







MÉMOIRE

Présenté par : CAKPO Coffi Belmys

Dans le cadre du

Master Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement

Mention : Sciences forestières, biologie et écologie pour la forêt, l'agronomie et la gestion des écosystèmes

Spécialité : Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes

Stage effectué du 02/02/2015 au 31/07/2015

À : L'institut National de la Recherche Agronomique (INRA- PACA)

Sur le thème : Etude du bilan hydrique en contexte forestier méditerranéen, approche par géophysique, traçage isotopique, modélisation écophysiologique - hydrosystème de Fontaine de Vaucluse.

Pour l'obtention du : DIPLÔME NATIONAL DE MASTER

Enseignant – tuteur responsable de stage : Bruno FERRY Maître de stage : Nicolas MARTIN et Hendrik DAVI

Soutenu le : 27/08/2015

Les opinions émises par les auteurs sont personnelles et n'engagent pas AgroParisTech.

Remerciements

À l'issue de ce travail multidisciplinaire, je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mes directeurs de mémoire : Nicolas Martin, Hendrik Davi et Simon Carrière pour leur encadrement, leur aide précieuse et conseil tant sur le plan professionnel que personnel. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude.

Merci à toute l'équipe EFDC pour leur attention et leur conseil et le personnel du laboratoire d'hydrogéochimie de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse en particulier Milanka, Roland, Michel et Marc LEBLANC directeur du laboratoire.

Tous mes remerciements au personnel des Unités Expérimentale et de Recherche des Forêts Méditerranéennes pour leur bonnes humeur et à Éric Rigolot directeur de l'Unité de recherche pour sons sens de l'écoute et ses encouragements.

Dédicace

Je dédie ce travail à toute la famille CAKPO.

Préambule

Le déroulement de ce projet interdisciplinaire de six mois peut se résumer en trois phases

Une phase de recherche et synthèse bibliographique, qui s'est principalement déroulée au début du stage et qui s'est poursuivi jusqu'à la période de rédaction.

Une phase de terrain durant laquelle j'ai pu me familiariser aux techniques de récolte et de mesure en écophysiologie (potentiel hydrique), en géophysique et en isotopie. J'ai participé à cinq campagnes de mesures géophysiques (trois campagnes de mesures électromagnétiques et deux campagnes de mesures de résistivité électriques). J'ai également participé à six campagnes de prélèvement des branches en vue des analyses isotopiques couplées aux campagnes de mesures de potentiel hydrique.

Une phase de laboratoire qui s'est déroulée au laboratoire d'hydrogéochimie de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse sur une période de quatre mois (3 à 4 jours par semaine d'extraction), au cours desquels je me suis familiarisé à la méthode d'extraction sous vide pour extraire l'eau du xylème.

Une phase de traitement de données écophysiologiques (potentiel hydrique) et isotopiques a été réalisée principalement durant la deuxième moitié du stage.



1 Table of Contents

Préambule	iii
1. Introduction	1
1. 2 Descriptions des Approches utilisées	
1.2.1 L'approche écophysiologique	
2. Matériels et méthodes	7
2.1. Sites d'études	7
2.1.2. Climat des sites	
2.2. Approche Écophysiologique	
2.3. Approche Géophysique	14
2.3.1. Principe de mesure	14
2.3.2. Stratégie d'échantillonnage	14
2.3.3. Appareil utilisé et traitement des donnés	
2.4. Approche Isotopique	
2.4.1. Stratégies d'échantillonnages	
Extraction de l'eau du xylème et de l'eau du sol	
2.4.3. Appareil utilisé l'analyse isotopique	
2.4.3.1. Principe de mesure	
2.4.3.2. Traitement des données	
4. Résultats	
4.1 Etat hydrique du sol et des espèces	
4.2. Analyse du comportement des espèces de Sapin pectiné de la relation Pmin et Pbase.	, Chêne vert et Hêtre à l'aide 25
4.3. Suivis géophysiques	
4.4. Suivis isotopiques	
4.3.1. Composition isotopique des sources d'eau pour la p	plante
4.3.2. Détermination des zones de prélèvement de l'eau d étudiées 29	es différentes espèces
5. Discussion	
Limites des méthodes utilisées	
Prélèvement de l'eau en profondeur et stratégies vis à vis de la	sécheresse

С	o-occurrences des espèces Hêtre et Sapin	39
6.	Conclusion et Perspectives	41
7.	Références Bibliographiquesxl	liii
Rés	umés	. a
Anr	iexes	I
5.	2 Annexe P-2	I
	5.2.1 Protocole de mesure du potentiel hydrique à l'aide de la chambre à pression (Scholander)	I

Liste des figures et tables

Fig.1 Analogie à la loi d'ohm

Fig. 2 La pression de turgescence dans la cellule

Fig. 3 : Plan du dispositif expérimental

Fig.4 : Diagramme ombrothermiques des sites

Fig.5 : Relation entre le potentiel hydrique foliaire de midi et le potentiel de base selon le modèle théorique

Fig. 6: présentation du site avec la carte de résistivité apparente.

Fig.7 : ligne d'extraction sous vide

Fig.8 Potentiel hydrique de base en fonction des espèces Chêne vert, Hêtre commun et Sapin pectiné.

Fig.9 Evolution temporelle de l'état hydrique du chêne vert et du sol sur la placette LSBB au cours des années 2014-2015

Fig.10 Variation temporelle du potentiel hydrique de base (Ψ_{sol}) mesuré sur les espèces Hêtre commun et Sapin pectinée au cours des années 2014-2015 sur la placette DVX5

Fig.11 Variation temporelle du potentiel hydrique minimal (Ψ_{feuille}) mesuré sur les espèces Hêtre commun et Sapin pectinée au cours des années 2014-2015 sur la placette DVX5

Fig.12 : Courbes de vulnérabilité à la cavitation représentant le pourcentage de perte de conductivité en fonction du potentiel hydrique du xylème

Fig13: Comportement des espèces à partir de la relation linéaire entre le potentiel minimum mesuré à midi solaire et le potentiel de base

Fig.14 Variation temporelle de la résistivité électrique de la placette LSBB (Rustrel)

Fig 15 Variation de la signature isotopique (en δ^{18} O et en δ^{2} H) des eaux superficielles et souterraines de la placette DVX5 (site de Ventoux) à trois saisons différentes.

Fig. 16 Variation de la signature isotopique (d018 et d2H) des eaux superficielles et souterraines de la placette LSBB (site de Rustrel) à trois saisons différentes

Fig 17 : isotopes stable des eaux souterraines, superficielles et des eaux du bois du Chêne vert.

Fig 18: isotopes stable des eaux souterraines, superficielles et des eaux du bois du Hêtre

Fig 19 : isotopes stable des eaux souterraines, superficielles et des eaux du bois du sapin.,

Fig.20 : Variation du δ^2 H et du δ^{18} O en fonction des eaux du bois (branches de lumière et branches d'ombre des espèces Hêtre et Sapin) et des eaux superficielles et souterraines.

Fig21 : Variation du δ^2 H et du δ^{18} O en fonction des eaux du bois (branches de lumière et branches d'ombre de l'espèce Chêne vert) et des eaux superficielles et souterraines.

Fig.22 : Ecarts des signatures isotopiques des espèces Hêtre et Sapin par rapport à l'eau souterraine

Fig 23 : positionnement des espèces Hêtre et sapin sur la droite météorique

Fig 24 : proportion d'eau du xylème des espèces Hêtre et sapin issue de l'analyse bayésienne

Fig 25 proportion d'eau du xylème du Chêne vert issue de l'analyse bayésienne

Tab.1 : Localisation et caractéristiques des sites

Tab .2 : description des placettes à partir des indices forestiers

Tab.3 : caractéristiques climatiques des placettes

Tab.4 : caractéristiques pédologiques des placettes

Tab. 5: variables écophysiologiques utilisées

Tab.6 : résumé bibliographique sur les dimensions spatiales que peuvent occuper les espècesHêtre, Sapin et Chêne vert.

1. Introduction

Le bassin méditerranéen est une région soumise à de fréquentes sécheresses (Hoerling et al. 2012). Les prévisions pour les prochaines décennies suggèrent une augmentation de la température de 2°C à l'échelle du globe avec une hausse particulièrement forte dans le bassin méditerranéen (Diffenbaugh & Giorgi 2012; IPCC 2014) et une baisse des précipitations de 10 à 30% (Milly et al. 2005; IPCC 2014). Giorgi (2006) dans ses analyses, classe le pourtour méditerranéen parmi les régions les plus sensibles au changement climatique et le qualifie de « Hot Spot ». Le plus important facteur limitant du fonctionnement des écosystèmes méditerranéens est la sécheresse (Acherar & Rambal 1992). Le manque d'eau dans la période estivale a des conséquences sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, une succession de sécheresses plusieurs années d'affilée ou des sécheresses particulièrement intenses causent des dépérissements (Cailleret et al. 2014), des baisses de productivités ou de surface foliaire (Carnicer et al. 2011). Ces phénomènes pourraient avoir d'importantes conséquences sur les ressources génétiques (Peñuelas et al. 2013), la biodiversité (Carnicer et al. 2011), l'alimentation des nappes (Barbeta et al. 2015), ou augmenter les risques d'incendies (Mouillot et al. 2002).

En réponse aux contraintes hydriques¹ qui affectent les écosystèmes méditerranéens, les arbres ont développé différentes stratégies d'utilisation de l'eau (Lo Gullo & Salleo 1988; Acherar & Rambal 1992; Baquedano & Castillo 2006; David et al. 2007; Barbour et al. 2011; Nourtier et al. 2012; Klein et al. 2013; Martimez-Vilalta et al. 2014; Nourtier 2014; Voltas et al. 2015). Cependant, les stratégies d'utilisation de l'eau en saison sèche, leur liens avec la physiologie des espèces et leur conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes restent encore mal connus (David et al. 2007; Nadezhdina et al. 2008; Kurz-Besson et al. 2014). Certaines composantes de ces stratégies sont peu étudiées. Pour le bassin Méditerranéen, il n'existe que quelques travaux qui traitent de la dynamique temporelle de l'origine du prélèvement de l'eau par différentes espèces. (Barbeta et al. 2015; Voltas et al. 2015; Comas et al. 2015). Pour améliorer notre compréhension sur les réponses des espèces méditerranéennes à la sécheresse et pour mieux anticiper l'effet du changements climatique

¹ La contrainte hydrique c'est lorsque le fonctionnement de la plante est affecté par le déficit hydrique mais que le tissus de la plante ne subissent pas une baisse de leur teneur en eau (Lecoeur 2007).

sur la ressource en eau, il est crucial par exemple de mieux caractériser les sources de prélèvement des arbres (Barbeta et al. 2015).

Cette étude, s'inscrit dans un contexte de compréhension de l'utilisation des ressources hydriques des essences forestières suivantes : le Sapin pectiné (*Abies Alba* Mill.), le Hêtre commun (*Fagus Sylvatica* L.) et le Chêne vert (*Quercus Ilex L.*), qui sont toutes présentes plus ou moins abondamment en région méditerranéenne. Le Chêne vert est emblématique de l'étage méditerranéen alors que le Hêtre et le Sapin sont présents dans les étages montagnards de l'arrière-pays méditerranéen. Dans cette étude, il s'agit d'évaluer d'une part, si différentes espèces présentes en région méditerranéenne et qui différent par leur tolérance et/ou leurs stratégies de réponse à la sécheresse, exploitent des ressources en eau différentes (notamment à différents horizons). D'autre part, cet objectif représente également un enjeu scientifique important en écologie des communautés, pour mieux comprendre la coexistence des espèces situées dans leur limite de répartition géographique.

Dans ce cadre, nous avons fait l'hypothèse suivante : différentes stratégies d'utilisation de l'eau entre espèces sont associées à des différences dans les horizons depuis lesquels l'eau est extraite. Pour tester cette hypothèse, plusieurs approches complémentaires (écophysiologiques, géophysiques et isotopiques) ont été utilisées.

1. 2 Descriptions des Approches utilisées

1.2.1 L'approche écophysiologique

Pour évaluer les capacités de tolérance de différentes espèces ou de différents individus à des contraintes environnementales (biotiques ou abiotiques), les chercheurs utilisent les traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sont des caractéristiques mesurables chez un individu qui sont liés à certains aspects de son fonctionnement. La mesure d'un trait fonctionnel pertinent dépend fondamentalement de la contrainte que l'on cherche à étudier, ainsi que du contexte scientifique (c.à.d. de la question que l'on cherche à poser). Il est donc nécessaire de connaitre le fonctionnement du système que l'on étudie et ses réponses aux contraintes qui nous intéressent, avant de sélectionner les traits fonctionnels, qui seront adaptées au contexte scientifique.

Dans le cas de la sécheresse, il est courant de conceptualiser la circulation de l'eau dans les plantes par analogie avec la loi d'Ohm (Fig.1). Ainsi l'eau circule depuis le sol jusqu'à l'atmosphère, sous l'effet d'un gradient négatif de potentiels hydriques (Fig.2). Les plantes subissent donc d'importantes tensions (pressions négatives, Ψ_{plant}) qui varient en fonction du climat (variations diurnes et saisonnières) et du déficit hydrique du sol.

Lorsque la tension augmente sous l'effet de forts déficits hydriques, cela peut avoir de nombreuses conséquences négatives pour le fonctionnement de la plante.



Fig. 1 Analogie à la loi d'ohm permet d'expliquer que le flux depuis le sol jusqu'à l'atmosphère est permis par la différence de potentiel hydrique entre deux points du système (d'après Tyree 1997). En simplifiant à l'extrême on peut dissocier une résistance en phase liquide depuis le sol jusqu'au feuilles, et une résistance en phase gazeuse entre les feuilles et

l'atmosphère:
$$T = g_c \times (\Psi_{atmosphère} - \Psi_{feuille}) = K \times (\Psi_{feuilles} - \Psi_{sol})$$
 (1)

Une des premières conséquences de l'augmentation du déficit hydrique est la réduction de la division et de l'élongation cellulaire. Ceci entraine un ralentissement ou un arrêt total de la croissance des organes. Ce phénomène est lié à la diminution de la pression de turgescence des organes qui empêche le gonflement des vacuoles qui permet la croissance (Fig.2)



Fig. 2 La pression de turgescence soutient les cellules et les tissus végétaux Le manque d'eau limite la pression turgescence et crée un flétrissement de la cellule avec pour effet un ralentissement de la croissance a) états hydriques de la cellule (LadyofHats 2007).

Dans le même temps, la diminution de la turgescence des cellules de gardes des stomates entraine une diminution de la conductance stomatique. Ce phénomène a pour conséquence de réduire les pertes en eau par évapotranspiration, mais implique également une diminution de l'assimilation de CO_2 nécessaire à la photosynthèse (en effet les stomates régulent à la fois l'eau et le CO_2 entre l'atmosphère et les feuilles).

Si le stress hydrique persiste, les capacités conductrices des vaisseaux du xylème peuvent être endommagées. On nomme ce phénomène cavitation, ou embolie gazeuse : des bulles d'air se retrouvent dans les vaisseaux du xylème et perturbent ou bloquent la circulation de la sève. Dans les cas extrêmes, où l'embolie touche de nombreux organes de la plante, cela peut aboutir à la mort de l'individu (Brodribb & Cochard 2009; Urli et al. 2013).

L'approche géophysique

La géophysique est une discipline qui consiste à étudier les propriétés physiques du sous-sol de manière non destructives. Différentes techniques permettent de reconstituer des cartes du sous-sol selon la façon de mettre en œuvre de la mesure ou le principe physique utilisé (Chalikakis 2006). Ainsi, on distingue : (1) la tomographie des résistivités électriques ou "*Electrical Resistivity Tomography*" (ERT) où l'on mesure la résistivité électrique du sous-sol, (2) les techniques électromagnétiques (EM) fréquentielles comme le Slingram ou le "*Very Low Frequency*" (VLF) qui utilisent le phénomène d'induction généré pas un champ magnétique pour déterminer la conductivité électrique du sous-sol.

L'utilisation des techniques géophysiques revêt un grand intérêt dans la compréhension spatio-temporelle du statut hydrique de la plante (Brillante et al. 2015). En effet, les arbres sont capables de puiser l'eau en profondeur selon les propriétés du sol (Dobson & Moffat 1995). Ces propriétés étant non homogènes et soumises à des variations spatio-temporelles de la réserve en eau, ces techniques peuvent fournir une résolution plus fine de la cartographie du système racinaire (Hruska et al. 1999).

L'approche isotopique

En chimie classique, les isotopes d'un élément sont considérés comme ayant les mêmes propriétés chimiques et caractérisées par un même nombre de protons mais un nombre de neutrons spécifique. L'hydrogène et l'oxygène comportent un certain nombre d'isotopes, dont les variations dans les eaux naturelles servent de support à l'utilisation des techniques isotopiques en Hydrologie (AIEA 2008). Les abondances isotopiques peuvent être déterminées à partir de leurs rapports : c'est à dire la proportion de l'élément isotopique rare par rapport à l'élément isotopique abondant, par exemple ¹⁸O/¹⁶O et ²H/¹H pour les isotopes stables de l'eau (AIEA 2008; Couchoud 2008; Klaus & McDonnell 2013).

Mais pour des raisons pratiques, plutôt que d'utiliser le rapport isotopique R, les compositions isotopiques sont généralement données en δ , qui correspond aux déviations par rapport à une valeur standard (*i.e.* $\delta = 0$ est par définition la valeur du standard), exprimée en pour mille (‰) et définie par :

$$\delta = \frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \quad (2)$$

Cependant, la composition isotopique des eaux naturelles couvre une large gamme de valeur, qui s'élève à plus de 400‰ pour le δD , et 40‰ pour le $\delta^{18}O$ (Dansgaard 1964). Ces différences de composition isotopique sont dues au fractionnement isotopique qui se produit durant différents processus physiques ou chimiques. Le fractionnement isotopique est donc le phénomène qui modifie la composition isotopique d'un élément dans un composé et ce par le passage de ce composé d'un état à un autre (AIEA 2008). Au cours du processus de fractionnement, les isotopes légers se concentre préférentiellement dans la phase la moins dense, c'est à dire dans la phase gazeuse plutôt que dans la phase liquide ou dans la phase liquide plutôt que dans la phase solide (Celle 2000; Couchoud 2008). Plusieurs processus sont à la base du fractionnement isotopique de l'eau comme par exemple : l'activité biologique et l'échange avec d'autres matériaux ; mais le processus important d'un point de vu hydrométéorologique est la volatilité élevée des isotopes légers au détriment des plus lourds (Dansgaard 1964).

En écologie, l'utilisation de cette technique n'a cessé de croître. Elle est utilisée pour comprendre la façon dont les plantes interagissent à leurs environnements abiotiques et biotiques (Dawson et al. 2002). C'est une approche non destructive qui offre de nouvelles perspectives pour la compréhension des relations Eau/Plante. Il est admis qu'il n'y a pas de fractionnement isotopique lors de l'absorption de l'eau par les racines (Ehleringer & Dawson 1992) à l'exception des plantes halophytes et xérophytes (Ellsworth & Williams 2007). Elle fournit donc des informations à la fois à long terme et à court terme sur l'origine de l'eau utilisée par les plantes (Ehleringer & Dawson 1992; Eggemeyer et al. 2009; Anderegg et al. 2013; Barbeta et al. 2015; Voltas et al. 2015). Cependant, les signatures isotopiques peuvent refléter d'une part des biais liés à la moyenne des entrées annuelles de précipitations (Ehleringer & Dawson 1992) ou au fractionnement de l'eau souterraine causé par l'interaction de l'eau du sol avec les charges d'argiles (Oerter et al. 2014).

2. Matériels et méthodes

2.1.Sites d'études

2.1.1. Localisation géographique

Deux placettes situées en bordure de l'hydrosystème de la fontaine de Vaucluse, ont été choisies pour cette étude (Fig.3) et (Tab.1).



Fig. 3 : Plan du dispositif expérimental :(a) localisation de l'hydrosystème de Vaucluse, (b) positionnement des sites d'études par rapport à l'hydrosystème de Vaucluse, (c) emplacement de la placette DVX5 (encerclée en rouge) et des sources d'eau (encerclées en bleu) du site Ventoux, (d) emplacement de la placette et des points d'eaux du site de Rustrel

Tab.1 : Localisation et caractéristiques des sites (source URFM 2013 ; Carrière 2014).

Site -placette	Coordonnées géographiques	Altitude (m)	Pente (°)	Exposition
Mont Ventoux (DVX5)	1912903N 832600 E	1340	27	Nord
Rustrel (LSBB)	1886800N 851650 E	550	15	Sud

La placette (DVX5) du Mont Ventoux est dominée par des espèces tolérantes à l'ombre : le Sapin pectiné et le Hêtre commun (gérée en futaie). La placette du Laboratoire Souterrain à Bas Bruit (LSBB) de Rustrel est une yeuseraie (Tab.2). Ces deux sites ont fait l'objet de suivis météorologiques, géophysiques et physiologiques. Le site du Ventoux est à la base un site forestier qui fait l'objet de suivi régulier sur la dynamique et le fonctionnement des espèces qui s'y trouvent depuis 2007 par l'Unité de Recherche de l'Ecologie des Forêts méditerranéennes (URFM); tandis que le site de Rustrel est un site expérimental en hydrogéologie suivi par l'unité Environnement Méditerranéen et Modélisation des Agro-Hydrosystèmes (EMMAH), situé au-dessus du Laboratoire Souterrain à Bas Bruit (LSBB). Depuis 2014, il fait aussi l'objet de suivi écophysiologique par l'URFM. Les deux sites représentent deux types d'écosystèmes contrastés sur le plan du stress hydrique : l'étage méditerranéen et l'étage montagnard.

Tab.2 : description des placettes à partir des indices forestiers. Source (URFM ; Carrière 2014)

Site - placette	Espèces dominantes	Densité (≥ 10 cm de circ) tiges/ha	G (≥ 10 cm de circ)	Hauteur de la canopée m	Espèces dominantes	Gestion sylvicole	Autres espèces
Mont Ventoux (DVX5)	Sapin Hêtre	325 200	31.95 m²/ha	11	Sapin Hêtre	Reboisement	Pin à crochets Pin sylvestre Pin noir
Rustrel (LSBB)	Chêne vert	815	86%	3	Chêne vert	Taillis rotation croute (<50 ans)	chêne pubescent genévrier oxycèdre genévrier de Phénicie pistachier lentisque pin d'Alep buis

2.1.2. Climat des sites

Les sites étudiés sont situés dans une région méditerranéenne où les étés sont chauds et secs, les hivers sont doux, et les automnes pluvieux. La région est dominée par un vent provenant du Nord appelé « Mistral ». Les deux placettes sont caractérisées par un bioclimat contrasté (Fig.A.annexe). La placette du Mont Ventoux est située dans l'étage montagnard (Cailleret 2011) alors que la placette de Rustrel est située dans l'étage méditerranéen (Carrière 2014). Les diagrammes ombrothermiques (Fig.4) montrent que le site du Mont Ventoux subit un seul mois de sécheresse (T>2P) alors que le site de Rustrel subit plus de trois mois de sécheresse.



Fig.4 : Diagramme ombrothermiques des sites : (a) Mont Ventoux, (b) Rustrel source (URFM ; CIRAME)

Site -placette	Température moyenne annuelle (2014)	Moyenne de la somme des Températures de (2004-2009)	Somme des précipitations annuelle (2014)	Moyenne de la somme des précipitations de (2004-2009)
Ventoux (DVX5)	7,3°C	6,93°C	849,6 mm	1134,4 mm
Rustrel (LSBB)	9,64°C	13,89 °C	377,5 mm	628,68 mm

Tab.3 : caractéristiques climatiques des placettes (URFM ; CIRAME)

Le sol de la placette DVX5 du site de Ventoux est principalement formé d'altérites calcaires en place ou évoluées, recouvertes par endroit par des formations superficielles (éboulis) (Cailleret 2011). Le sol du site de Rustrel est caractérisé par un affleurement de dalle calcaire avec une faible présence de couche fine du sol par endroit. Le tableau 4 résume les informations sur le sol pour les deux sites. Ces données ont été mesurées entre 2008 et 2011 par le personnel de l'Unité de Recherche des Forêts Méditerranéennes (URFM), (Cailleret 2011; Nourtier et al. 2012; Carriere 2014). Ces informations sont issues de fosses pédologiques réalisées à plusieurs niveaux (n=3 à 5) points sur chaque site.

Site -placette	Epaisseur de sol cm	Eléments grossiers (%)	RUM (mm)	Nombre de fosses
Ventoux (DVX5)	51	65	25±12,8	86
Rustrel (LSBB)	63	65	29~65	3

Tab.4 : Caractéristiques pédologiques des placettes. Source (URFM pour le Ventoux;Carrière 2014 pour Rustrel)

La réserve utile du sol a été calculée à partir de la formule suivante :

RUM= (CC-HPF) x da (1-taux de cailloux) x épaisseur du sol

RUM : Réserve Utile Maximale, CC : Capacité au champ, HPF : Humidité au Point de Flétrissement Permanent

Avec sur le Ventoux CC=0.39, HPF=0.25, et Da= 1.07

2.2. Approche Écophysiologique

Nous avons caractérisé les stratégies d'adaptation physiologique et morphologique de la plante en réponse au stress hydrique à partir de différents traits écophysiologiques. Nous ne détaillons ici que la stratégie d'adaptation physiologique, car les données relatives à la stratégie d'adaptation morphologique (ex. ajustement du système racinaire) ont été recueillies dans la littérature (Tab.6).

Stratégies d'adaptations physiologiques

Pour caractériser la stratégie d'adaptation physiologique de la plante, nous avons utilisé les mesures de potentiel hydrique de la plante. Le potentiel hydrique (Ψ) est un indicateur physiologique du stress hydrique de la plante (Hsiao 1973; Turner 1981), (Fig.1). Ce paramètre permet aussi de déterminer l'état hydrique du sol (e.g Williams & Araujo 2002; Dasgupta et al. 2015) selon l'hypothèse d'état d'équilibre hydrique entre le sol et les organes de la plante avant l'aube (Waring & Cleary 1967).

2.2.1. Appareil utilisé

Le potentiel de base est mesuré avec une chambre à pression (PMS1000, Corvallis, Oregon, USA) munie d'une source d'azote comprimée, d'un régulateur de débit et d'un manomètre de précision (0.1 Mpa).

2.2.2. Principe de mesure

Une branche est prélevée sur le terrain. Elle est ensuite recoupé au moyen d'un cutter et introduite dans la chambre à pression. Celle-ci mesure la pression hydrostatique négative dans la branche à partir de l'équilibre entre la pression hydrique de la branche et la pression de l'air de la chambre (Cleary & Zaerr 1980), (Cf. annexe Protocole-2).

2.2.3. Stratégie d'échantillonnage

Le potentiel hydrique de base (Ψ_{base}) est mesuré sur des branches prélevées avant le lever du soleil (4h-5h), alors que le potentiel hydrique minimum (Ψ_{min}) est mesuré sur des branches prélevées quand le soleil est à son zénith (12h-15h).

De nombreuses mesures réalisées les années précédentes par l'équipe EFDC (Ecologie Fonctionnelle et Dynamique des communautés) de l'URFM par l'équipe DREAM du CEFE (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier) et par le laboratoire ESE (Ecologie, Systématique et Evolution, Université d'Orsay) sur plusieurs sites méditerranéens (Fontblanche, Lamanon, Rustrel, Mont-Ventoux, Puéchabon) et à Fontainebleau ont été utilisées.

Cette année, les mesures ont débuté en mai 2015 sur les deux sites et ont été répétées à une fréquence d'environ trois semaines. Ces mesures de potentiel hydrique ont été effectuées au même moment que le prélèvement de branches pour les mesures d'isotopes stables. Les rameaux ont été coupés et rapidement mise à l'obscurité et au froid (dans une glacière) avant la mesure dans la chambre à pression, afin d'éviter une perte d'eau qui altérerait le potentiel hydrique. En plus de ces jeux de données, d'autres données acquises dans la littérature par l'URFM sur des traits fonctionnels liés aux stratégies d'utilisation de l'eau par les espèces étudiées ont été aussi utilisées (Tab.5).

Tab. 5: Variables écophysiologiques	
Variables	unités
Profondeur racinaire	m
Potentiel de 50% de fermeture stomatique (Ψ <u>gs50)</u>	(MPa)
P50	(MPa)

Tab.6 : résumé bibliographique sur les dimensions spatiales que peuvent occuper les espècesHêtre, Sapin et Chêne vert.

Vegetation	Statut	Lieu	Profondeur	Rayon de	Références
	peuplement		Maximal	couverture	
			(m)	maximal	
				(m)	
Hêtre	Pur ou mixte	(1) Wilhelmsbur	(1) 0 <p>1</p>		(1) (Schmid &
	(Epicea alba)	g (Autriche)		(2) 0 <r>5</r>	Kazda 2001)
		(2) Angleterre	(2) 0.5 <p>2</p>		(2) (Dobson &
					Moffat 1995)
Chêne vert	Melange avec	(Espagne)			(1) (Cubera &
	strate	chromiques Luvisols	(1) P=3	NA	Moreno 2007)
	herbacée	(Espagne) Sol			
		grèseux	(2)		(2) J. Canadell,
			P=3,7		non publié In
					(Jackson et al.
					1996)
Sapin pectiné		(1) Allemagne	(1) 1,3		(1) (Bibelriether
		(2) Angleterre	(2) 0.5 <p>2</p>	(2) 1 <r>5</r>	1962 In Dobson
					& Moffat 1995)
					(2) (Dobson &
					Moffat 1995)

2.2.4. Traitement des données

Les données de potentiel ont été utilisées pour caractériser les stratégies d'utilisation de l'eau des espèces à partir des relations entre potentiel minimal (Ψmin) et le potentiel de base (Ψbase) d'après Martimez-Vilalta *et al.* (2014) (Fig.5). Le traitement des données a été fait avec le logiciel de statistique R (R Core Team 2015)



Fig.5 : Relation entre le potentiel hydrique foliaire de midi et le potentiel de base selon le modèle théorique (Equation 1). Quatre différents stratégies partageant la même ordonnée à l'origine (Λ) sont représentées. : Les isohydriques stricts ($\sigma = 0$), les isohydriques partielles ($0 < \sigma < 1$), les anisohydriques stricts ($\sigma = 1$) et les anisohydriques extrêmes ($\sigma > 1$). Le point de la cessation de l'échange de gaz est également représentée : pour les comportements isohydriques; il apparaît lorsque $\Psi_{PD} = \Psi_{MD}$; pour les relations anisohydriques, il se produit lorsque Ψ_{MD} atteint le potentiel hydrique qui induit une perte complète de conductance hydraulique de la plante. La ligne 1: 1 est également représentée (d'après Martimez-Vilalta et al. 2014)

2.3. Approche Géophysique

Cette approche a été utilisée afin de caractériser la variabilité spatiale et temporelle des propriétés physiques du sous-sol sur les deux sites au cours des périodes d'études. Deux techniques de mesures géophysiques ont été utilisées : l'ERT (Electrical Resistivity Tomography) ou tomographie électrique a été utilisée sur la placette LSBB (Rustrel) et la technique Slingram EM31 a été utilisée sur la placette DVX5 (Ventoux). Des problèmes techniques ont été rencontrés pour localiser les mesures d'EM31, car le signal GPS (Global Positionning System) était mal réceptionné par l'appareil EM31. Ces résultats ne seront donc pas présentés dans ce rapport. En revanche, la tomographie électrique réalisée au LSBB (Rustrel) a été utilisée pour caractériser la variabilité des conditions environnementales du site. Cette technique permet de suivre l'état hydrique des horizons superficiels (Carriere 2014; Brillante et al. 2015).

2.3.1. Principe de mesure

Le principe des méthodes de résistivité consiste à mesurer une résistance R sur un quadripôle (quatre électrodes). En effet, un courant d'intensité I est injecté dans le sol par deux électrodes (A et B) et une différence de potentiel V est mesurée par deux autres électrodes (M et N). Ces mesures permettent selon la loi d'Ohm, de déterminer la résistance du milieu R = V/I. Les points d'injection du courant et de mesure sont successivement décalés latéralement et les mesures sont répétées avec des écartements différents de manière à détecter les variations de résistivité.(Chapelier & Mari 2000)

2.3.2. Stratégie d'échantillonnage

La plupart des mesures de tomographie ont été collectées avant le début du stage. La technique de résistivité électrique a été utilisée sur la placette LSBB (Rustrel) dans le cadre de la thèse de Simon Carrière (Carriere 2014). Cette année, les mesures ont débuté en février 2015, sur la placette LSBB (Rustrel) à une fréquence d'environ 2 mois pour atteindre un compromis raisonnable entre temps passé sur le terrain et résolution temporelle du suivi. Trois dispositifs de mesures ont été sélectionnés pour leur complémentarité : Wenner-Schlumberger (WS), Dipôle-Dipôle (DD) et Gradient. Le Wenner-Schlumberger (WS) est bien adapté pour

la détection des structures horizontales et donne des mesures robustes (Dahlin & Zhou 2006). Le Dipôle-Dipôle (DD) est mieux adapté pour la détection de structures verticales (Dahlin et Zhou, 2006). Le Gradient permet une acquisition plus robuste que le DD et plus rapide que les deux premiers protocoles (Dahlin et Zhou, 2006)

L'écartement entre les électrodes est de 2 m pour pouvoir investiguer l'ensemble de la zone d'étude avec les 64 électrodes disponibles. Cet écartement inter-électrode donne la résolution spatiale et une profondeur d'investigation adaptée à la problématique. Le profil ERT est orienté selon la direction E/W afin de recouper la parcelle dans la direction de plus grande hétérogénéité (Fig.6).



Fig. 6: *présentation du site avec la carte de résistivité apparente.* 2.3.3. Appareil utilisé et traitement des donnés

Les mesures de résistivité ont été réalisées avec un résistivimètre ABEM Terrameter SAS-4000. Cet appareil mesure la résistivité apparente du milieu avec 4 canaux d'acquisition (Dahlin 2001).

Le traitement des données d'ERT permet de reconstituer un modèle de résistivité électrique du sous-sol à partir des résistivités apparentes (données brutes) mesurées sur le terrain suivant un

processus d'inversion. Les inversions ont été réalisées avec le logiciel DC2Dinv (Günther 2004 ; www.resistivity.net) suivant "time-lapse cascade" utilisé par Carriere (2014) sur le même site.

2.4. Approche Isotopique

Dans cette approche, nous avons utilisé les isotopes stables de l'eau (δ^2 H et δ^{18} O) pour retracer le transfert de l'eau de la pluie jusqu'à sa transpiration par la plante. Les isotopes permettent de déterminer la source de l'eau transpirée notamment car la signature des précipitations varie au cours des saisons (Rozansky et al. 1993), ce qui conduit à des signatures contrastées entre l'eau des sources (moyenne de l'eau de pluie sur l'ensemble de l'année) et l'eau du sol superficiel issue de l'eau de pluies récentes. L'analyse de l'eau dans la sève brute fournit par conséquent des informations à la fois à long terme et à court terme sur les modes d'utilisation de l'eau des plantes (Ehleringer & Dawson 1992; Eggemeyer et al. 2009; Anderegg et al. 2013; Barbeta et al. 2015; Voltas et al. 2015).

2.4.1. Stratégies d'échantillonnages

Les arbres suivis sur la placette LSBB se situent le long du profil de Tomographie électriques. Sur la placette DVX5, ce sont les arbres les plus représentatifs de la placette et ayant déjà fait l'objet de suivi dans le cadre du projet ANR DRYADE (Vulnérabilité des Forêts au changement climatique), qui ont été sélectionnés pour cette étude.

Le prélèvement des échantillons sur les placettes LSBB et DVX5 a débuté en juillet 2014, avec au moins une campagne d'échantillonnage réalisée à chaque saison jusqu'au 7 juillet 2015. A chacune des campagnes, des échantillons de branches, d'eaux superficielles et d'eaux souterraines ont été recueillis entre 12h et 14h. La résolution d'échantillonnage en saison estivale a été de deux fois par mois par rapport à une fois par mois durant la saison hivernale et en été, les prélèvements de branches ont été faits le même jour que les mesures de potentiel hydrique.

2.4.1.1. Protocole d'échantillonnage des rameaux de bois

Un rameau exposé à la lumière et un rameau exposé à l'ombre ont été coupés sur au moins 5 hêtres et 5 sapins sur la placette du Mont Ventoux (DVX5) et au moins 5 chênes verts sur la placette LSBB (Rustrel).

L'écorce et le phloème des rameaux coupés sont rapidement retirés pour éviter les interférences entre les isotopes de l'eau des feuilles et l'eau du xylème. Les rameaux écorcés sont enveloppés au fur et à mesure dans un sachet plastique fermé hermétiquement pour limiter l'évaporation de l'eau du xylème. Les rameaux enveloppés sont ensuite transférés dans un flacon en PolyEthylène Haute Densité (PEHD) de 150ml (Fig. B annexe), puis stockés dans une glacière pour éviter l'évaporation. Des échantillons de tronc ont été également prélevés et conditionnés comme les échantillons de rameaux bois.

2.4.1.2. Echantillonnage du sol

Des échantillons de sol ont été prélevés sur des couches d'épaisseur de 1-10cm, 10-20cm, 20-30cm, 30-40cm sur la placette LSBB (Rustrel) et sur des couches d'épaisseur de 1-10cm, 10-20cm, 20-30cm, 30-40cm, 40-50cm et 50-60 cm sur la placette DVX5 (Ventoux). Les échantillons de sol sont mis dans un sac plastique hermétique, puis stockés dans une glacière. Les échantillons de rameaux du bois et du sol sont conservés dans une chambre froide (-20°C) jusqu'à l'extraction de l'eau du xylème et l'eau du sol.

2.4.1.3. Echantillonnage des eaux superficielles :

Nous avons considérés comme « eaux superficielles » l'eau des précipitations et l'eau infiltrée sur une épaisseur de 20 cm du sol prélevé sur un dispositif mis en place début juillet sur chacun des sites. Le système de récolte est conforme au protocole de l'Agence Internationale d'Energie Atomique (AIEA) (Fig B annexe). Un bidon récolte l'eau de pluie et l'autre récolte l'eau du sol. Ces bidons sont recouverts d'une plaque pour limiter les variations de température. Les eaux superficielles sont récoltées lors de chaque campagne d'échantillonnage des branches ou au minimum une fois par mois.

2.4.1.4. Echantillonnage des eaux souterraines

Les échantillons d'eaux souterraines ont été recueillis au niveau de points d'eau plus ou moins proche de chacune des placettes. Sur la placette DVX5 (Ventoux), deux eaux souterraines : eau du "**Contrat**" (située à 1400m d'altitude, et distancée de 1 km de la placette) et l'eau de la

"**Station Mont Serein**" (situé à 1420m d'altitude et distancée de 1.5 km de la placette) ont été prélevées mensuellement, depuis le début de l'étude (Fig.3-c).

Sur la placette LSBB (Rustrel), deux points d'écoulements d'eau du LSBB; point D (33 m de profondeur sous la parcelle) et point C (256 m de profondeur et à 1 km de distance) sont collectés toutes les semaines par l'équipe karst de l'UMR EMMAH (Fig.3-d). Les échantillons d'eaux superficielles et souterraines sont stockés dans un flacon en verre fumé pour éviter des perturbations occasionnées par la lumière (Fig.B annexe) et conservés dans une chambre réfrigéré à 4 °C jusqu'à leur analyse au spectromètre laser.

2.4.2. Extraction des eaux

Extraction de l'eau du xylème et de l'eau du sol.

L'eau contenue dans les échantillons de sol et du xylème a été extraite par distillation sous vide cryogénique (West et al. 2006) (Fig.7). Les échantillons de bois ont été taillés à l'aide d'un taille crayon pendant 7 minutes en moyenne, pour une masse moyenne de 10 grammes puis chauffés pendant 60 minutes à une température située entre 60°C et 90 °C. L'eau évaporée du bois est recueillie dans des pièges immergés dans l'azote liquide et la ligne d'extraction est reliée à une pompe à vide (Série Pascal 2500 SD). Les échantillons de sol de masse moyenne (50 grammes) sont chauffés au bain marie à une température de 50 °C pendant 8h. Les extractions de l'eau et les analyses isotopiques ont été effectués au Laboratoire d'Hydrogéochimie (UFR Sciences) de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse avec au total 162 extractions d'échantillons de bois, de tronc et de sol sur la période d'échantillonnage de juillet 2014 à Juin 2015



Fig.7: ligne d'extraction sous vide

2.4.3. Appareil utilisé pour l'analyse isotopique

Un spectromètre laser DLT-100 Liquid Water Isotope Analyzer (Los Gatos Research, California, USA) a été utilisé pour déterminer la composition isotopique en δ^2 H et en δ^{18} O des échantillons d'eau. Les rapports isotopiques sont exprimés en (%) suivant l'équation (3):

$$\delta^{2} \text{H ou } \delta^{18} \text{O} = \left(\frac{\text{Réchantillon}}{\text{Rstandard}} - 1\right)^{*} 1000 \tag{3}$$

Où R_{échantillons} et R_{standard} sont définis par le ratio isotope lourd/isotope léger (²H/H et ¹⁸O/¹⁶O) de l'échantillon et le standard VSMOW (*Vienna Standard Mean Ocean Water*).

Le standard VSMOW : proposé par l'Agence Internationale d'Energie Atomique est issu du calibrage de l'ancien standard SMOW (*Standard Mean Ocean Water*), développé par Craig et ses collaborateurs, et qui jadis était utilisé pour mesurer la composition isotopique de l'eau. (Craig 1961b *In* Dansgaard 1964; Couchoud 2008; AIEA 2008).

2.4.3.1. Principe de mesure

Ce spectromètre laser mesure la composition en δ^2 H et en δ^{18} O dans l'eau. L'analyse est basée sur la loi de Beer-Lambert : un nano-échantillon d'eau est vaporisé sur le trajet du faisceau laser et les interférences créées sont proportionnelles aux rapports isotopiques de l'échantillon. Le spectromètre laser permet d'analyser des échantillons aussi petits que 100 µL. La précision sur les mesures est de ± 1 ‰ pour le δ^2 H et ± 0,2 ‰ pour le δ^{18} O (IAEA 2009).

2.4.3.2. Traitement des données

Les données de mesures de potentiel hydrique et d'isotopes stables de l'eau ont d'abord fait l'objet d'analyses exploratoires, suivies des tests paramétriques (analyse de variance de type I et II), lorsque le nombre d'observations dépassait six (N>6) en moyenne et lorsque les hypothèses de normalité et d'homogénéité des variances du modèle linéaire étaient respectées. Quand ces dernières conditions n'étaient pas respectées, nous avions recours aux tests non paramétriques (test de Kruskal–Wallis et Friedman). Après chaque test statistique, nous avons appliqué le test de Tukey (HSD) à postériori pour déterminer les groupes ou modalités qui étaient significativement différent à un risque de 5%. Ces tests, nous ont permis de comparer les distributions spatio-temporelles de la composition isotopique de l'eau des arbres avec celles des eaux superficielles et souterraines.

Ensuite nous avions utilisé le modèle de mélange d'isotope stable à l'aide du package Stable Isotope Analysis in R (SIAR) pour un traitement plus approfondi des données.

Modèle de mélange d'isotope stable

Les signatures isotopiques de l'eau absorbée par la plante (sève brute) et des sources dans lesquelles la plante peut puiser l'eau (eaux superficielles et souterraines), peuvent être directement comparées en traçant le δ^2 H en fonction de δ^{18} O. Mais il est également possible d'utiliser des modèles de mélange d'isotopes stables largement utilisés pour l'étude des réseaux trophiques (Phillips et al. 2005), pour déterminer les différentes zones du sol exploitées au cours du temps, par les racines de la plante (Barbeta et al. 2015; Huang & Zhang 2015; Voltas et al. 2015).

Pour cette étude, le package SIAR (Stable Isotope Analysis in R) développé par Parnell et al. (2010) a été utilisé. C'est un modèle Bayésien de mélange isotopique qui estime la proportion la plus probable de l'eau prélevée par la plante dans chaque source (eaux superficielles et souterraines). Cette approche était la plus appropriée à notre étude, puisque plusieurs zones potentielles de prélèvement simultané d'eau par la plante étaient suivies. La version 4.2 de ce package (Parnell & Jackson 2013) a été utilisé avec la version 3.2.0 du logiciel R (R Core Team 2015) afin de déduire la contribution relative de chaque source d'eau à l'eau extraite des branches.

Les entrées du modèle sont la moyenne de la composition isotopique en (²H/H et ¹⁸O/¹⁶O) et les erreurs standards pour chacune des sources potentielles (eaux superficielles, eaux souterraines) ; les compositions isotopiques de l'eau des branches ont été affectées comme des valeurs cibles (consommateur) selon Parnell et al. (2010). Nous avons fixé le TEF (Facteur d'Enrichissement Trophique) à 0, en raison de l'absence de fractionnement lors de l'absorption d'eau du sol par les racines (Ehleringer & Dawson 1992; Thorburn et al. 1993), et défini la dépendance de concentration à 0.

500 000 itérations ont été lancées et on a fixé le burnin² à 50 000 selon (Barbeta et al. 2015; Voltas et al. 2015). Le modèle a été appliqué sur les valeurs isotopiques des individus de chacune des espèces avec les valeurs isotopiques des différentes sources d'eaux spécifiques à chaque placette et ce à chacune des saisons d'échantillonnage. La contribution saisonnière la plus probable (la moyenne de la distribution a posteriori de la simulation MCMC (Markov Chain Monte Carlo)) de chaque source pour chaque espèce a ainsi été obtenue.

² Burnin : c'est le temps nécessaire à la chaine MCMC, initialisée aléatoirement pour parvenir à l'équilibre et commencer à échantillonner la distribution à postériori

4. Résultats

Les résultats des analyses statistiques ont été résumés en différentes lettres ("a", "b", c", "d", "da", "e"....) en fonction du nombre de modalités. Lorsque deux modalités portent les mêmes lettres alors elles ne sont pas significativement différentes à un risque alpha de 5%.



4.1 Etat hydrique du sol et des espèces

Fig.8 Potentiel hydrique de base en fonction des espèces Chêne vert, Hêtre commun et Sapin pectiné.

Le stress hydrique est plus prononcé sur la placette LSBB que sur DVX5. Les potentiels de base ne descendent jamais en dessous de -1 MPa pour les espèces de la placette DVX5, alors qu'ils atteignent -3 MPa sur la placette LSBB. Ainsi, le sol de la placette LSBB est relativement plus sec que celui de la placette DVX5. Une différence significative (P<0,05) a été mise en évidence entre les potentiels hydriques de base des espèces co-occurrentes de la placette DVX5 et l'espèce chêne vert de la placette LSBB. La comparaison des espèces co-occurrentes de la placette DVX5 montre aussi une différence significative (P=8.2e-08) entre les potentiels hydriques de base des sapins.



Fig.9 Dynamique temporelle de l'état hydrique des chênes verts (potentiel minimal) et du sol (¥soil) sur la placette LSBB au cours des années 2014-2015

Moins il y a de l'eau dans le sol et plus le potentiel hydrique foliaire minimum des chênes verts est bas. Néanmoins cette relation n'est plus vraie lors des forts stress. En effet, aucune différence significative (P<0.05) n'a été mise en évidence entre les mesures de potentiel hydrique minimal effectuées entre les dates 551 et 587 alors même que les potentiels de base différaient significativement (P<0.05).



Fig.10 Dynamique temporelle du potentiel hydrique de base (Ψ_{sol}) mesurée sur des hêtres et des sapins au cours des années 2014-2015 sur la placette DVX5

Alors qu'ils sont co-occurrents et en mélange sur cette parcelle, les valeurs de potentiel hydrique de base mesurées sur les individus du Sapin sont en moyenne deux fois plus basses (-0,8 MPa) pour toutes saisons confondues que les valeurs moyenne de potentiel hydrique de base mesurée sur les individus du Hêtre (-0,4MPa). Ainsi à l'exception du jour julien 587 (10 août 2015), pour toutes saisons confondues, nous avons mis en évidence une différence significative (P<0.05) entre les potentiels hydriques de base mesurées sur les Hêtres et celles mesurées sur les Sapins.



Fig.11 Dynamique temporelle du potentiel hydrique minimal ($\Psi_{feuille}$) mesuré sur les hêtres les sapins au cours des années 2014-2015 sur la placette DVX5

Les valeurs de potentiel hydrique minimal mesurées sur les individus du Sapin sont plus stables entre les saisons que celles mesurées sur les individus du Hêtre, qui présentent notamment une valeur plus faible au jour 551 -5 juillet 2015- (- 2MPa en moyenne). Le potentiel minimal est par ailleurs pour chaque date de prélèvement significativement (P<0.05) plus faible pour les Hêtres que pour les Sapins, excepté les jours de prélèvement 586 et 587.



Fig.12 : Courbes de vulnérabilité à la cavitation représentant le pourcentage de perte de conductivité en fonction du potentiel hydrique du xylème. Les flèches représentent le potentiel de 50% de fermeture stomatique (MPa) pour les espèces Quercus ilex (vert), Fagus sylvatica (rouge), Abies alba (noir)

Le Chêne vert présente une forte résistance à la cavitation que le Sapin lui-même plus résistant à la cavitation que le Hêtre. Par contre, le Sapin ferme plutôt ses stomates (ψ gs50 = 2 Mpa) que le Hêtre commun (ψ gs50 = -2.15 Mpa) et le Chêne vert (ψ gs50 =-3.05 Mpa).

4.2. Analyse du comportement des espèces de Sapin pectiné, Chêne vert et Hêtre à l'aide de la relation Pmin et Pbase.



Fig13: Comportement des espèces à partir de la relation linéaire entre le potentiel minimum mesuré à midi solaire et le potentiel de base (*Ysoil*)

Si on analyse l'ensemble des données que nous avons dans la base de donnée (issus de plusieurs sites voir M&M), le potentiel hydrique minimum le plus bas du Sapin pectiné est autour de -2 MPa ; contre -2,5MPa pour le Hêtre commun. Par contre le Chêne vert à un potentiel hydrique minimal qui descend jusqu' a -6.5 Mpa.



4.3. Suivis géophysiques

Fig.14 Variation temporelle de la résistivité électrique de la placette LSBB (Rustrel)

Les propriétés physiques des premiers mètres du sol sont hétérogènes et varient au cours du temps. Nous avons pu en déduire que la capacité de rétention de l'eau dans les premiers mètres du sol est hétérogène le long du profil tomographique et donc entre les différents chênes verts que nous avons étudiés. Les individus A1 et A2 se trouvent sur deux sols contrastés. L'individu A2 est sur un sol plus résistant que l'individu A1.

4.4. Suivis isotopiques



4.3.1. Composition isotopique des sources d'eau pour la plante

Fig 15 Variation de la signature isotopique (en δ^{18} O et en δ^{2} H) des eaux superficielles et souterraines de la placette DVX5 (site de Ventoux) à trois saisons différentes. Eaux souterraines : E-Ct (eau Contrat) ; E-Ms (eau Mont Serein). Eaux superficielles : E-P (eau de pluie) ; E-S (Eau de drainage à 20cm du sol).

Au Ventoux, les deux types d'eaux souterraines (E-Ct et E-Ms) étaient plus enrichis en isotopes lourds (¹⁸O et ²H) que les eaux superficielles (E-P, E-S) l'été et l'automne 2014. Pour chaque saison, aucune différence significative de signature isotopique entre l'eau de pluie et l'eau de drainage à 20cm n'a pu être mise en évidence. De façon similaire, aucune différence de signature isotopique (en δ^2 H et en δ^{18} O) n'a été observée entre l'eau Contrat et l'eau Mont Serein. Dans les analyses des sections suivantes je ne considèrerai plus que deux sources de prélèvements : un groupe d'eau superficielle calculé à partir de la moyenne des eaux E-P et E-S ; et un groupe d'eau souterraine calculé à partir de la moyenne des eaux E-Ct et E-Ms.

La composition isotopique en δ^2 H et en δ^{18} O des eaux souterraines (E-Ct et E-Ms) ne présente pas de différences de signature isotopique entre les saisons. Elle est plus stable que celle des eaux superficielles (E-P, E-S) (test de Tukey, P>0.05). A l'inverse, les eaux superficielles (E-P, E-S) se sont enrichis en isotopes lourds (¹⁸O et ²H) entre l'été 2014 et l'hiver 2014-2015 (*P*>0.05). Ainsi, elles présentent une signature isotopique en δ^2 H et en δ^{18} O plus proche des eaux souterraines en saison hivernale.



Fig. 16 Variation de la signature isotopique (d018 et d2H) des eaux superficielles et souterraines de la placette LSBB (site de Rustrel) à trois saisons différentes. Eaux souterraines : P_C (eau point C) ; P_D (eau point D). Eaux superficielles : E-P (eau de pluie) ; E-S (Eau de drainage à 20cm du sol).

A Rustrel, les deux types d'eaux souterraines (P C et P D) étaient plus enrichis en isotopes lourds (18O et 2H) que les eaux superficielles (E-P, E-S) en été et automne 2014. La composition isotopique de l'eau de drainage est moins stable que celle de l'eau de pluie, aussi la médiane de l'eau de drainage est plus élevée à chaque saison que celle de l'eau de pluie. Malgré ces écarts entre les médianes, aucune différence significative de signature isotopique entre l'eau de pluie et l'eau de drainage à 20cm n'a pu être mise en évidence au cours des trois saisons. Comme au Ventoux, aucune différence de signature isotopique (en δ^2 H et en δ^{18} O) n'a été observée entre l'eau du point C (256 m de profondeur) et l'eau du point D (33m de profondeur). Dans les analyses des sections suivantes, je ne considèrerai ici aussi plus que deux horizons de prélèvements : un groupe d'eau superficielle calculé à partir de la moyenne des eaux E-P et E-S ; et un groupe d'eau souterraine calculé à partir de la moyenne des eaux P_C et P_D. La composition isotopique en δ^2 H et en δ^{18} O des eaux souterraines (P_C et P_D) ne présentent pas de différences de signature isotopique entre les saisons contrairement à celle les eaux superficielles (E-P, E-S) entre les saisons (test de tukey, P>0.05). A l'inverse, les eaux superficielles (E-P, E-S) se sont enrichis en isotopes lourds (18O et 2H) entre l'été 2014 et l'hiver 2014-2015 (P>0.05). Ainsi, elles présentent une signature isotopique en δ^2 H et en δ^{18} O plus proche des eaux souterraines en saison hivernale.

4.3.2. Détermination des zones de prélèvement de l'eau des différentes espèces étudiées



Relation linéaire entre δ2H et δ18O

Fig 17 : isotopes stable des eaux souterraines, superficielles et des eaux du bois du Chêne vert, a) toutes les saisons, b) été, c) automne, d) hiver, droite météorique locale (LMWL), droite météorique mondiale(WMWL).

La signature isotopique de l'eau superficielle s'enrichit en isotope lourd au cours du temps. Il en est de même pour l'eau du bois du Chêne vert qui s'enrichit en moyenne de -20 ‰ en δ 2H et de -4 ‰ en δ 18O.

A Rustrel, la relation linéaire (δ 2H en fonction δ 18O) montre que les eaux superficielles et souterraines sont bien alignées sur la droite météorique locale publié par Celle (2000). Par contre, l'eau du bois du Chêne vert présente un décalage par rapport à la droite météorique locale.



Fig 18: isotopes stable des eaux souterraines, superficielles et des eaux du bois du Hêtre en été ; droite météorique locale (LMWL), droite météorique mondiale (WMWL)

De même au Ventoux, la relation linéaire (δ 2H en fonction δ 18O) montre que les eaux superficielles et souterraines sont bien alignées sur la droite météorique locale publié par Celle (2000). Par contre, l'eau du bois du Hêtre présente un décalage par rapport à la droite météorique locale.



Fig 19 : Isotopes stable des eaux souterraines, superficielles et des eaux du bois du sapin a) toutes les saisons, b) été, c) hiver, droite météorique locale (LMWL), droite météorique mondiale(WMWL)

Les signatures isotopiques de l'eau superficielle s'enrichissent en isotope lourd entre les saisons été et hiver. Il en est de même pour l'eau du bois du Sapin qui s'enrichit en moyenne de -10 ‰ en δ 2H et de -2 ‰ en δ 18O. La relation linéaire (δ 2H en fonction δ 18O) montre que les eaux superficielles et souterraines sont bien alignées sur la droite météorique locale publié par Celle (2000). Par contre, l'eau du bois du Sapin présente un décalage par rapport à la droite météorique locale.

Comparaison des signatures isotopiques des espèces avec l'eau superficielle et souterraine

Afin de mieux comprendre le décalage entre l'eau des branches (branches de lumière branche d'ombre) et celles des eaux superficielles et souterraines, nous avons d'abord comparé le signal isotopique pour chaque espèce et chaque isotope.



Fig.20 : Variation du $\delta^2 H$ et du $\delta^{18}O$ en fonction des eaux du bois (branches de lumière et branches d'ombre de hêtres et de sapins) et des eaux superficielles et souterraines.

Pour les bois du Hêtre et du Sapin, le signal en δ^2 H n'est pas significativement différent entre les branches (ombre –lumière) et les eaux souterraines. *A contrario*, pour δ^{18} O, il n'y a pas de différence significative en δ^{18} O entre les branches (ombre –lumière) et les eaux superficielles.

De même, à Rustrel, il n'y a pas de différence significative en δ^{18} O entre les branches (ombrelumière) des chênes verts et les eaux superficielles, par contre pour le δ^{2} H seules les branches d'ombre ne présentent pas de différence significative avec les eaux souterraines.

Ecarts entre les signatures isotopiques de l'eau du bois et de l'eau souterraine.

Etant donné que les signatures isotopiques en δ^2 H et en δ^{18} O de l'eau souterraine sont relativement stables au cours des saisons, pour évaluer l'origine de l'eau présente dans le bois des espèces Hêtre et Sapin, nous avons calculé la différence entre la signature de l'eau du bois et celle de l'eau souterraine pour chaque isotope sur ces espèces en saison estivale.

Fig.22 : Ecarts des signatures isotopiques des espèces Hêtre et Sapin par rapport à l'eau souterraine

L'écart en δ^2 H et en δ^{18} O des bois du Sapin par rapport à l'eau souterraine est supérieur à celui des bois du Hêtre au cours de la saison estivale. Mais cet écart est seulement significatif pour le δ^2 H mais pas pour δ^{18} O.

Fig 23 : Positionnement des hêtres et sapins sur la droite météorique

Une autre façon d'analyser le comportement des bois du Hêtre et du Sapin est de regarder leur positionnement respectif sur la droite météorique. Le Sapin et le Hêtre se situent dans le même intervalle de valeur pour δ^{18} O, mais présentent un écart par rapport au δ^{2} H. Les compositions isotopiques du Sapin sont au-dessus de celles du Hêtre pour les valeurs du δ^{2} H, ainsi les compositions isotopiques du Hêtre se rapprochent plus des eaux souterraines que celle du Sapin au cours de la saison estivale (Fig 23). Proportion relative de l'eau absorbée par les espèces dans les horizons superficielle et souterraine à différentes saison par la méthode bayesienne

Fig 25 : Proportion d'eau du xylème des espèces Hêtre et sapin issue de l'analyse bayésienne

Au Ventoux, selon le modèle bayésien, en saison estivale, le Hêtre prélève plus de 75% d'eau souterraine en saison estivale, alors que le Sapin en prélève 55%. Le Sapin prélève autant d'eau souterraine en hiver qu'en été.

Fig 26 Proportion d'eau du xylème du Chêne vert issue de l'analyse bayésienne

A Rustrel, le Chêne vert prélève plus d'eau souterraine que superficielle au cours des trois saisons. Avec une contribution relative en plus forte en été (plus de 75%), qu'en automne (plus de 54%) et en hiver (plus de 67%)

5. Discussion

Limites des méthodes utilisées

Comme on peut le constater sur les figures 17, 18 et 19, pour toutes les espèces, le signal en δ^2 H est plus proche de l'eau souterraine alors que le signal en δ^{18} O est plus proche de l'eau superficielle. Les isotopes stables de l'eau sont largement utilisés comme traceurs pour l'étude des relations eau-plante et l'utilisation du spectromètre laser pour déterminer la composition isotopique est une alternative rapide et à moindre coût (West et al. 2006; Martin-Gomez et al. 2015). Cependant, des limites liées à l'utilisation du spectromètre laser et à la méthode d'extraction d'eau sous vide cryogéniques ont été démontrées (e.g., West et al. 2006; Brand et al. 2009; Brand 2010). West et al. (2010), ont indiqué qu'au cours du processus de distillation sous vide, tous les composés volatils sont co-distillés avec l'eau et l'eau extraite de la plante peut contenir des niveaux élevés de contaminants organiques. Or il a été montré, que les molécules organiques capables d'être absorbées à la même longueur d'onde que la liaison O-H de la molécule d'eau peuvent interférer avec les mesures isotopiques et conduire à des données d'isotopes stables erronées (Brand et al. 2009; West et al. 2010). Schultz et al. (2011) ont conclu dans leur étude que l'éthanol (EtOH) et le méthanol (MeOH) constituent les principaux contaminants organiques, qui provoquent des interférences avec l'utilisation du spectromètre laser. Ainsi, l'écart observé dans cette étude, entre les échantillons de bois et la droite météorique locale peut être attribué pour une part à l'interférence du signal spectral avec les molécules organiques ; car des écarts allant jusqu'à 46 ‰ pour le δ^2 H et 15.4 ‰ pour le δ^{18} O ont observés par West et al. (2010) en analysant des échantillons d'eau extraite des plantes par spectrométrie laser.

D'autre part, il n'y a pas d'altération du signal isotopique en δ^{18} O et en δ^{2} H lors de l'absorption d'eau par les racines de la plante (White et al. 1985; Ehleringer & Dawson 1992; Bariac et al. 1994) à l'exception des espèces halophytes, xérophytes (Ellsworth & Williams 2007). Mais, au sein de l'arbre, des écarts entre la signature isotopique en (δ^{18} O et en δ^{2} H) ont été mise en évidence. En effet, Bariac et al. (1994) ont mis en évidence l'existence d'un gradient isotopique en δ^{18} O (-7,3‰ -5.5‰) le long de la tige. Le même effet a été discuté sur le deutérium (²H) par Dawson & Ehleringer (1993) ou l'enrichissement isotopique en ²H est d'autant plus grand selon que la tige est petite, exposée à la lumière et en croissance et plus fort chez les feuillues que chez les conifères. Ainsi, le décalage observé sur le signal isotopique des arbres étudies par rapport à la droite météorique peut aussi être dû à des gradients du signal isotopiques au sein de l'arbre.

Prélèvement de l'eau en profondeur et stratégies vis à vis de la sécheresse

Nous avons étudié les stratégies d'utilisation de l'eau de différentes espèces en zone méditerranéenne. Nous avons plus particulièrement estimé la part d'eau prélevé en profondeur du Sapin, du Hêtre et du Chêne vert à différentes saisons. Les placettes d'étude sont situées sur des sols karstiques dont les capacités de rétention en eau sont très hétérogènes spatialement (Cailleret et al. 2014; Carriere 2014). Les trois espèces étudiées disposent de profonds systèmes racinaires (e.g., Dobson & Moffat 1995; Canadell et al. 1996) qui leur permettent d'accéder à différentes horizons du sol.

La comparaison des traits écophysiologiques permet de mettre en lumière certaines contradictions intéressantes. En effet, les mesures relativement stables du potentiel hydrique minimal du Sapin et sa faible valeur de potentiel de 50% de fermeture stomatique, par rapport aux valeurs du Hêtre pourraient laisser penser que le Sapin est une espèce vulnérable à la cavitation par rapport au Hêtre. Cependant, ce n'est pas le cas : la courbe de vulnérabilité à la cavitation présente une plus grande marge de sécurité à la cavitation pour le Sapin, que le Hêtre. Aussi, le Hêtre quant à lui présente une faible marge de sécurité, avec des valeurs de potentiel hydrique minimum relativement bas et un potentiel de 50% de fermeture stomatique plus faible que celui du Sapin (Fig 12,8).

Les résultats obtenus (Fig.25, 26) montrent que les espèces étudiées prélèvent principalement l'eau des couches profondes en saison estivale. Ces conclusions confirment ceux obtenus par de récents travaux, qui montrent que les espèces méditerranéennes notamment le Chêne vert dispose de racines dimorphiques (système racinaire capable de puiser l'eau en profondeur et en surface) lui permettant d'accéder à l'eau souterraine en saison estivale (e.g., David et al. 2007; Cubera & Moreno 2007; Barbeta et al. 2015; Voltas et al. 2015; Comas et al. 2015). Il en est de même pour des études antérieures réalisées sur des espèces des écosystèmes arides et semi-arides (Dawson & Pate 1996; David et al. 2007b; Eggemeyer et al. 2009).

De plus, les résultats obtenus par l'approche isotopique sont cohérents avec les mesures géophysiques réalisées sur la placette LSBB. Ainsi, les saisons (été-hiver) au cours desquelles il y a une forte contribution relative de l'eau souterraine (76% et 67%) (Fig26) coïncident avec les périodes où les cinq premiers mètres du sol sont complètement secs (Fig 14). A

l'inverse, lorsque les premiers mètres du sol sont saturés en eau en automne, (Fig14), on a une contribution moindre de l'eau souterraine (54%), par rapport à la période estivale et hivernale (Fig.26). Cependant, on peut constater que la recharge en eau des cinq premiers mètres du sous-sol entre septembre - décembre a été complètement transpirée par la végétation (Figure 14) au cours de l'hiver 2014-2015, ce qui suggère une exploitation considérable de l'eau souterraine par le Chêne vert.

Co-occurrences des espèces Hêtre et Sapin

Les deux placettes sont caractérisées par de très faibles réserves utiles en surface inférieures à 50 mm (Table 4). Les mesures isotopiques effectuées montrent que les deux espèces prélèvent de l'eau en profondeur au cours de la saison sèche (Fig.25). Bien que les espèces prélèvent toutes en profondeur, les résultats montrent également sur la placette DVX5 que probablement le Hêtre exploite le sol plus profondément que le Sapin (Fig 8, 22, 23), ce qui expliquerait pourquoi sur la même parcelle, les potentiels hydriques de base des individus du Sapin descendent plus bas.

Ces résultats obtenus sur les individus du Hêtre sont peut-être dus à sa réaction au mélange. En effet, Curt & Prévosto (2003), ont montré que le Hêtre en peuplement mixte est capable de développer son système racinaire pour puiser plus profondément la ressource eau dans le sol. Schmid & Kazda (2001), dans leurs travaux sur la distribution verticale et la croissance radiale de grosses racines en peuplements purs et mixtes de *Fagus sylvatica et Picea abies*, ont aussi mis en évidence une augmentation du taux de croissance des racines de Hêtre en mélange avec l'Epicéa. Le prélèvement de l'eau par le Hêtre plus en profondeur que le Sapin pourrait suggérer que le Hêtre possède une meilleure capacité de compétition souterraine que le Sapin, ce qui pourrait être l'une des causes de la vulnérabilité à la sécheresse observées chez le Sapin par Cailleret et al. (2014).

Selon les paramètres (pente et ordonnée à l'origine) utilisés d'après Martinez-Vilalta et al. (2014) (Fig13), le Chêne vert, le Hêtre et le Sapin peuvent être répartis en deux groupes distincts : Le Chêne vert présente une pente (σ) comprise entre 0 et 1 ($0 < \sigma < 1$); ce qui permet de le classer en espèces à comportement anisohydriques. Le Hêtre et le Sapin présentent des pentes (σ) plus ou moins égales à zéro ($\sigma \le 0$); ce qui fait du Hêtre et Sapin des espèces à comportement isohydrique. Mais les autres paramètres écophysiologiques (fermeture précoce des stomates, vulnérabilité à la cavitation, potentiel minimal élevée) utilisées dans la littérature pour définir la stratégies d'utilisation d'eau (isohydrique) (e.g., Tardieu & Simonneau 1998; Cochard & Granier 1999; Brendel & Cochard 2011; Martimez-

Vilalta et al. 2014), ne sont pas toutes conformes avec ce résultat notamment pour le Hêtre. En effet, les différentes approches écophysiologiques et isotopiques utilisées suggèrent que le Hêtre à une stratégie d'évitement à la sécheresse caractérisée par une faible résistance à la cavitation, une exploration plus profonde du sol et donc un fort développement racinaire (Fig 12, 23,Tab 6). Contrairement à la stratégie développée par le Hêtre, le Sapin adopte la même stratégie mais est encore plus évitant à la sécheresse tout en ayant de façon paradoxale une plus forte résistance à la cavitation (Fig 12). La fermeture rapide des stomates de cette espèce par rapport au Hêtre pourrait être due à une moindre exploration du système racinaire du sol (Fig 23, 8) et donc une soumission plus intense au dessèchement des horizons qu'il explore vu l'hétérogénéité spatiale du sol caractérisée par une très faible réserve utile.

Contrairement au Hêtre et au Sapin, le Chêne vert présente toutes les caractéristiques des espèces ayant une stratégie de tolérance à la sécheresse (anisohydrique). Marquée par une forte résistance à la cavitation, une valeur plus faible en potentiel de 50% de fermeture stomatique, de très faibles valeurs de potentiel hydrique minimal significativement différentes (P<0.05) par rapport aux autres espèces et l'avantage d'un système racinaire souterrain pouvant atteindre 3,7 mètres sur sol gréseux (J. Canadell, non publié *In* Jackson et al. 1996).

6. Conclusion et Perspectives

Bien que les résultats de l'étude restent encore à approfondir et certains doutes concernant l'analyse isotopique à lever, les différentes approches utilisées, nous ont permis d'améliorer notre compréhension sur les stratégies d'utilisation de l'eau développées par le Hêtre et le Sapin de la placette DVX5 et le Chêne vert de la placette LSBB. La présente étude met en évidence une utilisation de l'eau souterraine en saison estivale par toutes les espèces étudiées. Au regard des résultats obtenus, les espèces étudiées présentent deux stratégies d'utilisation de l'eau en saison sèche: une stratégie d'évitement à la sécheresse qui regroupe le Hêtre et le Sapin et une stratégie de tolérance pour le Chêne vert. Cependant, les résultats infirment l'hypothèse de départ selon laquelle différentes stratégies d'utilisation de l'eau entre espèces sont associés à des différences horizons depuis lesquels l'eau est plus ou moins extraite. En effet, la forte proportion d'éléments grossiers et la faible réserve utile font que les espèces étudiées, quelle que soit leur stratégie vis à vis de la sécheresse, exploitent toute de l'eau en profondeur. Nous avons aussi montré une différence entre les espèces co-occurrentes : le Hêtre exploite probablement un horizon du sol plus profond que le Sapin plus économe en eau. Dans le même sens, les travaux de Davis & Mooney (1986) sur la relation des tissus hydriques entre quatre espèces d'arbustes co-occurrentes, ont montré que la longueur du système racinaire n'équivaut pas forcement à une tolérance à la sécheresse.

La majorité de la demande climatique en eau des écosystèmes méditerranéens est fournie par les eaux souterraines. L'absence de celles-ci, peut altérer les fonctions de ces écosystèmes et conduire à des modifications fondamentales de leur structure (Barbeta et al. 2015). Avec une croissance de la population couplée à un développement rapide des nouvelles zones urbaines, on note une augmentation de la consommation en eau pour des usages agricoles, industriels et domestiques (Eamus et al. 2006). Or l'impact des changements climatiques récents et des sécheresses plus particulièrement aiguës et prolongées sur les réserves d'eau souterraine reste encore mal connu (Anderegg et al. 2013). De récentes études suggèrent un épuisement des réservoirs d'eau souterraines dans le bassin méditerranée en cas de sécheresse extrême ou de conditions de sécheresse plus modérées, mais récurrentes (Barbeta et al. 2015) Dans un tel contexte de pression croissante qui s'exerce sur les ressources hydriques, il apparait crucial de comprendre comment les forêts méditerranéennes utilisent les ressources en eau pour adapter la gestion de cette ressource. Et pour ce faire une investigation plus approfondie des horizons d'exploitation des systèmes racinaires de différentes espèces et sur les relations mycorhiziennes que peuvent avoir ces espèces pour extraire de l'eau, contribueraient d'une part à l'amélioration du bilan hydrique de ces écosystèmes dépendant des eaux souterraines et aussi à une meilleur gestion de la ressource eau.

7. Références Bibliographiques

- Acherar, M. & Rambal, S., 1992. Comparative water relations of four Mediterranean oak species. *Vegetatio*, 99-100(1), pp.177–184.
- AIEA, 2008. Isotopes de l'environnement dans le cycle hydrologique. *Chap*, p.588. Available at: http://www-naweb.iaea.org/napc/ih/documents/FRENCH VERSION/Vol_I/Vol I_Intro-frh.pdf.
- Anderegg, L.D.L. et al., 2013. Drought characteristics' role in widespread aspen forest mortality across Colorado, USA. *Global Change Biology*, 19, pp.1526–1537.
- Baquedano, F.J. & Castillo, F.J., 2006. Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver Pinus halepensis and water-spenders Quercus coccifera and Quercus ilex. *Trees Structure and Function*, 20(6), pp.689–700.
- Barbeta, A. et al., 2015. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Global Change Biology*, 21, pp.1213–1225. Available at: http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.12785.
- Barbour, M.M. et al., 2011. Variation in the degree of coupling between in 613C of two mature phloem sap and forests ecosystem respiration Nothofagus. , 166, pp.497–512.
- Bariac, T. et al., 1994. Variabilité spatio-temporelle de la composition isotopique de l'eau (180, 2H) dans le continuum sol-plante-atmosphère 2. Approche en conditions naturelles. *Chemical Geology*, 115(94), pp.317–333.
- Bibelriether, H., 1962. Research on roots of firs and oaks in middle Swabia.
 Forstwissenschaftliches Centralblatt 81, 230–247. In Dobson, M.C. & Moffat, a. J., 1995. A Re-Evaluation of Objections To Tree Planting On Containment Landfills. Waste Management & amp; Research, 13(6). pp. 579–600.
- Brand, W.A., 2010. apid communications in mass spectrometry : RCM. *Rapid* communications in mass spectrometry : RCM, 24(24), pp.3567–3577.
- Brand, W.A. et al., 2009. Rapid communications in mass spectrometry : RCM. Rapid communications in mass spectrometry : RCM, 24(24), pp.3567–3577.
- Brendel, O. & Cochard, H., 2011. Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique. *L'eau pour les Forêts et les hommes en région méditerranéenne*, pp.84–89.
- Brillante, L. et al., 2015. The use of soil electrical resistivity to monitor plant and soil water relationships in vineyards. *Soil*, 1(1), pp.273–286. Available at: http://www.soil-journal.net/1/273/2015/.
- Brodribb, T.J. & Cochard, H., 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant physiology*, 149(1), pp.575–584.

- Cailleret, M. et al., 2014. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Annals of Forest Science*, 71(6), pp.643–657.
- Cailleret, M., 2011. UNIVERSITE PAUL-CEZANNE AIX-MARSEILLE III Par Maxime Cailleret Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. , pp.1–160.
- Canadell, J. et al., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108(4), pp.583–595.
- Carnicer, J. et al., 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(4), pp.1474–1478.
- Carriere, S.D., 2014. Etude hydrogéophysique de la structure et du fonctionnement de la zone non saturée du karst.
- Celle, H., 2000. *Caracterisation des precipitations sur le pourtour de la mediterranee occidentale*. Avignon, Universite Des pays de Vaucluse.
- Chalikakis, K.M., 2006. Application de méthodes géophysiques pour la reconnaissance et la protection de ressources en eau dans les milieux karstiques.
- Chapelier, D. & Mari, J.-L., 2000. Principe de base, cours de géophysique.
- Cleary, B.D. & Zaerr, J.B., 1980. Part C Water Status and Carbon Dioxide Exchange Studies Pressure Chamber Techniques for Monitoring. , 10(1), pp.133–141.
- Cochard, H. & Granier, A., 1999. Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers.
- Comas, C. et al., 2015. Point processes statistics of stable isotopes : analysing water uptake patterns in a mixed stand of Aleppo pine and Holm oak., 24(1), pp.1–13.
- Couchoud, I., 2008. Les Isotopes Stables De L 'Oxygène Et Du Carbone Des Archives Paléoenvironnementales. *Distribution*, (3), pp.275–291.
- Cubera, E. & Moreno, G., 2007. Effect of single Quercus ilex trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of central western Spain. *Annal Forest Science*, 64, pp.355–364.
- Curt, T. & Prévosto, B., 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant and Soil*, 255, pp.265–279.
- Dahlin, T., 2001. The development of DC resistivity imaging techniques. *Computers and Geosciences*, 27(9), pp.1019–1029.
- Dahlin, T. & Zhou, B., 2006. Multiple-gradient array measurements for multichannel 2D resistivity imaging. *Near Surface Geophysics*, 4(2), pp.113–123.

Dansgaard, W., 1964. Stable isotopes in precipitation. Tellus A.

- Dasgupta, P., Das, B.S. & Sen, S.K., 2015. Soil water potential and recoverable water stress in drought tolerant and susceptible rice varieties. *Agricultural Water Management*, 152, pp.110–118. Available at: http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-84922211449&partnerID=tZOtx3y1.
- David, T.S. et al., 2007a. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree physiology*, 27, pp.793–803.
- David, T.S. et al., 2007b. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree physiology*, 27(6), pp.793–803.
- Davis, S.D. & Mooney, H. a., 1986. Tissue water relations of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia*, 70(2), pp.172–177.
- Dawson, T.E. et al., 2002. Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), pp.507–559.
- Dawson, T.E. & Ehleringer, J.R., 1993. Isotopic enrichment of water in the "woody" tissues of plants: Implications for plant water source, water uptake, and other studies which use the stable isotopic composition of cellulose. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 57, pp.3487–3492.
- Dawson, T.E. & Pate, J.S., 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia*, 107, pp.13–20.
- Diffenbaugh, N.S. & Giorgi, F., 2012. Climate change hotspots in the CMIP5 global climate model ensemble. *Climatic Change*, 114(3-4), pp.813–822.
- Dobson, M.C. & Moffat, a. J., 1995. A Re-Evaluation of Objections To Tree Planting On Containment Landfills. *Waste Management & Compared Research*, 13(6), pp.579–600.
- Eamus, D. et al., 2006. Resource Management. *Fujitsu Scientific and Technical Journal*, 40(1), pp.123–132. Available at: http://pubs.vmware.com/vsphere-50/topic/com.vmware.ICbase/PDF/vsphere-esxi-vcenter-server-50-resource-management-guide.pdf.
- Eggemeyer, K.D. et al., 2009. Seasonal changes in depth of water uptake for encroaching trees Juniperus virginiana and Pinus ponderosa and two dominant C4 grasses in a semiarid grassland. *Tree Physiology*, 29, pp.157–169.
- Ehleringer, J.R. & Dawson, T.E., 1992. Water uptake by Plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment*, 15, pp.1073–1082.
- Ellsworth, P.Z. & Williams, D.G., 2007. Hydrogen isotope fractionation during water uptake by woody xerophytes. *Plant and Soil*, 291(1-2), pp.93–107.

Giorgi, F., 2006. Climate change hot-spots. Geophysical Research Letters, 33(8), pp.1-4.

- Goubanova, K. & Li, L., 2007. Extremes in temperature and precipitation around the Mediterranean basin in an ensemble of future climate scenario simulations. *Global and Planetary Change*, 57(1-2), pp.27–42.
- Lo Gullo, M. a. & Salleo, S., 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist*, 108, pp.267–276.
- Hoerling, M. et al., 2012. On the increased frequency of mediterranean drought. *Journal of Climate*, 25(6), pp.2146–2161.
- Hruska, J., Cermák, J. a N. & Sustek, S., 1999. Mapping tree root systems with ground-penetrating radar., pp.125–130.
- Hsiao, T.C., 1973. Plant Responses To., pp.519-570.
- Huang, L. & Zhang, Z., 2015. Stable Isotopic Analysis on Water Utilization of Two Xerophytic Shrubs in a Revegetated Desert Area: Tengger Desert, China. *Water*, 7(3), pp.1030–1045. Available at: http://www.mdpi.com/2073-4441/7/3/1030/.
- IAEA, 2009. Laser Spectroscopic Analysis of Liquid Water Samples for Stable Hydrogen and Oxygen Isotopes. *Iaea, 2009*, p.49.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014 Synthesis Report The Core Writing Team Core Writing Team Technical Support Unit for the Synthesis Report R. K. Pachauri et al., eds.,
- Jackson, R.B. et al., 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108(3), pp.389–411.
- Klaus, J. & McDonnell, J.J., 2013. Hydrograph separation using stable isotopes: Review and evaluation. *Journal of Hydrology*, 505, pp.47–64. Available at: http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.09.006.
- Klein, T. et al., 2013. Relationships between stomatal regulation, water-use, and water-use efficiency of two coexisting key Mediterranean tree species. *Forest Ecology and Management*, 302, pp.34–42. Available at: http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.044.
- Kurz-Besson, C. et al., 2014. Cork oak physiological responses to manipulated water availability in a Mediterranean woodland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 184, pp.230–242. Available at: http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.10.004.
- Lecoeur J, 2007. Influence d'un déficit hydrique sur le fonctionnement d'un couvert végétal cultivé. , pp.1–12.

Martimez-Vilalta, J. et al., 2014. A new look at water transport regulation in plants.

Martin-Gomez, P. et al., 2015. Methods Isotope-ratio infrared spectroscopy : a reliable tool for the investigation of plant-water sources ?

- Milly, P.C.D., Dunne, K. a & Vecchia, a V, 2005. Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature*, 438(7066), pp.347–350.
- Mouillot, F., Rambal, S. & Joffre, R., 2002. Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean ecosystem. *Global Change Biology*, 8, pp.423–437.
- Nadezhdina, N. et al., 2008. Seasonal variation of water uptake of a Quercus suber tree in Central Portugal. *Plant and Soil*, 305(1-2), pp.105–119.
- Nourtier, M. et al., 2012. Transpiration of silver Fir (Abies alba mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Annals of Forest Science*.
- Nourtier, M., 2014. Vulnerability of silver fir (Abies alba Mill .) to drought in Mediterranean mountains according to soil properties La vulnérabilité du sapin pectiné (Abies alba Mill .) à la sécheresse en milieu méditerranéen selon les propriétés hydriques du sol THESE .
- Oerter, E. et al., 2014. Oxygen isotope fractionation effects in soil water via interaction with cations (Mg, Ca, K, Na) adsorbed to phyllosilicate clay minerals. *Journal of Hydrology*, 515, pp.1–9. Available at: http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.04.029.
- Parnell, A.C. et al., 2010. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS ONE*.
- Peñuelas, J. et al., 2013. Evidence of current impact of climate change on life: A walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology*, 19(8), pp.2303–2338.
- Phillips, D.L., Newsome, S.D. & Gregg, J.W., 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: Alternative methods. *Oecologia*, 144, pp.520–527.
- Rozansky, K., Araguas-Araguas, L. & Gonfiantini, R., 1993. Isotopic pattern in modern global precipitations. , pp.1–36.
- Schmid, I. & Kazda, M., 2001. Vertical distribution and radial growth of coarse roots in pure and mixed stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), pp.539–548.
- Schultz, N.M. et al., 2011. Identification and correction of spectral contamination in 2H/1H and 18O/16O measured in leaf, stem, and soil water. *Rapid communications in mass spectrometry* : *RCM*, 24.08.2011, 25(21), pp.3360–8. Available at: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22006400.
- Tardieu, F. & Simonneau, T., 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49(March), pp.419–432. Available at: http://jxb.oxfordjournals.org/content/49/Special_Issue/419.abstract.
- Thorburn, P.J., Walker, G.R. & Brunel, J.P., 1993. Extraction of water from Eucalyptus trees for analysis of deuterium and oxygen-18 : laboratory and field techniques. *Plant, Cell*

and Environment, 16, pp.269–277. Available at: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00869.x/full.

- Turner, N. (Csiro), 1981. Chapter 3: Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58, pp.339–366. Available at: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21978817.
- Urli, M. et al., 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33(7), pp.672–683.
- Voltas, J. et al., 2015. Intraspecific variation in the use of water sources by the circum-Mediterranean conifer Pinus halepensis.
- Waring, R.H. & Cleary, B.D., 1967. Plant Moisture Stress: Evalutation by Pressure Bomb.
- West, A.G. et al., 2010. Discrepancies between isotope ratio infrared spectroscopy and isotope ratio mass spectrometry for the stable isotope analysis of plant and soil waters. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 24(14), pp.1948–1954.
- West, A.G., Patrickson, S.J. & Ehleringer, J.R., 2006. Water extraction times for plant and soil materials used in stable isotope analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*.
- White, J.W.C. et al., 1985. The DH ratios of sap in trees: Implications for water sources and tree ring DH ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 49, pp.237–246. Available at: http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0021890537&partnerID=40&md5=1e3e0c0eeb5c3475affc13f0d15e0890\nhttp://www.sc iencedirect.com/science/article/pii/0016703785902078.
- Williams, L.E. & Araujo, F.J., 2002. Correlations among Predawn Leaf, Midday Leaf, and Midday Stem Water Potential and their Correlations with other Measures of Soil and Plant Water Status in Vitis vinifera. *Journal of American Society Horticulture Science*, 127(3), pp.448–454.

Réferences logiciels et package Siar

Andrew Parnell and Andrew Jackson (2013). siar: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.2. http://CRAN.R-project.org/package=siar

R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.URL http://www.R-project.org/.

Réferences des figures

Figure 2 turgesecence des cellules

"Turgor pressure on plant cells diagram" by LadyofHats - did it myself based on [1], [2], [3] and [4].. Licensed under Public Domain via Wikimedia Commons - https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Turgor_pressure_on_plant_cells_diagram.svg#/med ia/File:Turgor_pressure_on_plant_cells_diagram.svg

Fig A annexe: etage bioclimatique

http://www.geographie.ens.fr/L-etagement-bioclimatique-du-mont.html (departement de géographie école normale)

Résumés

La végétation des écosystèmes limités par l'eau repose fortement sur l'accès aux réserves d'eau profondes pour faire face à des périodes de sécheresse. Dans un contexte de pression croissante qui s'exerce sur les ressources hydriques (diminution des précipitations estivales, accentuation de l'irrigation, forte demande climatique), il apparait crucial de comprendre comment les forêts méditerranéenne utilisent les ressources en eau? Pour améliorer notre compréhension des réponses spécifiques des espèces méditerranéennes à la sécheresse et pour mieux anticiper l'effet du changement climatique, nous avons étudié le comportement de trois espèces. Pour ce faire nous avions fait l'hypothèse selon laquelle différentes stratégies d'utilisation de l'eau des espèces méditerranéennes étaient associés à des différences de profondeur depuis lesquelles l'eau est extraite. Pour répondre à cette hypothèse, trois espèces Quercus ilex, Fagus sylvatica et Abies alba, localisées sur deux placettes contrastées ont été suivies par des approches interdisciplinaires (écophysiologique, géophysique et isotopique). Bien que les espèces étudiées présentent différentes stratégie d'utilisation d'eau, les résultats ont montré que toutes ces espèces prélèvent de l'eau en profondeur en saison sèche avec des contributions relativement fortes pour le Chêne vert (80%), que le Hêtre (78%) et le Sapin (60%). Cette étude suggère aussi que le Hêtre en peuplement mixte avec le Sapin est plus compétitif pour acquérir cette ressource en eau issue du sous-sol.

Mots clés : *Abies Alba*, changement climatique, *Fagus sylvatica*, forêt méditerranéenne, isotopes stables de l'eau, potentiel hydrique, *Quercus ilex*, résistivité électrique, Sécheresse, stratégie d'utilisation de l'eau

Abstract

Vegetation ecosystems limited by water relies heavily on access to deep water reserves to face periods of drought. In a context of growing pressure exerted on water resources (decrease in summer precipitation, accentuation of irrigation, strong climatic demand), it appears crucial to understand how the Mediterranean forests use water resources? To improve our understanding the specific responses of Mediterranean species to drought and to better anticipate the effect of climate change we studied the strategies of three species. We emit the hypothesis that different strategies for using water of Mediterranean species are associated with different backgrounds from which water is extracted more or less. To verify this hypothesis, three species Quercus ilex, Fagus sylvatica and Abies alba located on two contrasting plots were followed by interdisciplinary approaches (ecophysiological, geophysics and isotope). Although the studied species have different water use strategy, the results showed that all Mediterranean species uptake the water deeper in the dry season with high relative contributions groundwater for the Holm oak (80%) that the Beech (78%) and fir (60%). This study suggests that in mixed beech stand with fir, beech is more competitive for water resources.

Key word: *Abies Alba*, climate change, *Fagus sylvatica*, Mediterranean forest stable water isotopes, hydric potential, *Quercus ilex*, electrical resistivity, drought, water uptake strategy

Annexes

- 5.2 Annexe P-2
- 5.2.1 Protocole de mesure du potentiel hydrique à l'aide de la chambre à pression (Scholander)

La mesure du potentiel hydrique se fait selon les conditions météorologiques, deux points minima sont nécessaires pour caractériser l'état hydrique de la plante

Le potentiel de base est mesuré avec une chambre à pression (Scholander) munie d'une source d'azote comprimée, d'un régulateur de débit et, si possible, d'un manomètre de précision (0.1 Mpa).

La branche est prélevée juste avant la mesure par rupture du pétiole au niveau de son insertion sur le nœud. Le pétiole est amputé de son extrémité à l'aide d'un cutter bien aiguisé pour ne pas écraser les tissus. Il est introduit dans un caoutchouc pour l'étanchéité et ensuite on place la feuille dans la chambre.

La chambre est mise sous pression très progressivement.

Le potentiel hydrique est noté lors de l'apparition d'humidité sur la section des faisceaux ligneux du pétiole. Cette valeur correspond à la pression de la chambre affichée par le manomètre.

La valeur des potentiels hydriques foliaire d'un individu est la moyenne des mesures effectuées sur les feuilles de cet individu.

J. Gober: & G. Pautou (1968). Carte de végétation Feuille XXXI-40 - WilSON - In Decuments pour la carte de végétation des Alpes, tome VI

Fie. 7. - Etages et séries de végétation du Mont-Ventoux.

Fig A annexe : étages bioclimatique

<u>http://www.geographie.ens.fr/L-etagement-bioclimatique-du-mont.html</u> (departement de géographie école normale sup)

Flacon de prélèvement des branches

Flacons destinés à prélever l'eau de pluie, l'eau du sol et l'eau des sources.

Système de récolte de l'eau de pluie et de l'eau du sol

Fig B Système de récolte et flacon de prélèvement

Dyanamique temporelle en δ^{18} O et en δ^{2} H des branches d'ombre et lumiière des espèces Hêtre Sapin et Chêne vert

Le Sapin pectiné

Le Hêtre Commun

Le chêne-vert

