'échelles beaucoup plus large que les données stationnelles. Leur utilisation permet de caractériser les besoins en eau de chacune des espèces, et de réaliser des simulations afin d'évaluer et de cartographier les conséquences possibles de différentes hypothèses de changement de climat.

L'approche stationnelle se base sur un découpage statique du territoire, ce qui représente une limite importante pour prendre en compte le changement de climat. De plus, les cartographies de terrain ne couvrent qu'une surface limitée du fait du coût des inventaires. Enfin, elle ne permet pas de distinguer entre les potentialités forestières liées à la croissance et à la distribution des espèces, alors que les déterminants impliqués pourraient ne pas être les mêmes du fait de la compétition interspécifique. La création de cartes numériques de bilan en eau à fine résolution spatiale permet de caractériser la contrainte hydrique sur de vastes emprises, avec un relativement faible coût d'investissement au regard de celui des collectes des données stationnelles sur le terrain. Leur utilisation pour améliorer les outils existants pourrait se faire à trois niveaux (Table 6.3) :

- 1) **Utilisation des cartes numériques de bilans en eau en parallèle des catalogues de stations** : une carte des bilans en eau pourrait être fournie en complément des catalogues de stations existants, afin de préciser les potentialités des essences et d'évaluer leur sensibilité au changement de climat. Pour cela, il est nécessaire d'identifier un indice du bilan en eau performant pour caractériser le risque lié à la sécheresse (le déficit d'évaporation ou la réserve en eau par exemple). Sa cartographie permettrait de moduler les préconisations au sein d'une même unité stationnelle, et éventuellement de participer au redécoupage des unités si celles-ci ne sont pas pertinentes au regard de la contrainte hydrique. Pour cela, il serait nécessaire de déterminer la quantité d'eau nécessaire pour le bon développement de chaque espèce concernée, en évaluant par exemple l'amplitude des valeurs favorables pour chaque espèce (méthodologie décrite dans l'article 4). Des simulations de l'évolution du stock d'eau du sol pour différentes périodes permettraient de caractériser selon la localisation la vulnérabilité des différentes espèces vis-à-vis de la ressource en eau (des cartes complémentaires évaluant la vulnérabilité de chaque espèce pourraient être fournies). Les principaux inconvénients liés à cette méthode concernent le risque que l'introduction de paramètres hydriques ne soit pas cohérente avec le découpage stationnel traditionnel, et la focalisation de l'impact du changement de climat sur les aspects hydriques aux dépens des aspects thermiques.

	<i>Catalogues de stations traditionnels</i>	<i>Cartes numériques de bilan en eau couplées aux outils existants</i>	<i>Cartes prédictives des stations</i>	<i>Cartes de distribution ou de croissance des espèces</i>
Type d'approche	<i>Synthétique</i>	<i>Mixte</i>	<i>Synthétique</i>	<i>Thématique</i>
Information fournie	<i>Type de station et essences potentielles</i>	<i>Type de station, carte des bilans en eau et essences potentielles</i>	<i>Type de station et essences potentielles en termes de distribution ou de croissance</i>	<i>Potentialité de chaque espèce en termes de distribution ou de croissance</i>
Cartographie	<i>Travail de terrain complémentaire nécessaire</i>	<i>Du facteur hydrique uniquement</i>	<i>De tous les facteurs en tous points de l'espace</i>	<i>Des potentialités de toutes les essences pour l'ensemble de la zone</i>
Emprise concernée	<i>La forêt</i>	<i>Le catalogue de stations</i>	<i>La région naturelle</i>	<i>Une grande région naturelle voire de la France entière selon la résolution des données</i>
Prise en compte du changement climatique	<i>A dire d'expert</i>	<i>Simulations pour le facteur hydrique uniquement</i>	<i>Simulations possibles pour tous les facteurs</i>	<i>Simulations vis-à-vis de la distribution et de la croissance de toutes les essences</i>
Facilité de mise en œuvre	<i>Déjà existant</i>	<i>Quelques mois de travail pour un catalogue</i>	<i>Au moins 1 an de travail pour une grande région naturelle</i>	<i>2-4 ans de travail pour un pays entier</i>
Avantages	<i>Méthode connue et maîtrisée</i>	<i>Ne modifie pas les habitudes de travail Permet d'intégrer la sensibilité des espèces au changement prévu de régime hydrique</i>	<i>Approche quantitative de toutes les composantes de la station Fournit une carte couvrant de larges emprises à faible coût.</i>	<i>Permet une approche plus fine par essence en différenciant croissance et distribution Fournit directement des cartes de potentialité couvrant de larges emprises à faible coût.</i>
Inconvénients	<i>Difficulté à évaluer les effets du changement climatique Coût de la cartographie de terrain Zones cartographiées limitées</i>	<i>Problème de cohérence possible entre l'approche stationnelle et la carte numérique Approche partielle des conséquences du changement de climat car ignore les effets thermiques</i>	<i>Le découpage des gradients écologiques en stations est relativement empirique</i>	<i>Nécessite la généralisation de la cartographie de la distribution et de la croissance des espèces Modifie les habitudes et nécessite d'inventer de nouvelles méthodes de travail</i>

Table 6.3 : Evaluation de différentes possibilités d'utilisation pour les gestionnaires des cartes de bilan en eau

- 2) **Réalisation de cartes prédictives des stations.** Une approche plus globale peut être envisagée à travers la caractérisation des principales composantes déterminant les types de station (climat, eau et nutrition des sols), afin de prédire la distribution de conditions stationnelles sur un vaste territoire. Cette approche analytique a déjà été utilisée pour réaliser une carte prédictive des stations forestières dans le massif vosgien (Gégout *et al.*, 2008). Elle est basée sur l'utilisation de bases de données phytoécologiques servant à réaliser une analyse factorielle des correspondances (AFC) dont les axes sont modélisés à l'aide des indices écologiques spatialisés (les trois premiers axes de l'AFC réalisée pour le massif Vosgien étaient climatiques, trophiques et hydriques). Les cartes de bilan en eau que nous avons réalisées pourraient permettre de rendre dynamiques les types de station prédits, en faisant évoluer le climat et l'eau du sol en fonction des différentes projections existant pour le futur. Il y aurait ainsi production de cartes prédictives des stations valides pour un pas de temps donné, le sylviculteur choisirait la carte adaptée en fonction des échéances de gestion. Les principales limites de cette approche résident dans le découpage des continuums écologiques issus des AFC sous forme de stations, qui reste relativement arbitraire (Piedallu *et al.*, 2006).
- 3) Utilisation d'une **approche analytique basée sur des modèles spatialisés caractérisant la distribution ou la croissance d'un grand nombre d'espèces à l'échelle d'un vaste territoire.** Un tel outil pourrait être élaboré à l'aide d'un grand nombre de couches numériques décrivant la distribution, la croissance, ou encore la vulnérabilité au changement global (risque de perte de croissance, de mortalité) pour l'ensemble des essences concernées. L'outil développé ne se focaliserait plus sur les facteurs écologiques mais directement les potentialités de chaque essence. Ces modèles pourraient indiquer pour chaque pixel les conditions favorables à la présence et à une bonne croissance de chacune d'entre elle dans des conditions climatiques actuelles. Des simulations permettraient également d'étudier les évolutions possibles à différentes échéances selon des hypothèses de changement de climat. Ces informations pourraient être agrégées pour produire une donnée synthétique plus facilement accessible par le gestionnaire. Elles se présenteraient par exemple sous forme d'une couche de données numériques utilisable sous SIG indiquant pour chaque pixel un niveau de potentialité de chacune des essences, et un niveau de risque caractérisant l'évolution de la productivité et de la mortalité. Il serait ainsi possible de cartographier pour l'ensemble de la zone les potentialités d'une essence et son niveau de vulnérabilité, ou de réaliser des combinaisons entre essences en fonction de critères de vulnérabilité. Grace aux indices de bilan en eau calculés lors de ce travail, tous les indices nécessaires à la réalisation de ce type d'outil seraient disponibles. Par contre, les cartes de distribution et de croissance des espèces n'existent actuellement que pour quelques unes d'entre elles et devraient être généralisées à

l'ensemble des essences. Le principal avantage de cette méthode est qu'elle s'affranchit du problème lié à la combinaison des facteurs écologiques entre eux, qui est propre à chaque espèce. Les principales limites sont liées au changement de pratique professionnelle que son usage pourrait induire, et à la nécessité de mettre en place de nouvelles méthodes de travail couplant l'usage de ces modèles et les nécessaires vérifications ou compléments de terrain qui seraient à réaliser. Des essais sur des zones test permettraient de préciser les difficultés pratiques liées à leur mise en œuvre.

Des réflexions sur l'utilisation pratique des cartes numériques de bilans en eau sont actuellement en cours. Elles ont donné lieu à une étude concernant leur usage dans le cadre de la mise à jour des guides de stations forestières des plateaux calcaires de Lorraine, Champagne-Ardenne et Bourgogne, dans le cadre du Réseau Mixte Technologique « adaptation des forêts au changement climatique » (RMT AFORCE) (Richard, 2011).

Le développement d'outils numériques d'aide à la gestion nécessiterait toujours l'élaboration de relevés de terrain. Cependant, une évolution des méthodes d'échantillonnage pourrait avoir lieu. Au lieu de réaliser un inventaire exhaustif et systématique comme cela est le plus souvent fait lors des cartographies des stations forestières, une simple vérification des principales unités prédites par la carte pourrait être mise en œuvre, pouvant conduire à des campagnes de relevés complémentaires s'il s'avère que des erreurs ou des incohérences sont présentes dans certaines zones. Ainsi, le coût de la collecte des données pourrait dans la plupart des cas être fortement allégé et les surfaces couvertes augmentées. Dans une même optique, l'utilisation des codages stationnels existants pourrait permettre de préciser les modèles à l'aide d'observations faites sur le terrain. Une réflexion devrait être menée afin de préciser les synergies qui pourraient être mises en œuvre entre une méthode traditionnelle qui a fait ses preuves et de nouveaux outils qui permettent de mieux définir les potentialités des essences et les risques qui leurs sont associés.

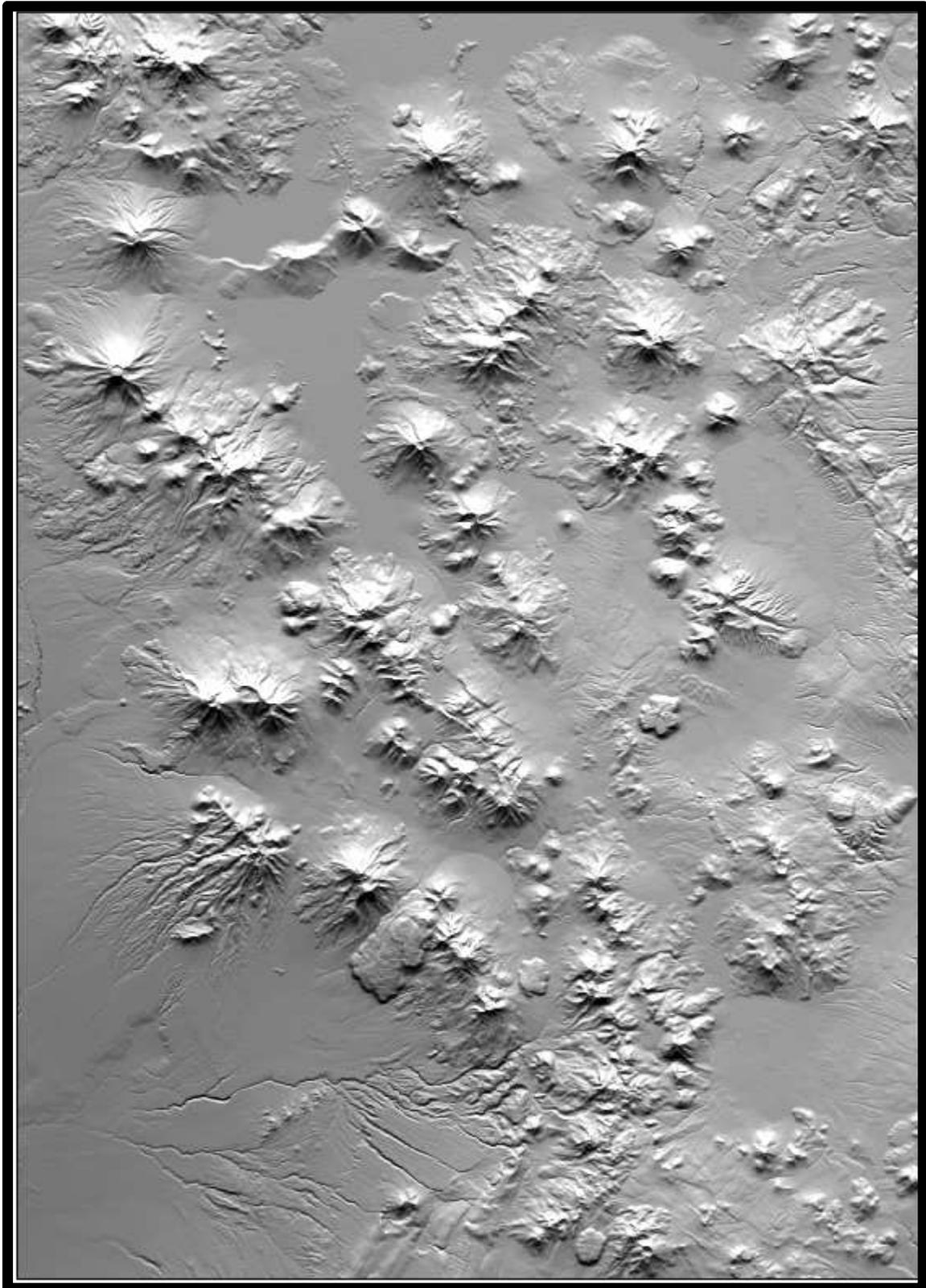
La réalisation de ces outils nécessite une description fine de la variabilité spatiale des facteurs écologiques nécessaires. Les cartes de bilan hydriques établies lors de travail ont été calculées au pas de 50 m permettant de refléter une part de la variabilité locale. Cependant, la pertinence de ces indices doit encore être démontrée pour des études locales. Pour cela, deux dispositifs d'étude ont été récemment implantés dans le massif Vosgien, en contexte de moyenne montagne granitique, et sur les plateaux calcaires de Lorraine. Au moins 150 relevés phytoécologiques avec des analyses de sol ont été réalisés pour chacun de ces sites sur des maillages allant de 250 mètres à 50 mètres de côté. Les analyses qui sont en cours permettront d'évaluer si les indices cartographiés sont capables de rendre compte de la variabilité spatiale des facteurs mesurés à l'échelle de la forêt. Des premiers résultats suggèrent que des indices concernant la RUM des sols pourraient être pertinents à des échelles relativement locales,

surtout lorsque la carte des RUM est produite à fine résolution spatiale (50m) grâce à l'usage de covariables topographiques et géologiques (Richard, 2011; Villiers, 2011). Ces résultats seraient cohérents avec ceux obtenus avec les cartes numériques du pH des sols qui ont permis de reproduire la variabilité des mesures à l'échelle d'une petite forêt des Vosges (Piedallu *et al.*, 2010).

3 Conclusion générale

La détermination des impacts du changement de climat sur les forêts est particulièrement difficile à appréhender du fait de l'importante variabilité spatiale des conditions de milieu et des connaissances encore incomplètes concernant l'écologie des espèces. De nombreuses études s'y consacrent mais elles sont le plus souvent limitées par la disponibilité des données écologiques. Nous avons réalisé des modèles numériques permettant de cartographier la distribution spatiale de l'eau du sol, qui peuvent être utilisés sur l'ensemble du territoire français. Du fait que l'estimation de l'eau disponible pour les plantes soit très complexe, les évaluations réalisées sur le terrain ainsi que les cartes qui en sont dérivées sont le fruit d'un grand nombre de simplifications. Cependant, nous avons montré à travers différentes études que ces cartes numériques constituaient une avancée par rapport aux données qui étaient utilisées auparavant. Ce travail comble un vide dans la connaissance de la distribution spatiale d'un des principaux facteurs écologiques responsables de la distribution des espèces, des cartographies d'indices caractérisant les aspects thermiques ou nutritionnels des sols existant déjà à l'échelle de la France. Les méthodes utilisées peuvent être généralisées et adaptées à d'autres territoires sous réserve de disposer des données élémentaires nécessaires aux calculs. Ainsi, des cartes de rayonnement solaire ont récemment été calculées dans huit pays d'Europe ainsi qu'au Chili, dans le cadre d'études concernant les impacts du changement climatique (Pinto *et al.*, 2008; Engler *et al.*, 2010).

Les données ainsi produites peuvent être utilisées pour de nombreux usages. Associées à des facteurs climatiques et nutritionnels des sols, elles peuvent contribuer à améliorer les connaissances de l'écologie des espèces, en précisant l'importance de l'eau vis-à-vis de différents traits de vie, ou en contribuant à identifier les exigences physiologiques propres à chaque espèce. Combinées à des simulations d'évolution du climat, elles permettent de déterminer l'évolution du stock d'eau disponible pour les plantes et contribuent à caractériser le niveau de risque à différents pas de temps, en fonction du lieu et de l'espèce. Calculées à fine résolution spatiale, elles permettent l'élaboration de nouveaux outils de gestion basés sur la combinaison de modèles numériques pour caractériser les potentialités du milieu et aider au choix des essences. L'évolution des outils existants est en effet un enjeu primordial afin de permettre l'évaluation et l'anticipation des effets du changement climatique sur les forêts, et de faciliter l'adaptation des forêts aux nouvelles conditions de milieu. L'amélioration et le développement d'outils numériques permettant la réalisation de prévisions les plus pertinentes possibles sur de grandes surfaces est absolument nécessaire afin de pouvoir faire face aux rapides changements en cours.



Rayonnement solaire dans le désert de l'Atacama, au nord du Chili (modèle Hélios)

Bibliographie générale

- Aber, J.D. and Freuder, R., 2000. Variation among solar radiation data sets for the Eastern US and its effects on predictions of forest production and water yield. *Climate Research*, 15(1): 33-43.
- Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Cornwell, W.K., Weiss, S.B., Hamilton, H., Branciforte, R., Kraft, N.J.B., 2010. The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16, 476-487.
- Adams, H.D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G.A., Villegas, J.C., Breshears, D.D., Zou, C.B., Troch, P.A., Huxman, T.E., 2009. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 7063-7066.
- Afreen, S., Sharma, N., Chaturvedi, R.K., Gopalakrishnan, R., Ravindranath, N.H., 2011. Forest policies and programs affecting vulnerability and adaptation to climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 16, 177-197.
- Akcakaya, H.R., Butchart, S.H.M., Mace, G.M., Stuart, S.N., Hilton-Taylor, C., 2006. Use and misuse of the IUCN Red List Criteria in projecting climate change impacts on biodiversity. *Global Change Biology* 12, 2037-2043.
- Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., Cousin, L., 2007. Variation of the water-retention properties of soils: Validity of class-pedotransfer functions. *Comptes Rendus Geoscience* 339, 632-639.
- Al Majou, H., 2008. Etude et prédiction des propriétés de rétention en eau des sols : prise en compte de la composition et de l'état structural du sol. *Sciences du sol*. Université d'Orléans, Orléans, p. 208p. + annexes.
- Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., 2008. The use of in situ volumetric water content at field capacity to improve the prediction of soil water retention properties. *Canadian Journal of Soil Science* 88, 533-541.
- Albert, M., Schmidt, M., 2010. Climate-sensitive modelling of site-productivity relationships for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *For. Ecol. Manage.* 259, 739-749.
- Allen, C.D., Breshears, D.D., 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, 14839-14842.
- Allen C.D., 2009 : le dépérissement des forêts dû au climat : un phénomène planétaire croissant ? - *Unasylva*, vol. 60, n° 231/232, pp. 43-49.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660-684.

- Araújo, M.B., Thuiller, W., Williams, P.H., Reginster, I., 2005. Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography* 14, 17-30.
- Araujo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogues-Bravo, D., Thuiller, W., 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14, 484-492.
- Arrouays, D., Jolivet, C., Boulonne, L., Bodineau, G., Saby, N., Grolleau, E., 2002. A new initiative in France: a multi-institutional soil quality monitoring network. *Comptes rendus de l'Academie d'Agriculture de France* 88, 93-103.
- Ashcroft, M.B., Chisholm, L.A., French, K.O., 2008. The effect of exposure on landscape scale soil surface temperatures and species distribution models. *Landscape ecology* 23, 211-225.
- Aussenac G., 1970 : Gelées tardives et jeunes peuplements forestiers. - *Revue Forestière Française*, vol. 23, n° 4, pp. 463-468.
- Aussenac, G., 1970b. Action du couvert sur la distribution au sol des précipitations. *Ann. Sci. For.* 27, 329-389.
- Austin, M.P., 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42, 11-21.
- Austin, M.P., Smith, T.M., 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83, 35-47.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O. and Margules, C.R., 1990. Measurement of the realised qualitative niche: Environmental niches of five Eucalyptus species. *Ecological Monographs*, 60(2): 161-177.
- Austin, M.P., 2002a. Case studies of the use of environmental gradients in vegetation and fauna modelling: Theory and practice in Australia and New Zealand. In: Scott, J.M., Heglund, P.J., Samson, F., Haufler, J., Morrison, M., Raphael, M., Wall, B. (Eds.), *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*. Island Press, Covelo, CA, pp. Ch. 5, 73-82.
- Austin, M.P., 2002b. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157, 101-118.
- Austin, M.P., 2005. Vegetation and environment : discontinuities and continuities. In: E.v. Maarel (Editor), *Vegetation ecology*. Blackwell publishing, Oxford, pp. 52-84.
- Austin, M.P., Belbin, L., Meyers, J.A., Doherty, M.D. and Luoto, M., 2006. Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions : role of artificial data and theory. *Ecological Modelling*, 199: 197-216.
- Austin, M.P., Van Niel, K.P., 2011a. Impact of landscape predictors on climate change modelling of species distributions: a case study with Eucalyptus fastigata in southern New South Wales, Australia. *Journal of Biogeography* 38, 9-19.
- Austin, M.P., Van Niel, K.P., 2011b. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography* 38, 1-8.
- Badeau V., Dupouey J.L., Cluzeau C., Drapier J., 2005 : Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. - *Forêt-Entreprise*, vol. 162, n° avril, pp. 25-29.
- Baize, D., Jabiol, B., 1995. Guide pour la description des sols. INRA, Paris.
- Bakkenes, J., Alkemade, J.R.M., Ihle, F., Leemans, R., Latour, J.B., 2002. Assessing the effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8, 390-407.

- Barr, A.G., Black, T.A., Hogg, E.H., Griffis, T.J., Morgenstern, K., Kljun, N., Theede, A., Nesic, Z., 2007. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forest, 1994-2003. *Global Change Biology* 13, 561-576.
- Bates, B.C., Kundzewicz, Z.W., Wu, S., Palutikof, J.P., 2008. *Climate Change and Water*. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Secretariat, I. (Ed.), Geneva, p. 210 pp.
- Batjes, N.H., 1997. A world dataset of derived soil properties by FAO-UNESCO soil unit for global modelling. *Soil Use and Management* 13, 9-16.
- Battles, J.J., Robards, T., Das, A., Waring, K., Gilless, J.K., Biging, G., Schurr, F., 2008. Climate change impacts on forest growth and tree mortality: a data-driven modeling study in the mixed-conifer forest of the Sierra Nevada, California. *Climatic Change* 87, S193-S213.
- Beaumont, L.J., Pitman, A., Perkins, S., Zimmermann, N.E., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., 2011. Impacts of climate change on the world's most exceptional ecoregions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 2306-2311.
- Becker, M., 1974. Experimental study of transpiration and growth of young douglas-fir according to water supply *Annales des Sciences Forestieres (Paris)* 31, 97-110.
- Becker M., 1977. Forêt française : pour une définition et une cartographie des stations. - *Bulletin technique de l'Office national des forêts*, vol. 9, pp. 9t-19.
- Becker M., 1981. *Ecologie du hêtre et le la hêtraie*. - *Le Hêtre*, pp. 71-108.
- Becker, M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Can. J. For. Res* 19, 1110-1117.
- Becker, M., Bert, D., Bouchon, J., Dupouey, J.L., Picard, J.F., Ulrich, E., 1995. Long term changes in Forest Productivity : the Dendroecological Approach. in *Forest decline and air pollution effects in the French mountains*, 1-12.
- Benichou, P. and Le Breton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, 7(19): 23-34.
- Beniston, M., 2005. Mountain climates and climatic change: An overview of processes focusing on the European Alps. *Pure Appl. Geophys.* 162, 1587-1606.
- Berges, L., Balandier, P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *European Journal of Forest Research* 129, 199-208.
- Berry, P.M., Dawson, T.P., Harrison, P.A., Pearson, R.G., 2002. Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography* 11, 453-462.
- Bertin, R.I., 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135, 126-146.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., de Ruffray, P., Vidal, C., Riofrio-Dillon, G., Pierrat, J., Gégout, J., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, in press.
- Beven, K., 2001. How far can we go in distributed hydrological modelling? *Hydrology and Earth System Sciences* 5, 1-12.
- Bigler, C., Braker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., Rigling, A., 2006. Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9, 330-343.

- Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C., Veblen, T.T., 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116, 1983-1994.
- Bigorre, F., 2000. Influence de la pédogenèse et de l'usage des sols sur leurs propriétés physiques. Mécanismes d'évolution et éléments de prévision. Nancy-Metz. Henri Poincaré Nancy I, Nancy.
- Bishop, T.F.A., McBratney, A.B., 2001. A comparison of prediction methods for the creation of field-extent soil property maps. *Geoderma* 103, 149-160.
- Bjorholm, S., Svenning, J.C., Skov, F., Balslev, H., 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology And Biogeography* 14, 423-429.
- Boisvenue, C., Running, S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12, 862-882.
- Bonneau, M., Landmann, G.e., 1988. Pollution atmosphérique et dépérissement des forêts dans les montagnes françaises. Rapport annuel - Contrat CEE DG XII / INRA n° EV 4V 0014F, 54 pages.
- Bontemps J.D., Vallet P., Herve J.C., Rittie D., Dupouey J.L., Dhot J.F., 2005. Des hêtraies qui poussent de plus en plus vite : vers une forte diminution de leur âge d'exploitabilité. - *Revue Forestière Française*, vol. 52, n° 2, pp. 123-142.
- Bontemps, J.D., Herve, J.C., Dhote, J.F., 2009. Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. *Forest Sci.* 55, 549-564.
- Bontemps, J.D., Herve, J.C., Dhote, J.F., 2010. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *For. Ecol. Manage.* 259, 1455-1463.
- Bontemps, J.D., Herve, J.C., Leban, J.M., Dhote, J.F., 2011. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees-Struct. Funct.* 25, 237-251.
- Boots, B., Getis, A., 1988. Point pattern analysis. Sage, Newbury Park, CA.
- Botkin, D.B., Saxe, H., Araujo, M.B., Betts, R., Bradshaw, R.H.W., Cedhagen, T., Chesson, P., Dawson, T.P., Etterson, J.R., Faith, D.P., Ferrier, S., Guisan, A., Hansen, A.S., Hilbert, D.W., Loehle, C., Margules, C., New, M., Sobel, M.J., Stockwell, D.R.B., 2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *BioScience* 57, 227-236.
- Bouma, J., 1989. Using soil survey data for quantitative land evaluation. *Soil Science* 9, 177-213.
- Bourennane, H., King, D., Couturier, A., 2000. Comparison of kriging with external drift and simple linear regression for predicting soil horizon thickness with different sample densities. *Geoderma* 97, 255-271.
- Brang, P., Von Felten, S., Wagner, S., 2005. Morning, noon, or afternoon: does timing of direct radiation influence the growth of *Picea abies* seedlings in mountain forests? *Ann. For. Sci.* 62, 697-705.
- Braun-Blanquet, J., 1932. Plant sociology, the study of plant communities. McGraw Hill, New York.
- Bravo-Oviedo, A., Montero, G., 2005. Site index in relation to edaphic variables in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in south west Spain. *Ann. For. Sci.* 62, 61-72.
- Breda, N., Granier, A., Barataud, F., Moyne, C., 1995. Soil-water dynamics in an oak stand .1. soil-moisture, water potentials and water-uptake by roots. *Plant and Soil* 172, 17-27.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse éco-physiologique et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 51, 109-131.

- Breda, 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.
- Breda, N., Badaeu, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience* 340, 651-662.
- Briceno-Elizondo, E., Garcia-Gonzalo, J., Peltola, H., Matala, J., Kellomaki, S., 2006. Sensitivity of growth of Scots pine, Norway spruce and silver birch to climate change and forest management in boreal conditions. *For. Ecol. Manage.* 232, 152-167.
- Briggs D., Walters S., 1997. *Plant variation and evolution*. -: Cambridge University Press, 3rd Edition, Cambridge, 509 p.
- Brisse, H., De Ruffray, P., 1995. European Vegetation Survey. The phytosociological database "SOPHY". Part 1. Calibration of indicator plants. Part 2. Socio-ecological classification of the relevés. *Annali di Botanica* 53, 177-223.
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussiere, F., Cabidoche, Y.M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudillere, J.P., Henault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H., 2003. An overview of the crop model STICS. *Eur. J. Agron.* 18, 309-332.
- Brodribb, T.J., Cochard, H., 2009. Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. *Plant Physiology* 149, 575-584.
- Brown, D.P., Comrie, A.C., 2002. Spatial modeling of winter temperature and precipitation in Arizona and New Mexico, USA. *Climate Research* 22, 115-128.
- Brown, J.H., Valone, T.J., Curtin, C.G., 1997. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 9729-9733.
- Brown, S., 1997. Forests and climate change: role of forest lands as carbon sinks.
- Bruand, A., Tessier, D., 2000. Water retention properties of the clay in soils developed on clayey sediments : significance of parent material and soil history. *Eur. J. Soil Sci.* 51, 679-688.
- Bruand, A., Perez-Fernandez, P., Duval, O., Quetin, P., Nicoulaud, B., Gaillard, H., Raison, L., Pessaud, J.F., Prud'Homme, L., 2002. Estimation des propriétés de rétention en eau des sols : utilisation de classe de pédotransfert après stratifications texturale et texturo-structurale. *Etude et gestion des sols* 9, 105-125.
- Bruand, A., Fernandez, P.N., Duval, O., 2003. Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. *Soil Use and Management* 19, 232-242.
- Bruand, A., Duval, O., Cousin, I., 2004. Estimation des propriétés de rétention en eau des sols à partir de la base de données SOLHYDRO : une première proposition combinant le type d'horizon, sa texture, et sa densité apparente. *Etude et Gestion des Sols* 11, 323-332.
- Brus, D.J., Gruijter, J.J.d., Marsman, B.A., Visschers, R., Bregt, A.K., Breeuwsma, A., Bouma, J., 1996. The performance of spatial interpolation methods and choropleth maps to estimate properties at points: a soil survey case study. *Environmetrics* 7, 1-16.
- Brus, D.J., Gruijter, J.J.d., Marsman, B.A., Visschers, R., Bregt, A.K., Breeuwsma, A., Bouma, J., 1996. The performance of spatial interpolation methods and choropleth maps to estimate properties at points: a soil survey case study. *Environmetrics* 7, 1-16.
- Bruun, H.H., Moen, J., Virtanen, R., Grytnes, J.A., Oksanen, L., Angerbjorn, A., 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17, 37-46.

- Bugmann, H.K.M., Wullschleger, S.D., Price, D.T., Ogle, K., Clark, D.F., Solomon, A.M., 2001. Comparing the performance of forest gap models in North America. *Climatic Change* 51, 349-388.
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* 16, 1145-1157.
- Buttafuoco, G., Castrignano, A., Busoni, E., Dimase, A.C., 2005. Studying the spatial structure evolution of soil water content using multivariate geostatistics. *Journal of Hydrology* 311, 202-218.
- Cajander, A.K., 1926. The theory of forest types. *Acta For. Fenn.* 29, 1:108.
- Campbell, G.S., 1981. Fundamentals of radiation and temperature relations. In: O.L. Lange, P.S., Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler (Ed.), *Physiological plant ecology I: Responses to the physical*
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., Penuelas, J., 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 1474-1478.
- Carraro, G., Gianoni, P., Mossi, R., 1999. Climatic influence on vegetation changes: a verification on regional scale of the laurophyllisation. In: Klötzli, F., Walther, G.R. (Eds.), *Conference on recent shifts in vegetation boundaries of deciduous forests, especially due to general global warming*, Ascona, Switzerland, 1998. Birkhäuser Verlag AG, Basel
- Carré, F., McBratney, A.B., Mayr, T., Montanarella, L., 2007a. Digital soil assessments: Beyond DSM. *Geoderma* 142, 69-79.
- Carré, F., McBratney, A.B., Minasny, B., 2007b. Estimation and potential improvement of the quality of legacy soil samples for digital soil mapping. *Geoderma* 141, 1-14.
- Carroll, C., Zielinski, W.J. and Noss, R.F., 1999. Using presence-absence data to build and test spatial habitat models for the Fisher in the Klamath region, U.S.A. *Conservation Biology*, 13(6): 1344-1359.
- Casalegno, S., Amatulli, G., Camia, A., Nelson, A., Pekkarinen, A., 2010. Vulnerability of *Pinus cembra* L. in the Alps and the Carpathian mountains under present and future climates. *For. Ecol. Manage.* 259, 750-761.
- Certu, 2000. La 3eme dimension géographique. Utilisation des modèles numériques de terrain illustrée par la Bd alti de l'IGN.
- Chapin, F.S., III, Callaghan, T.V., Bergeron, Y., Fukuda, M., Johnstone, J.F., Juday, G., Zimov, S.A., 2004. Global change and the boreal forest: thresholds, shifting states or gradual change? *Ambio* 33, 361.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J.D., 2010. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 260, 864-874.
- Chen, H.Y.H., Krestov, P.V. and Klinka, K., 2002. Trembling aspen site index in relation to environmental measures of site quality at two spatial scales. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 32(1): 112-119.
- Cheret, V., Denux, J.P., 2011. Analysis of MODIS NDVI Time Series to Calculate Indicators of Mediterranean Forest Fire Susceptibility. *Giscience & Remote Sensing* 48, 171-194.
- Cheret, V., Denux, J.P., Savazzi, R., Piedallu, C., Jacquin, A., Drolon, V., 2011. Complementarity of remote sensing indicators of forest fire susceptibility with vegetation combustibility mapping. 8th International Workshop of the EARSeL Special Interest Group (SIG) on Forest Fires. , Stresa, Italy, 20 - 21 October 2011.

- Chidumayo, E.N., 2008. Implications of climate warming on seedling emergence and mortality of African savanna woody plants. *Plant ecology* 198, 61-71.
- Choisnel, E., 1992. Le calcul du bilan hydrique du sol : options de modélisation et niveaux de complexité. *science du sol*, 30, 1, 15-31.
- Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4, 500-510.
- Chuine, I., 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365, 3149-3160.
- Churkina, G., Running, S.W., 1998. Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems* 1, 206-215.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529-533.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. and Clark, D.A., 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8): 2662-2675.
- Clark, J.S., 1998. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152, 204-224.
- Cochard, H., Peiffer, M., Le Gall, K., Granier, A., 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L. : impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany* 48, 655-663.
- Cochard, H., Granier, A., 1999. Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 51, 121-134.
- Cochard, H., Holtta, T., Herbette, S., Delzon, S., Mencuccini, M., 2009. New Insights into the Mechanisms of Water-Stress-Induced Cavitation in Conifers. *Plant Physiology* 151, 949-954.
- Commission of the European Communities (CEC), 1985. Soil map of the European Communities, Scale 1:1000000. In: CEC-DGVI (Ed.), Luxembourg.
- Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol. Monogr.* 65, 419-439.
- Cooper, P.I., 1969. The Absorption of Solar Radiation in Solar Stills. *Solar Energy* 12.
- Coops, N.C., Waring, R.H., 2001. Estimating forest productivity in the eastern Siskiyou Mountains of southwestern Oregon using a satellite driven process model, 3-PGS. *Canadian Journal of Forest Research Journal Canadien de la Recherche Forestiere* 31, 143-154.
- Cornelis, W.M., Ronsyn, J., Meirvenne, M.v., Hartmann, R., 2001. Evaluation of pedotransfer functions for predicting the soil moisture retention curve. *Soil Science Society of America Journal* 65, 638-648.
- Cornelis, W.M., Khlosi, M., Hartmann, R., Van Meirvenne, M., De Vos, B., 2005. Comparison of unimodal analytical expressions for the soil-water retention curve. *Soil Science Society of America Journal* 69, 1902-1911.

- Cotillas, M., Sabate, S., Gracia, C., Espelta, J.M., 2009. Growth response of mixed mediterranean oak coppices to rainfall reduction Could selective thinning have any influence on it? *For. Ecol. Manage.* 258, 1677-1683.
- Coudun, C., Gégout, J.-C., 2005a. Ecological pH niche of forest plant species in north of France: a comparison between oceanic and semi-continental regions. *Global Ecology and Biogeography* 14, 263-270.
- Coudun, C., Gégout, J.C., 2005b. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* (L) with climatic and edaphic factors in french forests. 48th IAVS Symposium, Lisbonne, pp. 1-19.
- Coudun, C. and Gégout, J.C., 2006a. The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics. *Ecological Modelling*, 199(2): 164-175.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.C., 2006b. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33, 1750-1763.
- Cox, R.M., Zhu, X.B., 2003. Effects of simulated thaw on xylem cavitation, residual embolism, spring dieback and shoot growth in yellow birch. *Tree Physiol.* 23, 615-624.
- Creque, J.A., Scott, D.B., West, N.E., 1999. Viewpoint : delineating ecological sites. *Journal of range management* 52, 546-549.
- Cresswell, H.P., Coquet, Y., Bruand, A., McKenzie, N.J., 2006. The transferability of Australian pedotransfer functions for predicting water retention characteristics of French soils. *Soil Use and Management* 22, 62-70.
- Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Greenberg, J.A., Abatzoglou, J.T., Mynsberge, A.R., 2011. Changes in Climatic Water Balance Drive Downhill Shifts in Plant Species' Optimum Elevations. *Science* 331, 324-327.
- Crozier, L., 2003. Winter warming facilitates range expansion: cold tolerance of the butterfly *Atalopedes campestris*. *Oecologia* 135, 648-656.
- Curt, T., Bouchaud, M., Agrech, G., 2001. Predicting site index of Douglas-Fir plantations from ecological variables in the Massif Central area of France. *For. Ecol. Manage.* 149, 61-74.
- Czajkowski, T., Kuhling, M., Bolte, A., 2005. Impact of the 2003 summer drought on growth of beech sapling natural regeneration (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern Central Europe. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* 176, 133-143.
- Daly, C., Gibson, W., Taylor, G., Johnson, G., Pasteris, P., 2002. A knowledge-based approach to the statistical mapping of climate. *Climate research* 22, 99-113.
- Daniels, L.D., Veblen, T.T., 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85, 1284-1296.
- Darcy, H., 1856. Les fontaines publiques de la ville de Dijon : exposition et application des principes à suivre et des formules à employer dans les questions de distribution d'eau. In: Dalmont, V. (Ed.), Paris.
- Davi, H., Dufrêne, E., Granier, A., Le Dantec, V., Barbaroux, C., François, C., Bréda, N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecological Modelling*, 185, 387-405.
- Davis, F., Goetz, S., 1990. Modeling vegetation pattern using digital terrain data. *Landscape Ecology* vol. 4 no. 1, pp 69-80.

- Davis, F.W., Borchert, M., Meentemeyer, R.K., Flint, A., Rizzo, D.M., 2010. Pre-impact forest composition and ongoing tree mortality associated with sudden oak death in the Big Sur region; California. *For. Ecol. Manage.* 259, 2342-2354.
- Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292, 673-679.
- Davison, A.C., Hinkley, D.V., 1997. *Bootstrap methods and their application*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M., 2011. Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* 332, 53-58.
- De Boeck, H.J., Lemmens, C., Zavalloni, C., Gielen, B., Malchair, S., Carnol, M., Merckx, R., Van den Berge, J., Ceulemans, R., Nijs, I., 2008. Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences* 5, 585-594.
- de Candolle, A.P., 1855. *Géographie botanique raisonnée*. Masson, Paris.
- de Noblet-Ducoudre, N., Gervois, S., Ciais, P., Viovy, N., Brisson, N., Seguin, B., Perrier, A., 2004. Coupling the Soil-Vegetation-Atmosphere-Transfer Scheme ORCHIDEE to the agronomy model STICS to study the influence of croplands on the European carbon and water budgets. *Agronomie* 24, 397-407.
- De Valpine, P., Harte, J., 2001. Plant responses to experimental warming in a montane meadow. *Ecology* 82, 637-648.
- Demchik, M.C., Sharpe, W.E., 2000. The effect of soil nutrition, soil acidity and drought on northern red oak (*Quercus rubra* L.) growth and nutrition on Pennsylvania sites with high and low red oak mortality. *For. Ecol. Manage.* 136, 199-207.
- Deque M., 2007. Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. - *Global and Planetary Change*, vol. 57, n° 1-2, pp. 16-26.
- Deque, M., Rowell, D.P., Luthi, D., Giorgi, F., Christensen, J.H., Rockel, B., Jacob, D., Kjellstrom, E., de Castro, M., van den Hurk, B., 2007. An intercomparison of regional climate simulations for Europe: assessing uncertainties in model projections. *Climatic Change* 81, 53-70.
- Desprez-Loustau, M.L., Marçais, B., Nageleisen, L.M., Piou, D., Vannini, A., 2006. Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Ann. For. Sci.* 63, 597-612.
- Devall, M.S., Parresol, B.R., 1998. Effects of global climate change on biodiversity in forests of the southern United States. In: Mickler, Fox (Eds.), *The Productivity and Sustainability of Southern Forest Ecosystems in a Changing Environment*. Springer Verlag, New York, pp. 663-681.
- Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Blasi, S., Portoghesi, L., Piovesan, G., 2010. Climate change and oak growth decline: Dendroecology and stand productivity of a Turkey oak (*Quercus cerris* L.) old stored coppice in Central Italy. *Ann. For. Sci.* 67.
- Di Luzio, M., Johnson, G.L., Daly, C., Eischeid, J.K., Arnold, J.G., 2008. Constructing retrospective gridded daily precipitation and temperature datasets for the conterminous United States. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 47, 475-497.
- Dietrich, W.E., Reiss, R., Hsu, M.L., Montgomery, D.R., 1995. A process-based model for colluvial soil depth and shallow landsliding using digital elevation data.

- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. and Hawkins, B.A., 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 53-64.
- Dirnböck, T., Hobbs, R.J., Lambeck, R.J., Caccetta, P.A., 2002. Vegetation distribution in relation to topographically driven processes in southwestern Australia. *Applied Vegetation Science* 5, 147-158.
- Dirnböck, T., Dullinger, S., Gottfried, M., Ginzler, C. and Grabherr, G., 2003. Mapping alpine vegetation based on image analysis, topographic variables and Canonical Correspondance Analysis. *Applied Vegetation Science*, 6: 85-96.
- Dormann, C.F., Woodin, S.J., 2002. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16, 4-17.
- Drapier, J., Cluzeau, C., 2001. La base de données écologiques de l'IFN. The NFI's ecological data base. *Revue Forestière Française* 53, 365-371.
- Drolon, V., 2011. Evaluation de l'apport de la télédétection pour la cartographie de la sensibilité au feu de la végétation - Application sur le territoire de l'Aude et des Pyrénées Orientales. Rapport de stage de Master 2 "Télédétection et Géomatique Appliquées à l'Environnement" Université Pierre et Marie Curie.
- Duan, Q., Schaake, J., Andreassian, V., Franks, S., Goteti, G., Gupta, H.V., Gusev, Y.M., Habets, F., Hall, A., Hay, L., Hogue, T., Huang, M., Leavesley, G., Liang, X., Nasonova, O.N., Noilhan, J., Oudin, L., Sorooshian, S., Wagener, T., Wood, E.F., 2006. Model Parameter Estimation Experiment (MOPEX): An overview of science strategy and major results from the second and third workshops. *Journal of hydrology* 320, 3-17.
- Dubayah, R., Vankatwijk, V., 1992. The Topographic Distribution of Annual Incoming Solar-Radiation in the Rio-Grande River Basin. *Geophysical Research Letters* 19, 2231-2234.
- Dubayah, R., 1994. Modelling a solar radiation topoclimatology for the rio grande river basin. *journal of vegetation science* 5, 627-640.
- Dubayah, R., Rich, P.M., 1995. Topographic Solar-Radiation Models for Gis. *International Journal of Geographical Information Systems* 9, 405-419.
- Dubayah, R., Loechel, S., 1997. Modeling topographic solar radiation using GOES data. *Journal of Applied Meteorology* 36, 141-154.
- Ducrey M., 1970. Conditions climatiques et introduction du sapin pectiné (*Abies pectinata* D.C.) dans l'arrière-côte bourguignonne. - *Revue Forestière Française*, vol. 23, n° 6, pp. 619-628.
- Duguay, C.R., 1993. Radiation modelling in mountainous terrain : review and status. *Mountain research and development* 13, 339-357.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83, 2978-2984.
- Dyer, J.M., 2009. Assessing topographic patterns in moisture use and stress using a water balance approach. *Landscape Ecology*, 24, 391-403.
- Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R., Mearns, L.O., 2000. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science* 289, 2068-2074.
- Eder, G., Fuchs, M., Nachtnebel, H.P., Loibl, W., 2005. Semi-distributed modelling of the monthly water balance in an alpine catchment. *Hydrological processes* 19, 2339-2360.

- Efron, B., Tibshirani, R., 1986. Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Stat. Sci.* 1, 54-77.
- Eitzinger, J., Trnka, M., Hösch, J., Zalud, Z., Dubrovsky, M., 2004. Comparison of CERES, WOFOST and SWAP models in simulating soil water content during growing season under different soil conditions. *Ecological Modelling* 171, 223-246.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151.
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40, 677-697.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Indicator values of plants in Central Europe.
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rötzer, T., 2009. Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *For. Ecol. Manage.* 257, 1175-1187.
- Elton, C., 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P., 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447, 80-U82.
- Engler R., Randin C.F., Vittoz P., Czaka T., Beniston M., Zimmermann N.E., Guisan A., 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? - *Ecography*, vol. 32, n° 1, pp. 34-45.
- Engler, R., Guisan, A., 2009. MIGCLIM: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* 15, 590-601.
- Engler, R., Randin, C.F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Araújo, M.B., Pearman, P.B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C.H., Choler, P., Coldea, G., de Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J.C., Gómez-García, D., Grytnes, J.A., Heegaard, E., Høistad, F., Nogués-Bravo, D., Normand, S., Puşcaş, M., Sebastià, M.T., Stanisci, A., Theurillat, J.P., Trivedi, M., Vittoz, P., Guisan, A., 2010. Climate change threatens European mountain flora. *Science*, soumis.
- Enquist, C.A.F., 2002. Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution and diversity of tropical forests in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 29, 519-534.
- Esper, J., Cook, E.R., Schweingruber, F.H., 2002. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* 295, 2250-2253.
- Esteban, P., Ninyerola, M., Prohom, M., 2009. Spatial modelling of air temperature and precipitation for Andorra (Pyrenees) from daily circulation patterns. *Theoretical and Applied Climatology* 96, 43-56.
- FAO, 1988. Revised legend of the FAO-UNESCO soil map of the world. *World soil resources*. FAO, Rome.
- Feeley, K.J., Silman, M.R., Bush, M.B., Farfan, W., Cabrera, K.G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N.S., Quisiyupanqui, M.N.R., Saatchi, S., 2011. Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* 38, 783-791.

- Field, C.B., Jackson, R.B., Mooney, H.A., 1995. Stomatal responses to increased CO₂ – implications from the plant to the global scale. *Plant Cell and Environment* 18, 1214-1225.
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24, 38-49.
- Fisher, J.B., Whittaker, R.J., Malhi, Y., 2011. ET come home: potential evapotranspiration in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 20, 1-18.
- Florinsky, I.V., Kuryakova, G.A., 2000. Determination of grid size for digital terrain modelling in landscape investigations - exemplified by soil moisture distribution at a micro-scale. *International Journal of Geographical Information Science* 14, 815-832.
- Fontaine, M., Aerts, R., Ozkan, K., Mert, A., Gulsoy, S., Suel, H., Waelkens, M. and Muys, B., 2007. Elevation and exposition rather than soil types determine communities and site suitability in Mediterranean mountain forests of southern Anatolia, Turkey. *Forest Ecology and Management*, 247(1-3): 18-25.
- Frankenberger, J.R., Brooks, E.S., Walter, M.T., Walter, M.F., Steenhuis, T.S., 1999. A GIS-based variable source area hydrology model. *Hydrological processes* 13, 805-822.
- Franklin, J., 1995. Predictive vegetation mapping: Geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* 19, 474-499.
- Franklin, J., 1998. Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science* 9, 733-748.
- Franklin, J., McCullough, P., Gray, C., 2000. Terrain variables used for predictive mapping of vegetation communities in Southern California. In: Wilson, J.P., Gallant, J.C. (Eds.), *Terrain analysis: principles and applications*. Wiley, New York, pp. 331-353.
- Fu, P., Rich, P.M., 2002. A geometric solar radiation model and its applications in agriculture and forestry. *Computers and Electronics in Agriculture* 2003, 25-35.
- Galiano, L., Martinez-Vilalta, J., Lloret, F., 2010. Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. *Ecosystems* 13, 978-991.
- Garfi, G., 2000. Climatic signal in tree-rings of *Quercus pubescens* s.l. and *Celtis australis* L. in South-eastern Sicily. *Dendrochronologia*, 18: 41-51.
- Gates, D.M. (Ed), 1980. *Biophysical ecology*. New York.
- Gaudin, S., 2008. La prise en compte des changements climatiques dans les guides de stations. *Forêt entreprise* 180, 34-39.
- Gavin, D.G., Hu, F.S., 2006. Spatial variation of climatic and non-climatic controls on species distribution: the range limit of *Tsuga heterophylla*. *Journal of Biogeography* 33, 1384-1396.
- Gavin, D.G., Beckage, B., Osborne, B., 2008. Forest dynamics and the growth decline of red spruce and sugar maple on Bolton Mountain, Vermont: a comparison of modeling methods. *Can. J. For. Res* 38, 2635-2649.
- Gegout J.C., Pierrat J.C., 1998. L'autécologie des espèces végétales : une approche par régression non paramétrique. - *Ecologie*, vol. 29 (3), pp. 473-482.
- Gegout, J.C., Herve, J.C., Houllier, F., Pierrat, J.C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14.

- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16, 257-260.
- Gégout, J.C., 2006. Distribution et caractère bioindicateur des espèces végétales forestières françaises vis-à-vis du sol et du climat. Institut National Polytechnique de Lorraine, p. 108.
- Gégout, J., Piedallu, C., Cornu, J., Cluzeau, C., 2008. La cartographie prédictive des stations forestières : un nouvel outil au service du gestionnaire. Predictive mapping for forest sites - A new tool for forest managers. *Revue Forestière Française* 30, 37-60.
- Givi, J., Prasher, S.O., Patel, R.M., 2004. Evaluation of pedotransfer functions in predicting the soil water contents at field capacity and wilting point. *Agricultural Water Management* 70, 83-96.
- Gong, X., Brueck, H., Giese, K.M., Zhang, L., Sattelmacher, B. and Lin, S., 2008. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 72(4): 483-493.
- Goovaerts, P., 1999. Geostatistics in soil science: State-of-the-art and perspectives. *Geoderma* 89, 1-45.
- Granier, A., Badeau, V., Breda, N., 1995. Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française XLVII*, 59-68.
- Granier, A., Breda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling* 116, 269-283.
- Granier, A., Reichstein, M., Breda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grunwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Kostner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, I., Wang, Q., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology* 143, 123-145.
- Granier, A., Breda, N., Longdoz, B., Gross, P., Ngao, J., 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Ann. For. Sci.* 65.
- Gras, R., 1994. Sols caillouteux et production végétale. INRA, Paris.
- Grayson, R.B., Blöschl, G., Western, A.W., McMahon, T.A., 2002. Advances in the use of observed spatial patterns of catchment hydrological response. *Advances in Water Resources* 25, 1313-1334.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relations of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427-433.
- Grinnell, J., 1924. Geography and evolution. *Ecology*, 225-229.
- Guehl, J.M., 1985. Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb, *Abies alba* Mill et *Picea excelsa* Link). - *Annales des Sciences Forestières*, vol. 42, n° 1, pp. 23-38.
- Guisan, A., Theurillat, J.P. and Kienast, F., 1998. predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of vegetation science*, 9: 65-74.
- Guisan, A., Theurillat, J.P., 2000. Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia* 30.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147-186.

- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993-1009.
- Guisan, A., Lehmann, A., Ferrier, S., Aspinall, R., Overton, R., Austin, M., Hastie, T., 2006. Making better biogeographic predictions of species distribution. *Journal of Applied Ecology* (special issue editorial) 43, 386-392.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., Elith, J., Graham, C.H., Phillips, S., Peterson, A.T., 2007. What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77, 615-630.
- Gurtz, J., Zappa, M., Jasper, K., Lang, H., Verbunt, M., Badoux, A., Vitvar, T., 2003. A comparative study in modelling runoff and its components in two mountainous catchments. *Hydrological Processes* 17, 297-311.
- Hammel, K., Kennel, M., 2001. Charakterisierung und Analyse der Wasserverfügbarkeit
- Hampe, A., 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology & Biogeography* 13, 469-471.
- Hanson, P.J., Weltzin, J.F., 2000. Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *Science of the Total Environment* 262, 205-220.
- Hargrove, W.W., Hoffman, F.M., 2000. An analytical assessment tool for predicting changes in a species distribution map following changes in environmental conditions. 4th International Conference on Integrating GIS and Environmental Modeling (GIS/EM4): Problems, Prospects and Research Needs, Banff, Alberta, Canada.
- Hastie, T.J., Tibshirani, R., 1990. Generalized additive models. Chapman and Hall, London.
- Hautier, Y., Randin, C.F., Stocklin, J., Guisan, A., 2009. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology-Uk* 2, 125-134.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G., 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105-3117.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araujo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W., Sykes, M.T., 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30, 751-777.
- Helliwell, D.R., 1983. Tree growth and changes in soil moisture - 1. Effects of changing water levels in the soil. *Arboricultural Journal* 7, 93-100.
- Hengl, T., 2006. Finding the right pixel size. *Computers & Geosciences* 32, 1283-1298.
- Herbst, M., Diekkruger, B., Vereecken, H., 2006. Geostatistical co-regionalization of soil hydraulic properties in a micro-scale catchment using terrain attributes. *Geoderma* 132, 206-221.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91.
- Hetrick, W.A., Rich, P.M., Barnes, F.J. and Weiss, S.B., 1993. GIS based solar radiation flux models. American Society for photogrammetry and remote sensing technical papers, vol 3 GIS photogrammetry and modelling: pp123-143.

- Hetrick, W.A., Rich, P.M., Barnes, F.J., Weiss, S.B., 1993. GIS-based solar radiation flux models. *GIS, Photogrammetry and Modeling 3*: 132-43. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing Technical papers GIS Photogrammetry and Modelling, vol. 3, 132-143.
- Heuvelink, G.B.M., 1998. Uncertainty analysis in environmental modelling under a change of spatial scale. *Nutrient Cycling in Agroecosystems 50*, 255-264.
- Hickler, T., Fronzek, S., Araujo, M.B., Schweiger, O., Thuiller, W., Sykes, M.T., 2009. An ecosystem model-based estimate of changes in water availability differs from water proxies that are commonly used in species distribution models. *Global Ecology and Biogeography 18*, 304-313.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D., 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology 12*, 450-455.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology 25*, 1965-1978.
- Hijmans, R.J., Graham, C.H., 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology 12*, 2272-2281.
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J., Huntley, B., 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 269*, 2163.
- Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Wintle, B.A., Moilanen, A., 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of applied Ecology 46*, 964-969.
- Hoff, C., Rambal, S., 2003. An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem. *Ann. For. Sci. 60*, 153-161.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Bohm, M., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Carpenter, K.E., Chanson, J., Collen, B., Cox, N.A., Darwall, W.R.T., Dulvy, N.K., Harrison, L.R., Katariya, V., Pollock, C.M., Quader, S., Richman, N.I., Rodrigues, A.S.L., Tognelli, M.F., Vie, J.C., Aguiar, J.M., Allen, D.J., Allen, G.R., Amori, G., Ananjeva, N.B., Andreone, F., Andrew, P., Ortiz, A.L.A., Baillie, J.E.M., Baldi, R., Bell, B.D., Biju, S.D., Bird, J.P., Black-Decima, P., Blanc, J.J., Bolanos, F., Bolivar, W., Burfield, I.J., Burton, J.A., Capper, D.R., Castro, F., Catullo, G., Cavanagh, R.D., Channing, A., Chao, N.L., Chenery, A.M., Chiozza, F., Clausnitzer, V., Collar, N.J., Collett, L.C., Collette, B.B., Fernandez, C.F.C., Craig, M.T., Crosby, M.J., Cumberlidge, N., Cuttelod, A., Derocher, A.E., Diesmos, A.C., Donaldson, J.S., Duckworth, J.W., Dutson, G., Dutta, S.K., Emslie, R.H., Farjon, A., Fowler, S., Freyhof, J., Garshelis, D.L., Gerlach, J., Gower, D.J., Grant, T.D., Hammerson, G.A., Harris, R.B., Heaney, L.R., Hedges, S.B., Hero, J.M., Hughes, B., Hussain, S.A., Icochea, J., Inger, R.F., Ishii, N., Iskandar, D.T., Jenkins, R.K.B., Kaneko, Y., Kottelat, M., Kovacs, K.M., Kuzmin, S.L., La Marca, E., Lamoreux, J.F., Lau, M.W.N., Lavilla, E.O., Leus, K., Lewison, R.L., Lichtenstein, G., Livingstone, S.R., Lukoschek, V., Mallon, D.P., McGowan, P.J.K., McIvor, A., Moehlman, P.D., Molur, S., Alonso, A.M., Musick, J.A., Nowell, K., Nussbaum, R.A., Olech, W., Orlov, N.L., Papenfuss, T.J., Parra-Olea, G., Perrin, W.F., Polidoro, B.A., Pourkazemi, M., Racey, P.A., Ragle, J.S., Ram, M., Rathbun, G., Reynolds, R.P., Rhodin, A.G.J., Richards, S.J., Rodriguez, L.O., Ron, S.R., Rondinini, C., Rylands, A.B., de Mitcheson, Y.S., Sanciangco, J.C., Sanders, K.L., Santos-Barrera, G., Schipper, J., Self-Sullivan, C., Shi, Y.C., Shoemaker, A., Short, F.T., Sillero-Zubiri, C., Silvano, D.L., Smith, K.G., Smith, A.T., Snoeks, J., Stattersfield, A.J., Symes, A.J., Taber, A.B., Talukdar, B.K., Temple, H.J., Timmins, R., Tobias, J.A., Tsytulina, K., Tweddle, D., Ubeda, C., Valenti, S.V., van Dijk, P.P., Veiga, L.M., Veloso, A., Wege, D.C., Wilkinson, M., Williamson, E.A., Xie, F., Young, B.E., Akcakaya, H.R., Bennun, L., Blackburn, T.M., Boitani, L., Dublin, H.T., da Fonseca, G.A.B., Gascon, C., Lacher, T.E., Mace, G.M., Mainka, S.A., McNeely, J.A., Mittermeier, R.A., Reid, G.M., Rodriguez, J.P., Rosenberg, A.A., Samways, M.J., Smart, J., Stein, B.A., Stuart, S.N., 2010. The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science 330*, 1503-1509.

- Hofierka, J., Suri, M., 2002. The solar radiation model for Open source GIS: implementation and applications (2002). Open source GIS - GRASS User conference 2002, trento, Italy.
- Holsten, A., Vetter, T., Vohland, K., & Krysanova, V., 2009. Impact of climate change on soil moisture dynamics in Brandenburg with a focus on nature conservation areas. *Ecological Modelling*, 220, 2076-2087.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M., 2002. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5, 525-530.
- Horsch, B., 2003. Modelling the spatial distribution of montane and subalpine forests in the central Alps using digital elevation models. *Ecological Modelling* 168, 267-282.
- Huang, S.L., Connaughton, Z., Potter, C.S., Genovese, V., Crabtree, R.L., Fu, P.D., 2009. Modeling near-surface air temperature from solar radiation and lapse rate: new development of short-term monthly and daily approach. *Physical Geography* 30, 517-527.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 56-61.
- Huld, T.A., Šúri, M., Dunlop, E.D., 2003. GIS-based Estimation of Solar Radiation and PV Generation in Central and Eastern Europe on the Web., 9th EC-GI&GIS Workshop, Coruña (Spain).
- Huntley, B., 1991. How plants respond to climate change: Migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Ann. Bot.* 67, 15-22.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- IPCC, 2007. AR4 - Climate change 2007 : synthesis report. An Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Islam, N., Wallender, W.W., Mitchell, J.P., Wicks, S., Howitt, R.E., 2006. Performance evaluation of methods for the estimation of soil hydraulic parameters and their suitability in a hydrologic model. *Geoderma* 134, 135-151.
- Itenfisu, D., Elliott, R.L., Allen, R.G., Walter, I.A., 2003. Comparison of reference evapotranspiration calculations as part of the ASCE standardization effort. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering* 129, 440-448.
- Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., Peters, M., 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *For. Ecol. Manage.* 254, 390-406.
- Izenman, A.J., 1991. Recent developments in nonparametric density-estimation. *Journal of the American Statistical Association* 86, 205-224.
- Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E., & Schulze, E.D., 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389-411.
- Jacoby, G.C., D'Arrigo, R.D., 1997. Tree rings, carbon dioxide, and climatic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 8350-8353.
- Jamagne, M., Betremieux, R., Begon, J.C., Mori, A., 1977. Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. agro - INRA 127, 627-641.

- Jamagne, M., Montanarella, L., Daroussin, J., Eimberck, M., King, D., Lambert, J.J., Le Bas, C., Zdruli, P., 2001. Methodology and experience from the soil geographical database of Europe at 1:1,000,000 scale. *Options Méditerranéennes* 34, 27-52.
- Jandl, R., Neumann, M., Eckmullner, O., 2007. Productivity increase in Northern Austria Norway spruce forests due to changes in nitrogen cycling and climate. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 170, 157-165.
- Jenny, H., 1941. *Factors of soil formation, a system of quantitative pedology*. New-York.
- Jones, C., Lowe, J., Liddicoat, S., Betts, R., 2009. Committed terrestrial ecosystem changes due to climate change. *Nature Geoscience* 2, 484-487.
- Jones, P.D., Osborn, T.J., Briffa, K.R., 2001. The evolution of climate over the last millennium. *Science* 292, 662-667.
- Journel, A.G., Huijbregts, C.J., 1978. *Mining geostatistics*. Academic Press, London.
- Julia, M.F., Monreal, T.E., Jimenez, A.S.D., Melendez, E.G., 2004. Constructing a saturated hydraulic conductivity map of Spain using pedotransfer functions and spatial prediction. *Geoderma* 123, 257-277.
- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Jump, A.S., Penuelas, J., 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8, 1010-1020.
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Penuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12, 2163-2174.
- Kang, S.Y., Kim, S. and Lee, D., 2002. Spatial and temporal patterns of solar radiation based on topography and air temperature. *Canadian Journal of Forest Research Journal Canadien de la Recherche Forestiere*, 32(3): 487-497.
- Kalin, L., Hantush, M.H., 2006. Comparative assessment of two distributed watershed models with application to a small watershed. *Hydrological processes* 20, 2285-2307.
- Kang, S.Y., Kim, S., Lee, D., 2002. Spatial and temporal patterns of solar radiation based on topography and air temperature. *Canadian Journal of Forest Research Journal Canadien de la Recherche Forestiere* 32, 487-497.
- Kasten, F., Czeplak, G., 1980. Solar and terrestrial radiation dependent of the amount and type of cloud. *Solar energy* 24, 177-189.
- Katz, R.W., Brown, B.G., 1992. Extreme events in a changing climate – variability is more important than averages. *Climatic Change* 21, 289-302.
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115, 186-191.
- Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12, 334-350.
- Keith, D.A., Akcakaya, H.R., Thuiller, W., Midgley, G.F., Pearson, R.G., Phillips, S.J., Regan, H.M., Araujo, M.B., Rebelo, T.G., 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4, 560-563.

- Kellermann, V.M., van Heerwaarden, B., Hoffmann, A.A., Sgro, C.M., 2006. Very low additive genetic variance and evolutionary potential in multiple populations of two rainforest *Drosophila* species. *Evolution* 60, 1104-1108.
- Kelly, A.E., Goulden, M.L., 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11823-11826.
- Kennedy, R.S.H. and Spiesa, T.A., 2004. Forest cover changes in the Oregon Coast Range from 1939 to 1993. *Forest ecology and management*, 200: 129-147.
- Keppel, G., Van Niel, K., Wardell-Johnson, G., Yates, C., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A., Hopper, S., Franklin, S., 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 21 393-404.
- Kerkhoff, A.J., Martens, S.N., Shore, G.A., Milne, B.T., 2004. Contingent effects of water balance variation on tree cover density in semiarid woodlands. *Global Ecology & Biogeography* 13, 237-246.
- Kharuk, V.I., Ranson, K.J., Im, S.T., Vdovin, A.S., 2010. Spatial distribution and temporal dynamics of high-elevation forest stands in southern Siberia. *Global Ecology and Biogeography* 19, 822-830.
- Kienast F., Zimmermann N., Wildi O., 2000. Scénarios d'évolution des aires de répartition des principales essences forestières en fonction des scénarios de changement climatique. - *Revue Forestiere Francaise*, vol. 2000, numéro spécial, pp. 99-119.
- King, D., Boureannane, H., Isambert, M., Macaire, J.J., 1999. Relationship of the presence of a non-calcareous clay-loam horizon to DEM attributes in a gently sloping area. *Geoderma* 89, 95-111.
- Klanderud, K., Birks, H.J.B., 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *Holocene* 13, 1-6.
- Kling, H., Nachtnebel, H.P., 2009. A spatio-temporal comparison of water balance modelling in an Alpine catchment. *Hydrological processes* 23, 997-1009.
- Koca, D., Smith, B., Sykes, M.T., 2006. Modelling regional climate change effects on potential natural ecosystems in Sweden. *Climatic Change* 78, 381-406.
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M.T., de Winter, W., 2010. Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change-Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *For. Ecol. Manage.* 259, 2213-2222.
- Krankina, O.N., Dixon, R.K., Kirilenko, A.P., Kobak, K.I., 1997. Global climate change adaptation: examples from Russian boreal forests. *Climatic Change* 36.
- Kreith, F., Kreider, J.F., 1978. *Principles of solar engineering*. Hemisphere Publishing Corp, Washington, D.C.
- Kremer A., 2000. Changements climatiques et diversité génétique. - *Revue Forestiere Francaise*, vol. LII, numéro spécial, pp. 91-97.
- Kumar, L., Skidmore, A.K., Knowles, E., 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science* 11, 475-497.
- Kumar, L., Skidmore, A., 2000. Radiation-vegetation relationships in a Eucalyptus forest. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 66, 193-204.
- Kuparinen, A., Savolainen, O., Schurr, F.M., 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *For. Ecol. Manage.* 259, 1003-1008.

- Kurz, W.A., Dymond, C.C., Stinson, G., Rampley, G.J., Neilson, E.T., Carroll, A.L., Ebata, T., Safranyik, L., 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452, 987-990.
- Lacambra, L.C.J., Andray, A.B., Santos Frances, F., 2010. Influence of the soil water holding capacity on the potential distribution of forest species. A case study: the potential distribution of cork oak (*Quercus suber* L.) in central-western Spain. *European Journal of Forest Research* 129, 111-117.
- Lacoste, A., Salanon, R., 1969. *Éléments de biogéographie et d'écologie*. France.
- Ladekarl, U.L., 1998. Estimation of the components of soil water balance in a Danish oak stand from measurements of soil moisture using TDR. *For. Ecol. Manage.* 104, 227-238.
- Lamarche, V.C.G., D.A. Fritts, H.C. Rose, H.R., 1984. Increasing carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science* 225, 1019-1021.
- Landmann, G., 1987. *Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme deforpa. Premier Rapport*, 82 pages.
- Landmann, G., 1991. *Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme deforpa. Deuxième Rapport*, 131 pages.
- Landmann G., Dupouey J.L., Badeau V., Lefevre Y., Breda N., Nageleisen L.M., Chuine I., F. L., 2008. Le hêtre face aux changements climatiques : le hêtre en France en 2100 : la portion congrue ? - *Forêt entreprise*, vol. 180, pp. 28-33.
- Landolt, E., 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich*.
- Lassueur, T., Joost, S. and Randin, C.F., 2006. Very high resolution digital elevation models: do they improve models of plant species distribution? *Ecological Modelling*, 198(2): 139-153.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O., 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. In: Futuyma, D.J., Shafer, H.B., Simberloff, D. (Eds.), *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41, pp. 321-350.
- Lawesson, J.E., 2000. Danish deciduous forest types. *Plant Ecology* 151, 199-221.
- Le Bas, King, D., Daroussin, J., 1997. A tool for estimating soil water available for plants using the 1:1,000,000 Scale soil geographical data base of Europe. INRA - SESCOF, Ardon.
- Le Meugnen P., Micas L., 2008. Bilan des dépérissements forestiers dans les Alpes-de-Haute-Provence. - *Forêt Méditerranéenne*, vol. 29, n° 2, pp. 177-182.
- LeBlanc, D., Terrell, M., 2001. Dendroclimatic analyses using thornthwaite-mather-type evapotranspiration models: a bridge between dendroecology and forest simulation models. *Tree-ring research* 57, 55-66.
- Lebourgeois, F., Lévy, G., Aussenac, G., Clerc, B., Willm, F., 1998. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Ann. Sci. For.* 55, 287-299.
- Lebourgeois, F., Jabiol, B., 2002. Enracinements comparés des chênes (sessile et pédonculé) et du hêtre sur différents matériaux. *Réflexions sur l'autécologie des essences. Revue Forestière Française* 54, 17-42.
- Lebourgeois, F., Bréda N., Ulrich E., A, G., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees Structure and Function* 19, 385-401.
- Lebourgeois, F., Piedallu, C., 2005. Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière. *Notions d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française* 57, 331-356.

- Lebourgeois, F., 2007. Climatic signal in annual growth variation of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) and Spruce (*Picea abies* Karst) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Ann. For. Sci.*
- Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., Ulrich, E., 2010a. Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. *International Journal of Biometeorology* 54, 563-581.
- Lebourgeois, F., Rathgeber, C., Ulrich, E., 2010b. Sensitivity of French temperature coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science* 21, 364-376.
- Leech, D.I., Crick, H.Q.P., 2007. Influence of climate change on the abundance, distribution and phenology of woodland bird species in temperate regions. *Ibis* 149, 128-145.
- Leenhardt, D., Voltz, M., Bornand, M., Webster, R., 1994. Evaluating Soil Maps for Prediction of Soil-Water Properties. *European Journal of Soil Science* 45, 293-301.
- Legay, M., Mortier, F., Lecreux, P., Cordonnier, T., 2007. Changement climatique et gestion forestière : tirons les premiers enseignements. *Rendez-Vous Techniques n°3 Hors-Série "Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques"*, 95-102.
- Lehmann A., Leathwick J.R., Overton J.M., 2002. Assessing New Zealand fern diversity from spatial predictions of species assemblages, *Biodiversity & Conservation* 11, 2217-2238.
- Lehmann, A., Leathwick, J.R., Overton, J.M., 2002. Assessing New Zealand fern diversity from spatial predictions of species assemblages. *Biodiversity & Conservation* 11, 2217-2238.
- Lemoine D., Cochard H., Granier A., 2002. Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L): evidence for a stomatal control of xylem embolism. - *Annals of Forest Science*, vol. 59, n° 1, 2002, pp. 19-27.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768-1771.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Pierrat, J.C., Bontemps, J.D., Dhote, J.F., 2009. Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography* 32, 765-777.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W., Svenning, J.C., 2010. Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography* 33, 295-303.
- Lewis, S.L., 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 361, 195-210.
- Li, W.D., Li, B.G., Shi, Y.C., Jacques, D., Feyen, J., 2001. Effect of spatial variation of textural layers on regional field water balance. *Water Resources Research* 37, 1209-1219.
- Liang, X., Guo, J.Z., Leung, L.R., 2004. Assessment of the effects of spatial resolutions on daily water flux simulations. *Journal of hydrology* 298, 287-310.
- Lin, H.S., Wheeler, D., Bell, J., Wilding, L., 2005. Assessment of soil spatial variability at multiple scales. *Ecological Modelling* 182, 271-290.
- Linares, J.C., Delgado-Huertas, A., Carreira, J.A., 2010. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo*-*Pinus halepensis* forest. *Climatic Change* DOI 10.1007/s10584-010-9878-6.

- Lindner, M., 2000. Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiol.* 20, 299-307.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., Marchetti, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259, 698-709.
- Lines, E.R., Coomes, D.A., Purves, D.W., 2010. Influences of Forest Structure, Climate and Species Composition on Tree Mortality across the Eastern US. *Plos One* 5.
- List, R.J., 1984. *Smithsonian Meteorological Tables*, 6th rev. ed. Smithsonian Institution, Washington DC, USA.
- Liu, B.Y., Jordan, R.C., 1960. The interrelationship and characteristic distribution of direct, diffuse and total solar radiation. *Solar Energy* 4, 1-19.
- Lloret, F., Siscart, D., Dalmases, C., 2004. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology* 10, 2092-2099.
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B., Ackerly, D.D., 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462, 1052-U1111.
- Lobo, J.M., Jimenez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17, 145-151.
- Lookingbill, T., Urban, D., 2004. An empirical approach towards improved spatial estimates of soil moisture for vegetation analysis. *Landscape Ecology*, 19, 417-433.
- Louw, J.H., Scholes, M., 2002. Forest site classification and evaluation: a South African perspective. *For. Ecol. Manage.* 171, 153-168.
- Lu, J.B., Sun, G., McNulty, S.G., Amatya, D.M., 2005. A comparison of six potential evapotranspiration methods for regional use in the southeastern United States. *Journal of the American Water Resources Association* 41, 621-633.
- Luoto, M., Heikkinen, R.K., Poyry, J., Saarinen, K., 2006. Determinants of the biogeographical distribution of butterflies in boreal regions. *Journal of Biogeography* 33, 1764-1778.
- Lutz, J.A., van Wageningen, J.W., Franklin, J.F., 2010. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park. *Journal of Biogeography* 37, 936-950.
- Maggini, R., Lehmann, A., Zimmermann, N.E., Guisan, A., 2006. Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. *Journal of Biogeography*.
- Manion, P., 1991. *tree disease concepts*. Upper Saddle River, NJ.
- Mann, M.E., Bradley, R.S., Hughes, M.K., 1999. Northern hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations. *Geophysical Research Letters* 26, 759-762.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Thuiller, W., 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15, 59-69.
- Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., Canellas, I., 2008. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees-Struct. Funct.* 22, 363-373.
- Martinez, C.J., Thepadia, M., 2010. Estimating Reference Evapotranspiration with Minimum Data in Florida. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering-Asce* 136, 494-501.

- Masson, V., Champeaux, J.L., Chauvin, F., Meriguet, C., Lacaze, R., 2003. A global database of land surface parameters at 1-km resolution in meteorological and climate models. *Journal of Climate* 16, 1261-1282.
- Matheron, G., 1963. Principals of geostatistics. *Economic geology* 58, 1246-1266.
- McBratney, A.B., Mendonca Santos, M.L., Minasny, B., 2003. On digital soil mapping. *geoderma* 117, 3-52.
- McCullagh, P. and Nelder, J.A., 1997. *Generalized linear models. Monographs on Statistics and Applied Probability, 37.* Chapman & Hall, London, UK, 511 pp.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1997. *Generalized linear models.* Chapman & Hall, London, UK.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yepez, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178, 719-739.
- McKenzie, N.J., Austin, M.P., 1993. *A Quantitative Australian Approach to Medium and Small-Scale Surveys Based on Soil Stratigraphy and Environmental Correlation.* *Geoderma* 57, 329-355.
- Meehl, G.A., Tebaldi, C., 2004. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* 305, 994-997.
- Meentemeyer, R.K., Moody, A., Franklin, J., 2001. Landscape-scale patterns of shrub-species abundance in California chaparral: The role of topographically mediated resource gradients. *Plant Ecology* 156, 19-41.
- Mencuccini, M., Grace, J., 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* 15, 1-10.
- Menzel, A., Fabian, P., 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397, 695.
- Mermoud, A., Xu, D., 2006. Comparative analysis of three methods to generate soil hydraulic functions. *Soil & Tillage Research* 87, 89-100.
- Messaoud, Y., Chen, H.Y.H., 2011. The Influence of Recent Climate Change on Tree Height Growth Differs with Species and Spatial Environment. *Plos One* 6.
- Mestre O, 2001. A correction model for homogenisation of long instrumental data series. In "Detecting and Modelling Regional Climate Change », Springer, Brunet India M, L'opez Bonillo D (eds.), Berlin, New York.
- Miller, J., Franklin, J., 2002. Modeling the distribution of four vegetation alliances using generalized linear models and classification trees with spatial dependence. *Ecological Modelling* 157, 227-247.
- Milne, B.T., Gupta, V.K., Restrepo, C., 2002. A scale invariant coupling of plants, water, energy and terrain. *Ecoscience* 9, 191-199.
- Minasny, B., McBratney, A.B., 2003. Integral energy as a measure of soil-water availability. *Plant and Soil* 249, 253-262.
- Minasny, B., McBratney, A.B., 2007. Spatial prediction of soil properties using EBLUP with the Matern covariance function. *Geoderma* 140, 324-336.
- Mitchell T.D., Carter T.R., Jones P.D., Hulme M., New M., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). - Tyndall center working paper n°55, pp. 1-25.

- Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M., New, M., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe : the observed record (1901-2000) and 13 scenarios (2001-2100). Tyndall Centre Working Paper 55, 1-25.
- Mitchell, T.D., Jones, P.D., 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25, 693-712.
- Mitsuda, Y., Ito, S., Sakamoto, S., 2007. Predicting the site index of sugi plantations from GIS-derived environmental factors in Miyazaki Prefecture. *Journal of Forest Research* 12, 177-186.
- Mo, X.G., Pappenberger, F., Beven, K., Liu, S.X., De Roo, A., Lin, Z.H., 2006. Parameter conditioning and prediction uncertainties of the LISFLOOD-WB distributed hydrological model. *Hydrological Sciences Journal-Journal Des Sciences Hydrologiques* 51, 45-65.
- Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., Mestre, O., 2002. Les changements climatiques en France au XXème siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, 45-56.
- Montgomery, D.C., Peck, E.A., 1992. *Introduction to linear regression analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- Moreau R., Schaeffer R., 1957. La descente du sapin dans le département du Doubs: phénomène naturel ou provoqué par l'homme ? - *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Doubs*, vol. 59, pp. 149-169.
- Morin, X., Lechowicz, M.J., 2008. Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters* 4, 573-576.
- 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.
- Morin, X., Roy, J., Sonie, L., Chuine, I., 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytol.* 186, 900-910.
- Moser, D., Dullinger, S., Englisch, T., Niklfeld, H., Plutzer, C., Sauberer, N., Zechmeister, H.G., Grabherr, G., 2005. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography* 32, 1117-1127.
- Mouelhi, S., Michel, C., Perrin, C., Andreassian, V., 2006. Stepwise development of a two-parameter monthly water balance model. *Journal of hydrology* 318, 200-214.
- Mueller, T.G., Pusuluri, N.B., Mathias, K.K., Cornelius, P.L., Barnhisel, R.I., Shearer, S.A., 2004. Map quality for ordinary kriging and inverse distance weighted interpolation. *Soil science society of America* 68, 2042-2047.
- Mummery, D., Battaglia, M., Beadle, C.L., Turnbull, C.R.A., McLeod, R., 1999. An application of terrain and environmental modelling in a large-scale forestry experiment. *Forest Ecology & Management* 118, 149-159.
- Neilson, R.P., 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications* 5, 362-385.
- Neilson, R.P., Pitelka, L.F., Solomon, A.M., Nathan, R., Midgley, G.F., Fragoso, J.M.V., Lishke, H., Thompson, K., 2005. Forecasting Regional to Global Plant Migration in Response to Climate Change. *BioScience* 55, 749-759.
- Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., Myneni, R.B., Running, S.W., 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300, 1560-1563.

- Nemes, A., Schaap, M.G., Wosten, J.H.M., 2003. Functional evaluation of pedotransfer functions derived from different scales of data collection. *Soil Science Society of America Journal* 67, 1093-1102.
- Nemes, A., Wosten, J.H.M., Bouma, J., Varallyay, G., 2006. Soil water balance scenario studies using predicted soil hydraulic parameters. *Hydrological Processes* 20, 1075-1094.
- Nepstad, D.C., Stickler, C.M., Soares, B., Merry, F., 2008. Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 363, 1737-1746.
- New, M., Hulme, M., Jones, P., 1999. Representing twentieth-century space-time climate variability. Part I: Development of a 1961-90 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate* 12, 829-856.
- New, M., 2002. Climate change and water resources in the southwestern Cape, South Africa. *South African Journal of Science* 98, 369-376.
- New, M., Lister, D., Hulme, M., Makin, I., 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* 21, 1-25.
- Ni, J.A., 2011. Impacts of climate change on Chinese ecosystems: key vulnerable regions and potential thresholds. *Regional Environmental Change* 11, S49-S64.
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2000. A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology* 20, 1823-1841.
- Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., Svenning, J.C., 2009. Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 18, 437-449.
- Nowak, R.S., Ellsworth, D.S., Smith, S.D., 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytol.* 162, 253-280.
- Nyssonen, A., 1997. Forest research in finland. *Forestry* 70, 367-374.
- O'Brien, E.M., 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25, 379-398.
- O'Brien, E.M., Field, R., Whittaker, R.J., 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos* 89, 588-600.
- Odeh, I.O.A., McBratney, A.B., Chittleborough, D.J., 1994. Spatial Prediction of Soil Properties from Landform Attributes Derived from a Digital Elevation Model. *Geoderma* 63, 197-214.
- Ogle, K., Whitham, T.G., Cobb, N.S., 2000. Tree-ring variation in pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology* 81, 3237-3243.
- Ohmann, J.L., Gregory, M.J., 2002. Predictive mapping of forest composition and structure with direct gradient analysis and nearest-neighbor imputation in coastal Oregon, USA. *Can. J. For. Res* 32, 725-741.
- Oke, T.R., 1987. *Boundary layer climates*. Methuen, N.Y.
- O'Neill, S.J., Osborn, T.J., Hulme, M., Lorenzoni, I., Watkinson, A.R., 2008. Using expert knowledge to assess uncertainties in future polar bear populations under climate change. *Journal of applied Ecology* 45, 1649-1659.

- Openshaw, S., Taylor, P.J., 1981. The modifiable areal unit problem. In: Wrigley. In: Routledge and Kegan Paul, London (Eds.), *Quantitative Geography: A British View*, pp. 60–70.
- Orfanus, T., Mikulec, V., 2005. Regionalization of potential water storage capacity of agricultural landscape - a quantification of soil accumulation function. *Geophysical Research Abstracts* 7.
- Orfanus, T., Eitzinger, J., 2010. Factors influencing the occurrence of water stress at field scale. *Ecohydrology* 3, 478-486.
- Ozenda, P., 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Pachepsky, Y.A., Timlin, D.J., Rawls, W.J., 2001. Soil water retention as related to topographic variables. *Soil Science Society of America Journal* 65, 1787-1795.
- Palmer, W.C., 1965. *Meteorological drought*. Office of Climatology., Weather Bureau, Washington D.C.
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37, 637-669.
- Parmesan, C., 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13, 1860-1872.
- Pearman, P.B., Randin, C.F., Broennimann, O., Vittoz, P., van der Knaap, W.O., Engler, R., Le Lay, G., Zimmermann, N.E., Guisan, A., 2008. Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters* 11, 357-369.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., Berry, P.M., Harrison, P.A., 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling* 154, 289-300.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12, 361-371.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation* 123, 389-401.
- Pearson, R.G., Thuiller, W., Araujo, M.B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P., Lees, D.C., 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33, 1704-1711.
- Pedersen, B.S., 1998. Modeling tree mortality in response to short- and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling* 105(2-3), 347-351.
- Peng, C.H., 2000. From static biogeographical model to dynamic global vegetation model: a global perspective on modelling vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 135, 33-54.
- Penuelas, J., Boada, M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9, 131-140.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarres, J.F., Araujo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guenette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330, 1496-1501.

- Perring, F., 1960. Climatic gradients of chalk grassland. *Journal of Ecology* 48, 415–442.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., Reynolds, J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science (Washington)* 308, 1912-1915.
- Phillips, O.L., Aragao, L., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A., van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Banki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., de Oliveira, A.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jimenez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D.A., Nepstad, D., Patino, S., Penuela, M.C., Prieto, A., Ramirez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., ter Steege, H., Stropp, J., Vasquez, R., Zelazowski, P., Davila, E.A., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K.J., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio, E., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Cruz, A.P., Pitman, N.C.A., Vargas, P.N., Ramirez-Angulo, H., Rudas, A., Salamao, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323, 1344-1347.
- Picon, C., Guehl, J.M., Aussenac, G., 1996. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO₂ and drought. *Ann. Sci. For.* 53, 431-446.
- Piedallu, C., Gégout, J.C., Cornu, J.F., Cluzeau, C., 2006. Cartographie prédictive des stations forestières du massif vosgien, élaboration, validation et applications. *Engref*, p. 95.
- Piedallu, C., Gégout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Ann. For. Sci.* 64, 899-909;
- Piedallu C., Lebourgeois F., Gégout J.C., Seynave I., Vepierre R., Cluzeau C., Nedelcheva T., Bruno E., Badeau V., 2007. Développement, spatialisation, et validation d'indices bioclimatiques. -: ENGREF-IFN-INRA. - 85 p + annexes.
- Piedallu, C., Gégout, J., 2008. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology* 148, 1696-1706;
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., Lebourgeois, F., Bertrand, R., 2009. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française* LXI -6, 567-593 ;
- Piedallu, C., Kochert, T., Riofrio-Dillon, G., Staub, J., Messant, D., Asael, S., Serrate, D., Perez, V., Pierrat, J., Jabiol, B., Lecocq, M., Frémont, J., 2010. Projet 8 de la politique de qualité PEFC Lorraine 2007-2012« Assurer une récolte raisonnée des rémanents en forêt ». In: final, R. (Ed.). Agroparistech, centre de Nancy - ONF, DT Lorraine, Nancy, France, p. 46.
- Piedallu, C., Gégout, J.C., Bruand, A., Seynave, I., 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. *Geoderma* 160, 355-366;
- Piedallu, C., Gégout J.C., Perez V., Lebourgeois F., in prep.. Soil water balance improves determination of the distribution patterns of hygrophilous and xerophilous tree species.
- Pierce, K.B., Lookingbill, T. and Urban, D., 2005. A simple method for estimating potential relative radiation (PRR) for landscape-scale vegetation analysis. *Landscape Ecology*, 20(2): 137-147.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Ann. For. Sci.* 62, 761-770.
- Pinto, P., Gégout, J.C., Hervé, J.C., Dhôte, J.F., 2007. Changes in environmental drivers of *Abies alba* growth in Vosges Mountains during the twentieth century. *Global Ecology and Biogeography*.

- Pinto, P., Piedallu, C., Pierrat, J.C., Gégout, J.C., 2008. Modelling actual and potential distribution of tree species of temperate Chilean forests associated to the climatic change. 51st Annual Conference of the International Association of Vegetation Science (IAVS). Stellenbosch, South Africa, .
- Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M., 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14, 1265-1281.
- Platts, P.J., Ahrends, A., Gereau, R.E., McClean, C.J., Lovett, J.C., Marshall, A.R., Pellikka, P.K.E., Mulligan, M., Fanning, E. & Marchant, R., 2010. Can distribution models help refine inventory-based estimates of conservation priority? A case study in the Eastern Arc forests of Tanzania and Kenya. *Diversity and Distributions*, 16, 628-642.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A.M., 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19, 117-134.
- Pyatt, D.G., 1997. A site classification for scottish native woodlands. *Botanical Journal of Scotland* 49, 455-467.
- Rambal, S., 1984. Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L evergreen scrub. *Oecologia* 62, 18-25.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1989. Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 1 : plaines et collines. Institut pour le Développement, Paris.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., 1993. Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 2 : montagnes. Institut pour le Développement, Paris.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., C., G., 2008. Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 3 : région méditerranéenne. Institut pour le Développement, Paris.
- Randin, C.F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Zappa, M., Guisan, A., 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space ? *Journal of Biogeography*.
- Randin, C.F., Engler, R., Normand, S., Zappa, M., Zimmermann, N.E., Pearman, P.B., Vittoz, P., Thuiller, W., Guisan, A., 2009. Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* 15, 1557-1569.
- Rawls, W.J., Pachepsky, Y., Shen, M.H., 2001. Testing soil water retention estimation with the MUUF pedotransfer model using data from the southern United States. *Journal of Hydrology* 251, 177-185.
- Rawls, W.J., Pachepsky, Y.A., 2002. Using field topographic descriptors to estimate soil water retention. *Soil Science* 167, 423-435.
- Ray, D., K., R., Slade, J., S., H., 1998. A spatial solution to ecological Site Classification for British Forestry using Ecosystem management decision support. 3rd International GeoComputation Conference, Bristol University.
- Redding, T.E. & Devito, K.J., 2008. Lateral flow thresholds for aspen forested hillslopes on the Western Boreal Plain, Alberta, Canada. *Hydrological Processes*, 22, 4287-4300.
- Reed, S., Koren, V., Smith, M., Zhang, Z., Moreda, F., Seo, D.J., Participants, D., 2004. Overall distributed model intercomparison project results. *Journal of hydrology* 298, 27-60.
- Reichstein, M., Ciais, P., Papale, D., Valentini, R., Running, S., Viovy, N., Cramer, W., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Bernhofer, C., Buchmann, N., Carrara, A., Grunwald, T., Heimann, M., Heinesch,

- B., Knohl, A., Kutsch, W., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Pilegaard, K., Pumpanen, J., Rambal, S., Schaphoff, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Vesala, T., Zhao, M., 2007a. Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modelling analysis. *Global Change Biology* 13, 634-651.
- Reichstein, M., Papale, D., Valentini, R., Aubinet, M., Bernhofer, C., Knohl, A., Laurila, T., Lindroth, A., Moors, E., Pilegaard, K., Seufert, G., 2007b. Determinants of terrestrial ecosystem carbon balance inferred from European eddy covariance flux sites. *Geophysical Research Letters* 34.
- Reuter, H.I., Kersebaum, K.C., Wendroth, O., 2005. Modelling of solar radiation influenced by topographic shading - evaluation and application for precision farming. *Physics and Chemistry of the Earth* 30, 143-149.
- Rich, P., Hetrick, W., Savings, S., 1995. Modelling topographical influences on solar radiation : manual for the solarflux model. Los alamos national laboratories, los alamos.
- Richard, J., 2011. Caractérisation de la contrainte hydrique des sols à l'aide de cartes numériques pour prendre en compte les effets potentiels du changement climatique dans les catalogues de stations forestières - Applications aux plateaux calcaires de Lorraine et de Bourgogne -. Rapport de stageFIF3, Agroparistech-Engref, Nancy, France.
- Richards, L., 1941. Hydraulics of water in unsaturated soils. *Agricultural engineering* 22.
- Richerson, P.J., Lum, K.-L., 1980. Patterns of plant species diversity in California : relation to weather and topography. *American Naturalist* 116, 504-536.
- Rickebusch, S., Lischke, H., Bugmann, H., Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2007. Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data. *For. Ecol. Manage.* 246, 251-263.
- Riordan, E.C., Rundel, P.W., 2009. Modelling the distribution of a threatened habitat: the California sage scrub. *Journal of Biogeography* 36, 2176-2188.
- Riou-Nivert, P., 2008. Changement climatique, préparer l'avenir. *Forêt entreprise* 182, 17-29.
- Riou-Nivert, P., Landmann, G., Dupouey, J.L., Badeau, V., Lefevre, Y., Breda, N., Nageleisen, L.M., Chuine, I., Lebourgeois, F., Gaudin, S., Kremer, A., Six, S., Garbaye, J., Formery, T., 2008. Dossier: Climatic change - questions from silviculturists and replies from researchers. *Forêt-Entreprise*, 11-45.
- Ritchie, J.T., 1998. Soil water balance and plant water stress. In: Tsuji, G.Y., Hoogenboom, G., Thornton, P. K. Eds (Ed.), *Understanding options for agricultural production*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Roman-amat B., 2007. Préparer les forêts françaises au changement climatique : Rapport à MM les Ministres de l'Agriculture et de la Pêche et de l'Ecologie, du Développement et de l'Aménagement Durables. - 124.
- Romano, N., Santini, A., 1997. Effectiveness of using pedo-transfer functions to quantify the spatial variability of soil water retention characteristics. *Journal of Hydrology* 202, 137-157.
- Romano, N., Santini, A., 2002. Water retention and storage: Field. In: J.H. Dane and G.C. Topp, e. (Ed.), *Methods of Soil Analysis Part 4, Physical Methods*. Madison, WI, USA., pp. 721-738.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. - Fingerprints of global warming on wild animals and plants. - *Nature*, vol. 421, n° 6918, 2003, pp. 57-60.
- Rorison, I.H., Sutton, F., Hunt, R., 1986. Local climate, topography and plant growth in Lathkill-Dale NNR 1. A 12 year summary of solar radiation and temperature. *Plant Cell and Environment* 9, 49-56.

- Rosenbaum, M., Söderström, M., 2003. Geostatistics as an aid to mapping, In *1996 ESRI European User Conference*, London, UK.
- Rosenberry, D.O., Stannard, D.I., Winter, T.C., Martinez, M.L., 2004. Comparison of 13 equations for determining evapotranspiration from a prairie wetland, cottonwood lake area, north dakota, USA. *Wetlands* 24, 483-497.
- Rosenzweig, M.L., 1991. Habitat selection and population interactions. The search for mechanism. *American Naturalist* 137, S5-S28.
- Rouault, G., Candau, J.N., Lieutier, F., Nageleisen, L.M., Martin, J.C., Warzee, N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Ann. For. Sci.* 63, 613-624.
- Rubio, C.M., Llorens, P., Gallart, F., 2008. Uncertainty and efficiency of pedotransfer functions for estimating water retention characteristics of soils. *European Journal of Soil Science* 59, 339-347.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J., Gcte, N., 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126, 543-562.
- Sack, L., 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107, 110-127.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science (Washington)* 287.
- Sanz-Elorza, M., Dana, E.D., Gonzalez, A., Sobrino, E., 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Ann. Bot.* 92, 273-280.
- Satterlund, D.R. and Means, J.E., 1978. Estimating solar radiation under variable cloud conditions. *Forest science*, 24: 363-373.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, B., Ryan, M.G., Vourlitis, G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol.* 149, 369-399.
- Schaap, M.G., Leij, F.J., van Genuchten, M.T., 2001. ROSETTA: a computer program for estimating soil hydraulic parameters with hierarchical pedotransfer functions. *Journal of Hydrology* 251, 163-176.
- Schwartz, M.W., Iverson, L.R., Prasad, A.M., 2001. Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio using current habitat availability and climatic forcing. *Ecosystems* 4.
- Schwarz, P.A.F., T.J. Dawson, T.E., 1997. Seasonal air and soil temperature effects on photosynthesis in red spruce (*Picea rubens*) saplings. *Tree Physiol.* 17(3), 187-194.
- Schwarzel, K., Feger, K.H., Hantzel, J., Menzer, A., Spank, U., Clausnitzer, F., Kostner, B., Bernhofer, C., 2009a. A novel approach in model-based mapping of soil water conditions at forest sites. *For. Ecol. Manage.* 258, 2163-2174.
- Schwarzel, K., Menzer, A., Clausnitzer, F., Spank, U., Hantzel, J., Grunwald, T., Kostner, B., Bernhofer, C., Feger, K.H., 2009b. Soil water content measurements deliver reliable estimates of water fluxes: A comparative study in a beech and a spruce stand in the Tharandt forest (Saxony, Germany). *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 1994-2006.

- Scull, P., Franklin, J., Chadwick, O.A., McArthur, D., 2003. Predictive soil mapping: a review. *Progress in Physical Geography* 27, 171-197.
- Seidl, R., Rammer, W., Lexer, M.J., 2011. Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41, 694-706.
- Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C., Dhote, J.F., Drapier, J., Bruno, E., Dume, G., 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Can. J. For. Res* 35.
- Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C., Dhote, J.F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography* 35, 1851-1862.
- Siles, G., Alcantara, J.M., Rey, P.J., Bastida, J.M., 2010. Defining a Target Map of Native Species Assemblages for Restoration. *Restoration Ecology*, 18, 439-448.
- Sinowski, W., Scheinost, A.C., Auerswald, K., 1997. Regionalization of soil water retention curves in a highly variable soilscape .2. Comparison of regionalization procedures using a pedotransfer function. *Geoderma* 78, 145-159.
- Sitch, S., Huntingford, C., Gedney, N., Levy, P.E., Lomas, M., Piao, S.L., Betts, R., Ciais, P., Cox, P., Friedlingstein, P., Jones, C.D., Prentice, I.C., Woodward, F.I., 2008. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Global Change Biology* 14, 2015-2039.
- Smithwick, E.A.H., Mack, M.C., Turner, M.G., Chapin, F.S., Zhu, J., Balser, T.C., 2005. Spatial heterogeneity and soil nitrogen dynamics in a burned black spruce forest stand: distinct controls at different scales. *Biogeochemistry* 76, 517-537.
- Soulé, P.T., Knapp, P.A., 2006. Radial growth rate increases in naturally occurring ponderosa pine trees: a late-20th century CO₂ fertilization effect? *New Phytol.* 171, 379-390.
- Spiecker, H.M., K. Kohl, M. Untheim, H., 1996. Growth trends of European Forest. Studies from 12 countries. European Forest Institute Research Report N°5, 372 p.
- Spiecker, H., 2002. Tree rings and forest management in Europe. *Dendrochronologia* 20, 191-202.
- Stahl, K., Moore, R.D., Floyer, J.A., Asplin, M.G., McKendry, I.G., 2006. Comparison of approaches for spatial interpolation of daily air temperature in a large region with complex topography and highly variable station density. *Agricultural and Forest Meteorology* 139, 224-236.
- Stephenson, N.L., 1990. Climatic control of vegetation distribution: The role of the water balance. *The American Naturalist* 135, 649-670.
- Stephenson, N.L., 1998. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography* 25, 855-870.
- Stork, N.E., Coddington, J.A., Colwell, R.K., Chazdon, R.L., Dick, C.W., Peres, C.A., Sloan, S., Willis, K., 2009. Vulnerability and Resilience of Tropical Forest Species to Land-Use Change. *Conservation biology* 23, 1438-1447.
- Sturm, M., Racine, C., Tape, K., 2001. Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411, 546-547.
- Sutherst, R.W., Maywald, G.F., Bourne, A.S., 2007. Including species interactions in risk assessments for global change. *Global Change Biology* 13, 1843-1859.

- Svenning, J.C., 2003. Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters* 6, 646-653.
- Svenning, J.C., Skov, F., 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7, 565-573.
- Svenning, J.C., Normand, S., Kageyama, M., 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96, 1117-1127.
- Swetnam, T.W.B., J.L., 1998. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. *Journal of Climate* 11, 3128-3147.
- Swets J.A., 1988. Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. *Science*, vol. 240, n° 4857. pp. 1285-1293.
- Sykes, M.T., Prentice, I.C., Cramer, W., 1996. A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23, 203-233.
- Tabari, H., 2010. Evaluation of Reference Crop Evapotranspiration Equations in Various Climates. *Water Resources Management* 24, 2311-2337.
- Tabor, K., Williams, J.W., 2010. Globally downscaled climate projections for assessing the conservation impacts of climate change. *Ecological Applications* 20, 554-565.
- Tang, G.P., Beckage, B., 2010. Projecting the distribution of forests in New England in response to climate change. *Diversity and Distributions* 16, 144-158.
- Tappeiner, U., Tasser, E. and Tappeiner, G., 1998. Modelling vegetation patterns using natural and anthropogenic influence factors: preliminary experience with a GIS based model applied to an Alpine area. *Ecological Modelling*, 113(1-3): 225-237.
- Tatarinov, F., Bochkarev, Y., Oltchev, A., Nadezhdina, N., Cermak, J., 2005. Effect of constrating water supply on the diameter growth of norway spruce and aspen in mixed stands: a case study from the southern Russian taiga. *Ann. For. Sci.* 62, 807-816.
- Teepe, R., Dilling, H., Beese, F., 2003. Estimating water retention curves of forest soils from soil texture and bulk density. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 166, 111-119.
- ter Braak, C.J.F., Looman, C.W.N., 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* 65, 3-11.
- Thabet, A., Vennetier, M., Gadbin-Henry, C., Denelle, N., Roux, M., Caraglio, Y., Vila, B., 2009. Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. *Trees-Struct. Funct.* 23, 843-853.
- Thauvin, G., 2011. Essai de détermination des causes de dépérissements du Pin sylvestre et du Sapin pectiné à l'échelle de la France et des Alpes-Maritimes. Rapport de stage FIF3, Agroparistech-Engref, Nancy, France, p. 113 p.
- Theurillat, J.P., Guisan, A., 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change* 50.
- Theurillat, J.P., Schlusser, A., 2000. Phenology and distribution strategy of key plant species within the subalpine-alpine ecocline in the Valaisan Alps (Switzerland). *Phytocoenologia* 30, 439-456.

- Thomas, A.L., Gégout, J.C., Landmann, G., Dambrine, E., King, D., 2002. Relation between ecological conditions and fir decline in a sandstone region of the Vosges mountains (northeastern France). *Ann. For. Sci.* 59, 265-273.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Thompson, J.A., Bell, J.C., Butler, C.A., 2001. Digital elevation model resolution: effects on terrain attribute calculation and quantitative soil-landscape modeling. *Geoderma* 100, 67-89.
- Thornthwaite, C.W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38, 55-94.
- Thornthwaite, C.W., Mather, J.R., 1955. The water balance. Laboratory of Climatology, Publication in Climatology. n°8.
- Thornthwaite, C.W., Mather, J.R., 1957. Instructions and Tables for Computing Potential Evapotranspiration and the water balance. Laboratory of Climatology, Publication in Climatology, Volume X.
- Thornton, P.E., Hasenauer, H., White, M.A., 2000. Simultaneous estimation of daily solar radiation and humidity from observed temperature and precipitation: An application over complex terrain in Austria. *Agricultural and Forest Meteorology* 104, 255-271.
- Thornton, P.E., Running, S.W., White, M.A., 1997. generating surfaces of daily meteorological variables over larges regions of complex terrain. *Journal of hydrology* 190, 214-251.
- Thuiller W., 2003. BIOMOD: Optimising predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. - *Global Change Biology*, vol. 9, pp. 1353-1362.
- Thuiller, W., Vayreda, J., Pino, J., Sabate, S., Lavorel, S., Gracia, C., 2003. Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography* 12, 313-325.
- Thuiller, W., 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10, 2020-2027.
- Thuiller, W., Araujo, M.B., Pearson, R.G., Whittaker, R.J., Brotons, L., Lavorel, S., 2004. Uncertainty in predictions of extinction risk. *Nature* 430, 34.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., 2005a. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology & Biogeography* 14, 347-357.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005b. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 8245-8250.
- Thuiller W., 2007. Biodiversity - Climate change and the ecologist. - *Nature*, vol. 448, n° 7153, pp. 550-552.
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgely, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 137-152.
- Tietje, O., Tapkenhinrichs, M., 1993. Evaluation of Pedo-Transfer Functions. *Soil Science Society of America Journal* 57, 1088-1095.
- Timbal J., Aussenac G., 1996. An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. - *Annales des Sciences Forestières*, vol. 53, pp. 649-661.

- Ting, S., Hartley, S., Burns, K.C., 2008. Global patterns in fruiting seasons. *Global Ecology and Biogeography* 17, 648-657.
- Turc, L., 1955. Le bilan d'eau des sols : relations entre les précipitations l'évaporation et l'écoulement. *Annales Agronomiques* 6, 1-131.
- Turc, L., 1961. Evaluation des besoins en eau d'irrigation et évaporation potentielle. *Annales agronomiques* 12, 13-49.
- Turner, B.L., Kasperson, R.E., Matson, P.A., McCarthy, J.J., Corell, R.W., Christensen, L., Eckley, N., Kasperson, J.X., Luers, A., Martello, M.L., Polsky, C., Pulsipher, A., Schiller, A., 2003. A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 8074-8079.
- Turner, M.G., Gergel, S.E., Dixon, M.D., Miller, J.R., 2004. Distribution and abundance of trees in floodplain forests of the Wisconsin River: Environmental influences at different scales. *Journal of vegetation science* 15, 729-738.
- Twarakavi, N.K.C., Sakai, M., Simunek, J., 2009. An objective analysis of the dynamic nature of field capacity. *Water Resources Research* 45.
- Untheim, H., 1996. Has site productivity changed ? a case study in the Eastern Swabian Alb, Germany. *European Forest Institute Research. Report No 5 Growth trends in European Forests*, 133-148.
- Utset, A., Lopez, T., Diaz, M., 2000. A comparison of soil maps, kriging and a combined method for spatially predicting bulk density and field capacity of ferralsols in the Havana-Matanzas Plain. *Geoderma* 96, 199-213.
- Van Alphen, B.J., Booltink, H.W.G., Bouma, J., 2001. Combining pedotransfer functions with physical measurements to improve the estimation of soil hydraulic properties. *Geoderma* 103, 133-147.
- Van Dam, O., 2001. Forest filled with gaps : effects of gap size on water and nutrient cycling in tropical rain forest : a study in Guyana. *Université d'Utrecht*, p. 208.
- Van Genuchten, M.T., 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 892-898.
- Van Horn, B., 2002. Approaches to habitat modelling: the tensions between pattern and process and between specificity and generality. In: eds Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Haufler, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A. & Samson, F.B. (Eds.), *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*, . Island Press,
- Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Byrne, J.C., Daniels, L.D., Franklin, J.F., Fule, P.Z., Harmon, M.E., Larson, A.J., Smith, J.M., Taylor, A.H., Veblen, T.T., 2009. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science* 323, 521-524.
- Vanderlinden, K., Giraldez, J.V., Van Meirvenne, M., 2005. Soil water-holding capacity assessment in terms of the average annual water balance in Southern Spain. *Vadose Zone Journal* 4, 317-328.
- Vennetier, M., Ripert, C., 2009. Forest flora turnover with climate change in the Mediterranean region: A case study in Southeastern France. *For. Ecol. Manage.* 258, S56-S63.
- Vereecken, H., Maes, J., Feyen, J., Darius, P., 1989. Estimating the soil moisture retention characteristic from texture, bulk density, and carbon content. *Soil Science* 148, 389-403.
- Vicente, M.A., Gallardo, J.F., Moreno, G., Gonzalez, M.I., 2003. Comparison of soil water-contents as measured with a neutron probe and time domain reflectometry in a Mediterranean forest ("Sierra de Gata", Central Western Spain). *Ann. For. Sci.* 60, 185-193.

- Vidal, J.P., Martin, E., Franchisteguy, L., Baillon, M., Soubeyrou, J.M., 2010a. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology* 30, 1627-1644.
- Vidal, J.P., Martin, E., Franchisteguy, L., Habets, F., Soubeyrou, J.M., Blanchard, M., Baillon, M., 2010b. Multilevel and multiscale drought reanalysis over France with the Safran-Isba-Modcou hydrometeorological suite. *Hydrology and Earth System Sciences* 14, 459-478.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhote, J.F., 2010. Mortality of silver fir and Norway Spruce in the Western Alps - a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Ann. For. Sci.* 67.
- Villiers, T., 2011. Cartographie prédictive à haute résolution spatiale de la réserve utile maximale du sol dans le Nord-Est de la France. Rapport de stage FIF3, Agroparistech-Engref, Nancy, France, p. 69.
- Vincke, C., Delvaux, B., 2005. Porosity and available water of temporarily waterlogged soils in a *Quercus robur* (L.) declining stand. *Plant and Soil* 271, 189-203.
- Vittoz, P., Bodin, J., Ungricht, S., Burga, C.A., Walther, G.R., 2008. One century of vegetation change on Isla Persa, a nunatak in the Bernina massif in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science* 6, 671-680.
- Vittoz, P., Engler, R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117, 109-124.
- Viviroli, D., Mittelbach, H., Gurtz, J. & Weingartner, R., 2009. Continuous simulation for flood estimation in ungauged mesoscale catchments of Switzerland - Part II: Parameter regionalisation and flood estimation results. *Journal of Hydrology* 377, 208-225.
- Viviroli, D., Zappa, M., Gurtz, J., Weingartner, R., 2009. An introduction to the hydrological modelling system PREVAH and its pre- and post-processing-tools. *Environmental Modelling & Software* 24, 1209-1222.
- Voelker, S.L., Muzika, R.M., Guyette, R.P., Stambaugh, M.C., 2006. Historical CO₂ growth enhancement declines with age in *Quercus* and *Pinus*. *Ecological Monographs* 76, 549-564.
- Voltz, M., Goulard, M., 1994. spatial interpolation of soil moisture retention curves *Geoderma* 62, 109-123.
- Voltz, M., Lagacherie, P., Louchart, X., 1997. Predicting soil properties over a region using sample information from a mapped reference area. *European Journal of Soil Science* 48, 19-30.
- Von Humboldt, A., 1807. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer. Tübingen, 33 pp.
- Wackernagel, H., 2003. Multivariate geostatistics, an introduction with applications.
- Wagner, B., Tarnawski, V.R., Hennings, V., Müller, U., Wessolek, G., Plagge, R., 2001. Evaluation of pedo-transfer functions for unsaturated soil hydraulic conductivity using an independent data set. *Geoderma* 102, 275-297.
- Walker, M.D., Wahren, C.H., Hollister, R.D., Henry, G.H.R., Ahlquist, L.E., Alatalo, J.M., Bret-Harte, M.S., Calef, M.P., Callaghan, T.V., Carroll, A.B., Epstein, H.E., Jonsdottir, I.S., Klein, J.A., Magnusson, B., Molau, U., Oberbauer, S.F., Rewa, S.P., Robinson, C.H., Shaver, G.R., Suding, K.N., Thompson, C.C., Tolvanen, A., Totland, O., Turner, P.L., Tweedie, C.E., Webber, P.J., Wookey, P.A., 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 1342-1346.
- Walter, H., Walter, E., 1953. Das Gesetz der relativen Standortskonstanz: Das Wesen der Pflanzengesellschaften. Ber.

- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J., Hoegh-Goldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Walther, G.R., 1997. Long term changes in species composition of Swiss beech forests. *Annali di botanica* 55, 77-84.
- Walther, G.R., Berger, S., Sykes, M.T., 2005. An ecological 'footprint' of climate change. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 272, 1427-1432.
- Webb, T.I., Bartlein, P.J., 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 141-173.
- Wegehenkel, M., 2000. Test of a modelling system for simulating water balances and plant growth using various different complex approaches. *Ecological Modelling* 129, 39-64.
- Weisberg, S., 1980. *Applied linear regression*. Wiley, New York.
- Wielicki, B.A., Wong, T.M., Allan, R.P., Slingo, A., Kiehl, J.T., Soden, B.J., Gordon, C.T., Miller, A.J., Yang, S.K., Randall, D.A., Robertson, F., Susskind, J., Jacobowitz, H., 2002. Evidence for large decadal variability in the tropical mean radiative energy budget. *Science* 295, 841-844.
- Wiens, J.A., 2002. Predicting species occurrences: progress,
- Williams, A.P., Allen, C.D., Millar, C.I., Swetnam, T.W., Michaelsen, J., Still, C.J., Leavitt, S.W., 2010. Forest responses to increasing aridity and warmth in the southwestern United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 21289-21294.
- Williams, J.R., 1991. Runoff and water erosion. In: Hanks, R.J., Ritchie, J.T. Eds (Ed.), *Modeling plant and soil systems*. American Society of Agronomy, Madison, WI, USA, pp. 439-455.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A., Langham, G., 2008. Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *Plos Biology* 6, 2621-2626.
- Willis, K.J., Bhagwat, S.A., 2009. Biodiversity and Climate Change. *Science* 326, 806-807.
- Wilson, J.P., Gallant, J.C., 2000. *Terrain analysis, principles and applications*. John Wilay and sons.
- Wilson, S.M., Pyatt, D.G., Malcolm, D.C., 1998. Ecological site classification: Soil nutrient regime in British woodlands. *Scottish Forestry* 52, 86-92.
- Windeballe, B.S., Svenning, J.C., Balslev, H., 2004. The influence of past land-use on understory plant distributions in a near-natural deciduous forest in Denmark. *Nordic Journal of Botany* 23, 69-81.
- Woodall, C.W., Oswalt, C.M., Westfall, J.A., Perry, C.H., Nelson, M.D., Finley, A.O., 2009. An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *For. Ecol. Manage.* 257, 1434-1444.
- Wosten, J.H.M., Lilly, A., Nemes, A., Bas, C.I., 1999. Development and use of a database of hydraulic properties of European soils. *Geoderma* 90.
- Wösten, J.H.M., Pachepsky, Y.A., Rawls, W.J., 2001. Pedotransfer functions: bridging the gap between available basic soil data and missing soil hydraulic characteristics. *Journal of Hydrology (Amsterdam)* 251, 123-150.
- Wu, J., Norvell, W.A., Hopkins, D.G., Smith, D.B., Ulmer, M.G., Welch, R.M., 2003. Improved prediction and mapping of soil copper by kriging with auxiliary data for cation-exchange capacity. *Soil Science Society of America Journal* 67, 919-927.

- Wu, Z.T., Dijkstra, P., Koch, G.W., Penuelas, J., Hungate, B.A., 2011. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology* 17, 927-942.
- Wullschleger, S.D., Tschaplinski, T.J., Norby, R.J., 2002. Plant water relations at elevated CO₂ - implications for water-limited environments. *PCE* 25, 319-331.
- Xu, C., Gertner, G.Z., Scheller, R.M., 2009. Uncertainties in the response of a forest landscape to global climatic change. *Global Change Biology* 15, 116-131.
- Xystrakis, F., Matzarakis, A., 2011. Evaluation of 13 Empirical Reference Potential Evapotranspiration Equations on the Island of Crete in Southern Greece. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering-Asce* 137, 211-222.
- Yang, K., Koike, T. and Ye, B.S., 2006. Improving estimation of hourly, daily, and monthly solar radiation by importing global data sets. *Agricultural and Forest Meteorology*, 137(1-2): 43-55.
- Young, W., Brandis, K., Kingsford, R., 2006. Modelling monthly streamflows in two Australian dryland rivers: Matching model complexity to spatial scale and data availability. *Journal of hydrology* 331, 242-256.
- Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. *Forest Sci.* 39, 594-616.
- Zhang, L., Walker, G.R., Dawes, W.R., 2002. Water balance modelling : concepts and applications. Canberra, Australia, pp. 31-47.
- Zhang, L.J., Gove, J.H., Heath, L.S., 2005. Spatial residual analysis of six modeling techniques. *Ecological Modelling* 186.
- Zierl, B., 2001. A water balance model to simulate drought in forested ecosystems and its application to the entire forested area in Switzerland. *Journal of Hydrology (Amsterdam)* 242, 115-136.
- Zierl, B., Bugmann, H., 2007. Sensitivity of carbon cycling in the European Alps to changes of climate and land cover. *Climatic Change* 85, 195-212.
- Zimmermann, N.E. and Kienast, F., 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *Journal of Vegetation Science*, 10(4): 469-482.
- Zimmermann, N.E., Yoccoz, N.G., Edwards, T.C., Meier, E.S., Thuiller, W., Guisan, A., Schmatz, D.R., Pearman, P.B., 2009. Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 19723-19728.
- Zweifel, R., Zimmermann, D., Zeugin, F., Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* 57, 1445-1459.

Soil water balance mapping to characterize forest species growth and distribution in a climate change context

Numerous researches focus on species distribution shifts toward ecological conditions most suited to plants under climate change. Ecological indices used to characterize species ecology and to define their vulnerability over broad areas are often at coarse resolution and are determined by data availability. The aim of this work was to map soil water balance and its different components at a fine spatial resolution, and to evaluate their interest to model plant distribution and growth over the whole French forests.

We firstly modeled and mapped the solar radiation and the soil water holding capacity of forest soils. These data were combined with temperatures and precipitation to map the soil water balance. For solar radiation, the main results showed that this parameter is only accurately predicted at the French scale when cloudiness is taken into account. We also showed that soil water holding capacity can be mapped at the French scale using the basic information collected on numerous plots from the French national forest inventory. Values extracted from the soil water holding capacity map allowed predicting tree species growth with efficiency similar to values estimated on plots. We also demonstrated soil water balance is more efficient than climatic water balance or precipitation to model species distribution, mainly for hygrophilous and xerophilous species. These results suggest importance of available water could be underestimated when determining the ecological niche of species. These maps allow to improve species ecology knowledge and to help in the determination of their vulnerability area to climate change.

KEYWORDS : Solar radiation, Soil water holding capacity, Water balance, Predictive mapping, Species distribution modeling, Ecology.