

Comment la disponibilité en eau du sol contrôle-t-elle la dose d'ozone phytotoxique des pins de haute montagne?

Modélisation et étude expérimentale dans les forêts tempérées des Carpates occidentales et les forêts méditerranéennes du massif du Mercantour

par Svetlana BIČÁROVÁ, Zuzana SITKOVÁ, Hana PAVLENOVÁ,
Peter FLEISCHER jr., Peter FLEISCHER sr., Laurence DALSTEIN,
Marie-Lyne CIRIANI et Andrzej BYTNEROWICZ

Les forêts de haute montagne sont exposées à des concentrations élevées en ozone, qui peuvent avoir des effets néfastes sur les processus physiologiques des végétaux. Cette étude porte sur la quantification de la dose d'ozone phytotoxique pour le pin à crochets et le pin cembro. Deux régions bioclimatiques ont été étudiées : les forêts tempérées des montagnes des Hautes Tatras des Carpates occidentales en Slovaquie, et les forêts méditerranéennes du massif du Mercantour dans les Alpes-Maritimes en France.

Introduction

L'ozone de surface (O_3) est l'un des polluants atmosphériques les plus courants (OMS, 2006, EPA, 2014, AEE, 2016, CEE-ONU, 2016). Au cours des dernières décennies, les concentrations moyennes d'ozone – différentes selon les régions – (COOPER *et al.*, 2014), ne semblaient pas bien correspondre à certaines mesures d'exposition utilisées dans l'évaluation des effets de l'ozone sur la santé humaine ou la végétation (LEFOHN *et al.*, 2017). Différentes mesures d'exposition à l'ozone sont utilisées dans l'évaluation des risques pour les forêts. Les normes d'exposition initialement élaborées (AOT40) basées uniquement sur la concentration en ozone, ne prennent pas en compte les facteurs environnementaux influençant les réponses de la végétation. Par conséquent, à la fin des années 1990, il a été question de l'utilisation de niveaux critiques basés sur les flux d'ozone. Ces nouvelles approches se concentrent sur le mode de transport de l'ozone à l'intérieur des plantes par l'intermédiaire des stomates et sur les facteurs environnementaux qui contrôlent l'absorption foliaire de l' O_3 (FUHRER *et al.*, 1997 ; GRÜNHAGE *et al.* ; ASHMORE *et al.*, 2004 ; MUSSELMAN *et al.*, 2006 ; KARLSSON *et al.*, 2007 ; MATYSSEK *et al.*, 2007). Un modèle basé sur la

1 - PATLD : convention sur la pollution atmosphérique transfrontière à longue distance de 1979 de la Commission économique des Nations unies pour l'Europe (CEE-ONU).

Fig. 1 :
Position géographique du Parc national des Hautes Tatras (SK-HT) dans la chaîne des Carpates et du Parc national du Mercantour dans la région des Alpes-Maritimes (FR-Alp) dont les sites expérimentaux sont dans l'ordre de zonation altitudinale :
A - Contreforts : Stará Lesná ;
B - Zone submontagnarde : B1-Štart, B2-Podmuráň ;
C - Zone zubalpine : C1-Skalnaté pleso, C2-Kolové pleso, C3-Col de Salèse ;
D - Cimes : Lomnický štít.

conductance stomatique a été développé pour estimer l'absorption de l'O₃ chez les essences arborées les plus communes (EMBERSON *et al.*, 2000). Les récents niveaux critiques, fondés sur la Convention PATLD¹ (CLRTAP, 2015 ; MILLS *et al.*, 2011), ont été nommés "Dose phytotoxique de l'ozone" (POD_y) correspondant au flux d'O₃ stomatique accumulé au-dessus d'un seuil (Y). Les biologistes encouragent fortement l'utilisation de ce seuil qui prend en compte la capacité de détoxicification des arbres (KARLSSON *et al.*, 2007). Le choix des experts a été utilisé pour définir un seuil Y=1 nmol m⁻² PLA s⁻¹ (PLA est la surface foliaire projetée) basé sur l'observation de la sensibilité à l'ozone dans des conditions contrôlées (DIZENGREMEL *et al.*, 2013). DE MARCO *et al.* (2015) recommandent d'appliquer le POD_y sans limite de seuil (Y=0) c'est-à-dire, le POD₀ au lieu du POD₁. Toute molécule O₃ entrant dans la feuille pouvant induire une réponse métabolique (MUSSELMAN *et al.*, 2006). De nombreuses études ont fourni des informations sur les effets de l'ozone au niveau cellulaire (BUSSOTTI *et al.*, 2011 ; GOTTARDINI *et al.*, 2014, BRAUN *et al.* ; 2014, MILLS *et al.*, 2016). En outre, l'ozone peut avoir des conséquences physiologiques, affectant la résistance des arbres face aux facteurs de stress abiotiques (gel, sécheresse) et biotiques (carences nutritives, pathogènes, scolytes) (VOLLENWEIDER et GÜNTHARDT-GOERG, 2006).

La principale difficulté dans l'établissement de normes vient de la nécessité de leur validation par des données de terrain (PAOLETTI et MANNING, 2007). Des études épidémiologiques récentes montrent une meilleure corrélation entre le POD₀ et les dégâts foliaires visibles d'ozone en comparaison de l'AOT40 (SICARD *et al.*, 2016). Les conifères les plus sensibles sont les pins (*Pinus sp.*) (DALSTEIN et VAS, 2005). D'après de nombreuses études, les forêts montagneuses des Carpates (BYTNEROWICZ *et al.*, 2004, HÚNOVÁ *et al.*, 2010, ZAPLETAL *et al.*, 2012, BIČÁROVÁ *et al.*, 2016) et des Alpes (SMIDT et HERMAN, 2004, SICARD *et al.*, 2011) sont exposées à des concentrations élevées en ozone. Le taux d'endommagement foliaire lié à l'ozone augmente avec l'altitude en réponse à l'augmentation des rapports de mélange d'ozone et à une augmentation du taux d'absorption d'O₃ due aux conditions microclimatiques favorables de haute altitude (DÍAZ-DE-QUIJANO *et al.*, 2009). Cependant, il existe un manque de données empiriques concernant les essences forestières de montagne les plus vulnérables.

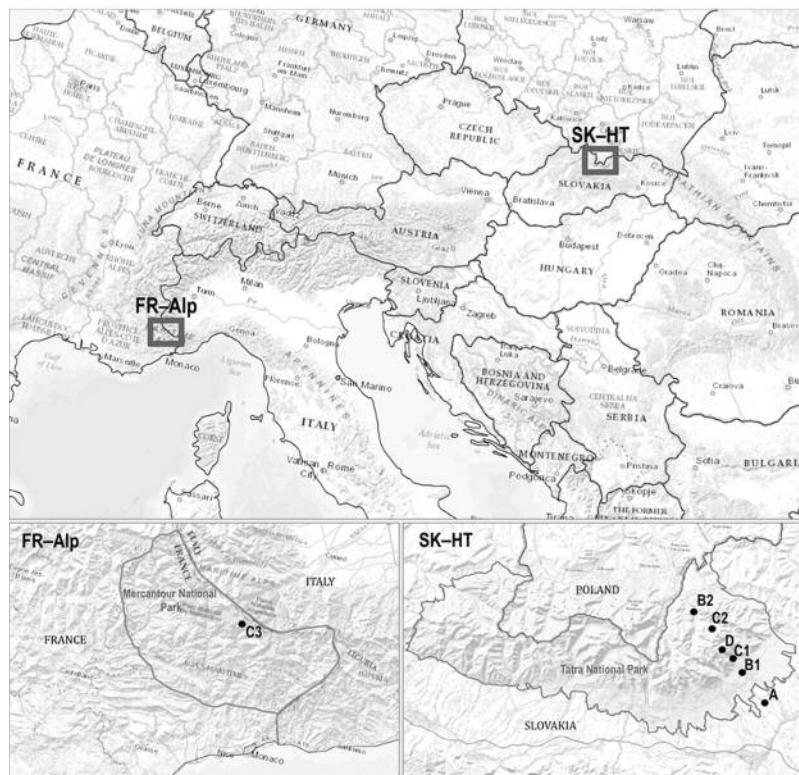
Les objectifs de cette étude étaient de :

- cartographier les mesures d'exposition à l'ozone (AOT40, POD₁, POD₀) durant la saison de croissance de l'année 2016 ;
- d'évaluer, dans des conditions climatiques contrastées, le rôle des paramètres physiologiques et de la disponibilité en eau du sol dans l'absorption de l'ozone ;
- d'analyser la relation entre les résultats de POD₀ du modèle et des dommages foliaires visibles liés à l'ozone observés sur le terrain pour le pin cembro (*Pinus cembra*) et le pin à crochets (*Pinus mugo* Turra), conifères sensibles à l'ozone.

Cette étude s'est concentrée sur deux régions bioclimatiques montagneuses différentes d'Europe : les Hautes Tatras dans les Carpates occidentales à climat tempéré et les Alpes du Sud dans le Mercantour à la végétation forestière influencée par le climat méditerranéen.

Zone d'étude

La zone d'étude (Cf. Fig. 1) couvre les sites forestiers de montagne situés dans le parc national des Tatras (SK-HT) et dans le parc national du Mercantour (FR-Alp). La région SK-HT est la plus haute chaîne de montagnes des Carpates occidentales située dans le nord de la Slovaquie. Dans cette région s'élèvent des contreforts à 800 mètres d'alti-



CODE Nom du site	Coordonnées GPS Latitude Longitude	Altitude (m) Zone/ Orientation	Caractéristiques du climat local	Essences arborées	Type de sol Texture du sol
SK-HT					
A Stará Lesná	49°09'08" N 20°17'19" E	810 m Contreforts/S	Tempéré continental ; modérément chaud et humide	<i>Picea abies, Betula verucosa,</i> <i>Pinus sylvestris, Larix decidua,</i> <i>Alnus glutinosa</i>	Cambisols hapliques ; Limon limoneux (moyen grossier)
B1 Štart	49°10'30" N 20°14'48" E	1150 m Submontagnarde/S	Tempéré continental ; modérément froid et humide	<i>Picea abies, Larix decidua,</i> <i>Pinus sylvestris, Abies alba,</i> <i>Acer pseudoplatanus</i>	Podzols hapliques ; Limon sableux (grossier)
B2 Podmuráň	49°15'00" N 20°09'25" E	1100 m Submontagnarde/N	Tempéré continental ; modérément froid et extrêmement humide	<i>Picea abies, Abies alba,</i> <i>Sorbus aucuparia, Fagus</i> <i>silvatica, Acer pseudoplatanus</i>	Podzols hapliques; Limon (moyen)
C1 Skalnaté pleso	49°11'21" N 20°14'02" E	1778 m Subalpine/S	Froid continental ; montagnes froides et extrêmement humides	<i>Pinus mugo</i>	Leptosols foliques ; Limon sableux (grossier)
C2 Kolové pleso	49°13'22" N 20°11'27" E	1570 m Subalpine/N	Froid continental ; montagnes froides et extrêmement humides	<i>Pinus mugo, Pinus cembra,</i> <i>Picea abies</i>	Leptosols foliques ; Limon limoneux (moyen grossier)
D Lomnický štít	49°11'43" N 20°12'54" E	2635 m Cimes	Froid continental ; montagne froide et extrêmement humide		Leptosols lithiques ; Hyperskeletic
FR-Alp					
C3 Col de Salèse	44°08'18" N 07°14'11" E	1,993 m Subalpin/S	Méditerranéen tempéré ; été modérément frais et sec	<i>Pinus cembra,</i> <i>Larix decidua</i>	Leptosols lithiques ; Hyperskeletic

tude et le plus haut sommet culmine à 2 655 mètres d'altitude (m.a). Le climat est principalement froid et humide. D'après la période climatique de référence (1961-1990), la température moyenne annuelle de l'air varie entre 5,3°C dans les contreforts et -3,8°C dans les zones situées au-dessus de 2 600 m.a. Les précipitations annuelles moyennes sont comprises entre 760 et 2 000 mm. Pendant la saison de croissance (avril-septembre), les précipitations atteignent près de 65% de leur cumul annuel et leur maximum est enregistré en juin ou en juillet. Les forêts de conifères couvrent une superficie allant jusqu'à 1 600 m.a. La zone subalpine (jusqu'à 1800 m.a) est presque entièrement recouverte de pins à crochets. Le pin cembro est peu répandu au niveau de la limite forestière. Au cours des dernières décennies, les impressionnantes tempêtes de vent et les infestations consécutives de scolytes (*Ips typographus*) ont endommagé les forêts des Hautes Tatras, affaiblies par divers facteurs abiotiques tels que les températures élevées (MEZEI *et al.*, 2017) ou le transport à longue distance de polluants atmosphériques (BYTNEROWICZ *et al.*, 2004).

Le Parc national du Mercantour, avec plusieurs sommets culminant à plus de 3 000 m.a et une large gamme altitudinale à plus de 2 500 mètres, possède un climat spéci-

fique aux influences méditerranéennes et alpines. Avec des terrains géologiques multi-formes composés de calcaire ou de cristallin, les habitats sont extrêmement diversifiés, cette région fait partie des *hotspots* de biodiversité les plus riches d'Europe (DOLE-OLIVIER *et al.*, 2015). Le climat est tempéré et méditerranéen, caractérisé par un été modérément frais et sec. Les précipitations mensuelles minimales se produisent en juillet. Dans cette région, le sapin, l'épicéa, le pin cembro et le mélèze sont des espèces répandues. Des études antérieures ont montré (DALSTEIN et VAS, 2005, SICARD *et al.*, 2011) que le Parc national du Mercantour pourrait être affectée par des quantités considérables d'O₃. Cet ozone est généré par les réactions photochimiques des précurseurs d'O₃ provenant du trafic routier régional sous l'effet des températures et du rayonnement solaire élevés, lors des étés très chauds caractéristiques du climat méditerranéen.

Six sites d'étude ont été installés à des altitudes et des expositions différentes afin de cartographier les doses phytotoxiques d'O₃ dans des conditions climatiques contrastées : zone A - contreforts, zone B - submontagnarde, zone C - subalpine, zone D - cimes et différentes orientations : 1-sud, 2-nord (Cf. Tab. I, Fig. 1).

Tab. I :
Description des sites expérimentaux
(CODE utilisé en relation avec la Fig. 1).

Méthodes

Mesures d'exposition à l'ozone

Toutes les mesures d'exposition à l'ozone (AOT40, POD₁, POD₀) ont été calculées en utilisant le modèle multiplicatif DO3SE (*Deposition of Ozone for Stomatal Exchange*). L'AOT40 (ppb.h) est la quantité accumulée d'ozone au dessus d'une valeur seuil de 40 ppb, de 8h à 20h, durant la période de croissance (avril-septembre). Le niveau critique CLec pour l'AOT40 a été fixé à 5 000 ppb.h (Directive 2008/50/EC). L'algorithme pour l'estimation du PODY (mmol m⁻² PLA) incorpore les effets des conditions météorologiques comme la température de l'air (f_{temp}), le déficit de pression de vapeur (f_{VPD}), le rayonnement solaire ou la lumière (f_{light}), le potentiel hydrique du sol (f_{SWP}), la phénologie de la plante (f_{phen}), la concentration en ozone (f_{O3}) et la conductance stomatique maximale (G_{max}). Le passage de l'ozone entrant par les stomates représente la conductance de l'ozone stomatique G_{sto} (m s⁻¹) et le flux stomatique d'ozone (F_{sto}) est la quantité d'ozone pénétrant à l'intérieur du végétal. La dose d'ozone phytotoxique PODY est la somme cumulée des valeurs horaires du flux d'ozone stomatique au-dessus du seuil Y=1 (POD₁) ou sans seuil Y=0 (POD₀) au cours de la saison de croissance.

Ozone et données météorologiques

Dans les Hautes Tatras, la concentration en ozone a été mesurée avec des analyseurs actifs basés sur la technique confirmée d'absorption des ultraviolets par l'ozone à une longueur d'onde de 254 nm. Les données moyennes horaires de trois peuplements forestiers expérimentaux (A, B2, C2) ont été enregistrées en régime continu sans données manquantes majeures en 2016. En outre, les concentrations en O₃ mesurées sur le site expérimental de Lomnický štít (D) prises en compte, se situent entre 810 et 2635 m d'altitude. Dans le Mercantour (C3), des échantillonneurs passifs (Svenska Miljöinstitutet) ont été utilisés pour estimer la concentration en ozone. Ces capteurs passifs d'ozone permettent une surveillance à grande échelle dans des zones reculées (KRUPA et LEGGE, 2000) mais ne fournissent pas de concentrations en ozone en temps réel qui sont essen-

tielles pour les calculs de flux d'ozone. La méthode proposée par Loibl (LOIBL *et al.*, 1994, LOIBL et SCHMIDT, 1996) a été utilisée pour obtenir des concentrations horaires d'ozone à partir d'un calcul se basant sur les données cumulées des échantillonneurs passifs. Dans le Mercantour, les concentrations en ozone en temps réel mesurées en continu à Cians (distance à environ 15 km de C3) par un moniteur actif (type Environnement SA) ont été utilisées pour recalculer les valeurs horaires à C3. Cette approche a soutenu une faible différence dans les valeurs moyennes saisonnières (jusqu'à 5%). Les variables météorologiques (température de l'air, humidité relative, vitesse du vent, pression atmosphérique, rayonnement solaire et précipitations) ont été surveillées en permanence dans tous les sites expérimentaux de Slovaquie en utilisant des stations météorologiques automatiques. En France, les données météorologiques à intervalles horaires ont été obtenues à partir de la station Isola 2000 (les archives météo de Meteoblue à meteoblue.com) situées dans les environs du Col de Salèse.

Conductance stomatique des pins de montagne

Le niveau maximal de conductance stomatique (G_{max} , mmol O₃ m⁻² PLA s⁻¹), paramètre clé pour le calcul du flux d'ozone stomatique n'a pas été spécifié pour le pin à crochets et le pin cembro. Les données requises pour le paramétrage de G_{max} ont été obtenues par mesure sur les deux espèces de pin en Slovaquie. A cet effet, un système de photosynthèse LI-6400 (Li-Cor, Inc., Lincoln, NE) équipé d'une chambre de conifères opaque Licor 6400-22 standard et d'une source lumineuse 6400-18 RVB a été utilisé. Pour prendre en compte différentes conditions climatiques, la conductance stomatique a été mesurée de juin à novembre sur des sites d'étude situés à deux altitudes différentes : site A (Stará Lesná, 810 m) et site C1 (Skalnaté Pleso, 1778 m). Sur la base de cette dérivation, le niveau maximum de conductance stomatique pour l'O₃ a été déterminé comme $G_{max} = 110$ mmol O₃ m⁻² PLA s⁻¹ pour les deux pins de montagne étudiés.

Potentiel en eau du sol

Les données d'humidité du sol ont été obtenues par deux approches : les mesures sur le terrain et la modélisation. La fonction f_{swp}

définit l'effet de l'humidité du sol sur la conductance stomatique G_{sto} . Il est attendu, principalement dans les zones sèches, des valeurs plus élevées de conductance et du flux d'ozone stomatique et par conséquent aussi du PODy.

Symptômes foliaires visibles d'ozone

L'observation des symptômes foliaires visibles d'ozone, sur les aiguilles de pin cembro et de pin à crochets récoltées à l'automne 2016, a été réalisée selon les méthodes recommandées pour l'analyse des effets de la pollution atmosphérique sur les forêts (ICP, 2016). Les branches de pin à crochets et de pin cembro échantillonnées à partir de quatre placettes, des altitudes comprises entre 1000 et 1 600 m dans les Carpates et une placette à une altitude de 2000 m dans le Mercantour, ont été utilisées pour évaluer les dégâts foliaires visibles causés par l'ozone. En Slovaquie, les échantillons de branches de pin à crochets de 11 placettes situées le long du profil altitudinal de 800 à 2000 m d'altitude ont été évalués. Sur chaque placette, il a été sélectionné 5 arbres exposés au soleil. Pour chaque arbre, 5 branches avec au moins 30 aiguilles pour chaque classe d'âge d'aiguilles : feuillage de

l'année en cours (C), un an (C+1) et deux ans (C+2), ont été retirées du tiers supérieur de la couronne en utilisant un sécateur télescopique. Pour chaque branche, le pourcentage de la surface totale de l'aiguille affectée par des dégâts visibles d'ozone a été noté pour les aiguilles C, C+1 et C+2. Enfin, un pourcentage moyen de la surface des aiguilles affectée par des symptômes foliaires visibles d'ozone a été calculé pour chaque placette.

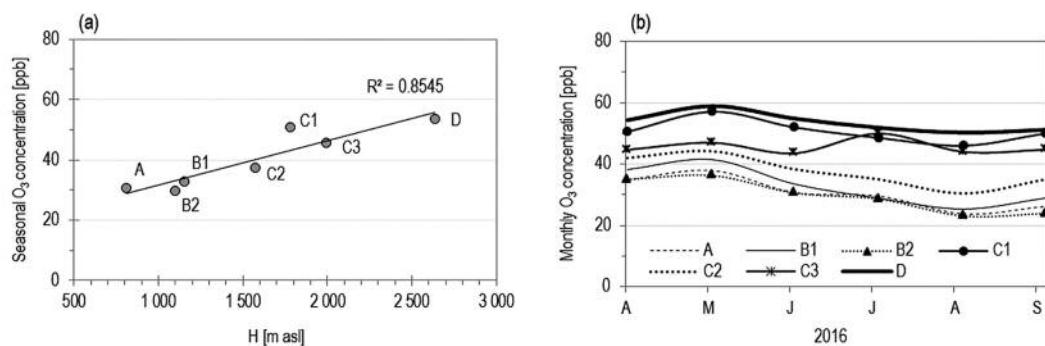
Résultats

Concentration en O₃ et conditions environnementales

Dans les Carpates, pendant la saison de croissance (avril-septembre 2016), les concentrations moyennes en ozone étaient comprises entre 29,6 (B2) et 53,6 ppb (D). La concentration moyenne horaire d'ozone mesurée (Cf. Tab. II) a confirmé l'augmentation de la concentration en ozone le long du profil altitudinal (Cf. Fig. 2a). Par conséquent, les zones subalpines (C1, C3) et les cimes (D) de haute altitude, sont les plus touchées par la pollution à l'ozone. Les concentrations moyennes mensuelles en ozone dans les contreforts et les zones submontagnardes étaient comprises entre 20 et 40 ppb alors qu'au niveau des zones subal-

Fig. 2 (ci-contre) :
(a) Variation de la concentration saisonnière en ozone en fonction de l'altitude, (b) évolution des concentrations moyennes mensuelles en ozone dans différentes zones altitudinales d'avril à septembre 2016

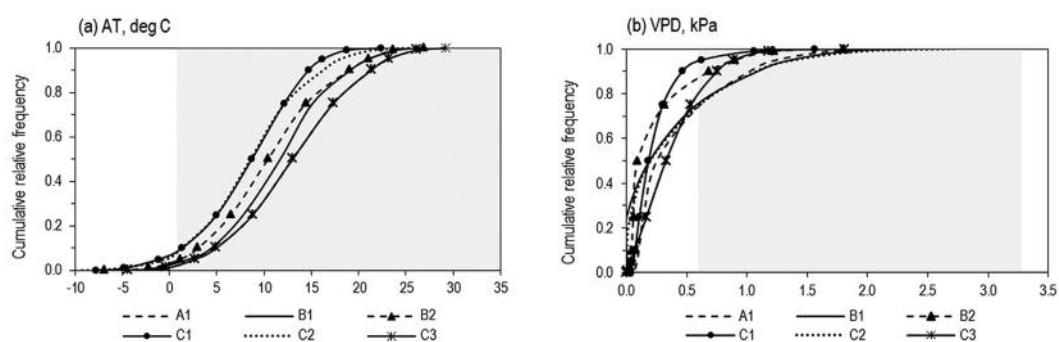
Tab. II (ci-dessous) :
Données horaires d'ozone (ppb) et variables météorologiques durant la période d'avril à septembre 2016.
VPD= déficit de pression de vapeur ;
P= précipitation ;
R= rayonnement.
* EC représente l'écart-type.



Exp. site	Concentration en ozone (ppb)				AT (°C)				VPD (kPa)				P (mm)	R (kW m⁻²)
	Min	Max	Moy.	EC*	Min	Max	Moy.	EC	Min	Max	Moy.	EC		
SK-HT														
A	3.7	64.0	30.6	13.0	-4.4	29.2	13.0	6.1	0.05	2.3	0.43	0.39	469	863
B1	1.6	67.7	32.8	13.2	-4.6	26.5	11.6	5.6	0.00	2.42	0.38	0.46	669	587
B2	1.7	68.6	29.6	16.4	-6.9	26.9	10.6	5.9	0.02	1.8	0.24	0.29	1,044	707
C1	17.2	81.2	50.7	8.0	-7.8	22.4	8.3	5.2	0.03	1.56	0.24	0.20	945	750
C2	1.3	87.4	37.5	10.7	-9.5	25.3	8.6	5.6	0.00	2.72	0.39	0.47	1,280	543
D	19.2	86.0	53.6	7.4	-14.3	16.6	2.5	5,2	0.00	1.51	0.17	0.22	890	798
FR-Alp														
C3	17.0	92.1	48.3	11.3	-6.3	21.6	9.2	5.2	0.00	1.81	0.38	0.27	425	931

Fig. 3 :

(a) Distribution cumulative empirique des données horaires de la température de l'air ($^{\circ}\text{C}$) et (b) déficit de pression de vapeur (VPD, kPa) dans différentes zones altitudinales durant la période d'avril à septembre 2016 ; la zone grise illustre les plages d'AT et de VPD pour une conductance d'ozone stomatique efficace.



pines et des cimes, elles étaient supérieures à 40 ppb. Les concentrations mensuelles moyennes d'ozone ont culminé en mai (Cf. Fig. 2b) avec des valeurs comprises entre 36,3 ppb (B2) et 59 ppb (D).

Dans le Mercantour, la concentration moyenne mensuelle en ozone la plus élevée a été enregistrée en juillet avec une valeur de 50 ppb. Les températures réelles de l'air (Cf. Tab. II) étaient favorables à la conductance stomatique (Cf. Fig. 3a) et à la capacité photosynthétique de ces deux espèces de conifères. En France, la température moyenne de l'air de $9,2^{\circ}\text{C}$ à une altitude proche de 2000 m, était comparable à celles observées entre 1600 et 1800 mètres d'altitude en Slovaquie. Les valeurs moyennes du déficit de pression de vapeur (VPD, kPa) allant de 0,24 à 0,39 kPa (Cf. Fig. 3b) étaient assez élevées pour permettre une conductance stomatique illimitée. En Slovaquie, les cumuls de précipitation (P, mm) dans les zones submontagnardes et subalpines étaient compris entre 669 mm et 1280 mm, assurant un approvisionnement suffisant en eau du sol pour les racines. Au contraire, les faibles précipitations saisonnières de seulement 469 mm dans la zone de contreforts de Slovaquie (A) et de 425 mm dans la zone

subalpine du Mercantour (C3), suggèrent une sécheresse du sol. Le rayonnement solaire global ($R, \text{kW m}^{-2}$) dans le Mercantour était considérablement plus élevé que dans les Carpates.

Mesures d'exposition à l'ozone

Les résultats du modèle DO3SE (Cf. Tab. III) indiquent les valeurs des paramètres de mesures de l'ozone (AOT40, POD₁ et POD₀). Ces paramètres montrent une pollution à l'ozone différente sur les pins de montagne. L'AOT40 (8,3-23,3 ppm h) a clairement dépassé le seuil critique CLec (5 ppm h) pour la protection de la forêt européenne (ICP, 2016) sur tous les sites d'étude. La dose d'ozone phytotoxique (POD₁) comprise entre 6,4 et 13,7 mmol m^{-2} PLA, présentait un dépassement du niveau critique CLef1 (8 mmol m^{-2} PLA) proposé pour les forêts de conifères (comme l'épicéa de Norvège) sur tous les sites de Slovaquie. Le flux d'ozone stomatique sans seuil, POD₀, variait de 12,5 à 22,4 mmol m^{-2} de PLA pour le pin cembro et de 11,4 à 19,3 mmol m^{-2} de PLA pour le pin à crochets. Le POD₀ a dépassé le niveau critique pour les conifères hautement sensibles à l'O₃ (CLef = 19 mmol m^{-2} PLA) pour le pin cembro uniquement sur les sites de Slovaquie à exposition ensoleillée (A, B2, C1). Une concentration en ozone et une quantité d'eau dans le sol suffisante dans les zones submontagnardes et alpines des Hautes Tatras ont contribué à une plus forte valeur du POD₀ (16,9-22,4 mmol m^{-2} PLA) pour le pin cembro par rapport au pin à crochets (12,2-19,3 mmol m^{-2} PLA). Ces différences entre les deux espèces peuvent être associées à la hauteur de leur canopée et à la profondeur de leurs racines. Les valeurs de POD₁ et POD₀ étaient généralement plus élevées dans les Carpates que dans le

Tab. III :

Sorties du modèle DO3SE pour les mesures d'ozone AOT40, POD₁ et POD₀ ($G_{\max} = 110 \text{ mmol m}^{-2} \text{ PLA s}^{-1}$).

* module d'humidité du sol désactivé dans le modèle DO3SE.

CODE du site	AOT40 (ppm h) CLec = 5 ppm h	POD ₁ (mmol m^{-2} PLA) Seuil (Y=1) CLef1 = 8 mmol m^{-2} PLA	POD ₀ (mmol m^{-2} PLA) Seuil (Y=0)	
			Pin cembro	Pin à crochets
SK-HT				
A	8.3	13.3	21.8	18.4
B1	8.9	10.1	18.1	15.6
B2	13.7	13.7	21.3	18.9
C1	23.3	14.1	22.4	19.3
C2	13.8	9.3	16.9	12.2
FR-Alp				
C3	13.4	6.4	12.5	11.4
C3*	13.4	11.1	18.9	16.3

Mercantour. Le flux d'ozone stomatique inférieur et la valeur POD₀ (12,5 et 11,4 mmol m⁻² PLA, pour le pin cembro et le pin à crochets respectivement), nettement inférieur à CLef, ont été déterminés dans le Mercantour où le climat est considérablement plus sec qu'en Slovaquie. Comme il avait été prévu, une valeur plus élevée de POD₀ (18,9 et 16,3 mmol m⁻² PLA pour le pin cembro et le pin à crochets, respectivement) plus proche de CLef résulte de la simulation qui élimine l'influence de l'eau du sol sur la conductance stomatique (module d'humidité du sol désactivé dans le modèle DO3SE).

Humidité du sol et conductance stomatique

L'effet de l'humidité du sol sur la conductance stomatique (G_{sto}) a été analysé à l'aide des valeurs de contenu en eau du sol (SWP) modélisées et mesurées ainsi que du potentiel hydrique du sol (fswp). En Slovaquie, la différence entre les valeurs de SWP modélisées par le modèle DO3SE et les valeurs de SWP mesurées sur le terrain, est acceptable pour les zones submontagneuses (B1, B2) et subalpines (C1, C2) (Cf. Tab. IV). Les valeurs du fswp principalement toutes

proximes de 1 confirment l'hypothèse que l'humidité du sol à des altitudes élevées dans les Carpates, permet une conductance stomatique et une absorption d'ozone infinie. Cependant, en zone de contreforts (A), les différences entre les SWP modélisées et mesurées ainsi que les potentiels hydriques du sol (fswp) étaient plus importantes. Il semble que le modèle ne reflète pas suffisamment le déficit hydrique du sol lorsque le SWP chute au-dessous de -1,2 MPa (Cf. Fig. 4).

Le déficit hydrique peut diminuer la conductance stomatique ainsi que le flux d'ozone stomatique de la végétation forestière. L'évolution du flux d'ozone stomatique et du PODY, en tenant compte des valeurs de SWP mesurées en zone de contreforts (A), a été testée à l'aide de l'algorithme recommandé par le groupe de travail ICP *Modeling and Mapping* (ICP, 2016). Dans ce cas, la valeur du POD₀ (20,2 mmol m⁻² PLA) est légèrement inférieure à la sortie du modèle DO3SE (21,8 mmol m⁻² PLA). La validation des valeurs de SWP en France (C3) n'a pas été possible en raison de l'absence de mesure de terrain en 2016. Dans cette zone, la moyenne SWP modélisée (-1,02 MPa) était proche de sa limite (SWP_min = -1,20 MPa).

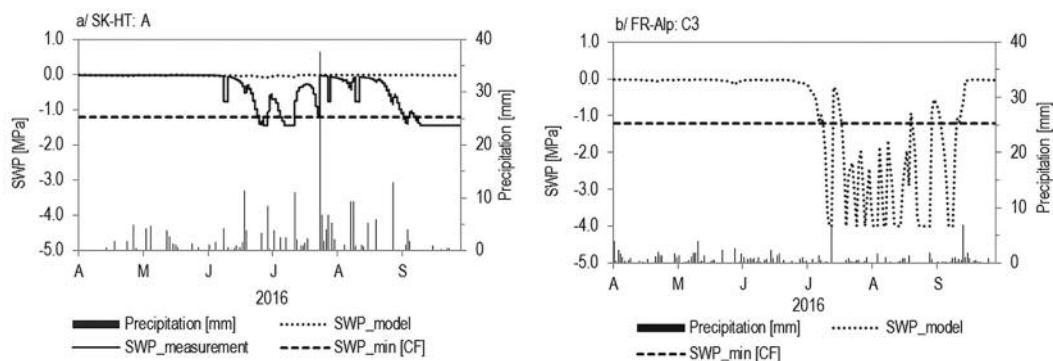


Fig. 4 (ci-contre) :
Données horaires des précipitations (mm) et du contenu en eau du sol (SWP, MPa) pour deux sites expérimentaux : (a) A en SK-HT et (b) C3 en FR-Alp en réponse à des événements de sécheresse survenus au cours de l'été 2016. La SWP_{min} (-1,2 MPa) est une valeur limite du potentiel hydrique du sol permettant une conductance stomatique minimale pour les forêts de conifère.

Tab. IV (ci-dessous) :
Valeurs mesurées et modélisées de SWP et de fswp.

Site	Mesurés						Modèle DO3SE						Différence						
	SWP (MPa)			fswp			SWP (MPa)			fswp			SWP (MPa)			fswp			
	Min	Max	Moy.		Min	Max	Moy.		Min	Max	Moy.		Min	Max	Moy.		Min	Max	Moy.
SK-HT																			
A	-1.44	-0.02	-0.46	0.10	1.00	0.79	-0.08	-0.01	-0.02	1.00	1.00	1.00	-1.36	-0.01	-0.44	-0.90	0.00	-0.21	
B1	-0.77	-0.02	-0.03	0.98	1.00	1.00	-0.12	-0.02	-0.03	1.00	1.00	1.00	-0.65	0.00	0.00	-0.02	0.00	0.00	
B2	-0.02	-0.01	-0.02	1.00	1.00	1.00	-0.04	-0.02	-0.02	1.00	1.00	1.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
C1	-0.05	-0.03	-0.04	1.00	1.00	1.00	-0.04	-0.02	-0.02	1.00	1.00	1.00	-0.01	-0.01	-0.02	0.00	0.00	0.00	
C2	-0.03	-0.02	-0.03	1.00	1.00	1.00	-0.02	-0.01	-0.01	1.00	1.00	1.00	-0.01	-0.01	-0.02	0.00	0.00	0.00	
FR-Alp																			
C3					-4.00	-0.02	-1.02		0.10	1.00	0.71								

Note : Valeurs en gras SWP < SWP_{min} = -1,20 MPa pour CF.

Cette valeur, associée à la moyenne des fswp (0,71), suggère une diminution de la conductance stomatique (G_{sto}) en réponse à l'important déficit hydrique du sol durant la saison estivale. Dans le modèle DO3SE, la prise en compte de l'humidité du sol a entraîné une diminution substantielle du PODY (C3) quand l'influence de l'eau du sol sur la conductance stomatique était prise en compte dans les options du modèle (Cf. Tab. III). Les conditions d'humidité du sol peuvent avoir un effet significatif sur la conductance stomatique (Cf. Fig. 4).

Pour la modélisation du flux d'O₃ stomatique, il est donc important de prendre en compte les valeurs de contenu en eau du sol (SWP) mesurées sur le terrain, en particulier dans les zones où il est observé des sécheresses du sol, associées au faible taux de précipitation (A, C3).

Dégâts visibles d'ozone

Les branches de pin à crochets et de pin cembro échantillonnées le long du profil vertical de 800 à 2000 mètres d'altitude, ont montré des dégâts visibles d'ozone plus prononcés aux altitudes les plus élevées, dans les deux régions bioclimatiques (Cf. Fig. 5). Dans les placettes de Slovaquie, des symptômes visibles d'ozone plus prononcés ont été observés chez le pin à crochets ($7,7 \pm 1,1\%$ pour les aiguilles C+1 et $18,2 \pm 2,3\%$ pour les aiguilles C+2) que chez le pin cembro ($2,2 \pm 0,4\%$ pour C+1 aiguilles et $7,2 \pm 2,0\%$ pour les aiguilles C+2). Chez les deux espèces, les aiguilles les plus anciennes ont été les plus fréquemment endommagées par des symptômes d'ozone sur toutes les placettes (Cf. Photo 1). Les aiguilles de l'année en cours

n'ont montré aucun dégât d'ozone. Aucune différence significative n'a été trouvée entre les transects du sud et du nord. L'hiver doux des années 2015-2016 pourrait expliquer les pourcentages d'atteinte foliaire élevés observés chez le pin à crochets : la couverture neigeuse a été inhabituellement basse dans les placettes de Slovaquie, le pin a donc été exposé à l'air ambiant très riche en ozone, alors qu'il est habituellement recouvert de neige au printemps. Le mottling (petites tache de couleur jaune pâle), caractéristique des dégâts foliaires d'ozone, était bien présent sur le pin cembro du Mercantour avec un pourcentage de dégâts plus élevé pour les aiguilles C+1 que pour C+2 aiguilles (respectivement $10,0 \pm 0,6\%$ et $25,0 \pm 0,9\%$). Cette observation confirme que le pin cembro pourrait être considéré comme un bio-indicateur de l'exposition à l'ozone dans le massif du Mercantour.

Discussion

Une approche spécifique est nécessaire pour estimer l'effet phytotoxique de l'ozone sur les conifères de haute altitude et les forêts de montagne. La modélisation de l'absorption de l'ozone stomatique nécessite une mesure continue de la concentration horaire en ozone ainsi que de divers paramètres météorologiques. Le paramétrage précis du modèle DO3SE est également important pour calculer le flux d'ozone stomatique cumulé, c'est-à-dire le PODY. Ces données de paramétrages sont largement disponibles pour certaines essences d'arbres très communes, comme l'épicéa de Norvège (ICP,

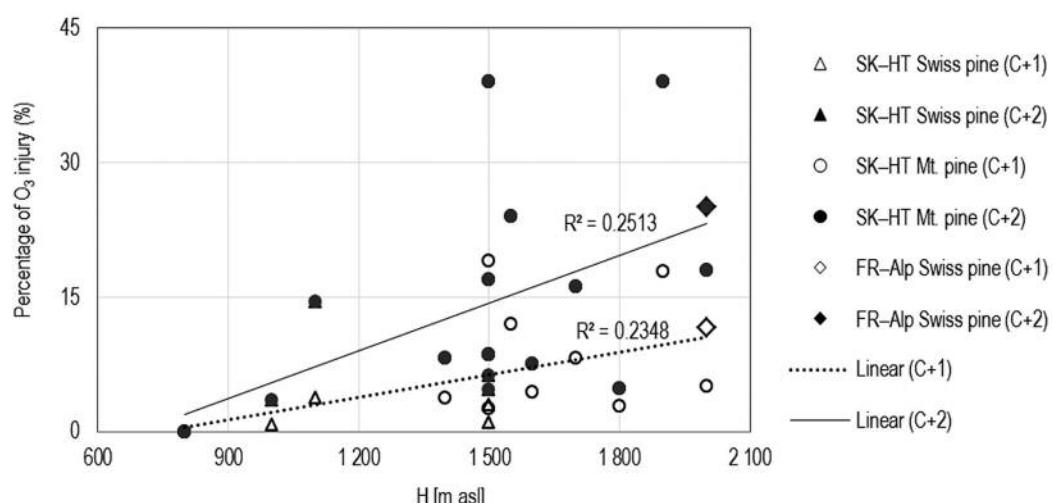


Fig. 5 :

Pourcentage de dégâts visibles d'O₃ sur des aiguilles d'âges différents pour le pin à crochets et le pin cembro dans les régions SK-HT et FT-Alp.

2016, MILLS *et al.*, 2011), peu sensible à l'ozone (COULSTON *et al.*, 2003). Cependant, il existe encore un manque de données empiriques chez les essences forestières de montagne potentiellement vulnérables. Par conséquent, la modification des paramètres d'entrée du modèle, reflétant l'environnement réel des espèces de conifères spécifiques, peut être très utile, en particulier la conductance stomatique maximale des pins de montagne de différentes régions bioclimatiques.

Dans cette étude, la conductance stomatique maximale $G_{max} = 160 \text{ mmol O}_3 \text{ m}^{-2} \text{ PLA s}^{-1}$ généralement utilisé dans le modèle DO3SE comme norme pour les conifères, a été modifiée. Sur la base des mesures obtenues en temps réel sur les pins de montagne en Slovaquie, cette valeur prédéfinie de G_{max} a été ajustée à $110 \text{ mmol O}_3 \text{ m}^{-2} \text{ PLA s}^{-1}$. Cette modification a abouti à des valeurs de POD₀ sensiblement inférieures (environ $10 \text{ mmol m}^{-2} \text{ PLA}$) à celles prédites par le modèle DO3SE avec une valeur G_{max} prédéfinie. Le climat méditerranéen plus chaud du Mercantour, devrait faire varier la de POD₀ suite à la modification de G_{max} sur la base de mesures en temps réel de la conductance stomatique.

La modélisation du POD₀ a montré qu'en France, l'absorption d'ozone était plus faible que sur les sites de Slovaquie. Contrairement à cela, les symptômes visibles d'ozone du pin cembro étaient plus prononcés dans le Mercantour que dans les Hautes Tatras de Slovaquie. Cela pourrait être dû, en partie, aux différences d'altitude des parcelles de pins cembro où les observations des dégâts visibles d'ozone ont été effectuées : en France à 2000 mètres d'altitude et en Slovaquie à des altitudes comprises entre 1000 et 1600 mètres. Il est nécessaire de prendre en compte un certain degré d'incertitude du modèle DO3SE dans le fonctionnement des stomates, principalement dû au potentiel hydrique du sol. Dans le Mercantour, la faible humidité du sol devrait réduire notablement la conductance stomatique et, par conséquent, enregistrer de faibles valeurs de POD₀ et ainsi, diminuer les symptômes visibles foliaires d'ozone. De par les forts pourcentages de dégâts d'ozone observés, il est supposé que le modèle utilisé a sous-estimé la conductance stomatique. L'importance d'incorporer l'humidité du sol dans la modélisation de l'absorption de l'ozone stomatique a été récemment rapportée par DE MARCO *et al.* (2016).



Un cumul suffisant de précipitation et une humidité du sol favorable ont éliminé l'influence du potentiel hydrique du sol (fswp) sur la conductance stomatique pour la plupart des sites d'étude de Slovaquie. Ainsi, il n'était pas essentiel pour le calcul de PODY. Au contraire, en France, les valeurs de contenu en eau du sol (SWP) modélisées étaient nettement inférieures et il a été observé des changements des valeurs de POD₀. Ces résultats soulignent la nécessité d'inclure les données de SWP, mesurées en temps réel sur chaque site, dans le modèle DO3SE.

L'étude a révélé l'importance de la transpiration nocturne des plantes et de la conductance stomatique afin d'estimer des valeurs plus précises de POD₀. Le modèle DO3SE sous-estime la conductance stomatique pendant la nuit en fixant des valeurs nulles de conductance durant cette période. Les mesures physiologiques nocturnes préliminaires réalisées sur le pin à crochets (données non publiées) montrent le rôle non négligeable des flux nocturnes, comme observé chez d'autres essences d'arbres (ZEPPEL *et al.*, 2013).

Dans le Mercantour, le début précoce de la période de végétation ainsi que sa durée prolongée pourraient expliquer l'écart observé entre les dégâts foliaires d'ozone élevés et la valeur relativement faible de POD₀. Au vu de la disponibilité des données, seule la période d'avril à septembre 2016 a été prise en compte. Il est possible que l'absorption d'O₃ qui a eu lieu avant cette période d'étude puisse expliquer ces résultats. Afin de vérifier cette hypothèse, il serait nécessaire de

Photo 1 :
Photographie d'aiguilles de pin cembro présentant des dégâts foliaires d'ozone sur le site du Col de Salèse (Mercantour).

Svetlana BIČÁROVÁ
Institute of Earth
Science of the Slovak
Academy of Sciences,
Stará Lesná, 059 60
Tatranská Lomnica
SLOVAKIA

Zuzana SITKOVÁ
Hana PAVLEDOVÁ
National Forest
Centre–Forest
Research Institute
Zvolen, T. G.
Masaryka 22, 960 92
Zvolen
SLOVAKIA

Peter FLEISCHER jr.
Peter FLEISCHER sr.
Technical University
in Zvolen, T. G.
Masaryka 24, 960 92
Zvolen
SLOVAKIA

Laurence DALSTEIN
Marie-Lyne CIRIANI
Groupe international
d'études des forêts
Sud-européennes

G.I.E.F.S
69, Avenue
des Hespérides
06300 Nice
FRANCE

Andrzej
BYTNEROWICZ
USDA Forest Service,
Pacific Southwest
Research Station,
4955 Canyon Crest
Drive, Riverside,
CA 92507
USA

Correspondance :
Svetlana BIČÁROVÁ
bicarova@ta3.sk

réaliser une campagne de mesures sur le terrain, sur tous les sites de haute altitude des montagnes méditerranéennes, tout au long de l'année.

D'après les résultats de cette étude, il est confirmé que les dégâts visibles d'ozone augmentent avec l'altitude (DÍAZ-DE-QUIJANO *et al.*, 2009, BENHAM *et al.*, 2010, KEFAUVER *et al.*, 2014). De nombreuses études (CHEVALIER *et al.*, 2004; BIČÁROVÁ *et al.*, 2013) ont confirmé que les concentrations en ozone et l'absorption d'O₃ dans les tissus foliaires augmentent avec l'altitude. Les résultats obtenus concernant les dégâts visibles d'O₃ et l'altitude, confirment les résultats d'autres études (par exemple DALSTEIN *et al.*, 2004, ULRICH *et al.*, 2006).

Les observations de symptômes foliaires indiquent que le pin cembro des Carpates semble être moins sensible à l'ozone et présente, par conséquent, moins de dégâts visibles d'O₃ que le pin à crochets. Bien que la végétation méditerranéenne soit considérée comme mieux adaptée aux stress oxydants que la végétation mésophile (PAOLETTI, 2006), les symptômes visibles sur le pin cembro (tâches chlorotiques) sont plus évidents en France. Il existe un effet cumulatif des dégâts d'ozone, avec des dégâts d'ozone qui se surajoutent année après année.

Il est probable que les dégâts visibles d'ozone observés en conditions naturelles soient différents en raison des différences de sensibilité à l'ozone contrôlées par le génotype et des conditions de croissance propres au site, à l'exposition et au flux stomatique d'ozone (COULSTON *et al.*, 2014). Malgré qu'ils soient de même genre, le pin cembro et le pin à crochets ont montré des différences surprenantes et notables de leurs dégâts visibles d'ozone. Cette différence pourrait être due à une tolérance à l'ozone spécifique avec un taux d'absorption d'ozone propre à l'espèce ou simplement une faiblesse dans l'évaluation des dégâts visibles d'ozone. L'évaluation des symptômes d'ozone chez les conifères n'est pas facile et peut donc produire des résultats discutables (par exemple WIESER *et al.*, 2006). Bien que les dégâts visibles d'O₃ soient couramment utilisés comme indicateur de la concentration en ozone phytotoxique présent dans l'air ambiant, ils ne sont pas toujours un indicateur fiable des dommages engendrés (EPA, 2007). En raison de la haute sensibilité du pin cembro dans le Mercantour, il peut être considéré comme un bio-indicateur local de l'exposition à l'ozone. Dans les Hautes Tatras de Slovaquie, le pin

à crochets qui montre des symptômes visibles prononcés semble être une espèce de conifère locale appropriée pour la biosurveillance future des dégâts visibles d'ozone.

Conclusions

Le pin cembro et le pin à crochets sont des essences forestières typiques des forêts de haute montagne européennes. La détermination des paramètres de mesure d'exposition à l'ozone phytotoxique (AOT40, POD₁, POD₀) en respect des dépassements des niveaux critiques (CLec, CLef1, CLef), suggèrent un effet de l'ozone différent sur les pins de montagne de deux régions bioclimatiques aux conditions climatiques différentes : la région très humide des Hautes Tatras en Slovaquie et la région au climat très sec des Alpes-Maritimes en France. Les valeurs d'AOT40 se sont révélées nettement supérieures au niveau critique CLec dans les deux régions. Cependant, les valeurs modélisées de POD₀ montrent une absorption plus faible d'ozone en région alpine méditerranéenne où le climat est considérablement plus sec que dans les Carpates. Ces valeurs reflètent l'influence des conditions climatiques et environnementales sur l'ouverture des stomates. Un environnement humide conduit à une plus grande absorption du gaz ozone dans les tissus des plantes exposées à des concentrations élevées en ozone. Les observations de dégâts visibles d'ozone ont confirmé que les aiguilles plus âgées étaient plus endommagées par l'ozone. Malgré que l'humidité du sol soit favorable à l'absorption de l'ozone stomatique, il a été observé des symptômes visibles d'ozone relativement plus faibles sur les aiguilles de deux ans du pin cembro de Slovaquie. Le pin à crochets présentant des symptômes visibles plus prononcés, semble être une espèce de conifère appropriée pour surveiller les dommages causés par l'ozone en Slovaquie. Des symptômes sévères de dégâts foliaires d'ozone ont été identifiés chez le pin cembro sur le site expérimental de France, dans le Mercantour.

Cette étude confirme le potentiel phytotoxique élevé de la pollution à l'ozone dans différentes régions bioclimatiques d'Europe, bien que les données de terrain ne correspondent pas complètement aux mesures calculées d'exposition à l'ozone. Pour expliquer les différences observées au niveau des symptômes visibles d'ozone, il faudrait mesurer

l'humidité réelle du sol en zone subalpine ce qui permettrait de connaître la résistance à l'ozone des différentes essences de pin. Par ailleurs, il serait intéressant de prendre en compte l'intégralité de la saison de croissance des essences et de considérer les flux d'ozone durant la nuit car ces deux périodes semblent jouer un rôle important dans les estimations du POD des forêts de montagne.

Equipe

S. Bičárová, H. Pavlendová, Z. Sitková ont réalisé les mesures d'ozone sur le terrain, les variables météorologiques et les valeurs de contenu en eau du sol (SWP) en Slovaquie; S. Bičárová a calculé les mesures d'exposition à l'ozone ; H. Pavlendová a évalué les dégâts visibles d'ozone et Z. Sitková a analysé les données de SWP en SK-HT ; P. Fleischer jr. et P. Fleischer sr. ont mesuré la conductance stomatique sur le terrain pour le pin à crochets et le pin cembro ; L. Dalstein et M.L. Ciriani ont mesuré les dégâts visibles et les concentrations en O₃ sur le site expérimental du Mercantour dans les Alpes-Maritimes ; M.L. Ciriani a réalisé la traduction en français de l'article ; A. Bytnarowicz a suggéré des améliorations méthodologiques concernant les analyses de terrain, a aidé à préparer et à écrire le manuscrit. Tous les auteurs ont discuté des résultats et ont contribué au manuscrit final.

Remerciements

Ce travail a été soutenu par l'Agence slovaque de recherche et de développement dans le cadre des contrats n° APVV-0429-12, APVV-16-0325 et par l'Office des subventions de la République slovaque (VEGA, n° 2/0053/14 et n° 2/0026/16). Nous remercions également le projet ITMS 26220220066 financé par ERDF (10%). Les auteurs remercient l'Institut hydrométéorologique slovaque (SHMI) pour avoir fourni des données météorologiques, climatiques et de l'EMEP. Le développement de l'interface du modèle DO3SE a été rendu possible grâce au financement du ministère britannique de l'Environnement, de l'Alimentation et des Affaires rurales (Defra) et grâce à l'aide de l'Agence suédoise de développement international (Sida). Les auteurs remercient le Parc National du Mercantour pour son soutien financier et technique.

Références

- Ashmore, M., Emberson, L., Karlsson, P. E., and Pleijel, H.: New Directions: A new generation of ozone critical levels for the protection of vegetation in Europe. *Atmos. Environ.*, 38, 2213–2214, <http://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2004.02.029>, 2004.
- Bičárová, S., Pavlendová, H., and Fleischer, P.: Vulnerability to ozone air pollution in different landforms of Europe. In Sethi R (ed) Air pollution: Sources, prevention and health effects, Nova Science Publishers, New York, 25–63. 2013.
- Bičárová, S., Sitková, Z., and Pavlendová, H.: Ozone phytotoxicity in the Western Carpathian Mountains in Slovakia, *Lesnícky časopis - Forestry Journal*, 62, 77–88, 2016.
- Benham, S. E., Schaub, M., and Bussotti, F.: Using commercial tree nurseries to monitor visible ozone injury — An evaluation. *Forest Ecol. Manag.*, 260, 1824–1831. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.028>, 2010.
- Büker, P., Morrissey, T., Briolat, A., Falk, R., Simpson, D., Tuovinen, J.-P., Alonso, R., Barth, S., Baumgarten, M., Grulke, N., Karlsson, P. E., King, J., Lagergren, F., Matyssek, R., Nunn, A., Ogaya, R., Peñuelas, J., Rhea, L., Schaub, M., Uddling, J., Werner, W., and Emberson, L. D.: DO3SE modelling of soil moisture to determine ozone flux to forest trees, *Atmos. Chem. Phys.*, 12, 5537–5562, doi:10.5194/acp-12-5537-2012, 2012.
- Bussotti, F., Desotgiu, R., Cascio, C., Pollastrini, M., Gravano, E., Gerosa, G., Marzuoli, R., Nali, C., Lorenzini, G., Salvatori, E., Manes, F., Schaub, M., and Strasser, R. J.: Ozone stress in woody plants assessed with chlorophyll a fluorescence. A critical reassessment of existing data, *Environ. Exp. Bot.*, 73, 19–30, <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.022>, 2011.
- Bytnarowicz, A., Godzik, B., Grodzińska, K., Fraczek, W., Musselman, R., Manning, W., Badea, O., Popescu, F., and Fleischer, P.: Ambient ozone in forests of the Central and Eastern European mountains, *Environ. Pollut.*, 130, 5–16, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.10.032>, 2004.
- CLRTAP: Mapping Critical Levels for Vegetation, Chapter III of Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends. UNECE Convention on Long range Transboundary Air Pollution www.icpmapping.org, 2015.
- Cooper, O. R., Parrish, D. D., Ziemke, J., Balashov, N. V., Cupeiro, M., Galbally, I. E., and Zbinden, R. M.: Global distribution and trends of tropospheric ozone: An observation-based review, *Elem. Sci. Anth.*, 2, 29, <http://doi.org/10.12952/journal.elementa.000029>, 2014.
- Dalstein, L., and Vas, N.: Ozone Concentrations and Ozone-Induced Symptoms On Coastal and Alpine Mediterranean Pines in Southern France, *Water Air Soil Poll.*, 160, 181–195, <http://doi.org/10.1007/s11270-005-4144-7>, 2005.
- Dalstein, L., Vas, N., Ulrich, E., and Cecchini, S.: Première approche de la dégradation de la forêt française en relation avec l'ozone. *Environnement et Technique*, 236, 42–44, 2004.
- De Marco, A., Sicard, P., Vitali, M., Carrieri, G., Renou, C., and Paoletti, E.: Metrics of ozone risk assessment for Southern European forests: Canopy moisture content as a potential plant response indicator, *Atmos. Environ.*, 120, 182–190, <http://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2015.08.071>, 2015.
- De Marco, A., Sicard, P., Fares, S., Tuovinen, J.-P., Anav, A., Paoletti, E.: Assessing the role of soil

- water limitation in determining the Phytotoxic Ozone Dose (PODY) thresholds. *Atm. Environ.*, 147, 88–97. doi:10.1016/j.atmosenv.2016.09.066, 2016.
- Díaz-de-Quijano, M., Peñuelas, J., and Ribas, Á.: Increasing interannual and altitudinal ozone mixing ratios in the Catalan Pyrenees. *Atmos. Environ.*, 43, 6049–6057, <http://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2009.08.035>, 2009.
- Directive 2008/50/EC of the European Parliament and of the Council of 21 May 2008 on ambient air quality and cleaner air for Europe.
- Dizengremel, P., Jolivet, Y., Tuzet, A., Ranieri, A., and Le Thiec, D.: Integrative Phytotoxic Ozone Dose Assessment in Leaves in View of Risk Modelling for Forest Ecosystems. In: R. Matyssek, N. Clarke, P. Cudlin, T. N. Mikkelsen, J.-P. Tuovinen G. Wieser, & E. Paoletti (Eds.), *Climate Change, Air Pollution and Global Challenges: Knowledge, Understanding and Perspectives from Forest Research*, Elsevier Physical Sciences Series “Developments in Environmental Science” 13, 267–283, 2013.
- Dole-Olivier, M.-J., Galassi, D. M. P., Fiers, F., Malard, F., Martin, P., Martin, D., and Marmonier, P.: Biodiversity in mountain groundwater : The Mercantour National Park (France) as a European hotspot Biodiversity in mountain groundwater : the Mercantour National Park (France) as a European hotspot, *Zoosystema*, 37, 529–550, doi:10.5252/z2015n4a1, 2015.
- EEA: Report No 28/2016: Air quality in Europe. : <http://www.eea.europa.eu/publications/air-quality-in-europe-2016>, 2016.
- Emberson, L. D., Ashmore, M. R., Cambridge, H. M., Simpson, D., and Tuovinen, J. P.: Modelling stomatal ozone flux across Europe, *Environ. Pollut.*, 109, 403–413, [http://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00043-9](http://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00043-9), 2000.
- EPA: Health Risk and Exposure Assessment for Ozone <https://www3.epa.gov/ttn/naaqs/standards/ozone/data/20140829healthrea.pdf>, 2014.
- EPA: Review of the National Ambient Air Quality Standards for Ozone: Policy assessment of scientific and technical information. Staff Paper. Office of Air Quality Planning and Standards. Report No. EPA-452/R-07-007a, 2007.
- Fuhrer, J., Skärby, L., and Ashmore, M. R.: Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe, *Environ. Pollut.*, 97, 91–106, [http://doi.org/10.1016/S0269-7491\(97\)00067-5](http://doi.org/10.1016/S0269-7491(97)00067-5), 1997.
- Gottardini, E., Cristofori, A., Cristofolini, F., Nali, C., Pellegrini, E., Bussotti, F., and Ferretti, M.: Chlorophyll-related indicators are linked to visible ozone symptoms: Evidence from a field study on native Viburnum lantana L. plants in northern Italy, *Ecological Indicators*, 39, 65–74, <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.11.021>, 2014.
- Grünhage, L., Krause, G. H. M., Köhlner, B., Bender, J., Weigel, H. J., Jäger, H. J., and Guderian, R.: A new flux-orientated concept to derive critical levels for ozone to protect vegetation, *Environ. Pollut.*, 111, 355–362, [http://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00181-0](http://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00181-0), 2001.
- Hůnová, I., Novotný, R., Uhliřová, H., Vráblík, T., Horálek, J., Lomský, B., and Šrámek, V.: The impact of ambient ozone on mountain spruce forests in the Czech Republic as indicated by malondialdehyde, *Environ. Pollut.*, 158, 2393–2401, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.04.006>, 2010.
- ICP: ICP Vegetation, Chapter 3, Mapping critical levels for vegetation: http://icpvegetation.ceh.ac.uk/publications/documents/Chapter3-Mappingcriticallevelsforvegetation_000.pdf, 2016.
- Karlsson, P. E., Braun, S., Broadmeadow, M., Elvira, S., Emberson, L., Gimeno, B. S., Le Thiec, D., Novak, K., Oksanen, E., Schaub, M., Uddling, J., and Wilkinson, M.: Risk assessments for forest trees: The performance of the ozone flux versus the AOT concepts, *Environ. Pollut.*, 146, 608–616, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.06.012>, 2007.
- Kefauver, S. C., Pe, J., Ribas, A., Díaz-de-quijano, M., and Ustin, S.: Using *Pinus uncinata* to monitor tropospheric ozone in the Pyrenees, *Ecol. Indic.*, 36, 262–271, <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.07.024>, 2014.
- Krupa, S. V., and Legge, A. H.: Passive sampling of ambient, gaseous air pollutants: an assessment from an ecological perspective, *Environ. Pollut.*, 107, 31–45, [http://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00154-2](http://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00154-2), 2000.
- Lefohn, A. S., Malley, C. S., Simon, H., Wells, B., Xu, X., Zhang, L., and Wang, T.: Responses of human health and vegetation exposure metrics to changes in ozone concentration distributions in the European Union, United States, and China, *Atmos. Environ.*, 152, 123–145, <http://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.12.025>, 2017.
- Loibl, W., Smidt, S.: Ozone exposure – Areas of potential ozone risks for selected tree species. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 3, 213–217, <https://doi.org/10.1007/BF02986962>, 1996.
- Loibl, W., Winiwarter, W., Kopsca, A., Zueger, J., and Baumann, R.: Estimating the spatial distribution of ozone concentrations in complex terrain. *Atmos. Environ.*, 28, 2557–2566, [https://doi.org/10.1016/1352-2310\(94\)90430-8](https://doi.org/10.1016/1352-2310(94)90430-8), 1994.
- Massman, W. J., Musselman, R. C., and Lefohn, A. S.: A conceptual ozone dose-response model to develop a standard to protect vegetation, *Atmos. Environ.*, 34, 745–759, [http://doi.org/10.1016/S1352-2310\(99\)00395-7](http://doi.org/10.1016/S1352-2310(99)00395-7), 2000.
- Massman, W. J.: A review of the molecular diffusivities of H₂O, CO₂, CH₄, CO, O₃, SO₂, NH₃, N₂O, NO, and NO₂ in air, O₂ and N₂ near STP, *Atmos. Environ.*, 32, 1111–1127, [http://doi.org/10.1016/S1352-2310\(97\)00391-9](http://doi.org/10.1016/S1352-2310(97)00391-9), 1998.
- Matyssek, R., Bytnarowicz, A., Karlsson, P. E., Paoletti, E., Sanz, M., Schaub, M., and Wieser, G.: Promoting the O₃ flux concept for European forest trees, *Environ. Pollut.*, 146, 587–607, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.11.011>, 2007.
- Mezei, P., Jakubš, R., Pennerstorfer, J., Havašová, M., Škvarenina, J., Ferenčík, J., Slivinský, J., Bičárová, S., Bilčík, D., Blaženec, M., Netherer, S.: Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus*—An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatras Mountains. *Agr. Forest Meteorol.*, 242, 85–95, <http://doi.org/10.1016/j.agrfor-met.2017.04.004>, 2017.
- Mills, G., Pleijel, H., Braun, S., Büker, P., Bermejo, V., Calvo, E., Danielsson, H., Emberson, L., Fernández, I. G., Grünhage, L., Harmens, H., Hayes, F., Karlsson, P.-E., and Simpson, D.: New stomatal flux-based critical levels for ozone effects on vegetation, *Atmos. Environ.*, 45, 5064–5068, <http://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2011.06.009>, 2011.
- Mills, G., Harmens, H., Wagg, S., Sharps, K., Hayes, F., Fowler, D., Sutton, M., and Davies, B.: Ozone impacts on vegetation in a nitrogen enriched and changing climate, *Environ. Pollut.*, 208, Part B, 898–908, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.09.038>, 2016.
- Musselman, R. C., Lefohn, A. S., Massman, W. J., and Heath, R. L.: A critical review and analysis of the use of exposure- and flux-based ozone indices for predicting vegetation effects, *Atmos. Environ.*, 40, 1869–1888, <http://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2005.10.064>, 2006.
- Nunn, A. J., Wieser, G., Metzger, U., Löw, M., Wipfler, P., Häberle, K.-H., and Matyssek, R.: Exemplifying whole-plant ozone uptake in adult

- forest trees of contrasting species and site conditions, Environ. Pollut., 146, 629–639, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.06.015>, 2007.
- Paoletti, E.: Impact of ozone on Mediterranean forests: A review, Environ. Pollut. 144, 463–474, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.12.051>, 2006.
- Paoletti, E., and Manning, W. J.: Toward a biologically significant and usable standard for ozone that will also protect plants, Environ. Pollut., 150, 85–95, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.037>, 2007.
- SEI: DO3SE (Deposition of ozone for stomatal exchange) <https://www.sei-international.org/do3se>, 2014.
- Sicard, P., Dalstein-Richier, L., and Vas, N.: Annual and seasonal trends of ambient ozone concentration and its impact on forest vegetation in Mercantour National Park (South-eastern France) over the 2000–2008 period, Environ. Pollut., 159, 351–362, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.027>, 2011.
- Sicard, P., De Marco, A., Dalstein-Richier, L., Tagliaferro, F., Renou, C., and Paoletti, E.: An epidemiological assessment of stomatal ozone flux-based critical levels for visible ozone injury in Southern European forests, Sci. Total Environ., 541, 729–741, <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.09.113>, 2016.
- Smidt, S., and Herman, F.: Evaluation of air pollution-related risks for Austrian mountain forests, Environ. Pollut., 130, 99–112, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.10.027>, 2004.
- Ulrich E., Dalstein L., Günthardt-Goerg M.S., Vollenweider P., Cecchini S., Vas N., Sjöberg K., and Skarman T.: Effets de l'ozone sur la végétation, concentrations d'ozone (2000–2002) et symptômes d'ozone sur la végétation forestière (2001–2003). Editeur: Office National des Forêts, Direction Technique. Département Recherche, 126 p, 2006.
- UNECE: Towards Cleaner Air Scientific Assessment Report 2016: <http://www.unace.org/index.php?id=42861>, 2016.
- Vollenweider, P., and Günthardt-Goerg, M. S.: Erratum to “Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage” [Environ. Pollut. 137 (2005) 455–465], Environ. Pollut., 140, 562–571, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.01.002>, 2006.
- WHO: Air Quality Guidelines. Global Update 2005. Particulate matter, ozone, nitrogen dioxide and sulfur dioxide. http://www.euro.who.int/_data/assets/pdf_file/0005/78638/E90038.pdf, 2006.
- Wieser, G., Manning, W. J., Tausz, M., and Bytnarowicz, A.: Evidence for potential impacts of ozone on *Pinus cembra* L. at mountain sites in Europe : An overview. Environ. Pollut., 139, 53–58. doi:10.1016/j.envpol.2005.04.037. 2006.
- Zapletal, M., Pretel, J., Chroust, P., Cudlín, P., Edwards-Jonášová, M., Urban, O., Pokorný, R., Černý, R., and Húnová, I.: The influence of climate change on stomatal ozone flux to a mountain Norway spruce forest, Environ. Pollut., 169, 267–273, <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.05.008>, 2012.
- Zeppel, M., Logan, B.A., Lewis, J. D., Phillips, N., and Tissue, D. T.: Nocturnal sap flow and stomatal conductance: a review, Conference paper, 2013.

Résumé

Les forêts de hautes montagnes sont exposées à des concentrations élevées en ozone. La pénétration des molécules d'ozone dans les tissus végétaux par l'intermédiaire des stomates peut avoir des effets néfastes sur les processus physiologiques. Cette étude porte sur les résultats du modèle de quantification de la dose d'ozone phytotoxique (POD) obtenu à partir de l'estimation du flux d'ozone stomatique pour le pin à crochets (*Pinus mugo*) et le pin cembro (*Pinus cembra*). Deux régions bioclimatiques ont été étudiées : les forêts tempérées des montagnes des Hautes Tatras des Carpates occidentales (Slovaquie) et les forêts méditerranéennes du Mercantour dans les Alpes-Maritimes (France). La concentration en O₃ et les données météorologiques mesurées sur le terrain ont été incorporées au modèle DO3SE. L'application de ce modèle a montré que le flux d'O₃ était plus faible dans les forêts de pin cembro des Alpes-Maritimes que dans les forêts de pin à crochets des Carpates pendant la saison de croissance de 2016. Le modèle a également mis en évidence que l'humidité du sol a un rôle clé dans l'absorption stomatique de l'ozone par les pins de montagne des Alpes. Cette étude a montré que le climat tempérée des Carpates qui enregistre des précipitations conséquentes, n'a pas engendré de baisse de la conductivité stomatique et de l'absorption de l'ozone de *P. mugo* et *P. cembra*. Au contraire, dans les Alpes-Maritimes, le climat méditerranéen caractérisé par un été chaud et sec, a engendré une diminution de la conductance stomatique des pins cembro. Pour les placettes de Slovaquie, le POD sans limite de seuil, c'est-à-dire le POD₀, était proche ou en-dessous du niveau critique (CLef) et ce, dans différentes conditions d'exposition. L'observation sur le terrain de ces placettes a montré des dégâts visibles d'ozone relativement faibles sur le pin cembro (2% pour les C+1 et 7% pour les C+2) en comparaison du pin à crochets (8% pour les C+1 et 18% pour les C+2). En Méditerranée, malgré les faibles valeurs de POD₀, nettement inférieures à CLef, les pourcentages de dégâts visibles d'ozone les plus élevés étaient en moyenne de 10% (C+1) et 25% (C+2) sur les aiguilles du pin cembro. Il serait nécessaire d'évaluer l'effet de l'humidité du sol mesurée *in situ* sur la fermeture des stomates dans les zones au climat sec (Alpes-Maritimes) et d'estimer la résistance des espèces de pins aux dégâts visibles d'O₃ dans les zones subalpines humides (Slovaquie-Hautes Tatras). Les flux d'ozone devraient être étudiés toute l'année, en plus de la saison de croissance, de même que les dynamiques intra-quotidiennes, en particulier la nuit car la période nocturne semble jouer un rôle non négligeable dans l'absorption d'O₃ par les conifères de montagne.

Summary

**How does soil water availability control phytotoxic O₃ dose to montane pines?
Modeling and experimental study in the temperate forests of the Carpathians
and the Mediterranean forests of the Mercantour**

Montane forests are exposed to high ambient ozone (O₃) concentrations that may adversely affect physiological processes in internal cells when O₃ molecules enter the plants through the stomata. This study addresses the model results of Phytotoxic Ozone Dose metric (POD) based on estimation of stomatal O₃ flux to dwarf mountain pine (*Pinus mugo*) and Swiss stone pine (*Pinus cembra*). We focused on two different bioclimatic regions: (1) the temperate mountain forests in the High Tatra Mts (SK-HT) of the Western Carpathians, and (2) the Mediterranean forests of the Alpes–Mercantour (FR–Alp) in the Alpes–Maritimes. Field measurement of O₃ concentration and meteorological data incorporated into deposition model DO3SE showed lower O₃ flux in Alpes–Mercantour forests than in High Tatra Mts plots for the 2016 growing season. Model outputs showed that soil humidity play a key role in stomatal O₃ uptake by montane pines at the alpine timberline. We found that temperate climatic conditions in High Tatra Mts with sufficient precipitation did not limit stomatal conductivity and O₃ uptake of *P. mugo* and *P. cembra*. On the other hand, the Mediterranean mountain climate characterised by warm and dry summer reduced stomatal conductance of pines in the Alpes–Mercantour forests. POD without threshold limitation i.e. PODo as a recently developed biologically sounded O₃ metric varied near around and below critical level (CLef) depending upon different conditions of sunshine exposure in High Tatra Mts plots. Field observation at these plots showed relatively weak visible O₃ injury on *P. cembra* (2 % and 7 %) when compared with *P. mugo* (8 % and 18 %) for one year (C+1) and two year (C+2) old needles, respectively. Despite of low PODo values, clearly below CLef, the highest level of visible O₃ damage on average from 10 % (C+1) to 25 % (C+2) was observed on *P. cembra* needles in Mediterranean area. Further research is needed to clarify the effect of real soil moisture regime on stomatal closure in dry areas (Alpes–Mercantour) and resistance of pine species against visible O₃ injury in wet subalpine zones (High Tatra Mts). More attention should be paid to O₃ fluxes covering a year-round growing season as well as intra-daily dynamics, especially the night hours, since these time spans appear to play significant role in O₃ uptake by mountain conifers.

Abstrakt

Horské lesy sú vystavené vysokým koncentráciám prízemného ozónu (O₃), ktorý patrí k významným abiotickým stresovým faktorom vysokohorského prostredia. Prienikom O₃ cez otvorené pieduchy dochádza vo vnútri rastlinných buniek k oxidačným reakciám, ktoré môžu vyvoláť oxidačný stres a nežiaduce fyziologické zmeny. V tejto práci sme sa zamerali na modelovanie stomatálneho toku O₃ a výpočet fytotoxickej ozónovej dávky (POD) pre borovicu horskú (*Pinus mugo*) a borovicu limbovou (*Pinus cembra*) v dvoch odlišných bioklimatických oblastiach: (1) lesy temperátnej klimatickej zóny vo Vysokých Tatrách (SK-HT) a (2) mediteránne lesy v horskom pásmi Alpes–Mercantour (FR–Alp). Výsledky depozičného modelu DO3SE poukazujú na to, že v priebehu vegetačného obdobia roku 2016 bol stomatálny tok O₃ pre horské dreviny rastúce v stredomorskej FR–Alp oblasti nižší ako v temperátnej SK–HT oblasti. Modelové výstupy zdôrazňujú význam vodného potenciálu pôdy pre stomatálnu vodivosť a z toho vyplývajúci príjem O₃ cez otvorené pieduchy rastlín. Zistili sme, že mierne klimatické podmienky s dostatočným množstvom zrážok a pôdnej vlhkosti pre stomatálny tok nelimitujú množstvo O₃ prijaté borovicou horskou a limbovou v SK–HT oblasti. Naopak, suchá a teplá mediteránna klíma môže redukovať stomatálnu vodivosť a tak výrazným spôsobom ovplyniť celkovú hodnotu POD borovicových drevín vo FR–Alp oblasti. Hodnoty PODo, t.j. fytotoxickej ozónovej dávky bez obmedzenia hraničnej hodnotou sa na sledovaných plochách v SK–HT pohybovali na úrovni kritickej hodnoty (CLef), ktorá reflektuje biologickú odozvu ozónom indukovaného poškodenia ihličnatých drevín. Z vyhodnotenia viditeľných symptómov pozorovaných na jednorocných (C+1) a dvojročných (C+2) ihliciach vyplýva, že účinok O₃ sa prejavuje viac na starších ihliciach. Priemerná hodnota viditeľného poškodenia na sledovaných jednicoch *P. mugo* bola v rozsahu od 8 % (C+1) do 18 % (C+2), podstatne nižšie hodnoty od 2 % (C+1) do 7 % (C+2) sme zaznamenali v prípade *P. cembra*. Najvýraznejšie viditeľné O₃ poškodenie v priemere od 10 % (C+1) do 25 % (C+2) bolo pozorované na ihliciach *P. cembra* v horskej mediteránnej oblasti FR–Alp, pričom hodnoty PODo boli výrazne pod úrovňou CLef. Ďalšie výskumné aktivity by mali detailnejšie sledovať jednak vplyv reálneho režimu pôdnej vlhkosti na stomatálnu vodivosť v suchom letnom období (FR–Alp) ako aj mieru rezistencia borovicových druhov drevín voči viditeľnému poškodeniu v dostatočne vlhkom prostredí (SK–HT). Okrem toho, pri úvahách o celkovom príjme O₃ je potrebené venovať pozornosť aj množstvu ozónu, ktoré môžu rastliny prijať v nočných hodinách a pri ihličnatých drevinách aj v období mimo hlavnú vegetačnú sezónu.