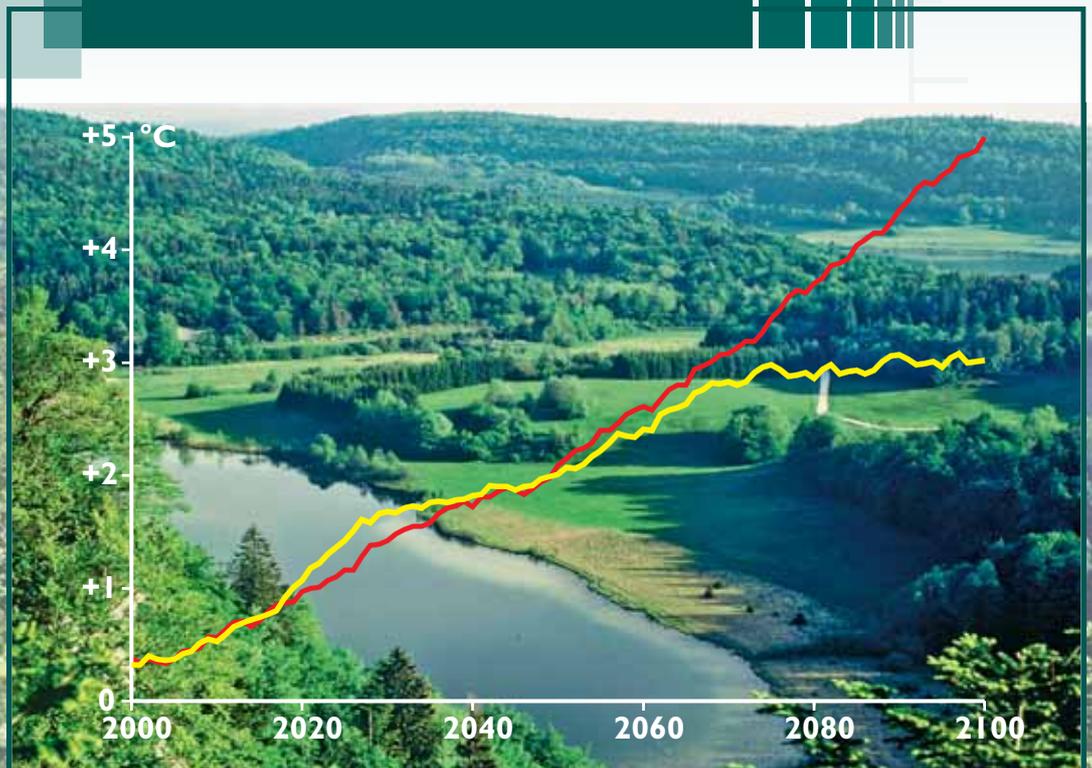


t

hors-série n°3

RenDez-Vous techniques



Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques

patrimoine

sylviculture

progrès

connaissances

économie

forêts et société

environnement

biodiversité

gestion durable

Hors-série

RenDez-Vous techniques

Directeur de la publication

Jacques Valeix

Rédactrice en chef

Christine Micheneau

Comité éditorial (2005)

Yves Birot, Claude Barbier, Peter Breman, Jean-Marc Brézard, François Chièze, Jean-Luc Dunoyer, Claude Jaillet, Patrice Mengin-Lecreux, Rémy Metz, Pierre-Jean Morel, Frédéric Mortier, Jérôme Piat, François-Xavier Rémy, Bernard Rey, Thierry Sardin, Dominique de Villebonne

Maquette, impression et routage

Imprimerie ONF - Fontainebleau

Conception graphique

NAP (Nature Art Planète)

Crédit photographique

page de couverture

Ph. Lacroix, ONF

Périodicité

4 numéros par an, et un hors série

Rendez-vous techniques est disponible au numéro ou par abonnement auprès de la cellule de documentation technique, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau

Contact : dtech-documentation@onf.fr

ou par fax : 01 64 22 49 73

Prix au numéro (hors frais de port) :

n° ordinaire : 10 euros ; hors série : 20 euros

Abonnement : 35 euros : 1 an = 4 numéros ordinaires

prix du hors série pour les abonnés = 15 euros (sauf abonnement 2006, incluant ce hors-série n°3)

Dépôt légal : décembre 2007

Comité de rédaction : Myriam Legay (ONF - INRA) ; Thomas Cordonnier, Patrice Mengin-Lecreux et Christine Micheneau (ONF) ; Alain Franc et Anne Jambois (INRA).

Citation recommandée

- du hors-série dans son entier : Office national des forêts. Direction technique, 2007. Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 3. 102 p.
- d'une contribution du hors-série : SEGUIN B., 2007. Les changements climatiques et les impacts observés sur les écosystèmes terrestres. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », pp. 1-8

s o m m a i r e

Hors-série n°3

Évolution du climat

- 3 — Les changements climatiques et les impacts observés sur les écosystèmes terrestres — *par Bernard Seguin*
- 9 — Changements attendus du climat : quels scénarios ? — *par Michel Déqué*

Réaction des espèces et des milieux

- 15 — Réponse des essences ligneuses au changement climatique - Modification de la phénologie, des risques de gel et de la répartition des essences ligneuses nord-américaines — *par Xavier Morin et Isabelle Chuine*
- 21 — Impacts du changement climatique sur les milieux aquatiques continentaux européens — *par Daniel Gerdeaux*
- 27 — Impacts du changement climatique sur la prairie et adaptations possibles — *par Jean-François Soussana et Gilles Lemaire*
- 34 — Déplacements déjà observés des espèces végétales : quelques cas emblématiques mais pas de migrations massives — *par Jean-Luc Dupouey et Jeanne Bodin*
- 40 — Impact du réchauffement global sur les populations d'insectes forestiers — *par Alain Roques et Louis-Michel Nageleisen*
- 47 — Le réchauffement climatique a-t-il un impact sur les maladies forestières ? — *par Benoît Marçais et Marie-Laure Desprez-Loustau*
- 53 — Les effets des changements climatiques sur les oiseaux : l'exemple des galliformes de montagne en France — *par Emmanuel Menoni et Claude Novoa*

Essences forestières : tendances générales et phénomènes complexes de modulation

- 62 — Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100 — *par Vincent Badeau, Jean-Luc Dupouey, Catherine Cluzeau, Jacques Drapier*
- 67 — Impact du changement climatique et de la canicule de 2003 sur la productivité et l'aire de répartition du pin sylvestre et du pin d'Alep en région méditerranéenne — *par Michel Venetier, Bruno Vila, Er-Yuan Liang, Frédéric Guibal, Christian Ripert, Olivier Chandoux*
- 74 — Changements de productivité à long terme dans les hêtraies du Nord de la France — *par Jean-François Dhôte, Jean-Daniel Bontemps, Jean-Christophe Hervé, Daniel Rittié, Patrick Vallet*
- 81 — Ecophysiologie et fonctionnement des écosystèmes forestiers — *par André Granier et Nathalie Bréda*
- 89 — Quelques éléments de réflexion sur les relations entre la diversité biologique et l'impact des changements climatiques — *par Alain Franc, François Lefèvre et Antoine Kremer*

Incidences sur la gestion

- 95 — La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements — *par Myriam Legay, Frédéric Mortier, Patrice Mengin-Lecreulx et Thomas Cordonnier*

Avant-propos

Ce numéro spécial est né du rapprochement entre praticiens et chercheurs autour des questions liées au changement climatique, notamment aux adaptations de la gestion des forêts et des milieux naturels qui peuvent en découler.

Il s'agit tout d'abord de mieux comprendre les évolutions actuellement à l'œuvre, de confronter résultats nouveaux et connaissances anciennes, de démêler des tendances en apparence contradictoires (*augmentation constatée de la productivité des hêtraies mais recul possible et annoncé de leur aire dans les décennies à venir*), de conjuguer observation et modélisation, et de mieux cerner le degré de certitude des projections présentées pour le 21^e siècle en fonction des différents scénarios climatiques.

Il s'agit tout autant de bien cerner la demande et les besoins des gestionnaires et de rendre compte de différents travaux, qu'ils aient trait à la multiplicité des échelles d'approche (*de la planète, pour les modèles de climat, à la plante, en s'attardant aux échelles intermédiaires du peuplement, des paysages et du couvert forestier*), ou à la diversité des processus affectés par les changements globaux et des milieux sur lesquels les mêmes questions se posent (*des forêts et de leur faune aux eaux douces en passant par les prairies*), sans oublier celle des interactions (*entre espèces au sein des communautés, entre les cycles métaboliques à l'échelle de la plante et entre les cycles biogéochimiques et hydrologique à l'échelle des écosystèmes...*).

Enfin, pour que « complexité » ne signifie pas « complication », les auteurs ont réalisé un important effort pédagogique, en se référant au corpus de connaissances de la plupart des forestiers. Parions que cet effort leur profitera en retour, l'appropriation des questions des praticiens s'avérant stimulante et leur permettant de mieux ancrer leurs travaux dans les besoins de la société.

Ainsi le dialogue se poursuit, qui permet d'aborder ensemble les préconisations pratiques envisageables pour atténuer les impacts du changement climatique. Loin du « prêt-à-penser », l'ambition de ce numéro spécial est de faire le pari qu'une action éclairée par la connaissance est la première condition d'une adaptation réussie de la gestion des forêts.

Nous tenons à remercier très sincèrement les membres du comité de rédaction de ce numéro spécial. Leur motivation et implication ont permis de mener le projet jusqu'à son terme. Nous sommes également très reconnaissants aux auteurs pour leur contribution très appréciée.

Le chef du département
« Ecologie des Forêts, Prairies et Milieux Aquatiques »
de l'INRA

Jean-Marc Guehl

Le Directeur technique et commercial bois

Jacques VALEIX

Les changements climatiques et les impacts observés sur les écosystèmes terrestres

Le doute n'est plus permis : le réchauffement climatique est déjà bien réel. Bernard Seguin retrace ici comment, une fois réglées les considérables difficultés méthodologiques, les experts l'ont « mesuré » à l'échelle mondiale ou pour la France, et comment ils en ont démontré les conséquences très actuelles sur l'évolution des écosystèmes. Une analyse rétrospective qui éclaire les projections sur l'avenir.

Les questions sur la stabilité du climat, au-delà de sa variabilité que l'on pourrait qualifier de naturelle, ne datent pas d'aujourd'hui, et les progrès des sciences ont permis progressivement d'en reconstituer l'histoire marquée par des fluctuations de grande ampleur (Acot, 2004). Pour en rester à l'épisode le plus récent (l'holocène) qui a suivi la dernière grande glaciation, il s'est traduit par un retour à des conditions moins froides, en gros supérieures de 4 à 5° en température moyenne globale, qui sont restées globalement stables (dans une fourchette de 1° à 2°) depuis environ 12 000 ans. Et ceci malgré des fluctuations locales assez rapides ou des variations plus globales. Les premières vont jusqu'à 10° en une centaine d'années, découverte récente à partir d'analyses de sédiments. Les secondes correspondent, de manière schématique et pour l'Europe, aux périodes de l'optimum médiéval (10^e au 13^e siècle) ou du petit âge glaciaire (du 14^e au 18^e) bien mises en évidence par les historiens, à partir de l'analyse des séries historiques d'avancée des glaciers ou de dates de ban de vendange (Le Roy Ladurie, 1983). Dans les années 1970, le climat apparaissait globalement stable, à condition que l'on élimine

les fluctuations interannuelles par la prise en compte d'une durée minimale de 30 années, suivant les normes fixées par l'Organisation Météorologique Mondiale OMM. Et les projections futures pariaient sur un retour inéluctable à des conditions glaciaires... dans 10 ou 20 000 ans. C'est alors que sont apparues les interrogations sur l'accroissement de l'effet de serre par l'action de l'homme et ses conséquences sur un réchauffement du climat, du coup tout aussi inéluctable, avec des ordres de grandeur de la même ampleur (de l'ordre de 4 à 5°), mais cette fois à l'échéance du siècle à venir. Cette question est détaillée dans un autre article, et nous nous limiterons ici à la question de savoir si ce réchauffement est déjà effectif et quels en sont les impacts observés, sachant que l'attribution à ce seul réchauffement est une question particulièrement complexe, compte tenu des nombreux autres facteurs susceptibles d'influer sur l'évolution des écosystèmes.

Les changements climatiques observés

L'analyse de séries historiques provenant de milliers de stations réparties sur l'ensemble du globe a nécessité la mise en

œuvre de procédures complexes d'homogénéisation (pour prendre en compte les problèmes causés par les évolutions techniques des stations et des capteurs, ainsi que des changements de site ou d'environnement de ces sites).

Au niveau mondial

C'est donc seulement depuis quelques années qu'il a été possible d'établir sans ambiguïté, en particulier par les travaux du groupe d'experts qui font autorité en la matière, les éléments suivants (voir le dernier rapport du GIEC¹ en 2001, repris par Salinger, 2005) :

- pour la température, on observe un réchauffement de l'ordre de 0,6 °C depuis 1860, la date la plus ancienne pour laquelle des données suffisantes existent à l'échelle du globe. Le réchauffement du 20^e siècle est probablement le plus important de ceux constatés depuis les dernières mille années, et la dernière décennie est la plus chaude de toutes celles considérées : 9 des années les plus chaudes se situent entre 1995 et 2004 (la plus chaude étant 1998, avec 0,58 °C au dessus de la moyenne 1961-1990 ; voir figure 1) (Jones et Moberg, 2003).

1 GIEC en français pour Groupe Intergouvernemental d'experts sur l'Evolution du Climat, IPCC en anglais pour Intergovernmental Panel on Climate Change, mis en place conjointement par l'OMM et le PNUC en 1988

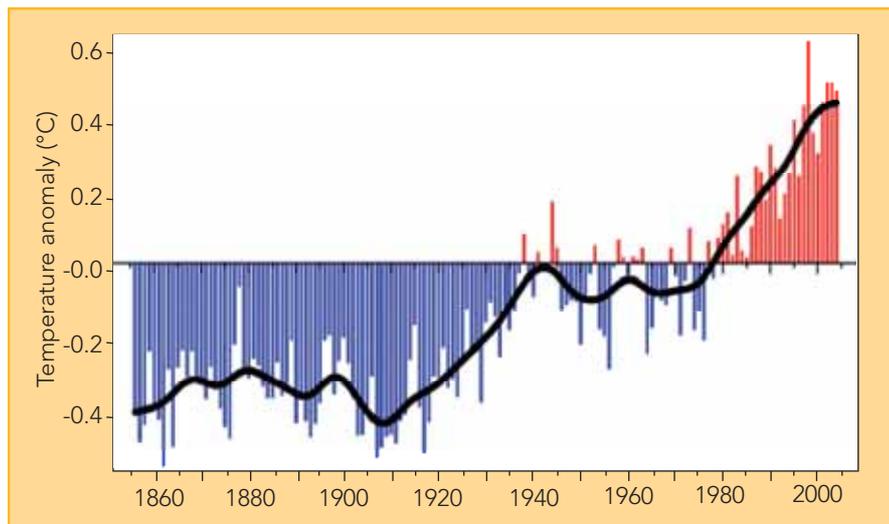


Fig. 1 : évolution des températures globales depuis 1860 (d'après le site <http://www.cru.uea.ac.uk/cru/info/warming/>)

Deux périodes de réchauffement apparaissent à partir de ces travaux : de 1910 à 1945, avec une augmentation de 0,14 °C, puis 0,17 °C pour 1976-1999.

Au niveau de la distribution spatiale, depuis 1976, le réchauffement est le plus net aux latitudes moyennes de l'hémisphère nord, et sur les surfaces continentales, qui se réchauffent plus que les surfaces océaniques. Il faut également noter que les températures minimales augmentent deux fois plus vite que les maximales.

■ Pour les précipitations, la tendance est moins claire : les mêmes sources indiquent une tendance à la hausse de la pluviométrie annuelle à l'échelle globale, cependant très modérée (2 %) et surtout très variable dans le temps et l'espace : elle peut atteindre 7 à 12 % dans les latitudes élevées de l'hémisphère nord, surtout à l'automne et en hiver pour les régions boréales. Au niveau de l'Europe, les observations sont plus contrastées (EEA, 2004) : elles font état d'un accroissement pouvant aller de 10 à 40 % sur le siècle passé pour les régions du nord, en particulier en hiver, et d'une baisse significative (jusqu'à 20 %) de la pluviométrie en zone méditerranéenne (jusqu'à 20 %, dont 10 % en période estivale).

■ Au niveau des autres facteurs, il a surtout été détecté une baisse (de 4 à 6 %) du rayonnement solaire global sur la période 1950-1990 (Roderick et Farquahr, 2002), mais cette tendance paraît s'inverser vers une augmentation sur les 15 dernières années (Wild et al., 2005).

En France métropolitaine

Pour le territoire français, ces grandes lignes se retrouvent, avec des nuances (Moisselin et al., 2002). Pour la température (figure 2), un réchauffement plus marqué en moyenne, de l'ordre de 0,9 °C, en particulier dans le nord et l'ouest pour les minimales et le sud pour les maximales

Pour les pluies, les séries homogénéisées de précipitations dessinent une pluviométrie plutôt en hausse sur le 20^e siècle et un changement de sa répartition saisonnière : moins de précipitations en été et davantage en hiver. Des contrastes nord-sud apparaissent : on trouve quelques cumuls annuels de précipitation en baisse sur le sud du territoire français. L'étude de l'indice de sécheresse de De Martonne montre des noyaux de sécheresse accrue sur les régions les plus méridionales.

Au nord du territoire, au contraire, l'augmentation conjuguée des précipitations et des températures conduit à un climat plus humide, ce qui traduit une accélération du cycle de l'eau.

Au niveau de l'insolation apparaît une tendance nette à la diminution dans le nord (-11 %) et l'augmentation dans le sud (+7%) (Moisselin et al., 2003).

Quant aux événements extrêmes, on a pu noter un peu partout dans le monde et dans le cas de la France en particulier des épisodes récents ayant eu des conséquences dramatiques : tempête de décembre 1999, plusieurs épisodes cévenols automnaux intenses, sécheresses fréquentes depuis 1976, avec la répétition de 2003, 2004 et 2005. Mais il est encore difficile pour les climatologues de conclure à une tendance significative, malgré l'impact de plus en plus marqué, en particulier pour les compagnies d'assurance, qui est dû pour partie à une amplification par les évolutions des modes d'occupation des sols et des modes de vie en général.

Les impacts observés

Comme le climat, et en partie à cause de lui, les écosystèmes terrestres, qu'ils soient naturels ou cultivés, conjuguent une variabilité à différentes échelles temporelles et une évolution à long terme qui traduit un déplacement de l'état d'équilibre qui permet de le considérer comme stationnaire sur une période donnée. L'attribution d'un changement écologique à ce réchauffement climatique récent n'est pas une question scientifique facile, pour au moins deux raisons. La première est que de nombreux facteurs autres que le climat agissent sur les réponses de différents systèmes ou secteurs, et tout particulièrement les facteurs anthropiques (allant de l'économie à l'utilisation de la surface ou la modification du type d'occupation,

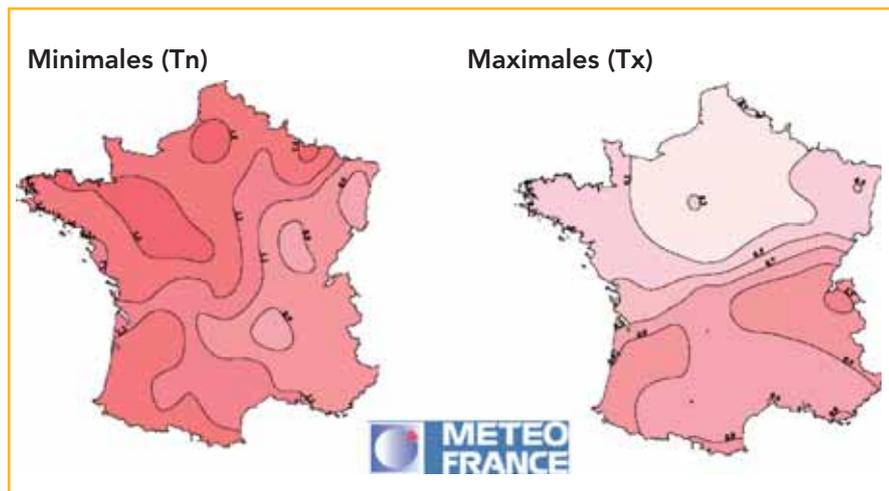


Fig. 2 : réchauffement en France métropolitaine au cours du siècle passé (d'après Moisselin et al., 2002)

Courbes d'égal réchauffement : de 0,9 à 1,5 °C pour les minimales, qui augmentent plus que les maximales (0,1 à 0,9°C)

en passant par les pollutions diverses dans l'atmosphère, les eaux et les sols). La seconde est que les impacts éventuels ne se répercutent pas forcément en réponse immédiate au forçage climatique, et qu'un temps de latence de durée variable caractérise l'inertie de différents systèmes. Il est donc logique que ces impacts soient seulement réellement identifiés depuis peu, avec quelques années de recul par rapport à la mise en évidence effective du réchauffement qui date seulement de la fin des années 90. Il faut aussi que des chercheurs de diverses disciplines soient stimulés afin de se mobiliser pour analyser une tendance éventuelle à travers leurs propres données, ce qui se fait progressivement actuellement.

De nombreuses conséquences attestées à l'échelle mondiale

Au niveau global, les impacts observés étaient ainsi pratiquement absents des deux premiers rapports du GIEC, et sont apparus en tant qu'information significative seulement pour le 3^e rapport (IPCC, 2001). L'analyse effectuée alors, à partir de 2 500 articles publiés, portait uniquement sur les

relations avec la température, en recherchant trois critères qui devaient être satisfaits simultanément : un changement observé sur au moins dix années, pouvant être corrélé de manière déterministe à un changement de température, et un changement simultané de température. Deux grandes catégories ont ainsi été mises en évidence :

- 44 études sur les plantes et les animaux, couvrant 600 espèces, dont 90 % (plus de 550) ont montré des signes de changement, avec 80 % (plus de 450) allaient dans le sens attendu,

- et 16 études sur les glaciers, la couverture neigeuse et la glace sur les lacs ou les fleuves portant sur 150 sites ; environ 100 (67 %) montraient une évolution, dont 99 dans la direction attendue.

Les travaux préparatoires à la publication du 4^e rapport du GIEC (qui a eu lieu en 2007) ont permis d'actualiser ces données globales (qui portent le nom de méta-analyses) : 13 études pour les changements dans la cryosphère², 22 pour l'hydrologie et les ressources en eau, 30 sur les processus côtiers, 37 sur les systèmes biologiques marins et d'eau douce, 156 sur les

systèmes biologiques terrestres, et 32 sur l'agriculture et la forêt (soit 258 au total, à comparer aux 60 études mentionnées ci-dessus dans le 3^e rapport).

En nous limitant aux écosystèmes continentaux, les effets observés peuvent être résumés ainsi :

- pour la cryosphère, une fonte accélérée qui se traduit par un recul généralisé des glaciers, une augmentation du ruissellement et des débits dans les zones glaciaires ou nivales, ainsi que des avalanches de glaces et de rochers, le déplacement des mammifères dans l'Arctique et de la faune de l'Antarctique, la fonte du permafrost dans les hautes latitudes, le déplacement vers le haut de stations de ski, etc. ;

- pour l'hydrologie et les ressources en eau, l'accroissement des sécheresses en zone aride et semi-aride, les inondations et les glissements de terrain pendant la saison chaude en zones montagneuses ;

- pour les eaux douces, le réchauffement des fleuves et rivières, avec des conséquences bien établies sur la stratification thermique et la composition chimique, l'abondance et la productivité, la composition des communautés, la phénologie, la distribution et la migration des espèces végétales et animales ;

- pour les systèmes biologiques terrestres, des réponses bien établies dans l'hémisphère nord avec une avancée généralisée de la phénologie au printemps, et une saison de végétation plus longue. La population de certaines espèces a diminué ou même disparu, et des mouvements vers le nord ou des altitudes plus élevées ont été observés ;

- pour l'agriculture et la forêt, une avancée similaire de la phénologie en Europe et en Amérique du nord, avec une saison de végétation sans gel allon-

² cryosphère = ensemble des constituants de la surface terrestre et des couches sous-jacentes qui sont composés de glace

gée (en partie sans doute à l'origine de l'augmentation de la productivité forestière, de l'ordre de 30 à 40 %, maintenant confirmée par des observations satellitaires). En dehors de l'observation d'une avancée systématique des dates de floraison des arbres fruitiers, l'illustration la plus nette se situe en viticulture : l'ensemble des régions viticoles de ces mêmes zones montre une avancée des stades phénologiques, qui se répercute sur les dates de vendange, ainsi qu'une augmentation de la teneur en sucre et du degré alcoolique qui conduit, pour les vingt dernières années, à des vins généralement de haute qualité. Pour la forêt, on a observé également une avancée des dates de débournement de l'ordre de 5 à 8 jours sur l'Eurasie, une migration vers le nord de la limite forêt-toundra et une augmentation des feux de forêt au Canada, ainsi qu'une extension de certains insectes aux USA.

Observations en Europe et en France

Au niveau européen, le récent état des lieux effectué par l'Agence européenne de l'environnement (EEA, 2004) retient les tendances constatées sur une sélection d'indicateurs qui recoupe les systèmes et secteurs considérés par le GIEC :

- retrait des glaciers pour 8 des 9 régions concernées (avec un recul d'ensemble évalué au tiers de la surface et à la moitié de la masse entre 1850 et 1980, et 20 à 30 % de perte supplémentaire depuis, dont 10 % pour le seul été 2003) ;
- diminution de la période de couverture neigeuse (entre 45 et 75 °N, -8.8 jours par décennie de 1971 à 1994) ;
- allongement de la saison de végétation de 10 jours entre 1962 et 1995 et augmentation de la productivité de la végétation de 12 % ;

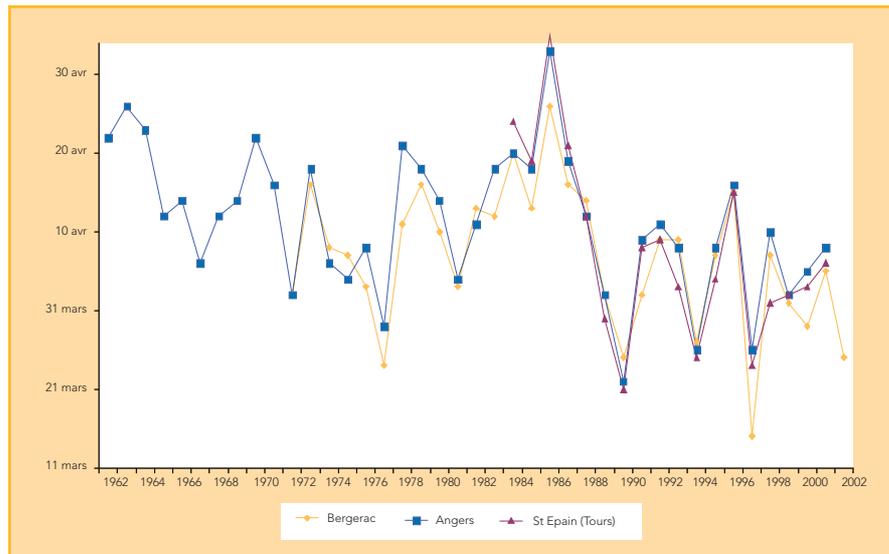


Fig 3 : évolution de la période de floraison de la poire Williams depuis 1962 (à partir de la base de données Phenoclim)

■ migration de plantes vers le nord et vers le haut (diversité enrichie de l'Europe du nord-ouest et en montagne pour 21 des 30 sommets alpins), accroissement du taux de survie de populations d'oiseaux hivernant en Europe, etc.

Au niveau français, si les agriculteurs (et les éleveurs) font état d'une modification des calendriers culturaux qui pourrait être liée à cette particularité climatique, modification d'ailleurs confirmée par des analyses récentes sur les dispositifs expérimentaux de l'INRA (pratiquement un mois d'avance depuis 1970 sur les dates de semis du maïs pour quatre sites couvrant l'ensemble du territoire), il n'a pas encore été possible de l'apprécier de manière objective, pas plus que d'évaluer son poids éventuel dans l'évolution récente des rendements. Par contre, l'analyse des données phénologiques (dates d'apparition des stades de développement) sur les arbres fruitiers et la vigne, cultures *a priori* beaucoup moins dépendantes sur ce point des décisions culturelles, a permis de mettre en évidence des avancements significatifs de stades tels que la floraison des arbres fruitiers (une dizaine de

jours en trente ans sur des poiriers, figure 3, Seguin et al., 2004) ou la date de vendange pour la vigne (presque un mois dans la même région au cours des cinquante dernières années Ganichot, 2002).

Pour la vigne, l'augmentation de température moyenne s'est traduite par des conditions globalement plus favorables et avec moins de variabilité interannuelle dans tous les vignobles français, avec une augmentation de teneur en alcool (de 1 à 2 degrés suivant les régions) et une diminution de l'acidité. La même avancée phénologique est également détectable pour les forêts, qui ont par ailleurs notablement augmenté leur productivité depuis le début du siècle (de l'ordre de 30 à 40 %), sans qu'il soit encore possible de l'attribuer à un effet déjà marquant de l'augmentation du gaz carbonique, du réchauffement ou d'une fertilisation par l'azote contenu dans les pluies.

Au niveau des insectes et maladies, il apparaît encore peu de signes indiscutables que l'on pourrait relier directement au changement climatique : extension vers le nord et en altitude de la chenille

processionnaire du pin et observations sur le cycle du carpocapse qui a vu l'augmentation d'apparition d'une troisième génération ; à l'inverse, extinction du phomopsis du tournesol dans le sud-ouest après la canicule de 2003. Il faut également prendre en compte la possibilité de mouvements géographiques qui amènent certaines maladies ou ravageurs, véhiculés par les moyens modernes de transport, à s'installer dans des régions où les conditions climatiques le leur permettront. D'où les interrogations actuelles sur des maladies émergentes dans le monde animal (fièvre du Nil sur les chevaux en Camargue), mais aussi végétal : une mouche blanche (*Bemisia tabaci*) originaire des régions subtropicales a été repérée depuis une dizaine d'années en Europe, et menace actuellement les cultures sous serre du sud du continent.

Ces différentes observations proviennent, pour l'essentiel, des travaux de l'INRA dans les domaines de l'agriculture et de la forêt. Ils sont soutenus par la Mission *Changement climatique et effet de serre* (MICCES) mise en place en 2002, et il est possible d'obtenir des informations plus précises sur le site :

< www.inra.fr/changement_climatique >. Pour une vision plus large sur les milieux naturels, elles peuvent être complétées par celles rassemblées dans l'ouvrage de Dubois et Lefevre (2003) et le livret édité par le RAC-F (2005).

Le recul des glaciers, fait maintenant bien établi, est illustré par le recul du front de la Mer de glace (passé de 1 100 à 1 600 m d'altitude) et celui de la superficie des glaciers pyrénéens (de 45 km² en 1870 à 5 km² en 2000). Les oiseaux migrateurs arrivent de plus en plus tôt et repartent de plus en plus tard, certains écourtent leur migration ou hivernent dans le nord-ouest au lieu du sud de l'Europe,

d'autres au sud de l'Europe au lieu de l'Afrique. Des espèces avancent vers le nord (héron garde-boeuf, qui s'étend bien au-delà de la Camargue où il était cantonné dans les années 60-70, guêpier d'Europe), la fauvette mélanocéphale et le bruant zizi sont en progression, alors que la mésange nonnette et le bruant jaune régressent...

En guise de conclusion, le futur et le présent

En premier lieu, ces observations permettent de confirmer la tendance générale des mesures climatiques, (ce qui n'est pas inutile quand on sait le scepticisme de certains sur les procédures de reconstruction des séries climatiques, même les plus sophistiquées, à cause des modifications intervenues : déplacement des stations, changement de capteurs et systèmes d'enregistrement, extension des situations d'îlot urbain). Au-delà, elles sont utiles pour caler les modèles phénologiques utilisés dans les modèles de culture en général et les appli-

quer en particulier à des cultures pérennes pour évaluer l'impact du réchauffement sur leur parcours phénologique. Il est ainsi possible d'estimer que l'avancée des stades conduira à un risque accru de gel sur certaines productions fruitières comme l'abricotier (dont certaines variétés précoces sont par ailleurs susceptibles d'être perturbées au niveau des organes floraux par des hivers trop doux) ou le pêcher, et à exposer la vigne à des conditions plus chaudes au cours de la maturation (qui se fait actuellement après le 15 août et serait avancée à début juillet), avec des effets qui peuvent être négatifs sur la qualité de la vendange dans certains cas.

Quelles que soient les incertitudes sur le futur, il paraît nécessaire de faire clairement apparaître l'importance des observations récentes sur le réchauffement, au moins à l'échelle de la France, avec le point culminant de l'année 2003. Simple fluctuation sur dix à quinze ans, ou premiers effets du réchauffement ? Quoi qu'il en soit, des choses bougent



Phénologie des arbres fruitiers : floraison des amandiers sur le site INRA d'Avignon

Photo B. Seguin, INRA

au niveau des écosystèmes, qu'ils soient cultivés ou non : avancées significatives des dates de semis, de floraison des arbres fruitiers et des dates de vendange, allongement des saisons de végétation pour les arbres, extension du houx dans les Ardennes et les Vosges, modifications des cycles des insectes, migrations ou apparitions d'insectes et de maladies, réchauffement des écosystèmes aquatiques tels que le lac Léman (qui favorise pour le moment la dynamique des corégones) ou des rivières pyrénéennes dont l'élévation de température en hiver pourrait perturber la reproduction du saumon. La liste est longue, et pourrait sûrement être complétée par beaucoup d'autres signes écologiques à l'étude actuellement, sans oublier les travaux portant plus généralement sur la biodiversité. De façon générale, la grande difficulté est d'isoler le seul changement climatique par rapport aux autres facteurs qu'il est possible de regrouper sous le vocable général du changement global. Cependant, il est possible d'insister sur le fait majeur que l'interrogation sur les impacts du changement climatique sur les écosystèmes continentaux, qui tenait un peu de l'exercice de science-fiction pour la fin du siècle, se traduit maintenant par une analyse approfondie du passé récent et du présent.

Bernard Seguin
INRA Avignon

Bibliographie

ACOT P., 2003. Histoire du climat. Paris : Perrin. 309 p.

DUBOIS P.J., LEFEVRE P., 2003. Un nouveau climat : les enjeux du réchauffement climatique. Paris : La Martinière. 255 p.

EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY, 2004. Impacts of Europe changing climate : an indicator-based assessment. EEA report n° 2/2004, 107 p.

GANICHOT B., 2002. Évolution de la date des vendanges dans les Côtes du Rhône méridionales. *In Actes des 6èmes rencontres rhodaniennes*. Orange : Institut Rhodanien, pp. 38-41

GIEC/IPCC, 2001. Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the third assessment report of IPCC. Cambridge : Cambridge University Press. 1032 p.

JONES P.D., MOBERG A., 2003. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2001. *Journal of Climate*, vol. 16, n° 2, pp. 206-223

LE ROY LADURIE E., 1983. Histoire du climat depuis l'an mil. Coll. Champs. Paris : Flammarion. deux volumes (tome I : 287 p., tome II : 254 p.)

MOISSELIN J.M, SCHNEIDER M., CANELAS M., MESTRE C.O., 2002. Les changements climatiques en France au XX^e siècle : étude des longues séries homo-

générisées de température et de précipitations. *La Météorologie*, n° 38, pp. 45-56. <en ligne : <http://www.smf.asso.fr/Ressources/Moisselin38.pdf>>

MOISSELIN J.M, CANELAS M., SCHNEIDER M., DUBUISSON B., 2003. Les longues séries de référence pour l'étude des changements climatiques. *In Actes des journées AMA*. Toulouse : Météo-France, Toulouse, pp. 95-98

RAC-F, 2005. Changement climatique : la nature menacée en France. Brochure éditée collectivement avec FNE, WWF, LPO, Greenpeace. 24 p.

RODERICK M.L., FARQUAHR G.D., 2002. The cause of decreased pan evaporation over the past 50 years. *Science*, vol. 298, n° 5597, pp. 1410-1411

SALINGER J.M., 2005. Climate variability and change: past, present and future - an overview. *In Increasing climate variability and change reducing the vulnerability of agriculture and forestry* (eds James Salinger, M.V.K. Sivakumar and Raymond P. Motha), Berlin : Springer, pp. 9-29

SEGUIN B., DOMERGUE M., GARCIA DE CORTAZAR I., BRISSON N., RIPOCHE D., 2004. Le réchauffement climatique récent : impact sur les arbres fruitiers et la vigne. *Lettre pigb-pmrc France Changement global*, n° 16, pp. 50-54

WILD M. et al., 2005. From dimming to brightening: decadal changes in solar radiation at earth's surface. *Science*, vol. 308, n° 5723, pp. 847-850

Changements attendus du climat : quels scénarios ?

Faisons le point sur l'évolution prévisible du climat à l'échelle de notre pays : sera-t-il affecté de façon homogène ? quels aspects du climat seront affectés ? comment ces évolutions se mettront-elles en place ? quelle est la part de la tendance, des événements extrêmes, et des incertitudes ? ...avec, pour ceux qui le souhaitent, un aperçu des méthodes mises en œuvre pour obtenir les résultats présentés.

On peut raisonnablement s'attendre à ce que le climat de la deuxième moitié du 21^e siècle soit sensiblement différent de celui de la deuxième moitié du 20^e siècle. Ce dernier a déjà présenté quelques différences avec le climat appelé préindustriel (voir l'article de Seguin, dans ce même volume). Pour explorer les évolutions possibles selon les lois de la physique, on a recours à la modélisation numérique. Le modèle atmosphérique ARPEGE-Climat de Météo-France a été utilisé dans deux simulations numériques de 140 ans pour reproduire à la fois le climat présent et son évolution au cours du 21^e siècle sous deux hypothèses d'évolution de la concentration des gaz à effet de serre et des aérosols (baptisées A2 et B2). Ce modèle représente l'atmosphère sur tout le globe, mais avec une résolution élevée (50 km) sur la France métropolitaine (voir encadré 1). L'impact sur les températures, les précipitations et l'humidité du sol est étudié. On note un réchauffement, en particulier en été, et un impact modéré sur les précipitations, malgré un assèchement des sols.

Quelques explications préalables

Le climat n'est pas une donnée immuable conditionnée par la

forme de notre planète et sa position dans le système solaire. Les climatologues le définissent comme l'ensemble des paramètres statistiques de la distribution des variables météorologiques sur une période conventionnelle de 30 ans. Cette définition n'exclut pas que sur un siècle le climat puisse évoluer, mais ne permet pas d'appeler « changement de climat » des changements d'une année ou d'une décennie sur l'autre. Les mesures faites au cours du 20^e siècle montrent que le climat a changé en de nombreuses régions du globe dont la France (voir l'article de Seguin dans ce volume), se traduisant en particulier par une augmentation indéniable de la température.

Il est naturel de se poser la question du climat du 21^e siècle. Les causes du réchauffement du 20^e siècle, à savoir l'augmentation de concentration en gaz à effet de serre, ont peu de raisons, à moins de bouleversement historique ou technologique, de disparaître ou même de s'atténuer. Cependant de nombreux paramètres nous sont parfaitement inconnus. La démographie ne nous permet pas de voir au-delà de 50 ans. L'économie et les évolutions politiques ont un horizon bien plus proche. Pour imaginer ce qui pourrait survenir après 2050, on a recours à des scénarios, c'est-à-

dire des hypothèses plausibles. Ces scénarios se traduisent, par le biais d'une chaîne de différents modèles, par des conséquences pratiques sur les conditions de vie en France à la fin du siècle. Dans cette chaîne des modèles, le modèle régional de climat traduit l'évolution de la composition chimique de l'atmosphère et de la température de surface de l'océan en conditions climatiques à l'échelle d'un pays.

Dans ce qui suit, nous montrons comment le modèle ARPEGE, qui est le modèle régional de Météo-France, réagit aux forçages (voir encadré 2) issus de deux scénarios (A2 et B2) du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) en proposant des climats possibles, compatibles avec les lois de la physique. Après une description rapide du modèle, nous détaillerons les conditions de l'expérience. En général, les études de changement climatique régional s'appuient sur des simulations de courte durée (quelques dizaines d'années) situées à la fin du siècle. Le but est d'économiser du temps de calcul tout en maximisant la signification statistique du résultat. Pour pouvoir nous prêter à des expériences d'impact sur la forêt ou sur l'océan, il est essentiel d'assurer la continuité du forçage pendant tout le siècle. Mais, afin de lever toute ambiguïté, il faut bien

distinguer la phase de transition (2000-2070) de la phase de scénario climatique (2070-2100). La tentation est grande de considérer les années 2020 ou 2040 comme des scénarios climatiques. Cette approche est illusoire car le climat à nos latitudes se caractérise par une variabilité à l'échelle de la décennie dont l'amplitude, jusque vers environ 2050, domine l'impact du forçage anthropique. Dans l'état actuel des connaissances, cette variabilité est imprévisible.

Interpréter les valeurs de la période 2020-2030 issues de la simulation numérique comme le climat qui nous attend dans une quinzaine d'années est aussi peu sensé que d'utiliser une prévision météorologique à 20 jours pour planifier un week-end de sortie.

Après avoir présenté l'évolution de la température moyenne sur le 21^e siècle, nous montrerons la distribution géographique des différences entre les trente dernières années du 21^e siècle et celles de la période de référence (1961-1990).

Les scénarios climatiques

Les conditions de cette expérience numérique sont décrites dans Gibelin et Déqué (2003). Les forçages radiatifs (concentrations en gaz à effet de serre et en aérosols sulfatés) sont ceux des scénarios A2 et B2 proposés par le GIEC. La figure 1 montre l'évolution de la concentration en dioxyde de carbone et de la température moyenne du globe dans ces deux scénarios. Le scénario B2 propose une croissance quasi linéaire de la concentration en gaz à effet de serre, conduisant à un doublement en 2100 par rapport à la concentration préindustrielle. Le scénario A2 est plus pessimiste et propose une croissance de type exponentiel, avec triplement en 2100 par rapport à la valeur préin-

Le modèle de climat

Une simulation régionale du climat peut être réalisée avec des modèles globaux à haute résolution (Cubasch *et al.*, 1995), des modèles à aire limitée emboîtés dans des modèles globaux (Giorgi et Mearns, 1999), ou des adaptations statistiques (Wilby *et al.*, 1998). L'étude présente est effectuée avec la première catégorie de modèle, qui offre des simulations cohérentes sur le globe en s'affranchissant des soucis numériques de la deuxième catégorie et du risque de non-reproductibilité de la troisième catégorie. Cette approche est évidemment la plus coûteuse en calcul. Pour réduire le coût, la résolution n'est élevée qu'autour de la Méditerranée (Déqué et Pielieuvre, 1995). Les températures de surface de la mer (TSM) sont fournies par une simulation du modèle à plus basse résolution de Météo-France (maille 300 km), couplé à un modèle d'océan de résolution similaire.

Les simulations utilisées ici l'ont été avec la version 3 du modèle d'ARPEGE-Climat. Cette version est sommairement décrite dans Gibelin et Déqué (2003). Une description plus complète est disponible à Météo-France. Ce n'est pas ici le lieu de décrire le modèle. Il faut juste savoir que ce modèle est assez proche du modèle de prévision de Météo-France, mais sa résolution horizontale est un peu moins fine (50 km contre 20 km sur la France). Par contre on essaie de prendre en compte beaucoup plus de phénomènes physiques (par exemple le vieillissement de la neige) car l'impact sur l'atmosphère à long terme n'est pas négligeable contrairement à une prévision à 4 jours. Le calcul du bilan radiatif est modifié par cinq types d'aérosols (désertiques, carbonés, marins, sulfatés et organiques), par cinq gaz à effet de serre (dioxyde de carbone, oxyde nitreux, méthane, chloro-fluoro-carbones et ozone) et par l'eau (vapeur et nuages). Ce modèle gère aussi l'évolution de la surface continentale par le modèle ISBA. En particulier, une variable du modèle représente la quantité d'eau liquide du sol à disposition des racines pour le calcul de l'évapotranspiration.

Les forçages radiatifs

Notre planète tire son équilibre thermique d'une énergie provenant du soleil (rayonnement de courte longueur d'onde) et d'une énergie émise par la surface (rayonnement de grande longueur d'onde). Tout serait simple s'il n'y avait pas des éléments perturbateurs qui absorbent ou émettent ces deux types de rayonnement. On les appelle les forçages radiatifs et ils peuvent être classés en trois catégories. Les nuages (eau solide ou liquide) peuvent absorber ou émettre de l'énergie ; ils peuvent donc réchauffer ou refroidir la surface de la terre. L'homme a peu de prise directe sur eux, mais un changement climatique conduit à modifier leurs propriétés. Les aérosols sont des particules solides ou liquides en suspension dans l'atmosphère. Ils contribuent à refroidir la surface. Certains (les suies et les sulfates) ont une origine partiellement anthropique (combustion de charbon, feux de biomasse). Les aérosols peuvent augmenter les nuages (noyaux de condensation). Les gaz à effet de serre, au contraire des aérosols, réchauffent la surface. Le plus important est la vapeur d'eau, mais l'homme n'agit pas directement sur sa concentration. Le dioxyde de carbone (gaz carbonique) est le plus célèbre. Depuis un siècle et demi, l'homme a décidé d'augmenter sa concentration en brûlant le carbone fossile qu'il extrait (gaz naturel, pétrole, charbon) pour produire de l'énergie. Le méthane (gaz des marais) augmente à cause de l'élevage des ruminants et de la culture du riz. L'oxyde nitreux est produit par la dégradation des engrais. Les chloro-fluoro-carbones sont utilisés dans l'industrie pour leur grande stabilité chimique (propulseurs des bombes aérosols, circuits de refroidissement). L'ozone joue aussi un rôle de gaz à effet de serre dans le cadre de la pollution urbaine, mais c'est surtout le gaz qui réchauffe la haute atmosphère (20-50 km) en nous protégeant du rayonnement solaire de très courte longueur d'onde. L'oxygène et l'azote qui sont les principaux constituants de l'atmosphère ne jouent aucun rôle de forçage radiatif.

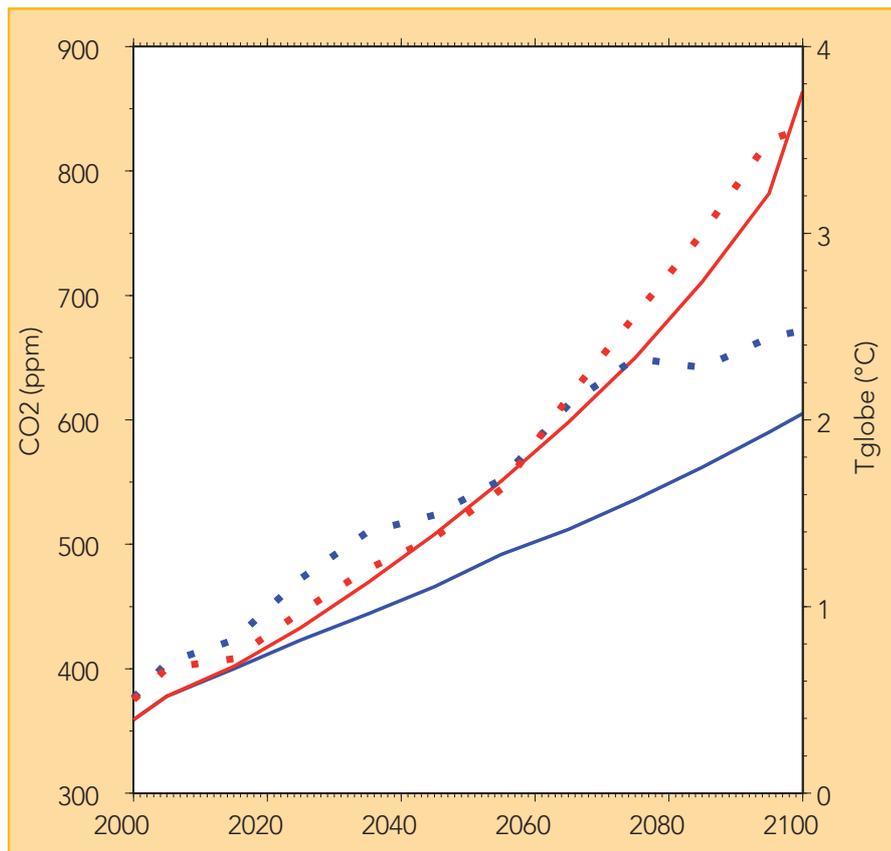


Fig. 1 : concentration en dioxyde de carbone (trait plein) et augmentation de la température moyenne du globe par rapport à 1961-1990 (pointillé) pour les deux scénarios du 21^e siècle : A2 en rouge, B2 en bleu

De 2001 à 2099, des TSM artificielles sont calculées à partir de deux simulations couplées océan-atmosphère (une pour A2 une pour B2) réalisées sur cette période avec une version du modèle à plus faible résolution (300 km). La procédure détaillée du calcul des TSM et des étendues de banquise est décrite dans Gibelin et Déqué (2003). Cette procédure repose sur l'hypothèse que la variabilité interannuelle des TSM ne varie pas au cours du 21^e siècle.

Évolution des températures au cours du siècle

La figure 2a montre l'évolution des températures d'hiver (décembre, janvier et février) selon les scénarios de 1960 à 2099 (losanges). En fait de 1960 à 1999, les deux simulations sont identiques. On constate que le réchauffement ne se fait pas de manière linéaire, mais que des hivers très froids peuvent survenir jusqu'à la fin du siècle. Cette série vient en prolongement des données observées (croix) de 1900 à 2003. On notera qu'un hiver extrême comme 1962-63 a peu de chance de se reproduire dans le siècle à venir.

La figure 2b montre la même chose pour l'été (juin, juillet août). On remarque l'été extrême observé

dustrielle. Les TSM sont précalculées, car le modèle d'atmosphère n'est pas couplé à un modèle d'océan. De 1960 à 2000, on utilise les valeurs mensuelles observées, donc les simulations A2 et B2 sont identiques. Cela permet une vali-

dation du modèle par rapport au climat observé sur cette période. Le climat simulé se compare honorablement à la climatologie observée. Le principal défaut sur la France est un excès de précipitations hivernales.

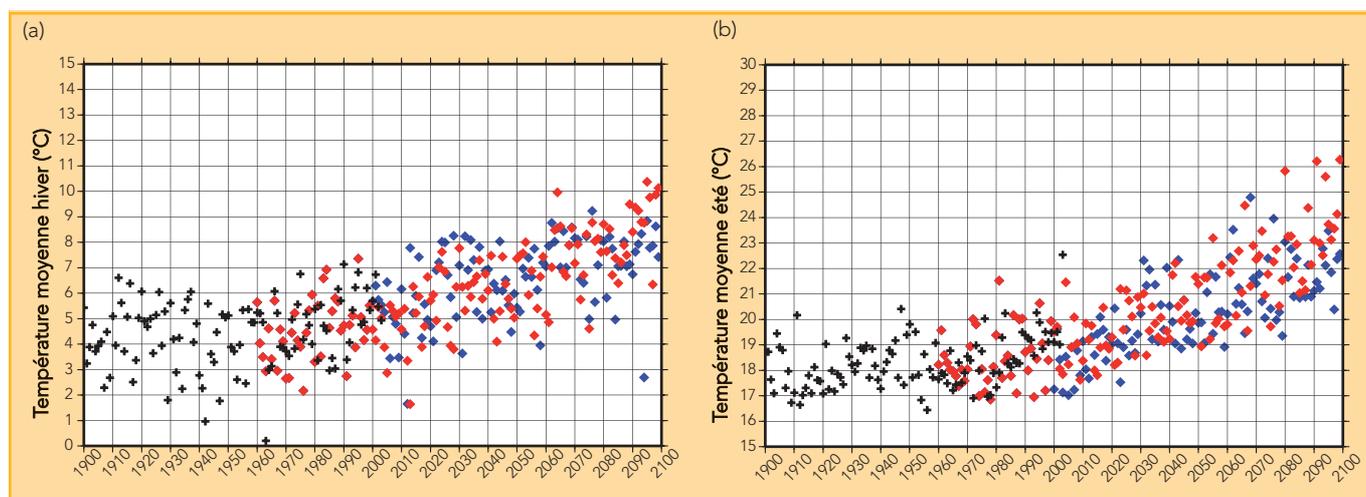


Fig. 2 : température moyenne sur la France par année : a - pour chaque hiver (décembre, janvier, février), b - pour chaque été (juin, juillet, août)

Les croix correspondent aux valeurs observées (1900-2003), les losanges aux valeurs simulées des scénarios A2 en rouge (1960-2099), B2 en bleu (2000-2099).

en 2003, qui devient la norme à partir de 2070. On notera la symétrie des extrêmes par rapport à l'hiver. Ici les pics sont vers le haut, en hiver, ils sont vers le bas.

Ces deux figures montrent la nécessité de se concentrer sur les 30 dernières années du scénario afin de maximiser le rapport signal (réponse à l'accroissement d'effet de serre) sur bruit (variabilité inter-annuelle naturelle). C'est encore plus vrai pour les précipitations (non montré).

Distribution des anomalies climatiques à la fin du siècle

Afin d'avoir une idée plus stable et précise du changement climatique sur la France, la différence entre deux normales climatiques entre le début et la fin de la simulation a été calculée. L'usage de moyennes trentenaires pour caractériser le climat a été respecté et nous considérons ici la différence entre les moyennes de la période 2070-2099 et celles de la période 1960-1989. Bien que le modèle soit global et donc que des cartes sur le monde entier soient disponibles, nous nous concentrons sur la France métropolitaine et masquons les valeurs sur mer.

Un climat plus chaud, surtout en été

La figure 3 montre les cartes de température à 2 m au-dessus du sol pour l'hiver et l'été et pour les deux scénarios. La principale conséquence de l'accroissement de l'effet de serre est un réchauffement. Au cours du 20^e siècle, la France s'est réchauffée de presque 1 °C, d'après les observations homogénéisées. Le réchauffement simulé pour le 21^e siècle est maximal en été et généralement supérieur dans le sud du pays. On note qu'en hiver (ainsi qu'au printemps) les régions montagneuses se réchauffent plus, à cause de l'effet de fonte de la neige. Des valeurs supérieures à 3 °C sont obtenues sur le sud et

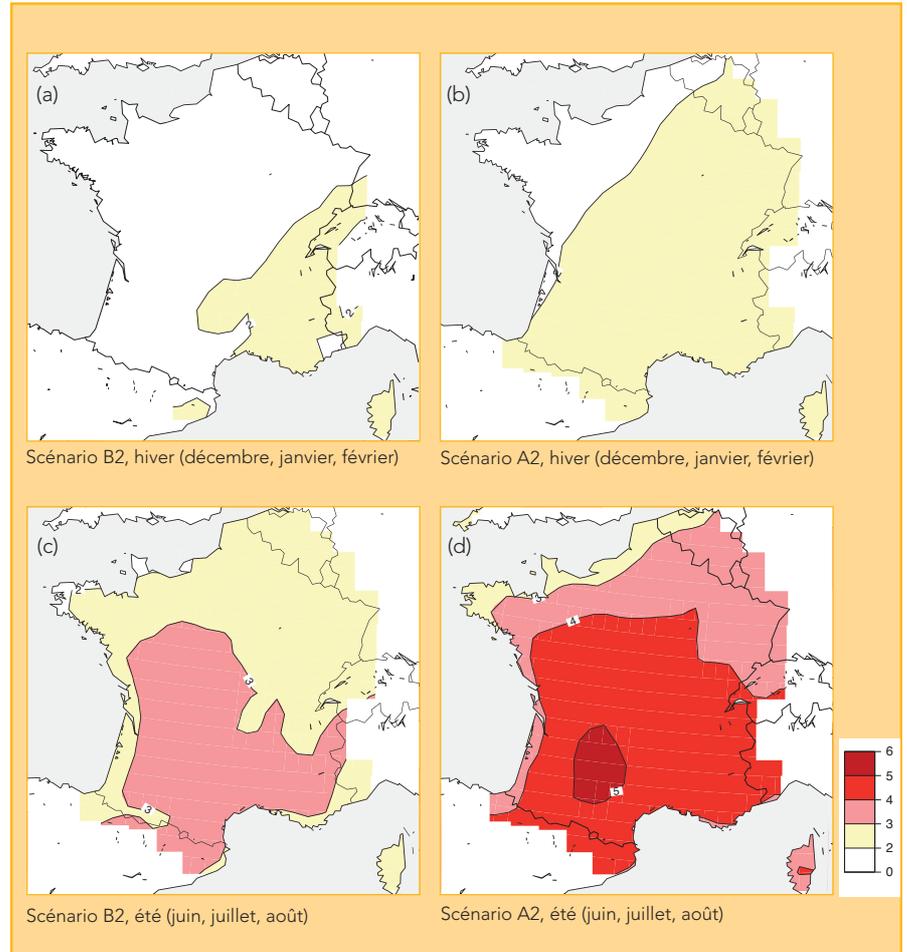


Fig. 3 : cartes des écarts entre les températures moyennes saisonnières des scénarios B2 et A2 pour la période 2070-2099 et les températures moyennes correspondantes pour la période 1960-1989 ; isolignes 2, 3, 4, 5 °C

l'ouest du pays en été (scénario B2) et on obtient jusqu'à 5 °C dans le scénario A2.

L'impact sur les précipitations auquel on peut s'attendre est une augmentation, car une atmosphère plus chaude peut contenir, et donc transporter, plus de vapeur d'eau des océans vers les continents. C'est vrai à l'échelle du globe, mais beaucoup moins vrai localement. La figure 4 montre l'impact sur les précipitations en France pour les 2 saisons. En hiver, on note une augmentation de l'ordre de 0,50 mm/j dans le scénario B2, ce qui représente environ 20 % des précipitations du climat actuel. Dans le scénario A2 cette augmentation est moindre et on a même un assèchement au pied des Pyrénées dû à une modification de l'origine

préférentielle des masses d'air (effet de foehn plus fréquent). L'accroissement est maximum sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique, ainsi que sur les reliefs. Ces régions correspondent aux régions les plus pluvieuses du climat actuel. Au cours des trois autres saisons, les précipitations diminuent (seul l'été est montré). La diminution la plus forte a lieu sur le piémont Pyrénéen et concerne surtout le printemps. La diminution est plus forte dans le scénario A2 que dans le scénario B2.

Un régime de précipitation modifié

L'analyse des précipitations ne nous donne pas une idée complète de l'impact du changement climatique sur l'hydrologie. En

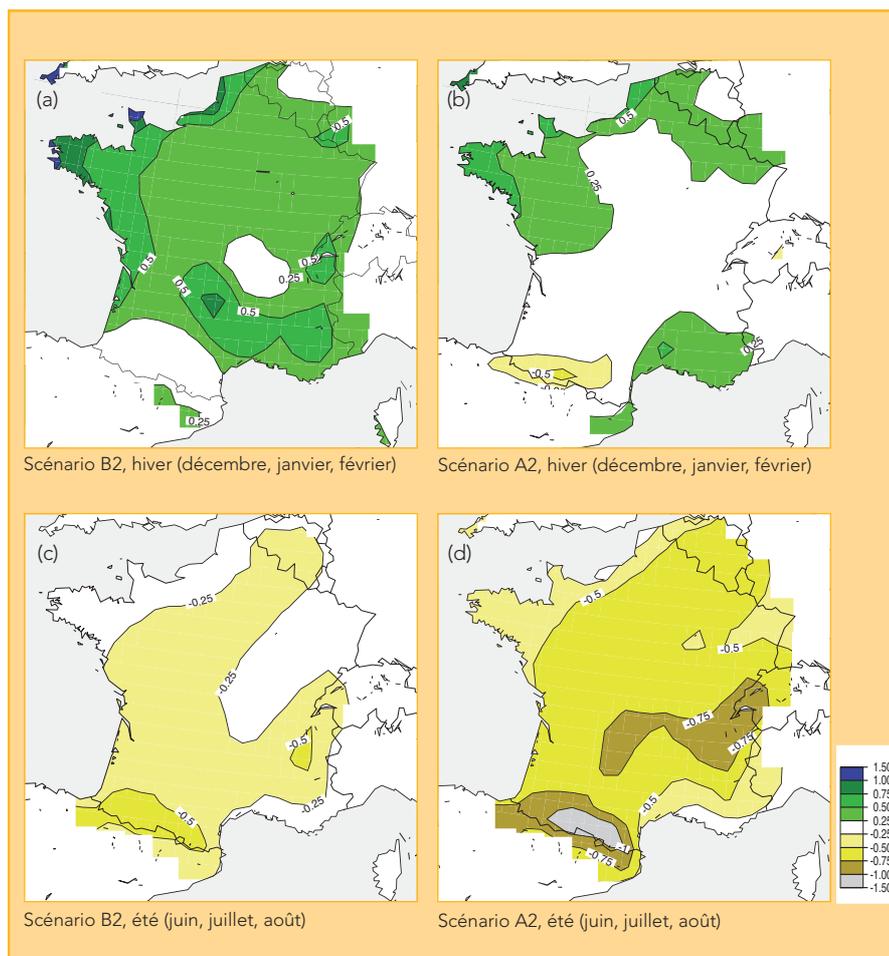


Fig. 4 : cartes des écarts entre les précipitations moyennes saisonnières des scénarios B2 et A2 pour la période 2070-2099 et les moyennes correspondantes pour la période 1960-1989 ; isolignes ± 0.25 , 0.50 , 0.75 et 1 mm/jour

effet il y a une compensation des effets des précipitations sur l'année. Une augmentation des pluies d'hiver peut se traduire par des phénomènes intenses plus nombreux favorisant le ruissellement (c'est d'ailleurs le cas dans nos scénarios). De plus, les températures plus élevées favorisent une augmentation de l'évaporation. Cependant, l'examen de ce dernier paramètre sur terre et à l'équilibre climatique risque de conduire à des conclusions erronées : si les sols deviennent plus secs, la réduction de l'évaporation pourrait être interprétée comme un faible impact du climat sur l'hydrologie. Une méthode traditionnelle chez les agronomes est le concept d'évapotranspiration potentielle. Il existe des formules empiriques

pour ce critère bien adaptées à des mesures in situ, mais moins adaptées à des sorties de modèle atmosphérique. En fait ARPEGE possède un schéma de sol-hydrologie rudimentaire, mais interactif avec les variations atmosphériques, ISBA. Comme indiqué plus haut, ISBA fait évoluer une variable décrivant la zone d'interception racinaire (de 2 à 4 m pour la France). On peut ainsi évaluer l'impact sur l'eau utilisable par la végétation dans le changement climatique.

Des sols localement plus humides en hiver, mais surtout plus secs en été

L'impact sur l'humidité du sol est exprimé en pourcentage de la réserve utile sur la figure 5. La

réserve utile est calculée comme la différence entre la capacité au champ et la valeur minimale du réservoir pour que la végétation puisse évapo-transpirer (point de flétrissement). En hiver, on constate une augmentation importante sur les reliefs, car dans les régions froides, le réservoir est susceptible de geler et n'est plus comptabilisé comme une eau disponible pour la végétation. Sur ces régions, le réchauffement se traduit donc par une plus grande disponibilité en eau du fait de la fonte, à laquelle il faut ajouter des précipitations sous forme liquide plus abondantes car la forme neigeuse devient plus rare. Il s'agit donc d'une anticipation sur le printemps et non d'une réelle disponibilité plus grande. En effet les fortes valeurs positives trouvent leur contrepartie négative au printemps. Le sol du Sud-Ouest est plus sec en hiver, surtout dans le scénario A2. Ailleurs l'impact est peu significatif. En plaine, les sols s'assèchent dès le printemps. Le paroxysme est atteint en été dans l'ouest et le nord (10 % de la réserve utile perdue pour la végétation avec B2, 20 % avec A2), et ces fortes anomalies perdurent dans le nord en automne. Il s'agit probablement de la plus grande menace du changement climatique pour nos régions, en particulier pour les forêts. Les médias ont plutôt tendance à mettre en avant les augmentations de précipitations et les risques de crue, car les dégâts ponctuels sont plus spectaculaires. Cet assèchement des sols explique pourquoi c'est en été et dans le sud ouest du pays qu'on rencontre les réchauffements les plus élevés. L'absence de régulation thermique par l'évaporation du sol peut, comme on l'a vu en 2003, contribuer à des phases de canicule.

Conclusion

L'expérience numérique décrite ici a servi d'entrée à de nombreuses études d'impact dans des projets nationaux ou européens. Elle se

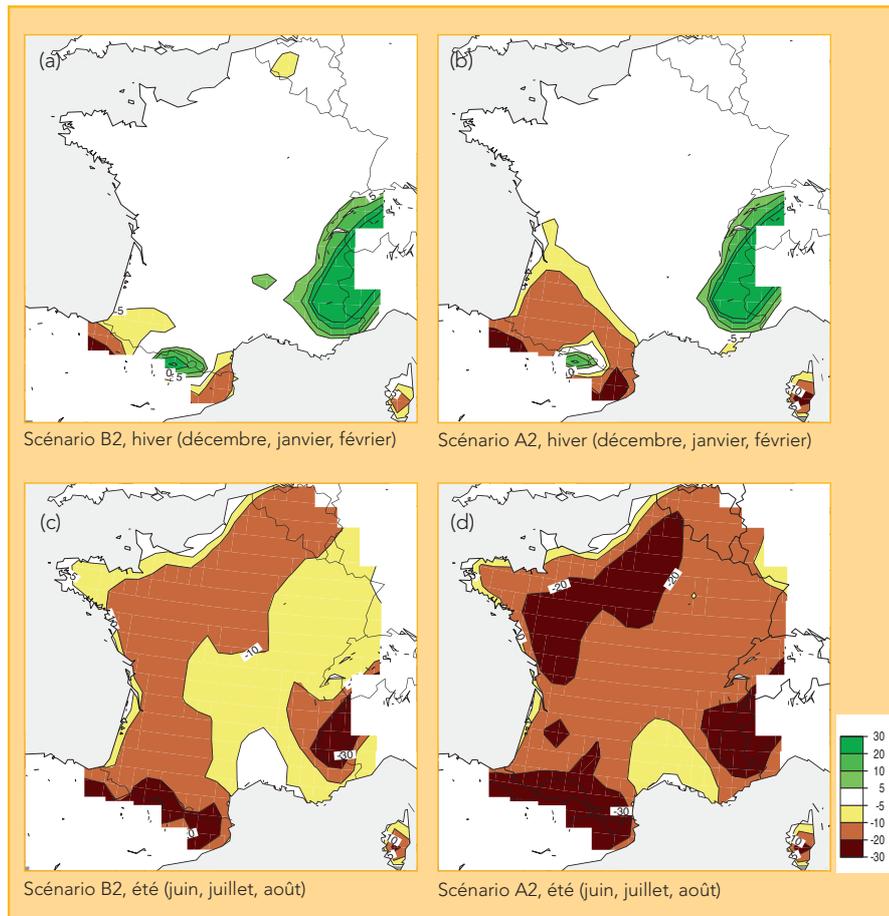


Fig. 5 : cartes des écarts entre les humidités du sol moyennes saisonnières des scénarios B2 et A2 pour la période 2070-2099 et les moyennes correspondantes pour la période 1960-1989. Les écarts sont exprimés en pourcentage de la réserve utile ; isolignes ± 5 , 10, 20 et 30 %

caractérise par une élévation des températures en toutes saisons, surtout en été, par une augmentation modérée des pluies hivernales sur les façades maritimes (hors Méditerranée) et sur les reliefs (hors Pyrénées). Sur le plan hydrique, la disponibilité en eau des sols pour la végétation est fortement amoindrie sauf en hiver. Nous n'avons pas mentionné les tempêtes et vents forts qui donnent du souci, entre autres, aux exploitants forestiers. Selon les études actuelles, l'augmentation du risque concernerait surtout le Nord de l'Europe. L'augmentation des vents extrêmes, calculée par des méthodes indirectes, sur le territoire métropolitain ne concernerait que les côtes de la Manche, et ce de manière marginale (quelques m/s pour la valeur de

retour centennale, pas d'impact sur la fréquence des événements). Les scénarios étudiés ici correspondent aux scénarios A2 et B2 du GIEC. Il en existe d'autres, intermédiaires ou extrêmes. Le choix du forçage radiatif n'est pas le seul critère d'incertitude. L'utilisation d'un autre jeu de températures de surface de la mer fourni par le Hadley Centre britannique conduit à un réchauffement plus élevé avec notre modèle régional. L'utilisation d'autres modèles régionaux a été synthétisée par le projet européen PRUDENCE. Les résultats mis en avant ici ne sont pas remis en question par nos partenaires européens.

Michel DÉQUÉ

Météo-France, Toulouse
michel.deque@meteo.fr

Remerciements

Cette étude a été cofinancée par les projets GICC-CARBOFOR et GICC-IMFEX, ainsi que par la Commission européenne dans le cadre du projet PRUDENCE (EVK2-2001-00156).

Bibliographie

CUBASCH U., WASZKEWITZ J., HEGERL G., PERLWITZ J., 1995. Regional climate changes as simulated in time-slice experiments. *Climatic Change* 31, pp. 273-304

DÉQUÉ M., PIEDELIEVRE J.P., 1995. High-Resolution climate simulation over Europe. *Climate Dynamics* 11, pp. 321-339

GIBELIN A.L., DÉQUÉ M., 2003. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Climate Dynamics* 20, pp 327-339

GIORGI F., MEARNS L.O., 1999. Regional climate modeling revisited. An introduction to the special issue. *J Geophys Res* 104, pp. 6335-6352

WILBY R.L., WIGLEY T.M.L., CONWAY D., JONES P.D., HEWITSON B.C., MAIN J., WILKS D.S., 1998. Statistical downscaling of general circulation model output : A comparison of methods. *Water resources research* 34, pp. 2995-3008

Réponse des essences ligneuses au changement climatique

Modification de la phénologie, des risques de gel et de la répartition des essences ligneuses nord-américaines

La variation des dates de débourrement ou de chute des feuilles en fonction du climat de l'année est un fait d'observation pour les forestiers. Moins connu est le lien entre cette dépendance au climat de la phénologie des espèces, et leur répartition biogéographique.

À travers un travail portant sur des ligneux nord-américains, voyons quelle contribution cette approche peut apporter à la modélisation des impacts du changement climatique.

Sous l'effet d'activités anthropiques, notre planète subit actuellement de grands changements affectant son atmosphère et sa biosphère. Ces changements dits « globaux » se caractérisent notamment par des changements climatiques. Ainsi depuis l'ère préindustrielle, l'atmosphère terrestre s'est réchauffée en moyenne de 0,6 °C (GIEC 2001), ce qui fait du 20^e siècle le plus chaud du dernier millénaire. Ce changement de climat affecte les espèces végétales en général et les arbres en particulier, et de nombreux impacts ont déjà été observés *in natura* : changements de croissance, de répartition et de phénologie des espèces (Parmesan et Yohe, 2003 ; voir également Seguin, Dhôte et al., et Dupouey dans ce même volume).

C e p è r e s

■ La phénologie, définition

La phénologie (du grec « *phainomai* » apparaître, et « *logos* », discours) est l'étude de l'apparition d'événements périodiques, en relation avec les variations saisonnières du climat. Par abus de langage, le terme phénologie est aussi utilisé pour parler de ces événements périodiques. Chez les arbres, les événements marquants du cycle annuel de développement des individus sont le débourrement, la floraison, la maturation des fruits, la sénescence des feuilles.

■ Importance pour la biologie des arbres

La coordination des événements phénologiques avec le climat est importante pour l'optimisation de la survie, de la croissance et du succès de reproduction des individus, qui régissent la pérennité d'une population. Par exemple la période de reproduction doit se situer en dehors des périodes gélives et en accord avec la période d'activité des pollinisateurs (en cas de pollinisation zoophile), alors que la longueur du cycle végétatif et son occurrence relativement aux événements de gel et de sécheresse affectent la croissance des individus.

■ Mesures

La phénologie des arbres est suivie par des observations en populations naturelles. Les images satellites permettent également dans une certaine mesure de suivre le « verdissement » au printemps et la coloration des feuilles à l'automne à l'échelle de peuplements sans pouvoir distinguer les espèces. Ces observations phénologiques permettent de suivre l'impact du changement climatique sur la phénologie des espèces et de développer des modèles prédictifs de la phénologie en fonction des conditions climatiques, qui trouvent un très grand nombre d'applications en recherche appliquée et fondamentale.

Les changements de phénologie observés chez les arbres forestiers

Les changements de phénologie sont parmi les indices les plus remarquables de l'impact du changement climatique sur la biologie des espèces. Au cours des dernières décennies, le débourrement des ligneux tempérés (Européens et Nord-Américains) a avancé de 2,9 jours par décennie (17 espèces) et la floraison de 3,4 jours par décennie (46 espèces) (Chuine 2007). La date de maturation des fruits a également avancé pour 8 des 10 espèces étudiées, à raison de 9,7 jours par décennie entre 1974 et 2001. Enfin, en ce qui concerne la sénescence, les tendances montrent généralement un recul de la date de coloration des feuilles de 0,7 jour par décennie entre 1951 et 1996 (Chuine 2007). L'avancement des stades phénologiques de printemps est dû à l'augmentation des températures qui accélère la croissance des bourgeons après que leur dormance ait été levée pendant l'automne/hiver. Les causes climatiques du retard des stades d'automne sont en revanche encore mal identifiées car plus complexes (interaction entre augmentation des températures estivales et automnales et augmentation du stress hydrique).

Les changements de répartition chez les arbres forestiers

Des changements de répartition des espèces ligneuses au cours des dernières décennies ont également été documentés. Par exemple l'aire de répartition de *Pinus contorta*, un pin d'Amérique du Nord, est actuellement en train de progresser vers de plus hautes latitudes. La limite nord de répartition du houx (*Ilex aquifolium*), fortement liée à la température s'est déplacée en direction du pôle

depuis 50 ans. Il a également été montré que l'abondance de la basse végétation ligneuse a récemment augmenté en Arctique (pour revue, voir Morin 2006). Globalement, 40 % de l'ensemble des espèces (animales et végétales) étudiées au cours du 20^e siècle par la communauté scientifique se sont déplacées vers le nord à la vitesse moyenne de 6,1 km par décennie (Parmesan et Yohe 2003, voir également Dupouey, dans ce même volume).

Des changements de limite altitudinale de répartition ont également été observés. La limite de répartition d'espèces herbacées alpines s'est ainsi élevée en altitude de 8 à 10 m par décennie. Chez les arbres, la limite altitudinale du hêtre (*Fagus sylvatica*) est remontée de 70 m en Catalogne, une tendance également observée chez *Populus tremuloides* dans les Montagnes Rocheuses, *Picea glauca* en Alaska, et *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies*, *Betula pubescens*, et *Salix sp* en Scandinavie, avec des remontées de 120 à 375 m selon les espèces (pour revue, voir Morin 2006).

Quelles tendances pour le prochain siècle ?

L'augmentation de température prévue pour le 21^e siècle va profondément affecter les espèces. Les modèles climatiques prévoient une augmentation moyenne de température entre 1° et 6 °C pour le siècle à venir selon le scénario socio-économique qui se réalisera (GIEC 2001). Or les changements que nous venons d'évoquer ont eu lieu pour un réchauffement moyen de 0,6 °C.

Modélisation de l'évolution de 22 espèces nord-américaines sous l'effet du changement climatique

Nous avons étudié à l'aide de modèles l'impact de l'augmentation de température prévue d'ici 2100 sur la phénologie, les dommages de gel et la répartition géographique de 22 essences ligneuses nord-américaines. À l'heure actuelle, seul le continent Nord-Américain possède en effet pour un grand nombre d'espèces de longues séries temporelles de

Observatoire national de la phénologie

Le 1^{er} janvier 2006, un groupement de recherche intitulé « Système d'information phénologique pour l'étude et la gestion du changement climatique » (GDR 2968 SIP-GECC, www.obs-saisons.fr/gdr) a vu le jour. Ce groupement de recherche fédère une trentaine de partenaires, unités de recherche (CNRS, INRA, CIRAD, CEA, Météo-France, CNES, Muséum national d'histoire naturelle, ENGREF), établissements publics (ONF, CRPF) et associations (CREA, Planète Sciences, Tela Botanica, ONEM, RNSA, Jardins Botaniques de France, Station biologiques de la Tour du Valat). Il a pour but de constituer une base de données sur la phénologie de la flore (mais aussi de la faune) en France, base qui sera alimentée à la fois par un réseau d'observateurs professionnels et par un réseau d'observateurs amateurs (www.obs-saisons.fr). Les observations réalisées par les deux réseaux alimenteront différents sujets de recherche fondamentale et appliquée dont le but *in fine* est de prévoir l'impact du changement climatique sur les espèces et écosystèmes afin d'optimiser les moyens de gestion de ces impacts.

données phénologiques concernant l'ensemble du cycle annuel de ces espèces. Grâce à la constitution d'une base de données phénologiques nationale par le Groupement de Recherche SIP-GECC (www.obs-saisons.fr/gdr, voir encadré « Observatoire national de la phénologie »), et européenne par l'Action COST725 (<http://topshare.wur.nl/cost725>), ce travail pourra être prochainement étendu à des espèces tempérées françaises et européennes. Nous avons utilisé deux scénarios climatiques différents, qui provoquent en moyenne sur l'Amérique du Nord une augmentation de la température de 3,2 °C (scénario A2) et de 1 °C (scénario B2, voir GIEC 2001).

Impact du changement climatique sur la phénologie des arbres

Nous avons simulé à l'aide de modèles mathématiques (voir encadré « Méthodes ») les dates de débournement de 22 espèces nord-américaines sur le 20^e et le 21^e siècle. Nos résultats montrent que la phénologie de chaque espèce va être fortement affectée par le changement climatique, mais avec des réponses contrastées entre espèces. En effet si la majeure partie des espèces (15 sur 22) montre un avancement de leur date de débournement sur l'ensemble de leur aire de répartition, certaines espèces montrent une évolution différente de cette date entre le centre et les marges de leur aire répartition. Globalement, l'avancement de la date de débournement est souvent plus fort au nord de la répartition, comme l'illustre la figure 1a.

Il est remarquable que l'avancement moyen de la date de débournement au 21^e siècle par rapport au 20^e siècle soit généralement plus fort sous le scénario B2 que sous le scénario A2 (6,7 jours par degré de réchauffement pour B2 contre 0,9 jour pour A2),

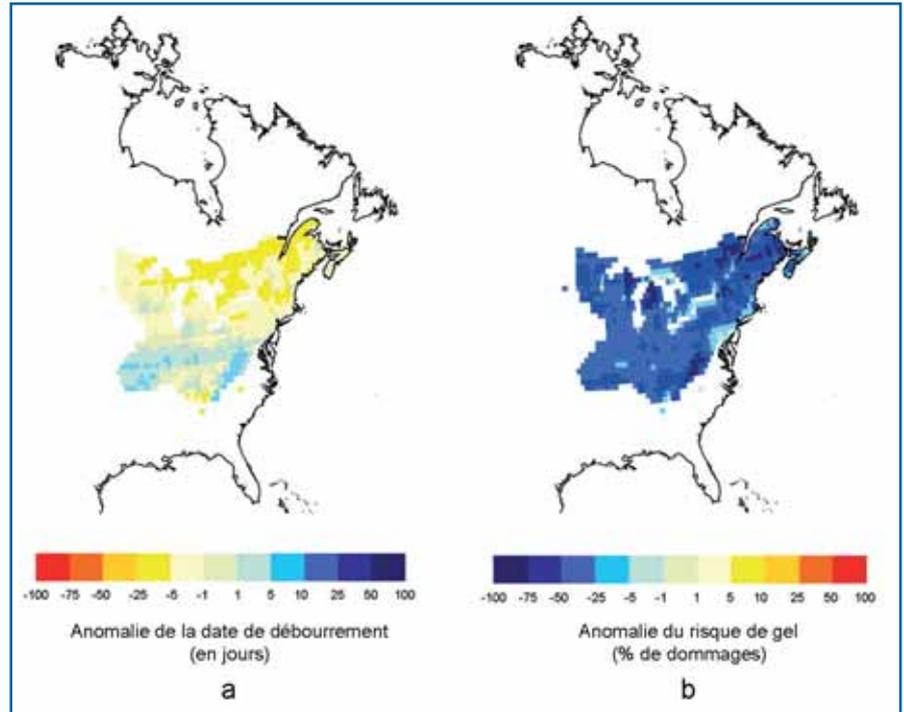


Fig. 1 : simulation, pour l'érable à sucre (*Acer saccharum*), des changements de dates de débournement (anomalies) (a) et des dommages causés par le gel (b) subis en 2100 par rapport au 20^e siècle. Ces résultats de simulations utilisent les données du modèle climatique HadCM3 pour le scénario A2 du GIEC (qui prévoit une augmentation de température de 3,2 °C en moyenne sur l'Amérique du Nord). La carte de gauche montre que la date de débournement de l'érable à sucre sera avancée (jusqu'à 25 jours) au nord de l'aire de répartition, alors qu'elle pourra être retardée au sud (jusqu'à 10 jours). La carte de droite montre qu'il va globalement connaître une baisse des dommages de gel sur l'ensemble de son aire de répartition.

alors que le niveau de réchauffement est plus faible sous le scénario B2. Ceci s'expliquerait par le fait que la forte et brutale augmentation de température dans le scénario A2 entraîne pendant l'automne et l'hiver une carence en températures froides nécessaires pour lever la dormance du bourgeon. La croissance des bourgeons aboutissant à leur éclosion ne peut en effet avoir lieu que si cette dormance physiologique qui s'est installée dès l'été précédent a été levée par des températures plutôt froides. Ce manque de températures froides altère la levée de dormance et peut entraîner un débournement anormal, c'est-à-dire très tardif et/ou avec des feuilles mal formées. Ce phénomène est surtout observé dans les parties sud des aires de répartition des espèces. Enfin nous

montrons que les dates de débournement des espèces précoces seront en moyenne plus avancées que celles des espèces tardives (Morin 2006).

Impact du changement climatique sur les dommages de gel

La plupart des 22 espèces que nous avons étudiées montrent en moyenne une baisse importante du risque de dommages de gel au 21^e siècle par rapport au 20^e siècle sur l'ensemble de leur aire (figure 1-b). Seules trois espèces montrent une augmentation globale de ce risque (*Carya glabra*, *Carya ovata* et *Fraxinus nigra*). La baisse moyenne du risque est plus forte sous le scénario A2 que sous le scénario B2 (seulement deux espèces montrent une diminution du risque plus forte sous B2).

m é t h o d e s

Les modèles phénologiques

Les modèles phénologiques permettent d'étudier à grande et petite échelle la relation entre phénologie et climat. Il a été montré que la phénologie des espèces ligneuses pouvait être prédite de façon robuste en utilisant uniquement des variables liées à la température, confirmant donc le rôle prépondérant de la température dans la phénologie des arbres.

Les modèles phénologiques peuvent prendre en compte la variabilité génétique en utilisant différents jeux de paramètres, ajustés sur différentes populations (provenances géographiques).

Les modèles que nous utilisons sont des modèles dits « basés sur les processus » car ils cherchent à simuler l'action de variables environnementales sur des processus biologiques. Ces modèles simulent l'état de développement des bourgeons, feuilles, fleurs et fruits en fonction de la température journalière de l'air.

Les modèles de dommages de gel

La résistance des organes au gel est très dépendante de leur stade de développement, c'est-à-dire de la phénologie. Les modèles de dommage de gel sont donc couplés à des modèles phénologiques.

Dans le modèle que nous utilisons, la proportion de dommages par le gel dépend de la température de l'air, de la durée pendant laquelle cette température persiste ainsi que de la capacité des organes à supporter cette température. La capacité de résistance des organes au gel varie au cours du cycle de développement, et dépend de la température et de la photopériode. Elle est minimale pendant la période de croissance et maximale pendant la phase de dormance (repos hivernal). Les capacités de résistance maximale et minimale varient entre organes (bourgeon, tige, fleur, feuille) et entre espèces, voire populations (provenances géographiques).

Le modèle d'aire de répartition d'espèces PHENOFIT

PHENOFIT (Chuine et Beaubien 2001) est un modèle qui, pour un individu adulte d'une espèce donnée, calcule une probabilité de présence sur plusieurs dizaines d'années, estimée par le produit de la probabilité annuelle de survie et de la probabilité annuelle de produire des graines viables. Pour le décrire de façon très succincte, PHENOFIT est composé de plusieurs sous modèles basés sur les processus :

- des modèles phénologiques ;
- un modèle de dommage de gel ;
- un modèle de survie ;
- un modèle de succès reproducteur.

Tous les paramètres de ces sous-modèles sont ajustés à partir d'observations sur des individus *in natura* ou en expérimentation. La répartition actuelle des espèces n'intervient pas dans l'ajustement des paramètres, à l'inverse de la plupart des autres modèles d'aire de répartition. Les modèles de survie et de succès reproducteur sont basés sur l'adéquation en un lieu donné du cycle de développement de l'espèce aux variations saisonnières du climat. Par exemple la survie est réduite si une forte sécheresse intervient entre le débournement et la coloration des feuilles, et le succès reproducteur est réduit si un gel intervient pendant la floraison.

Les simulations

Les simulations pour le 21^e siècle ont été réalisées avec les données climatiques simulées par le modèle climatique HadCM3, du Hadley Center, Royaume-Uni, pour deux scénarios du GIEC, qui prévoient respectivement une augmentation de la température moyenne sur l'Amérique du Nord de +3,2 °C (scénario A2) et +1 °C (scénario B2).

Impact du changement climatique sur les aires de répartition

En utilisant le modèle d'aire de répartition PHENOFIT (voir encadré « Méthodes ») nous avons simulé les changements d'aire de répartition de 16 espèces ligneuses nord-américaines. Nos prédictions suggèrent que si toutes les répartitions des espèces vont être affectées par le changement climatique, les changements de répartition vont fortement varier entre les espèces (figure 2). Les zones colonisées se situent surtout au nord des aires de répartition, mais aussi vers des zones de plus hautes altitudes. Nos résultats montrent aussi que la plupart des espèces (11 sur 16) vont être fortement contraintes par leur capacité de dispersion (figure 2). D'après nos simulations, aucune espèce ne pourra se maintenir sur l'ensemble de son aire de répartition actuelle. Le taux moyen d'extinction locale est de (22,1 % ± 6,0) sous le scénario A2 et (19,1 % ± 5,5) sous le scénario B2. Ces extinctions locales vont avoir principalement lieu dans le sud des aires de répartition.



Floraison de *Acer platanoides*, cousin européen de *A. saccharum*

E. Gritti, CNRS/GDR 2968 SIP-GECC

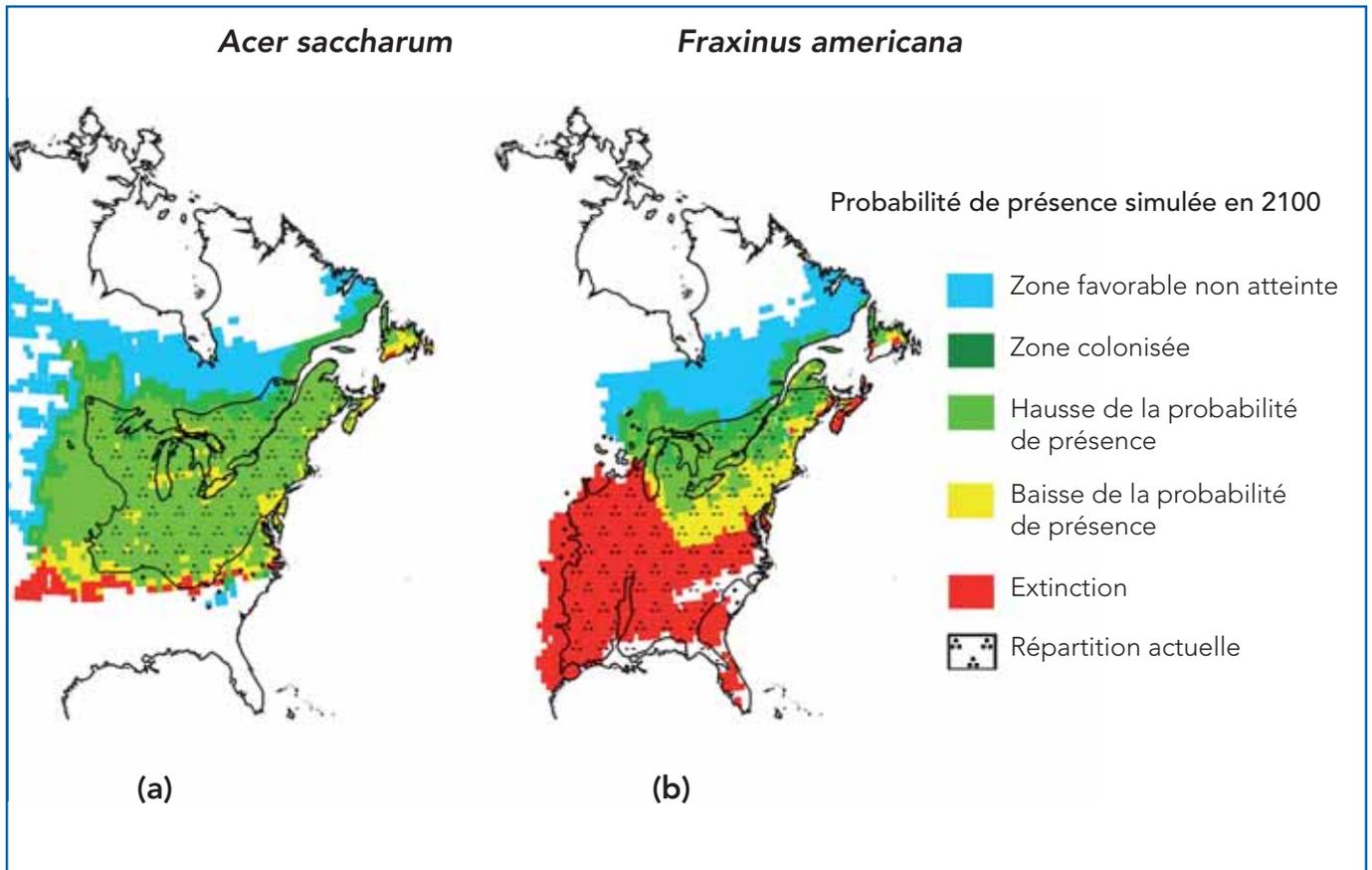


Fig. 2 : simulation des changements de répartition de l'érable à sucre (*Acer saccharum*) (a) et du frêne d'Amérique (*Fraxinus americana*) (b) en 2100 par rapport à leur répartition actuelle

Comme pour la figure 1, ces simulations utilisent les données du modèle climatique HadCM3 pour le scénario A2 du GIEC. Ces résultats montrent que le frêne d'Amérique (b) va être beaucoup plus touché par le changement climatique que l'érable à sucre (a) car près de la moitié de ses populations vont disparaître. Les deux espèces vont coloniser de nouveaux territoires au nord de leur répartition actuelle ; cependant elles seront fortement limitées dans cette colonisation par leurs capacités de dispersion, comme le montre l'étendue de la zone bleue, zone favorable à l'espèce mais non colonisée.

Conclusion

Nos résultats concernent des essences nord-américaines. Cependant, ce sont toutes des espèces tempérées, et il est fortement probable que les tendances mises en évidence ne soient pas très différentes pour des espèces européennes. Globalement, nos résultats montrent qu'il est important de pouvoir établir des prédictions sur l'ensemble de l'aire de répartition des espèces car les populations peuvent localement montrer de fortes différences entre elles.

Les changements phénologiques actuellement observés *in natura* montrent un taux d'avancement

par degré de réchauffement compris entre 16 et 24 jours par degré selon les régions. Notre étude prédit que le taux d'avancement au 21^e siècle sera beaucoup plus faible, entre 1 et 6 jours par degré selon les espèces et les régions considérées. Ce ralentissement de l'avancée de la date de débourrement par rapport aux tendances actuellement observées peut s'expliquer par un manque de froid nécessaire pour lever la dormance des bourgeons qui n'est pas encore visible actuellement mais va aller croissant jusqu'en 2100 (Morin, 2006). Les prédictions de nos modèles montrent également une apparition d'années avec un débourre-

ment anormal. Si ce résultat est lié à la structure même des modèles, il est néanmoins d'ores et déjà étayé par quelques observations en laboratoire et devrait se traduire par des années avec des débournements très tardifs, et/ou avec des premières feuilles malformées. Cela pourrait fortement affecter la croissance des individus et leur accumulation de ressources, ainsi que leur capacité à réagir à d'éventuels événements de gels tardifs.

Nos résultats de simulations de dommage de gel montrent une baisse du risque de gel des feuilles chez 80 % des espèces tempérées étudiées, ce qui est cohérent avec d'autres études



E. Gritti, CNRS/GDR 2968 SIP-GECC

Fin de floraison pour Fraxinus excelsior, cousin européen de F. americana

qui ont cependant été menées à une plus petite échelle et uniquement sur des espèces boréales. Il faut toutefois noter que l'augmentation du CO₂ atmosphérique, qui n'est pas prise en compte dans notre étude, pourrait relativiser nos prédictions. En effet, si cette augmentation devrait avoir peu d'effet sur la phénologie, elle pourrait conduire à une altération de la résistance au gel des espèces du fait de la relation qui existe entre teneur en hydrates de carbone et résistance au gel. Nos prédictions d'aire de répartition des espèces mettent en évidence des extinctions de populations au sud de ces aires et des colonisations limitées au nord. Cependant, il est important de souligner qu'à l'échelle locale la dynamique des populations en réponse au changement climatique reste inconnue. La migration pourrait être entravée par des contraintes locales telles que la fragmentation des paysages. Nos prédictions sont toutefois en accord avec les observations récentes de migration d'espèces d'arbres vers de plus

hautes latitudes (Parmesan et Yohe 2003). Il faut enfin noter que l'impact du changement climatique sur la dynamique des populations en limite sud de répartition des espèces a été très peu étudié. Il semblerait que pour de nombreuses espèces d'arbres, la tolérance climatique des populations en limite sud de répartition d'une espèce soit sous estimée, comme le suggère la stabilité de ces populations lors de changements climatiques passés. Il est de plus probable que les individus adultes soient davantage capables de supporter les changements climatiques actuels que les individus juvéniles. Ainsi les extinctions locales pourraient se produire après un laps de temps un peu plus long que celui annoncé par la plupart des modèles.

Xavier Morin
Isabelle Chuine

Centre d'Écologie Fonctionnelle et
Évolutive
CNRS Montpellier
xavier.morin@cefe.cnrs.fr
isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr

Remerciements

Cette recherche a été financée grâce au soutien financier du CNRS dans le cadre de la bourse de docteur ingénieur de Xavier Morin, de l'Institut français de la biodiversité et du programme Gestion et impact du changement climatique.

Bibliographie

CHUINE I., 2007. Forest trees phenology and climate change. *In* Response of temperate and mediterranean forests to climate change: effects on carbon cycling, productivity and vulnerability (eds A. Granier, E. Dufrêne, G. Pignard, D. Loustau et J.L. Dupouey), Versailles : Quae. Sous presse

CHUINE I., BEAUBIEN E., 2001. Phenology is a major determinant of temperate tree range. *Ecology Letters*, vol. 4, n° 5, pp.500-510

GIEC/IPCC, 2001. Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of the Working Group II to the third assessment report of IPCC. Cambridge : Cambridge University Press. 1032 p.

MORIN X., 2006. Biogéographie des espèces d'arbres européens et nord-américains : déterminisme et évolution sous l'effet du changement climatique. Thèse. Montpellier : Université Montpellier II. 152 p., ann. <en ligne : http://www.cefe.cnrs.fr/fe/pdf/these_XavierMorin.pdf>

PARMESAN C., YOHE G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, vol. 421, n° 6918, pp. 37-42

Impacts du changement climatique sur les milieux aquatiques continentaux européens

Très utilisés, les milieux de lacs et rivières subissent des dégradations qu'on peut réduire par des mesures de restauration. Mais comment pallier les effets d'un réchauffement des eaux lié à celui de l'air ? Au-delà de la température, ce réchauffement affecte aussi le brassage et l'oxygénation, altérations physico-chimiques importantes aux conséquences diverses pour les espèces selon leur biologie et leurs relations d'interdépendance. En voici un aperçu.

Les impacts des activités anthropiques sur les milieux aquatiques continentaux européens sont nombreux. L'homme a depuis longtemps utilisé les cours d'eau pour l'énergie hydraulique, les fleuves pour le transport. Il a créé de nombreux réservoirs et détourné des eaux pour l'irrigation. La collecte des eaux domestiques sans épuration suffisante, les activités industrielles ont été sources de nombreuses pollutions. L'eutrophisation des eaux (enrichissement en nutriments/phosphore et azote) provoque des dysfonctionnements dans les réseaux trophiques dont les conséquences les plus perceptibles aujourd'hui sont les proliférations de plus en plus fréquentes de cyanobactéries.

Le changement climatique intervient sur ces milieux déjà fragilisés. Les conséquences du changement des régimes hydrologiques ont été peu abordées jusqu'à présent car des ajustements sont possibles au travers des systèmes de régulation déjà existants ou prévisibles. Les étiages sévères de beaucoup de rivières de la façade sud-ouest de la France conduisent les usa-

gers à modifier leurs pratiques, les agriculteurs à diminuer les surfaces semées en maïs. La construction de réservoirs supplémentaires est envisagée sans qu'un réel bilan écologique global de ces projets ne soit réalisé. Pour éviter les impacts des crues, l'espace de bon fonctionnement des cours d'eau est reconstitué quand cela est possible, des surfaces d'inondation sont recréées, les zones naturelles de rétention des eaux de pluies (marais, ripisylves, prairies humides) sont préservées. Par contre, il est plus difficile d'éviter les effets du réchauffement. Ses effets actuels et futurs sont assez bien documentés et nous limiterons notre propos à l'impact du réchauffement sur les milieux aquatiques continentaux européens.

Le réchauffement des eaux, conséquences physico-chimiques

Les séries de températures enregistrées dans différents écosystèmes aquatiques montrent qu'il y a bien réchauffement des eaux corrélé au réchauffement de l'air.

Un réchauffement estival des rivières de plus d'un degré en 30 ans

Une étude suisse montre que le réchauffement moyen dépend de l'altitude du cours d'eau et du type de son alimentation en eau. L'écart de température entre les périodes 1978-1987 et 1988-2002 varie de 1,2 °C à zéro depuis les rivières du plateau suisse aux torrents alimentés par les glaciers. Ces auteurs montrent qu'il y a une rupture en 1988 dans l'évolution des températures des rivières en relation avec un changement dans la température de l'air, lui-même mis en relation avec un changement net dans l'indice NAO (North Atlantic Oscillation). Daufresne et al. notent une augmentation de 1,5 °C sur le haut Rhône au niveau du Bugey entre 1979 et 1999. Sur la Saône de 1977 à 2002, l'augmentation est de 1,2 °C. La tendance au réchauffement des eaux est bien réelle dans les deux à trois dernières décennies. Le réchauffement se traduit surtout par des températures estivales plus élevées. À ces températures plus élevées le métabolisme des organismes demande plus d'oxy-

gène alors que l'eau plus chaude en contient moins. Les limites létales peuvent être rapidement atteintes pour les espèces qui sont en limite méridionale de leur aire géographique.

Une augmentation de la température hivernale des grands lacs

Les mêmes tendances sont également observées dans les lacs périalpins. Les lacs présentent une stratification thermique verticale en été. L'eau superficielle réchauffée est plus légère que l'eau froide profonde, elle forme une couche d'une quinzaine de mètres bien individualisée qui limite les échanges avec la couche d'eau profonde. En hiver, l'eau superficielle se refroidit et devient plus dense vers 4 °C que l'eau profonde dont la température est restée vers 5 à 6 °C. Il se produit alors un brassage des eaux qui homogénéise la température sur toute la hauteur d'eau. Ce brassage est très important pour le fonctionnement des lacs car il permet la réoxygénation des eaux profondes et la remise en circulation de nutriments. La dynamique thermique d'un lac dépend de sa profondeur, de son altitude, de son exposition au vent. On retrouve des différences analogues à celles observées sur les cours d'eau suisses. Le Léman, lac très profond (309 m) et grand (580 km²) possède une inertie beaucoup plus grande que le lac d'Annecy (profondeur 65 m, surface 2,7 km²). La température de l'eau à 309 m au fond du Léman montre une tendance au réchauffement avec des périodes de chute de température correspondant aux hivers froids et longs. Après deux hivers consécutifs de bon brassage hivernal, l'eau du fond du Léman est à 5,15 °C en mars 2006 alors qu'en 1963 cette température n'était que de 4,5 °C. Avant les deux hivers froids de 2005 et 2006, l'accroissement thermique était de l'ordre de 1 °C. Dans ces écosystèmes profonds, un hiver froid et long peut casser

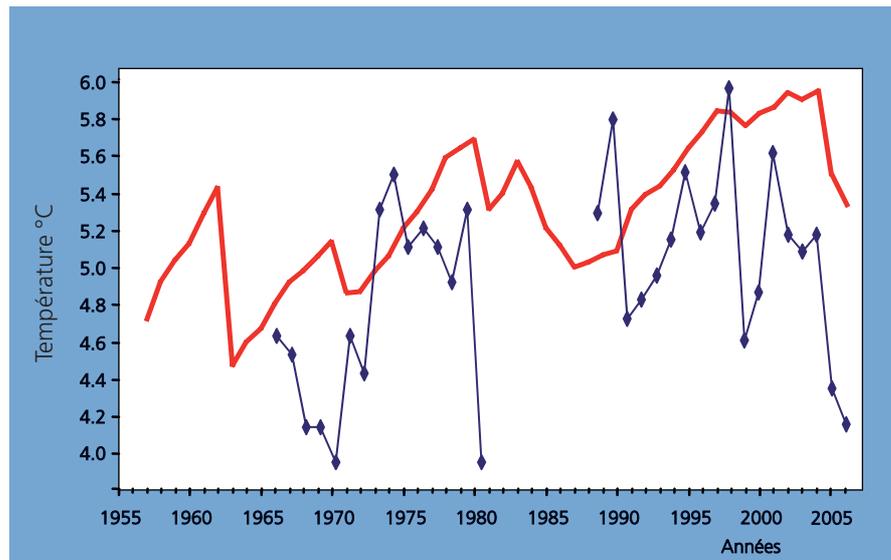


Fig. 1 : température au fond du lac Léman (en rouge) à 309 m et au fond du lac d'Annecy (en bleu) à 65 m (données CIPEL et SILA)

une tendance observée sur une décennie. Dans un lac plus petit, l'inertie thermique est plus faible et les variations interannuelles beaucoup plus fortes. La température du fond du lac d'Annecy ces deux dernières années est proche de celle des hivers froids de 1970 et 1980. D'une année à l'autre la température hivernale minimale au lac d'Annecy peut varier de plus de 1 °C (figure 1 ; Cipel, Sila).

Les longues séries d'enregistrement de températures sur les lacs et les indications fournies par les études paléocéologiques des sédiments permettent d'ajuster des modèles d'évolution thermique couplés aux modèles météorologiques existants. Dans sa thèse, P.A. Danis a simulé l'évolution de la température et du brassage du lac d'Annecy et celle du lac Ammersee (46,5 km², 81 m) en Bavière qui est gelé chaque hiver. Le lac Ammersee subirait dès 2020 des absences répétées de brassage hivernal qui provoqueraient la persistance d'une couche d'eau anoxique profonde dont la température resterait proche de 4 °C alors que la température des eaux de surface atteint rarement 24 °C. Le lac d'Annecy dont la surface reste libre l'hiver

présenterait toujours des brassages hivernaux suffisants pour maintenir l'oxygénation des eaux profondes, par contre son inertie thermique augmenterait et la température du fond du lac atteindrait 8 °C en fin de siècle et celle de surface serait souvent supérieure à 24 °C dès 2030 (figure 2).

Conséquences écologiques du réchauffement

Toutes les espèces ont une gamme de température de vie plus ou moins large. Les espèces sténothermes sont des espèces très peu tolérantes aux écarts de températures. Ces exigences étroites les rendent vulnérables au réchauffement thermique d'autant plus que dans les milieux aquatiques d'eau courante il existe peu de refuges pour échapper au réchauffement d'une masse d'eau. Les populations vivant dans un environnement saisonnier sont exposées à des changements systématiques dans les conditions physiques du milieu, dont la température, qui restreignent la croissance et la reproduction à une courte fenêtre temporelle du cycle annuel.

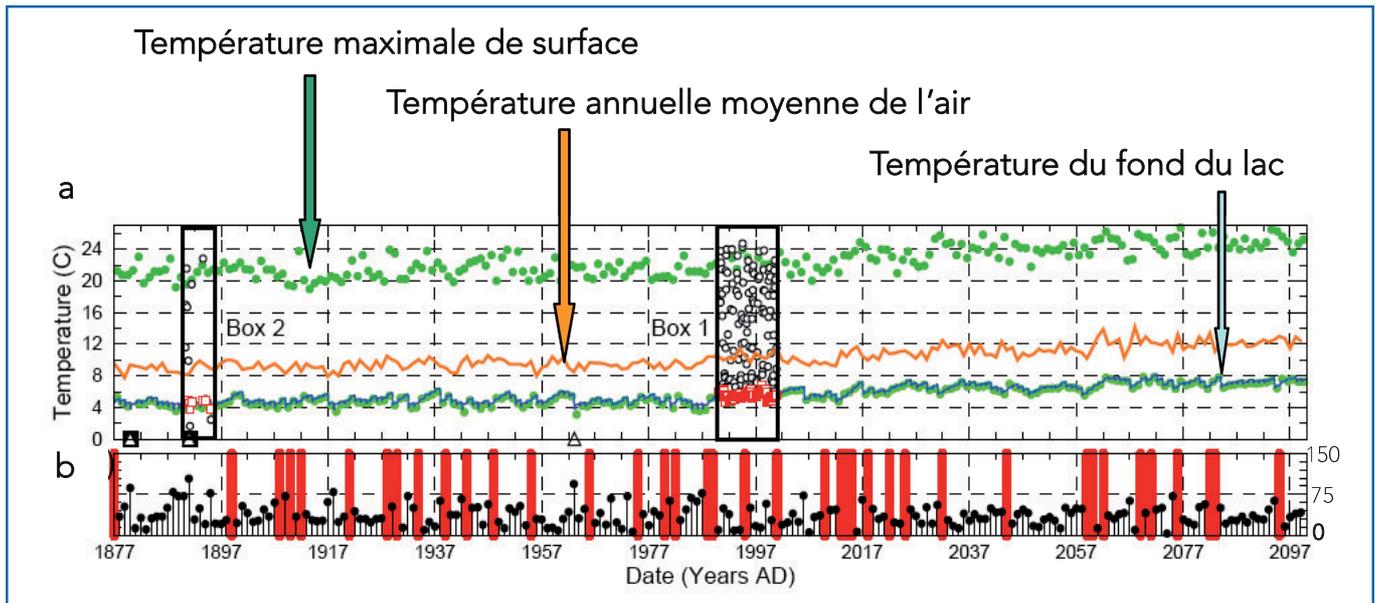


Fig. 2 : évolution thermique du lac d'Annecy (d'après P.A. Danis)

(a) À partir des mesures de température disponibles (box 1 et 2), P.A. Danis a simulé l'évolution de la température maximale de surface et de fond du lac d'Annecy à partir des simulations disponibles de la température annuelle moyenne de l'air.
 (b) La durée (nombre de jours) du brassage hivernal est indiquée par les traits pointillés. Cette durée est considérée comme insuffisante (barres rouges) pour la réoxygénation totale quand elle est inférieure à 75 jours.

Le réchauffement va donc intervenir dans un milieu donné soit en dépassant les seuils de température létale des individus d'une espèce, soit en raccourcissant la fenêtre temporelle d'une phase clé du cycle biologique d'une espèce, soit en modifiant la phénologie et les ajustements entre cycles biologiques de différentes espèces interdépendantes, soit en modifiant l'intensité de relations interspécifiques. L'adaptation des espèces au réchauffement peut être par exemple (i) une migration en altitude ou latitude, (ii) la sélection d'individus moins sténothermes, (iii) des modifications de stratégie dans la population soumise au changement.

Disparitions d'espèces de certains habitats, des eaux trop chaudes pour les salmonidés

Le réchauffement des milieux aquatiques provoquera la disparition d'espèces particulièrement sensibles à la température. La disparition peut être due à la mortalité des individus ou à un blocage d'une phase du cycle biologique.

Pour échapper à l'augmentation de température d'un cours d'eau les individus doivent migrer vers des zones refuges potentielles qui peuvent être des affluents plus froids que le cours d'eau réchauffé ou des zones amont plus froides. Dans beaucoup de cours d'eau, les déplacements des poissons sont souvent limités par des obstacles difficilement franchissables, les affluents sont eux-mêmes l'objet du réchauffement. Les risques d'extinction de certaines espèces dans un bassin hydrographique donné sont réels. Lors de la canicule de 2003, les populations d'ombre ont subi des mortalités importantes. La principale population suisse du Rhin à l'aval du lac de Constance n'a pas survécu à l'augmentation de température des eaux à plus de 25 °C provenant de la surface réchauffée du lac de Constance.

Les conditions thermiques interviennent sur le fonctionnement du cycle reproducteur des poissons. L'ovogenèse chez l'omble chevalier, espèce d'eau froide, est bloquée quand la température de vie du poisson dépasse 7 °C en expé-

rimentations en pisciculture (Gillet, 2001). Dans la simulation de P.A. Danis, la température du lac d'Annecy devrait dépasser 7 °C avant la fin du siècle (Danis et al., 2004). La survie de cette espèce ne sera plus possible dans ces conditions.

Alors que le plan saumon a permis la reconquête de la qualité des habitats indispensables à ce poisson emblématique, cette espèce trouve aujourd'hui des conditions thermiques de plus en plus difficiles pour sa reproduction dans les rivières françaises et particulièrement dans les rivières basques en limite méridionale de son aire de répartition. Le seuil critique de la température de l'eau est aux alentours de 11,5-12 °C pendant la reproduction du saumon (Beall et al. 2004). Au-dessus de ce seuil, la femelle ne pondrait pas. La fenêtre temporelle de frai est ainsi réduite dans les cours d'eau réchauffés. Toutefois les études conduites sur les saumons de la Nivelle ne mettent pas en évidence de préférence des femelles pour les températures les plus fraîches. Est-ce un signe



D. Gerdeaux, INRA

Deux ombles chevalier pêchés au lac d'Annecy

d'adaptation ? Des changements profonds sont observés dans les traits d'histoire de vie du saumon, sans qu'il soit mis clairement en évidence une probable relation avec le réchauffement. Une part importante des jeunes saumons mâles mature précocement sans migrer en mer. Ces individus ne participent pas à la compétition intra-sexuelle entre mâles pour accéder à la fécondation des ovules d'une femelle, mais attendent discrètement le moment de la ponte, à quelque distance de la frayère, puis interviennent furtivement et efficacement dans la fécondation. On constate également un « raccourcissement » du cycle biologique en mer, bien mis en évidence dans les rivières de Bretagne et Basse-Normandie à partir d'observations faites sur 30 ans. Les jeunes saumons migrent plus tôt en mer à un an, la proportion de saumons qui ne restent qu'un hiver en mer augmente, les saumons de 3 hivers en mer sont de plus en plus rares. Les tailles de ces poissons ne changent pas pour un stade donné. La durée d'un cycle biologique, ainsi réduite de 4 à 3 ans, s'accompagne de

variations interannuelles plus fortes augmentant la sensibilité des populations aux facteurs environnementaux.

Modifications des aires de répartition, des espèces de plaine en montagne, des espèces tropicales en milieu tempéré

Pour éviter le réchauffement, des espèces migrent vers l'amont des bassins versants ou vers des latitudes plus septentrionales. Dans le bassin du Rhône à hauteur du Bugey, le suivi des sites d'implantation de centrales électriques a permis de montrer des changements indépendants des activités locales, dus au réchauffement climatique. Les espèces thermophiles comme le barbeau et la vandoise pour les poissons ou les taxons d'invertébrés thermophiles (e.g. *Athricops*, *Potamopyrgus*) remplacent progressivement en amont les espèces d'eau plus froide comme le chevesne ou des taxons d'invertébrés comme *Chloroperla*, *Protoneumura* (Daufresne et al., 2004). Ces changements ne semblent pas

tous graduels, certains dépendent d'événements hydroclimatiques extrêmes comme les crues et la canicule de 2003 qui favorisent le développement de taxons eury-tolérants et invasifs. Les cas d'espèces invasives dans les milieux aquatiques sont nombreux. On peut citer des exemples dans tous les groupes taxonomiques, des microbes aux vertébrés. Nous ne citerons que le cas de la cyanobactérie *Cylindrospermopsis raciborskii* (Briand et al., 2004; Gugger et al., 2005). L'espèce a beaucoup d'atouts compétitifs. Elle présente des tolérances thermiques et lumineuses étendues. Elle résiste à de fortes concentrations en éléments minéraux dissous et plus particulièrement en sulfates. À l'opposé, elle peut se passer d'azote minéral dissous en assimilant l'azote moléculaire dissous. Elle peut faire des réserves de phosphore, lui permettant de se diviser plusieurs fois dans un milieu carencé en phosphore. Cette espèce initialement tropicale a d'abord été trouvée dans 3 sites du bassin parisien puis dans 9 sites dans 3 régions de France. Les souches trouvées en France ne sont pas issues d'un transfert récent depuis les régions tropicales. Elles seraient issues de sites refuges en Europe. Leur optimum de croissance est vers 30 °C. Le réchauffement climatique actuel augmente, en régions tempérées, la fréquence des températures élevées favorables à la croissance et donc à l'invasion de *Cylindrospermopsis raciborskii*. Tous les sites sont des milieux peu profonds très chauds en été. Par contre une température élevée, pour les régions tempérées, ne peut être le seul facteur de succès de l'espèce, aucune efflorescence n'ayant été relevée au cours de la canicule d'août et septembre 2003, même sur les sites contaminés.

Modifications phénologiques, des durées de phases de cycles biologiques modifiées

Le réchauffement climatique modifie la phénologie de la plupart des processus écologiques. Dans le Léman, la mise en place de la stratification thermique a été avancée en 30 ans d'environ un mois. La dynamique saisonnière du phytoplancton suit le décalage thermique. La production primaire débute dès fin mars (Anneville et al., 2005; Anneville et al., 2004; Anneville et al., 2002). Le zooplancton herbivore (*Daphnies*) présente un maximum printanier avancé également d'un mois (figure 3). Ce plancton consomme massivement le phytoplancton, provoquant une forte diminution de la biomasse algale se traduisant par des eaux transparentes. Cette phase des eaux claires est ainsi avancée de juin à mai. L'avancée dans la dynamique de la production et la stratification thermique du lac, la dynamique du phosphore, modifient la structure des assemblages d'espèces. Le phosphore disponible dans la couche d'eau superficielle est plus rapidement consommé par la production primaire. Il devient très tôt facteur limitant de la production primaire alors qu'il reste en concentration favorable dans la couche d'eau profonde, froide et moins éclairée du lac. Ces conditions sont favorables au cortège d'algues « automnales » qui se développent ainsi dès l'été dans les couches profondes. Ces algues ne participent pas ou peu au transfert d'énergie vers les échelons supérieurs du réseau trophique car filamenteuses pour la plupart et difficiles à consommer par le zooplancton. Les transferts trophiques sont ainsi fortement modifiés dans le lac.

Les espèces de poisson ne réagissent pas de façon identique. Le gardon, cyprinidé d'eau chaude, a sa reproduction avancée d'un mois environ, alors que la perche n'a pas ou peu changé sa date de

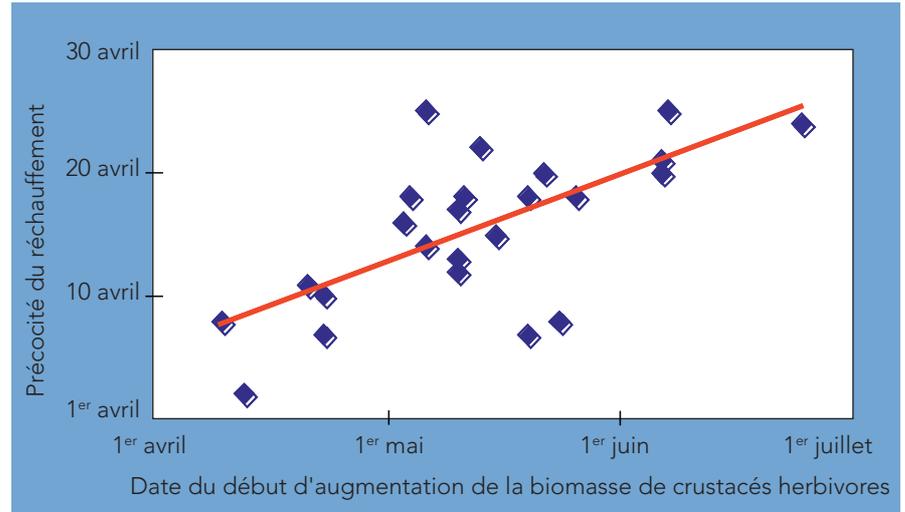


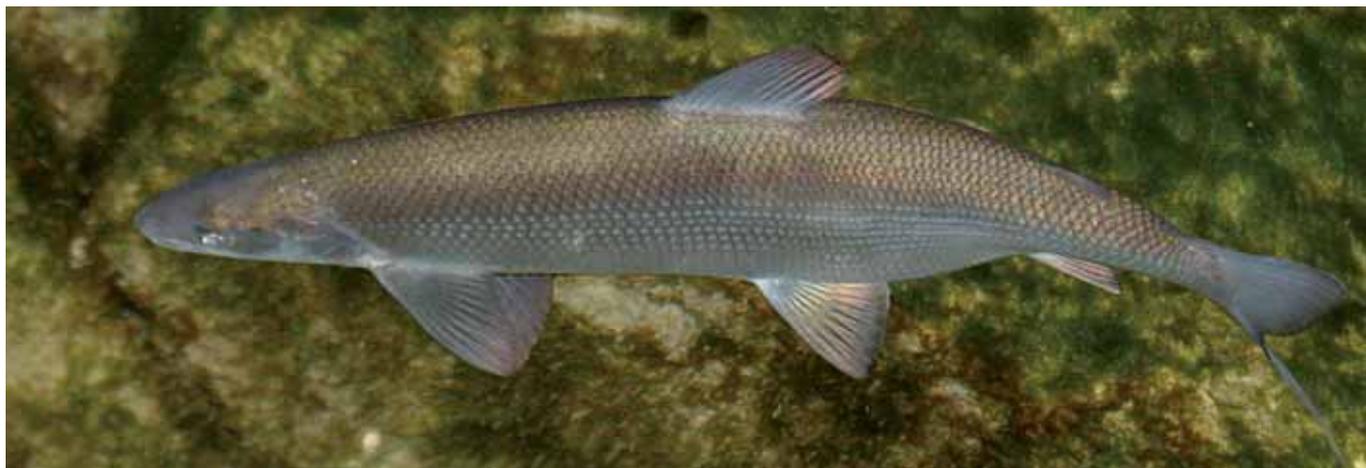
Fig. 3 : relation entre la précocité saisonnière du réchauffement et la date du début d'augmentation de la quantité de crustacés herbivores dans le lac Léman (d'après Anneville et al., 2002)

reproduction. Les relations interspécifiques de partage de la ressource nutritive zooplanctonique et de prédation sont modifiées. Leurs conséquences sur la dynamique des espèces restent à explorer. Le corégone et l'omble chevalier, espèces d'eau froide, réagissent différemment au réchauffement des eaux. Leur reproduction a lieu en hiver quand la photopériode et la température des eaux diminuent. La reproduction du corégone est ainsi retardée en décembre de deux semaines environ. La durée du développement embryonnaire est raccourcie par les eaux un peu plus chaudes en hiver. L'éclosion des larves est seulement avancée de quelques jours alors que la dynamique du plancton est, elle, avancée d'un mois. Les larves se trouvent dans des eaux plus chaudes qu'il y a 30 ans avec une ressource nutritive dont la dynamique est anticipée. Il est probable que leur survie soit meilleure et qu'elle explique la très bonne dynamique de la population de corégone dont les captures sont passées de moins de 50 tonnes dans les années 70 à plus de 300 tonnes depuis 1997 (Gerdeaux, 2004). L'impact descendant de

cette population de corégone sur le réseau trophique n'a pas encore été étudié. Les conséquences du réchauffement sur le fonctionnement global des écosystèmes aquatiques restent à explorer.

Conséquences pour les gestionnaires

Face aux effets constatés du réchauffement des milieux aquatiques, les gestionnaires ne peuvent qu'accompagner ou anticiper les conséquences attendues. Il est difficile d'envisager des actions locales de prévention. Sur le Rhône, les centrales nucléaires de production d'électricité sont confrontées aux problèmes de réchauffement et de sécheresse estivaux. Le réchauffement atteint des seuils thermiques auxquels elles sont contraintes de diminuer leur production. Dans certains lacs, la formation de couches anoxiques profondes peut être retardée ou atténuée. Dans les bassins versants lacustres, l'eau des affluents est souvent utilisée pour les activités humaines et détournée des lacs ce qui provoque des étiages prononcés. Cette eau est froide et saturée en oxygène. Quand elle arrive aux lacs, elle descend en



D. Gerdeaux, INRA

Corégone du lac d'Annecy

dessous de la couche chaude superficielle et apporte ainsi de l'oxygène dans les eaux profondes. Il est donc préférable de laisser l'eau des affluents arriver au lac et de prélever l'eau des lacs pour les besoins des populations riveraines. Ce n'est qu'un palliatif qui ne résoudra pas le problème de l'anoxie à terme. Dans les lacs eutrophes, l'aération des zones profondes par bullage d'air ou d'oxygène a déjà été utilisée. Ces solutions sont onéreuses. L'idéal serait de développer les actions nécessaires à l'échelle de la biosphère pour prévenir le réchauffement annoncé.

Daniel GERDEAUX

Station d'hydrobiologie lacustre
INRA Thonon
gerdeaux@thonon.inra.fr

Bibliographie

- ANNEVILLE O., GAMMETER S., STRAILE D., 2005. Phosphorus decrease and climate variability: mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. *Freshwater Biology*, vol. 50, n° 10, pp. 1731-1746
- ANNEVILLE O., SOUISSI S., GAMMETER S., STRAILE D., 2004. Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. *Freshwater Biology*, vol. 49, n° 1, pp. 98-115
- ANNEVILLE O. *et al.*, 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography*, vol. 47, n° 5, pp. 1355-1366
- BEALL E., GAUDIN P., BAGLI-NIERE J.L., BARRIERE L., DUMAS J., DENAIS L., GLISE S., MARCHAND F., RIVOT E., 2004. Modifications des caractéristiques biologiques et évolution des stratégies d'histoire de vie du saumon atlantique (*Salmo salar*) : relations avec les changements climatiques. Poster, Journées MICCES 04, l'Isle sur le Sorgue (Vaucluse), 22-23 janvier 2004.
- BRIAND J.F., LÉBOULANGER C., HUMBERT J.F., BERNARD C., DUFOUR P., 2004. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global warming? *Journal of Phycology*, vol. 40, n° 2, pp. 231-238
- CIPEL Rapports annuels du conseil scientifique et autres documents : www.cipel.org
- DANIS P.A. *et al.*, 2004. Vulnerability of two European lakes in response to future climatic changes - art. no. L21507. *Geophysical Research Letters*, vol. 31, n° 21, pp. 21507-21507
- DAUFRESNE M., ROGER M.C., CAPRA H, LAMOUREUX N., 2004. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology*, vol. 10, n° 1, pp. 124-140
- GERDEAUX D., 2004. The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligotrophication, and climate change. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 41, n° 1, pp. 181-189
- GILLET C., 2001. Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres. *In* : Gestion piscicole des grands plan d'eau (ed. D. Gerdeaux), Coll. Hydrobiologie et Aquaculture, Paris : INRA, pp. 241-281
- GUGGER M. *et al.*, 2005. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (Cyanobacteria) isolated from four continents. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 71, n° 2, pp. 1097-1100
- SILA Rapports annuels de suivi du lac d'Annecy : www.sila.fr

Impacts du changement climatique sur la prairie et adaptations possibles

Arrêtons nous ici sur un autre écosystème : la prairie. Si, à première vue, le fonctionnement d'une forêt semble très éloigné de celui d'une prairie, il apparaît en fait de grandes similitudes dans la réponse de ces deux écosystèmes aux changements climatiques. Avec des temps de réponse plus courts que ceux d'une forêt et une plus grande facilité d'expérimentation, l'exemple de la prairie ouvre ainsi quelques pistes d'évolutions possibles, et surtout d'adaptation de nos modes de gestion.

En France, la prairie constitue une formation végétale majeure puisqu'elle occupe près de 25 % de la superficie du territoire national, contre 20 % en moyenne en Europe. La prairie permanente (plus de 7 ans d'âge) représente 80 % de cette superficie. Elle correspond le plus souvent, à des formations secondaires qui ne sont maintenues au stade herbacé que par le pâturage et la fauche. L'existence même de la prairie dépend donc d'activités d'élevage, importantes au plan national puisque 60 % des exploitations agricoles professionnelles élèvent des herbivores.

Depuis 1750, la concentration atmosphérique en gaz carbonique (CO₂) s'est accrue d'un tiers. Le taux d'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère a atteint 0,4 % par an durant les deux dernières décennies. Ce taux n'a jamais été aussi élevé depuis au moins vingt mille ans. À la fin du siècle, les modèles prévoient des concentrations atmosphériques en CO₂ situées entre 540 et 970 ppm (parties par million), à comparer avec une concentration avant la révolution industrielle de 280 ppm et avec une concentration actuelle d'environ 367 ppm. L'accroissement moyen de la température de surface est évalué à 1,5 à 6 °C de 1990 à 2100. Cette augmentation serait sans précédent dans les dix mille dernières années.

Les impacts sur la production agricole seront largement fonction de l'évolution de la pluviométrie et de sa répartition au cours du temps et entre régions. Le Groupe intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC-Working group I, 2001) prévoit une tendance à l'augmentation de la pluviométrie en Europe du Nord (0 à +3 % par décennie) au printemps, à l'automne et en hiver. En revanche, les modèles prédisent une réduction de la pluviométrie estivale (de -0,2 à -6 % par décennie) pour l'Europe du Sud et l'Afrique du Nord, réduction qui pourrait également s'étendre à l'Europe du Nord (de -1,8 à +0,8 % par décennie).

Dans la suite de ce texte, nous rappelons tout d'abord les principales interactions entre effets du CO₂ et de la température sur la croissance végétale, puis nous évaluons les impacts sur les prairies temporaires et permanentes en soulignant les interactions avec les ressources en eau et en nutriments du sol. Nous évaluons ensuite les conséquences du changement climatique pour la dynamique de végétation en prairie et pour la qualité des fourrages et présentons quelques résultats de modélisation permettant d'envisager une adaptation des pratiques agricoles au changement climatique.

Effets du réchauffement et de l'augmentation du CO₂ sur les plantes prairiales

Mécanismes de réponse des espèces prairiales à la température

La croissance des prairies en fin d'hiver et au printemps est fortement dépendante de la température. La vitesse de croissance en matière sèche d'une prairie de fétuque élevée (graminée fourragère cultivée) peut varier de 55 à 155 kg de matière sèche par hectare et par jour pendant les mois de mars-avril, soit une variation de 1 à 3 selon les années. Cette variation de la croissance en matière sèche est directement liée aux variations de température. Il est possible ainsi de définir une vitesse de croissance potentielle assez stable de 11,4 kg de matière sèche par hectare et par degré-jour pour la fétuque élevée et de 8,7 kg de matière sèche par hectare et par degré-jour pour le dactyle (autre graminée fourragère cultivée). Soit une vitesse de croissance respectivement de 114 kg et de 87 kg de matière sèche par hectare et par jour pour une température moyenne journalière de 10 °C. Cette vitesse de croissance correspond à la croissance végétative de l'herbe, c'est-à-dire à la production de feuilles.

Lorsque la plante entre dans sa croissance reproductrice, c'est-à-dire lorsque la croissance des tiges

Rappel des processus de croissance foliaire des poacées (graminées)

La croissance foliaire se décompose en trois processus : la vitesse d'apparition des feuilles successives sur les talles (A), la vitesse d'allongement des feuilles (L), la vitesse de sénescence ou leur durée de vie (S).

Si l'on admet qu'une feuille individuelle ne s'allonge que durant l'intervalle entre son apparition et l'apparition de la feuille suivante alors sa taille finale sera proportionnelle au rapport L/A. De même, le nombre maximum de feuille sur une talle sera égal au rapport S/A. Ce nombre maximum de feuilles par talle est en général de 2,5 à 3,5 selon les espèces. Ceci traduit le fait que au-delà de ce nombre maximum de feuille, toute apparition de nouvelle feuille est compensée par la sénescence d'une plus vieille feuille.

Dans les conditions naturelles de l'automne hiver et début de printemps, Lemaire (1987) a pu montrer que la réponse de l'allongement foliaire (L en mm/jour) à la température était de nature exponentielle : $L = a e^{bx}$ (figure 1). Cette réponse est brusquement augmentée dans le courant de l'hiver, la valeur du coefficient « b » passant brusquement de 0,26 à 0,33 vers la mi-février pour un peuplement de fétuque élevée. Cette accélération de la croissance foliaire correspond en réalité aux premières manifestations du passage des apex du stade végétatif au stade reproducteur. La date à laquelle cette accélération se produit dépend de la vernalisation des talles et est variable selon le génotype considéré. Cette accélération de la vitesse d'élongation des feuilles, alors que la réponse de la vitesse d'apparition des feuilles à la température reste inchangée, se traduit dès lors par une augmentation importante de la taille finale des feuilles qui sont alors produites. Étant donné le caractère exponentiel de la réponse, cette augmentation de la taille finale des feuilles est d'autant plus importante que les températures sont élevées. Cette augmentation importante de la taille finale des feuilles (et donc de leur surface) conjuguée à l'augmentation de la densité de talles contribue à une augmentation rapide de l'indice foliaire de la prairie, à une plus grande captation de l'énergie solaire et donc à une accélération de la production de matière sèche.

tré qu'il était nécessaire de prendre en compte les températures de l'ensemble de la période hivernale pour prédire correctement le démarrage de la végétation au printemps. Ceci est dû au fait que la réponse de la prairie aux températures pendant l'hiver se fait essentiellement par le tallage¹. Une fois la population de talles établie, l'effet de la température opère essentiellement sur les composantes de la croissance foliaire (encadré).

Effets prévisibles du réchauffement climatique au printemps

On peut alors, à partir de ces connaissances de base prévoir les effets d'un réchauffement climatique se traduisant par une élévation moyenne des températures hivernales et printanières. La forme des courbes de réponse de l'allongement foliaire à la température indique que l'effet d'une augmentation de température sera largement amplifié au printemps. Or, il peut y avoir entre génotypes 2 à 3 semaines d'écart dans la date à laquelle se produit cette accélération de l'allongement foliaire,

devient perceptible (stade « épis à 10 cm »), alors il y a une accélération de la croissance et la vitesse de croissance passe brusquement de 11 à 13 kg de MS/ha/degré-jour. Cette accélération de croissance s'accompagne par ailleurs d'une augmentation de la capacité photosynthétique des feuilles ce qui permet à la plante d'avoir des ressources suffisantes pour satisfaire l'augmentation de sa demande en assimilats. La réalisation de ce stade « épis à 10 cm » dépend essentiellement de la précocité des variétés ou écotypes. Elle est déterminée par la longueur du jour et à un degré moindre par la température. Pour la prairie permanente, la croissance potentielle peut atteindre jusqu'à 10 kg de MS par hectare et par degré-jour, ce qui est très proche de la croissance potentielle des prairies temporaires semées avec des variétés améliorées.

Les travaux de Lemaire (1987) et de Lemaire et Culleton (1989) ont mon-

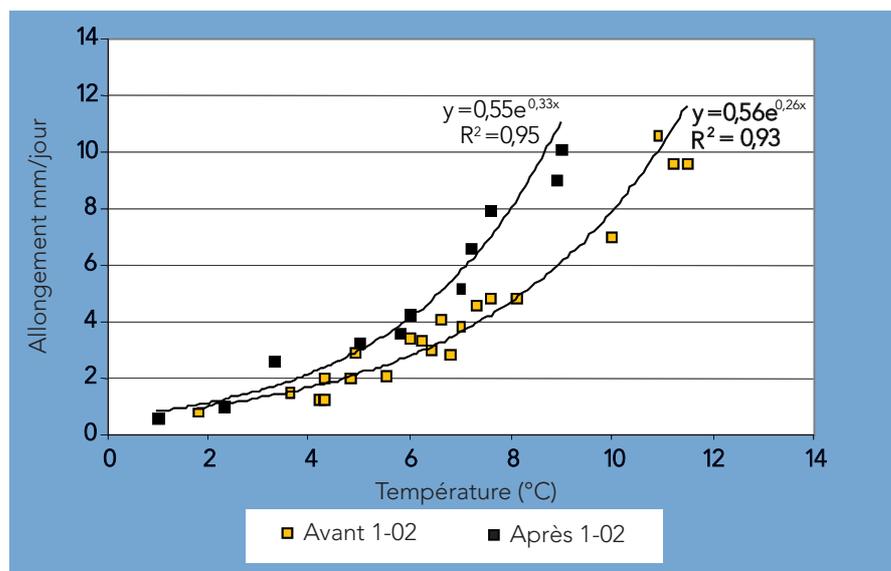


Fig. 1 : relation entre la vitesse d'allongement foliaire moyenne journalière (pour 3 à 4 jours) et la température moyenne de l'air pour une prairie de fétuque élevée, d'après Lemaire (1987)

Mesures d'automne, hiver et début du printemps ; brusque changement aux alentours du 1^{er} février.

¹ Tallage, processus de ramification chez les Poacées (graminées) qui leur permet de produire de multiples axes (ou talles) à partir de la plantule initiale assurant ainsi la formation d'une touffe dense.

ce qui se traduit par des différences de précocité de croissance très importantes. Ces différences entre génotypes, ou entre écotypes, peuvent donc engendrer de fortes compétitions pour la lumière en début de printemps. Ainsi, en absence de défoliation précoce par les animaux il serait possible que les espèces les plus précoces en terme de croissance soient favorisées dans les peuplements naturels. Les légumineuses qui ont, par rapport aux graminées, des réponses plus faibles à la température dans la gamme 6-15 °C pourraient être défavorisées dans la compétition pour la lumière. Pour maintenir la compétitivité de ces espèces le réchauffement climatique devrait être accompagné d'une modification des modes d'exploitation et en particulier une plus grande précocité du pâturage au printemps, voire l'adoption de pâturages en hiver permettant de consommer les feuilles avant leur retour au sol par sénescence.

Au-delà de la fin du mois d'avril, les températures ne sont plus un facteur limitant de la production de matière sèche des prairies et c'est la quantité de rayonnement qui devient facteur limitant. En été, la production est surtout limitée par le déficit hydrique. Cependant les fortes températures peuvent aussi limiter la croissance des graminées. Les seuils de température au-delà desquels la croissance des différentes espèces est fortement ralentie ne sont pas déterminés avec précision du fait des interférences avec la sécheresse. Pour le ray-grass anglais on peut indiquer 20-22 °C comme une température optimum tandis que des espèces comme la fétuque élevée et le dactyle ont un optimum aux alentours de 25 °C.

Ainsi un réchauffement climatique global aurait tendance à augmenter fortement la production des prairies au printemps mais aussi à la diminuer en période estivale augmentant ainsi l'irrégularité saisonnière de production.

Réponse des espèces prairiales au CO₂ atmosphérique et interactions avec le réchauffement climatique

Les réponses des principales espèces cultivées à une augmentation du CO₂ atmosphérique ont été étudiées expérimentalement depuis une trentaine d'années au moins. À partir de la fin des années 1980, de nouvelles techniques d'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère des cultures ont vu le jour. La technique de référence (FACE, « Free Air Carbon dioxide Enrichment ») permet de réaliser une fumigation contrôlée en CO₂ d'un écosystème. La fumigation consiste à injecter de l'air fortement enrichi en gaz carbonique dans un anneau creux, placé autour d'une ou de plusieurs parcelles expérimentales. Cette fumigation est contrôlée en fonction de la concentration en CO₂ mesurée au centre de l'anneau et de la vitesse du vent. Une douzaine de dispositifs FACE de grande dimension sont utilisés aux USA et un seul en Europe (à Zürich) a été consacré à l'étude des plantes fourragères.

Dans le climat continental de Zürich, les résultats obtenus avec cette technique indiquent une augmentation de 7 % environ du rendement d'une graminée fourragère comme le ray-grass anglais lorsque la concentration en CO₂ est portée à 550 ppm. Ces chiffres sont représentatifs de la fourchette généralement observée pour les prairies (+15 % pour un doublement de la concentration ambiante en CO₂, Campbell et Smith, 2000) ; mais ils sont nettement plus faibles que ceux qui avaient été

publiés initialement pour des plantes de « laboratoire ».

Chez les plantes tempérées dites en C₃², la stimulation de la photosynthèse obtenue par enrichissement en CO₂ augmente avec la température. L'optimum thermique de la photosynthèse augmente de quelques degrés dans une atmosphère enrichie en CO₂. D'un autre côté, l'augmentation de la température accroît en valeur absolue la respiration végétale et, par conséquent, les pertes de carbone la nuit.

Conséquences sur l'utilisation de l'eau

L'utilisation de l'eau par les végétaux est également affectée (Gitay et al., 2001) :

- l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ entraîne une fermeture partielle des stomates foliaires, ce qui tend à réduire la perte en eau des feuilles. Toutefois, cet effet est souvent compensé par une augmentation de la surface transpirante (feuillage plus développé).
- L'efficacité d'utilisation de l'eau augmente sous fort CO₂. L'effet relatif du CO₂ sur la croissance est ainsi généralement plus fort en présence d'une contrainte hydrique qu'en son absence.
- L'augmentation de la température de l'air et des feuilles accroît la demande climatique et l'évapotranspiration.

À l'échelle du peuplement végétal, les interactions entre température, CO₂ et disponibilité en eau sont donc importantes et affectent à la fois la production végétale et le bilan hydrique.

De premières expériences ont permis d'évaluer les impacts d'un réchauffement climatique accompagné d'une augmentation du CO₂ sur des prairies semées.

² En fonction de leur métabolisme photosynthétique, les plantes sont divisées en deux groupes : C₃ ou C₄. Chez les plantes tempérées, la première étape de la photosynthèse aboutit à un composé à 3 atomes de carbone (C₃), alors que pour certaines plantes d'origine tropicale (C₄) un composé à 4 atomes de carbone est synthétisé en premier.

Une expérience pour déterminer l'impact du changement climatique sur la prairie temporaire

À la fin du siècle, les scénarios indiquent, en moyenne, un réchauffement de 2 à 3 °C et un doublement (700 ppm) de la concentration en CO₂ (Déqué, 2000). Une expérience a été conduite durant trois ans à l'INRA (Clermont-Ferrand) afin de tester les impacts d'un tel scénario (700 ppm CO₂ et + 3 °C sans variation de la pluviométrie) sur une prairie temporaire de ray-grass anglais (*Lolium perenne*) associée ou non au trèfle blanc (*Trifolium repens*) et cultivée à deux niveaux d'apport d'azote sans limitation par P, K et S.

Impacts sur la productivité et la qualité

Le doublement de la concentration en CO₂ a accru la production moyenne des peuplements semés de ray-grass de 16 %. Cette augmentation a été faible et parfois non significative (+ 6 %, en moyenne) au printemps et à l'automne, tandis que la réponse en conditions de déficit hydrique estival était nettement plus forte (+ 48 %, en moyenne). En effet en été, l'augmentation du CO₂ atmosphérique a permis de conserver une teneur en eau du sol plus forte, ce qui a renforcé la stimulation de la production (Casella et al., 1996).

Un réchauffement de 3 °C ajouté au doublement de CO₂ n'a pas modifié significativement la production annuelle de matière sèche : l'augmentation de la productivité végétale au printemps et à l'automne a été compensée par un déficit estival de production. Le réchauffement de l'air s'est traduit par un assèchement du sol au printemps et par un stress hydrique accentué en été. La saison de croissance a été rallongée de trois semaines environ au printemps comme à l'automne.

Ces résultats montrent que les impacts du changement climatique sur la production fourragère seront particulièrement sensibles en été, malgré l'effet d'économie d'eau (lié à la fermeture stomatique) obtenu grâce au doublement du CO₂ atmosphérique.

La qualité du fourrage a également été affectée : sous fort CO₂ (seul), la teneur en protéines a diminué d'un tiers et les teneurs en sucres solubles ont pratiquement doublé ; un réchauffement de 3 °C a entraîné en plus une légère baisse de la digestibilité du fourrage.

Impacts sur la nutrition azotée : réponses contrastées entre graminées et légumineuses

La baisse de la teneur en protéines du fourrage ne tenait pas seulement à une dilution accrue des protéines par les sucres solubles. Les graminées cultivées sous fort CO₂ étaient en effet plus carencées en azote que dans le traitement témoin. Des études détaillées des cycles C et N dans le sol grâce aux isotopes stables ¹³C et ¹⁵N ont permis de montrer une immobilisation plus forte en CO₂ doublé de l'azote minéral par les micro-organismes du sol (Loiseau et Soussana, 2000). Le réchauffement de 3 °C a réduit l'ampleur des effets négatifs sur la nutrition azotée des graminées.

Un autre aspect important a été mis en évidence par ces expériences : la fixation symbiotique des légumineuses est fortement stimulée (de 40 à 50 %) sous l'effet de l'enrichissement en CO₂. La légumineuse la plus fréquente dans les prairies françaises (le trèfle blanc, *Trifolium repens*) a été fortement stimulée par l'enrichissement en CO₂, devenant plus productive en culture pure et plus abondante dans les associations avec les graminées. L'augmentation de la fixation symbiotique, qui intervenait également dans le climat réchauffé de 3 °C, indique qu'il sera possible d'utiliser



© INRA R. Falcimagne

les légumineuses pour compenser la carence en azote induite par l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Soussana et Hartwig, 1995).

Impacts environnementaux

Cette expérience montre également que le changement climatique aura des impacts sur le bilan environnemental de la prairie :

le drainage hivernal, qui permet de réalimenter les nappes, a été réduit de 40 à 50 mm dans le climat réchauffé de 3 °C.

Les pertes hivernales en nitrate dans les eaux de drainage ont diminué dans les peuplements exposés à un doublement du CO₂ atmosphérique.

Le stockage de carbone dans la matière organique du sol a augmenté significativement sous l'effet de l'augmentation du CO₂ et ce stockage n'a pas été affecté par un réchauffement de 3 °C.

Les services environnementaux rendus par une prairie temporaire pourraient donc évoluer avec les changements du climat et de la composition de l'atmosphère. La moindre réalimentation des nappes souterraines est préoccupante puisque l'on craint une fréquence accrue des sécheresses dans un climat modifié. En revanche, la réduction des pertes de nitrate et l'augmentation des stocks de

carbone organique du sol constitueraient un avantage du point de vue de l'environnement. Mais il n'est pas certain que ces résultats soient extrapolables, l'expérience ayant imposé un doublement instantané de la concentration atmosphérique en CO₂, alors que celle-ci augmentera graduellement au cours du siècle.

Des expériences sur la prairie permanente et sa biodiversité

L'effet de l'enrichissement en CO₂ atmosphérique

Des monolithes³ d'une prairie permanente comprenant une vingtaine d'espèces herbacées (graminées, légumineuses et dicotylédones non fixatrices) ont été exposés, ou non, durant trois ans à un enrichissement continu en CO₂ (600 ppm) dans un dispositif de fumigation contrôlée de CO₂ à l'air libre (mini-FACE) permettant de comparer deux rythmes de coupe (3 et 6 coupes par an). Au cours de cette expérience, réalisée simultanément à l'INRA (Clermont-Ferrand) et dans plusieurs sites européens, seule la concentration atmosphérique en CO₂ a été manipulée. La richesse spécifique de la prairie n'a pas été modifiée par l'enrichissement en CO₂. En revanche, la composition botanique de la prairie a fortement dérivé au cours des observations successives (mai, juillet, septembre) deux ans après le début de l'expérience (figure 2). Les graminées qui étaient initialement dominantes ont fortement régressé dans le traitement soumis à une augmentation du CO₂ atmosphérique, au profit soit des légumineuses (lorsque la prairie était fauchée fréquemment) soit des dicotylédones non fixatrices (lorsque la prairie n'était coupée que trois fois par an) (Teyssonneyre et al., 2002).

La production de la prairie permanente a augmenté graduellement en réponse au CO₂, en partie du fait d'un accroissement de la fixation symbiotique des légumineuses. L'augmentation de production sous l'effet du CO₂ est intermédiaire entre le cas des graminées pures (10 à 15 %) et celui des légumineuses pures (20 à 40 %). La valeur nutritive du fourrage récolté en prairie permanente a également été étudiée. Si les mêmes tendances ont été obtenues pour les graminées (diminution des protéines, augmentation des sucres solubles), l'augmentation des légumineuses et des dicotylédones non fixatrices a permis de préserver la valeur azotée du fourrage en compensant la réduction des protéines chez les graminées.

Ces résultats soulignent donc que les impacts sur la production de la prairie et sa valeur alimentaire pour des herbivores dépendront largement des changements de composition botanique induits par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂.

Effets combinés de l'augmentation du CO₂, du réchauffement climatique et d'une diminution de la pluviométrie

Afin de disposer de références expérimentales concernant les impacts de scénarios climatiques prévus pour 2050, une nouvelle expérience a été entreprise en 2005 à l'INRA (Clermont-Ferrand). Un scénario climatique a été retenu qui correspond à la moyenne des prédictions pour le centre de la France dans le cas d'une augmentation rapide des émissions de gaz à effet de serre (scénario A2, GIEC 2001) : réchauffement de 3,5 °C, diminution de 20 % de la pluviométrie estivale et augmentation de 200 ppm du CO₂ atmosphérique.

Afin de reproduire expérimentalement ce scénario climatique, des monolithes de prairie permanente ont été prélevés en moyenne montagne (Theix, 900 m d'altitude) puis transportés, ou non, en plaine (Clermont-Ferrand, 350 m altitude). Ces deux sites étant distants de 20 km seulement, leurs climats sont proches mais le site de plaine est plus chaud (+3,5 °C) et plus sec que

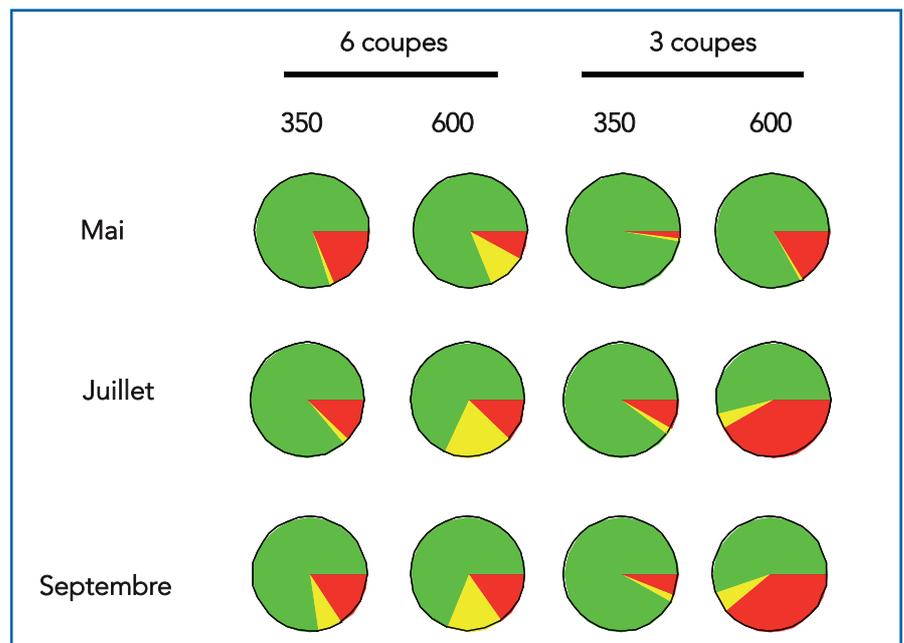


Fig. 2 : composition botanique des monolithes soumis depuis 2 ans, en CO₂ ambiant (350 ppm) ou élevé (600 ppm), à deux fréquences de coupe (6 et 3 coupes annuelles) (d'après Teyssonneyre et al., 2002)

³ Monolithe, bloc de sol non remanié prélevé avec son couvert végétal.

le site de moyenne montagne. Dans le site de plaine, l'irrigation est contrôlée de manière à obtenir des apports d'eau mensuels égaux aux précipitations du site de montagne, ou réduits de 20 % en été. Enfin, les monolithes sont exposés, ou non, à un enrichissement en CO₂ de 200 ppm (figure 3). On peut ainsi comparer le scénario climatique 2050 au climat actuel de la moyenne montagne. De plus, ce dispositif permet d'analyser les effets de chaque facteur (réchauffement, réduction de la pluviométrie et enrichissement en CO₂).

Les premiers résultats indiquent une variation de la production de matière sèche au printemps : celle-ci augmente avec le réchauffement et l'enrichissement en CO₂, mais elle est réduite par les arrière-effets du déficit hydrique estival. Il est cependant encore trop tôt pour pouvoir conclure en ce qui concerne les impacts sur la production et sur la biodiversité de la prairie.

Modélisation des impacts, adaptations possibles des pratiques agricoles et incertitudes

Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études ont tenté de modéliser numériquement les impacts du changement climatique sur la production agricole (Gitay *et al.*, 2001). Cette démarche repose sur le couplage entre des modèles du climat et des modèles d'écosystèmes.

Les impacts du changement climatique ont été simulés pour trois sites de moyenne montagne du Massif Central : Allier (420 m d'altitude moyenne), Cantal (1 025 m) et Puy de Dôme (910 m), qui subiraient selon le modèle ARPEGE de Météo-France (Déqué *et al.*, 2000) un réchauffement moyen de 2,3 °C sans variation significative de la pluviométrie annuelle.

Un modèle d'écosystème prairial (PaSim, Riedo *et al.*, 1998) a été



Fig. 3 : dispositif expérimental à l'INRA (Clermont-Ferrand) pour étudier les effets du changement climatique sur des monolithes de prairie permanente

Les monolithes sont enterrés et entourés par un anneau assurant une fumigation d'air enrichi ou non en CO₂.

couplé au modèle ARPEGE. Les résultats indiquent une assez grande stabilité des impacts climatiques sur la production des prairies fauchées (+20% environ). Au pâturage, le changement climatique simulé augmente faiblement les performances zootechniques et la production de viande (+7 %).

L'effet relatif d'une adaptation de la conduite des prairies a ensuite été testé. L'augmentation de 20 % du chargement animal a eu un effet positif sur les variables liées au pâturage (ingéré total et production animale, + 7 à + 20 %). Une extension de 3 semaines de la saison de pâturage aurait également, selon le modèle, des effets positifs. L'adaptation permettrait ainsi de mieux bénéficier du changement climatique pour la production de viande à l'herbe et l'ingestion totale par les animaux (Soussana *et al.*, 2004).

Ces premiers résultats indiquent donc la possibilité d'une adaptation autonome des éleveurs en réponse au changement climatique, adaptation qui pourrait se traduire par une augmentation du nombre d'animaux et par une

extension de la saison de pâturage. Il convient toutefois de souligner les incertitudes qui accompagnent forcément ce type de simulation : incertitudes concernant l'évolution de la pluviométrie (qui ne diminuait pas dans le scénario étudié), ainsi que de la composition botanique de la prairie (considérée comme constante dans ces simulations).

Conclusions

Au cours du 21^e siècle, la production agricole sera très vraisemblablement affectée par les changements atmosphériques et climatiques (Soussana, 2002). Des effets sur la production fourragère et sa répartition saisonnière, sur la valeur alimentaire de l'herbe, sur l'utilisation d'intrants (azote, eau) et sur la dynamique de végétation sont hautement probables. Des adaptations des pratiques (mode d'exploitation, fertilisation) de gestion des prairies sont également prévisibles. À partir de ce constat, deux questions simples doivent être posées : quand et comment faudra-t-il réagir en priorité ?

Quand faudra-t-il réagir ? Autrement dit, existe-t-il un seuil à partir duquel, on pourra considérer que le climat a changé ? Malheureusement, ce n'est qu'a posteriori avec un recul de plusieurs décennies, que l'on pourra affirmer qu'un changement climatique significatif est intervenu à telle ou telle période. Il est donc utile d'explorer dès maintenant toutes les pistes qui peuvent conduire à une meilleure adaptation de la production fourragère et des élevages au changement climatique.

Comment faut-t-il réagir ? Les années 2003 et 2005 ont rappelé la sensibilité des systèmes fourragers au déficit hydrique estival et à la canicule. En 2003, la production fourragère a été réduite de 30 % en moyenne en France et les stocks de foin et d'ensilage constitués pour l'hiver ont partiellement été utilisés durant l'été. De tels événements climatiques, considérés aujourd'hui comme exceptionnels, pourraient à la fin du siècle se reproduire une année sur deux ou trois. Des adaptations profondes des systèmes fourragers et des systèmes d'élevage seront nécessaires pour y faire face. On peut évoquer quelques pistes :

- revoir le calendrier fourrager pour constituer des stocks de fourrages pour l'été et réduire les stocks hivernaux,
- utiliser des cultures fourragères économes en eau. On peut, par exemple, substituer le sorgho au maïs comme le montrent les travaux développés à l'INRA (Lusignan),
- adapter les bâtiments d'élevage pour limiter les impacts de la canicule sur les performances animales,
- favoriser des prairies à biodiversité plus élevée, comme assurance vis-à-vis de la variabilité du climat,
- conserver, voire accroître, les stocks de carbone dans les sols des prairies afin de contribuer à

la lutte contre l'effet de serre dans un contexte de changement climatique.

Jean-François SOUSSANA

Équipe Fonctionnement et Gestion de l'Écosystème Prairial

Unité d'Agronomie, INRA Clermont-Ferrand

Gilles LEMAIRE

Unité d'Écophysiologie des Plantes Fourragères
INRA Lusignan

Bibliographie

CAMPBELL B.D., SMITH D.M.S., 2000. A synthesis of recent global change research on pasture and rangeland production: reduced uncertainties and their management implications. *Agriculture Ecosystems & Environment*, vol. 82, n° 1, pp.39-55

CASELLA E., SOUSSANA J.F., LOISEAU P., 1996. Long-term effect of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grassward. I. Productivity and water use. *Plant and Soil*, vol. 182, n° 1, pp. 83-99

DÉQUÉ M., 2000. Modélisation numérique des changements climatiques. *In Impacts potentiels du changement climatique en France au XXI^e siècle (2nd édition)*, Paris : Mission Interministérielle de l'Effet de Serre. Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, p.22-45.

GIEC/IPCC, 2001. Contribution of Working group I to the third assessment report of Intergovernmental Panel on Climate Change: the scientific basis. Cambridge : Cambridge university press. 881 p.

GITAY H., BROWN S., EASTERLING W., JALLOW B., ANGLE J., APPS M., BEAMISH R., CERRI C., FRANGI J., LAINE J., ERDA L., MAGNUSON J., NOBLE I., ROOT T., SCHULTZE E.D., SEMENOV S., SOUSSANA J.F., 2001. Ecosystems and their goods and services. *In Climate change*

2001: impacts, adaptation and vulnerability to climate change. Third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge : Cambridge University Press, pp. 235-342

LEMAIRE G., 1987. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée pendant l'hiver et le printemps : effets des facteurs climatiques. Thèse Doctorat d'Etat Caen : Université de Caen. 96 p.

LEMAIRE G., CULLETON N., 1989. Effects of nitrogen applied after the last cut in autumn on a tall fescue sward. I: Analysis of morphogenesis during winter and subsequent growth in spring. *Agronomy*, vol. 9, n° 2, pp.171-179

LOISEAU P., SOUSSANA J-F., 2000. Effects of elevated CO₂, temperature and N fertilization on nitrogen fluxes in a temperate grassland ecosystem. *Global Change Biology*, vol. 6, n° 8, pp.953-965

RIEDO M., GRUB A., ROSSET M., FUHRER J., 1998. A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. *Ecological Modelling*, vol. 105, n° 2, pp. 141-183

SOUSSANA J.F., HARTWIG U.A., 1995. The effects of elevated CO₂ on symbiotic N₂ fixation : a link between the carbon and nitrogen cycles in grassland ecosystems. *Plant and Soil*, vol. 187, n° 2, pp. 321-332

SOUSSANA J.F., 2002. Le changement climatique : impacts potentiels sur l'agriculture et adaptations possibles. *In Déméter 2002*, Paris : Armand Colin, pp. 195-222

TEYSSONNEYRE F., PICON-COCHARD C., FALCIMAGNE R., SOUSSANA J.F., 2002. Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland. *Global Change Biology*, vol. 8, n° 10, pp. 1034-1047

Déplacements déjà observés des espèces végétales : quelques cas emblématiques mais pas de migrations massives

La seconde moitié du 20^e siècle a connu une évolution significative du climat, accompagnée de changements observables dans le fonctionnement des couverts végétaux, notamment de leur phénologie. Mais observe-t-on des évolutions de la composition de la végétation ? Quels milieux, quelles espèces sont affectés ? Faisons le point, très concrètement, sur cette question faussement simple, qui introduit la problématique du suivi des effets du changement climatique.

Intérêt de l'étude de la végétation dans l'observation des effets du changement climatique

Les végétaux présentent un double intérêt dans l'étude de l'impact du changement climatique. D'une part, ce sont des indicateurs précieux des modifications de l'environnement, telles qu'elles sont perçues par la forêt. Ce rôle bio-indicateur de la végétation est utilisé depuis longtemps pour la typologie des stations forestières par exemple. Il est surtout joué par les espèces du sous-bois, plus nombreuses et moins soumises à la sylviculture que les espèces de la strate arborescente, sous fort contrôle de la gestion forestière. Mais surtout, les végétaux constituent une composante majeure de la biodiversité forestière et, à ce titre, ont une valeur écologique intrinsèque, fournissant services écologiques et réservoir de diversité. C'est évident dans le cas des arbres, espèces « clef de voûte » de l'écosystème forestier, mais c'est aussi le cas des espèces du sous-bois. Ces dernières constituent en effet la majeure partie de la diversité des gènes d'origine végétale présents dans l'écosystème : dans le réseau Renecofor

par exemple, on compte 17 espèces (appartenant à 10 familles) au maximum dans la strate arborescente de la placette la plus riche, contre 130 espèces (appartenant à 68 familles) dans les strates basses. De plus, les espèces du sous-bois peuvent constituer, dans les peuplements ouverts, une part importante des flux d'eau, d'énergie et de nutriments de l'écosystème. La modification de la composition en espèces peut donc affecter de façon importante le fonctionnement et la valeur des écosystèmes forestiers. À ces divers titres, il est nécessaire de connaître le devenir des communautés végétales sous l'impact du réchauffement climatique.

Les modèles d'impact du changement climatique sur l'aire de répartition des espèces forestières prévoient d'importants déplacements des aires potentielles des espèces au cours du 21^e siècle (Badeau *et al.*, ce volume). La paléoécologie, quant à elle, nous enseigne que les espèces ont vu leur aire de répartition modifiée à l'échelle de l'ensemble de l'Europe dans des périodes de temps de quelques milliers d'années. Au cours des 10 000 der-

nières années par exemple, les actuelles forêts collinéennes du nord de la France ont connu successivement des phases de pelouses puis landes subarctiques, de forêts où ont dominé le bouleau, le noisetier, puis les chênes et l'orme et, enfin, le hêtre. Mais que s'est-il passé au cours du 20^e siècle ? Observe-t-on déjà des effets du réchauffement climatique sur l'aire de répartition des végétaux ? Comment les mettre en évidence ? C'est à ces questions d'écologie historique que nous apportons quelques éléments de réponse dans cet article.

Quelles sont les caractéristiques de l'oscillation climatique du 20^e siècle ? On observe un réchauffement global de la planète de 0,7 °C depuis 1850. Mais le réchauffement observé en France est plus élevé, de 0,9 °C au cours du 20^e siècle (Moisselin *et al.* 2002). Il est plus important pour les températures minimales (+1,2 °C) que pour les maximales (+0,6 °C). Il est moins marqué en hiver que durant le reste de l'année. Mais surtout, ce réchauffement est intervenu en deux phases bien différenciées, au cours de la première moitié du 20^e siècle d'une part et depuis le milieu des années 1970 d'autre part. La

tendance des 30 dernières années est ainsi beaucoup plus élevée que sur le siècle entier, de +0,5 °C par décennie. Les pluies montrent une tendance globalement non significative à l'augmentation, plutôt en hiver. On observe enfin une tendance à l'augmentation de l'aridité du climat dans les régions les plus méridionales.

Comment mettre en évidence les effets du changement climatique sur la répartition des végétaux ?

Pour évaluer l'impact de ce réchauffement sur l'aire de répartition des espèces forestières, il faut pouvoir disposer de données anciennes, relevés de végétation ou herbiers, avec lesquelles on pourra comparer la végétation actuelle. Paradoxalement, alors que la paléoécologie, qui s'intéresse à des périodes plus anciennes, peut s'appuyer sur de nombreuses références palynologiques (pollens) et anthracologiques (charbons de bois) trouvées dans les tourbières ou les sites archéologiques, l'étude de l'évolution de la végétation au cours du dernier siècle se heurte au manque de données de référence. Il existe bien sûr de très nombreux relevés de végétation anciens, faits à l'occasion des typologies de station forestière par exemple. Mais, pour la plupart, ils n'ont pas été réalisés dans l'optique d'un échantillonnage ultérieur. En particulier, ils n'ont pas été localisés avec précision et la végétation n'a pas été relevée de façon exhaustive. Nos prédécesseurs n'avaient malheureusement pas de GPS pour géoréférencer leurs observations ! Les réseaux d'observation *ad hoc* sont de création récente, et la détection des mouvements de végétation y est donc encore très délicate. Les premières observations floristiques systématiques de l'Inventaire forestier national, du réseau de surveillance de

l'état de santé des forêts et du réseau Renecofor datent de 1985, 1993 et 1995 respectivement.

En limite d'aire de répartition, la progression ou la régression des arbres peuvent aussi être étudiées par dendrochronologie, en caractérisant les structures d'âge des populations.

Premières observations : en montagne et dans les régions boréales

Les observations de déplacement d'espèces végétales dans les plaines et collines de la zone tempérée attribuables au changement climatique sont encore très rares. Dès 1993, Mandin constatait en Ardèche la progression vers le Nord de plusieurs espèces thermophiles méditerranéennes dont la fêrulle commune. Mais l'impact du réchauffement climatique a surtout été recherché dans les montagnes. Non pas que le réchauffement y soit plus fort qu'ailleurs, mais parce que le gradient de température est très fort, en moyenne de 0,6 °C pour 100 m d'altitude, comparé aux plaines françaises où il est environ 1 000 fois plus faible, de l'ordre de 0,5 °C pour 100 km de latitude. L'augmentation de température observée au 20^e siècle en France correspond donc à une montée des isothermes de 15 m/décennie environ en montagne. En plaine, ce réchauffement correspond, en moyenne sur la France, à un déplacement vers le nord de 36 km, 9 km et 18 km par décennie des isothermes de température minimale, maximale et moyenne, respectivement. Il est donc probable que les espèces puissent suivre de façon plus rapide et refléter de façon plus étroite les changements climatiques en montagne. En plaine, où les forêts sont en outre beaucoup plus morcelées qu'en montagne, de nombreuses espèces ne peuvent se déplacer à cette vitesse.

En 2003, Camille Parmesan et Gary Yohe publiaient dans la revue *Nature* la première synthèse scientifique annonçant l'observation d'effets globaux, généralisés et significatifs du réchauffement climatique en cours sur l'aire de répartition des espèces. L'analyse des déplacements de près de 1 000 espèces animales et végétales montrait un déplacement significatif des limites de leur aire de répartition, évalué à 6,1 km vers le nord, soit 6,1 m en altitude par décennie. Mais qu'en était-il des seuls végétaux ?



J.L. Dupouey, INRA

Progression en altitude du pin à crochets dans les Pyrénées : déprise pastorale ou réchauffement climatique ? On observe des bouquets d'arbres d'âges décroissants en remontant dans les rhodoraies situées au contact des massifs forestiers.

En fait, les études analysées dans cette synthèse concernaient principalement les végétaux des régions arctique et antarctique. Dans les régions européennes, un seul travail était pris en compte (Grabherr *et al.*, 1994). Il s'agit du rééchantillonnage à long terme d'une trentaine de sommets alpins, presque tous dépassant 3 000 m d'altitude. Ces rééchantillonnages ont montré dans la majorité des cas (70 %) une augmentation au cours du 20^e siècle du nombre d'espèces présentes sur ces som-

mets : on observe une pénétration des espèces de l'étage sub-alpin dans cet étage nival, qui est attribuée par les auteurs de cette étude au réchauffement climatique. Mais les études méthodologiques menées dans le réseau Renecofor (Camaret *et al.* 2004) nous ont aussi montré à quel point le nombre d'espèces observées en un site est un paramètre entaché d'une très forte erreur, car fortement variable d'un observateur à l'autre. Dans une même bande de 100 m², les écarts peuvent aller de 70 à 105 espèces pour des observateurs pourtant expérimentés et en condition de test. L'interprétation des variations de la richesse en espèces au cours du temps doit donc rester très prudente.

Plus bas en altitude, au contact des zones forestières, on observe dans de nombreuses régions du monde une forte progression vers le haut de la limite de la forêt. La dendrochronologie, qui permet de caractériser la dynamique de ces populations d'altitude et de dater avec précision l'âge d'installation de chaque arbre, montre que ces recolonisations sont le plus souvent récentes. Mais leur attribution de façon univoque au changement climatique est quasiment impossible, puisque la déprise pastorale dans les montagnes européennes et le réchauffement du 20^e siècle sont concomitants, et les deux causes sont donc très difficiles à distinguer. Il est d'ailleurs très probable que la diminution de la pression de pâturage ait joué un rôle bien supérieur au changement climatique dans cette fluctuation du niveau supérieur de la forêt. De nombreux indices, phytosociologiques, dendrométriques, historiques ou anthracologiques indiquent que la forêt européenne est actuellement plusieurs centaines de mètres plus bas que sa limite climatique, pour des causes anthropiques. Finalement, peu de sites supra-forestiers permettent

l'étude de l'impact du changement climatique seul. Dans les montagnes de l'Oural, on a pu mettre en évidence une progression de 20 à 40 m entre 1910 et 2000 du mélèze de Sibérie à sa limite altitudinale, alors que l'herbivorie y est supposée sans effet (Shiyatov, 2003). Dans le même temps, l'isotherme de juin-juillet a monté de 120-130 m.

La progression des espèces laurifoliées

Les études en milieu forestier échappent, pour partie, au problème de l'évolution de la pression de pâturage. La première observation a été faite par Gian-Reto Walther dans les chênaies du piedmont Suisse (2002). Sur le versant sud des Alpes, il a observé par échantillonnage à 30 ans d'intervalle (années 1960 puis années 1990) une forte progression des espèces à feuilles larges et pérennes. Parmi celles-ci, on trouve quelques espèces indigènes, telles que le houx, le lierre, le petit houx ou le daphné lauréole. Mais surtout, on observe l'apparition dans ces forêts d'un cortège important d'espèces introduites : palmier de Chine, laurier-cerise, laurier-sauce, camphrier du Népal (*Cinnamomum glanduliferum*)... L'aspect des forêts en est fortement affecté (photo ci-dessous) ! Ces espèces ont été introduites pour la plupart depuis plus d'un siècle dans les jardins de la région. Mais elles ne se sont répandues dans les forêts que récemment. Walther relie cette expansion des espèces « laurifoliées » à la diminution drastique du nombre de jours de gel observée dans la même région en un siècle : de 75 à 30 jours en moyenne entre la première moitié du 20^e siècle et les 3 dernières décennies. Il faut souligner l'intérêt de ces observations : le changement climatique ne favorisera pas que les espèces autochtones et son interaction avec les introductions d'espèces

pourra amener à l'apparition de combinaisons d'espèces très imprévisibles dans nos forêts.



V. Badeau, INRA

Les espèces laurifoliées (ici, palmier de Chine) envahissent les chênaies du piedmont alpin, en Suisse

Cette première observation a été confirmée pour le houx dans d'autres sites, et en particulier dans les zones de plaine. Un rééchantillonnage à 50 ans d'intervalle montre que l'espèce progresse rapidement vers le nord le long des côtes sud de la Suède, à la limite de son aire de répartition actuelle. En France, nous avons pu étudier son évolution dans les quelques départements où l'Inventaire forestier national (IFN) a déjà effectué deux cycles complets d'inventaire (Cluzeau *et al.*, 2001). Ainsi, dans les Ardennes, l'espèce progresse très fortement entre 1987 et 1998, passant de 10 à 21 % de présence dans les relevés floristiques de l'IFN (figure 1). La limite climatique de cette espèce se situe sur l'isotherme -0,5 °C de température moyenne du mois le plus froid de l'année. Dans les Ardennes, cette température du mois le plus froid a progressé de plus de 2 °C entre les deux inventaires, entre les décennies 1978-1987 et 1989-1998, alors qu'elle se situait justement à peine au-dessus de la limite de -0,5 °C lors de la première de ces deux périodes. Roland Carbiener avait déjà observé il y a plusieurs décennies que la dynamique du houx dans les Vosges était fortement liée à l'évolution des gelées. On ne peut exclure aussi le rôle de la sylviculture dans cette progression du

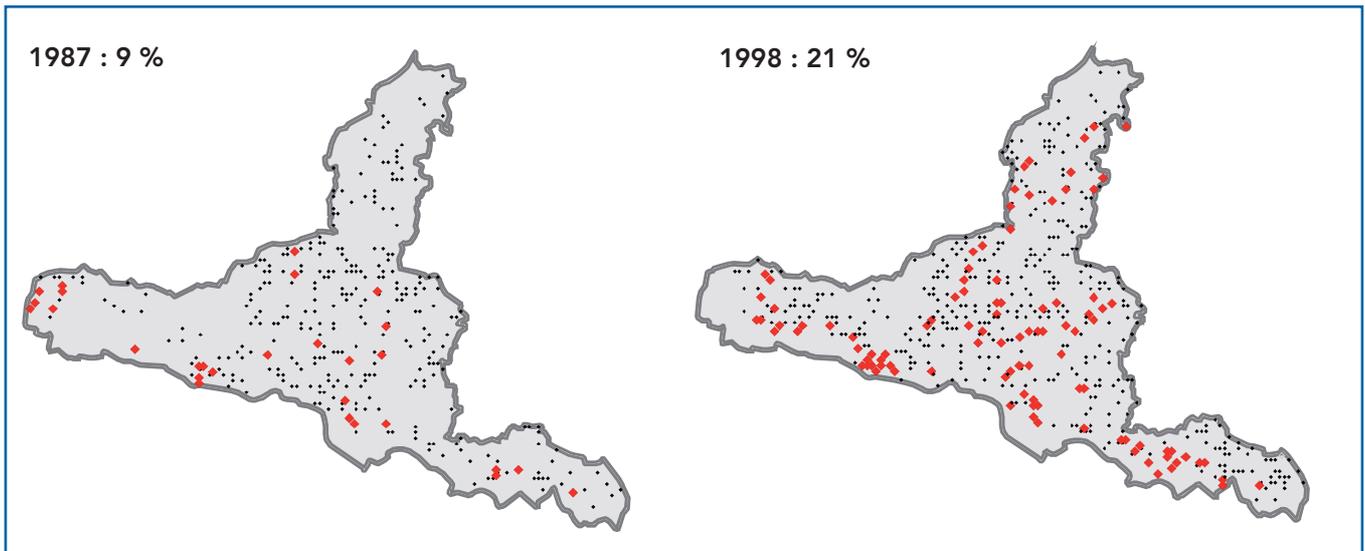


Fig. 1 : progression du houx dans l'Ardenne Primaire entre 1987 et 1998 dans les relevés de l'IFN

Les points noirs indiquent les relevés IFN et les points rouges ceux où le houx est présent.

houx, puisque, en France du moins, cette espèce naguère considérée comme gênante pour le forestier est aujourd'hui nettement favorisée afin d'introduire une certaine diversité dans des peuplements par ailleurs très pauvres en essences.

Le gui, une autre espèce à feuilles pérennes, montre aussi des déplacements d'aire de répartition significatifs. Dans le Valais suisse, Matthias Dobbartin (2005) a montré que cette espèce a progressé sur pin sylvestre de 200 m en altitude, de 1050 à 1250 m, entre 1910 et la fin du 20^e siècle. Conformément à l'hypothèse d'une mise en équilibre avec le climat, cette progression est parfaitement cohérente avec les modèles connus de limitation du gui par la température du mois le plus froid et par les changements observés de cette température dans le Valais. Le gui, lorsqu'il est présent, entraîne un surcroît de mortalité du pin sylvestre de 10 % environ. Le changement climatique entraîne donc aussi des modifications de l'aire de répartition des parasites des plantes. Là encore, cela conduira à terme à un fort remaniement des combinaisons d'espèces.

Dans les zones plus méridionales de France et d'Europe, les espèces à feuilles caduques de la zone tempérée entrent en contact avec les espèces sclérophylles des forêts méditerranéennes qui pourraient, elles aussi, progresser sous l'effet du réchauffement climatique. Peñuelas et Boada (2003) ont ainsi observé une régression significative des surfaces de hêtraie entre 1945 et 1994 sur le flanc sud du massif de Montseny, en Catalogne, entre 800 et 1 200 m, au profit du chêne vert. Cette disparition s'accompagne de divers symptômes de régression dans les hêtraies encore en place : morcellement des peuplements, faiblesse de la régénération, niveau élevé de défoliation.

Un changement global dans lequel il est difficile de faire la part des différentes modifications de l'environnement

Dans les étages sylvatiques des Alpes françaises, nous avons mené trois études afin de rechercher d'éventuels impacts des changements climatiques. Dans le Briançonnais, nous avons rééchantillonné un ensemble de 73 placettes à 23 ans d'intervalle, entre

1969 et 1992, stratifié selon les conditions de substrat, altitude et exposition. L'évolution de la végétation montre une progression significative des espèces vers de plus hautes altitudes (Dupouey et al., 1998). Cette évolution est en fait nulle dans l'étage montagnard et très significative dans l'étage subalpin et en particulier sur les versants nord, où elle correspond, ramenée au gradient de température, à une augmentation de 0,09 °C/décennie (figure 2). Il faut noter que ces peuplements subalpins de versant nord sont aussi ceux qui ont subi les changements de pression anthropique les plus faibles au cours de la période étudiée. Dans la vallée de la Maurienne, nous avons refait en 2002 et 2003 un échantillonnage identique à celui mis en place par Charles Bartoli à partir des années 1950 pour l'étude des types de station de cette vallée. La comparaison des deux échantillons montre la progression des espèces nitrophiles et à caractère océanique. Ces deux facteurs sont intimement corrélés et nous ne pouvons pas encore identifier sans ambiguïté le facteur responsable de cette évolution (pollution azotée d'origine autoroutière ou réelle océanisation du climat).

Enfin, nous étudions actuellement l'évolution en 14 ans (1984 à 1998 en moyenne) de la végétation dans les Alpes du Sud au travers des relevés de l'Inventaire forestier national. Sur un total de près de 2000 taxons inventoriés dans 31 000 relevés, 341 espèces présentent une fréquence d'observation supérieure à 50 placettes aux deux dates d'échantillonnage, 227 parmi celles-ci ont une réponse de type « courbe en cloche » à l'altitude, montrant donc une altitude optimale qu'il est possible d'estimer aux deux dates d'échantillonnage. Parmi ces 227 espèces, 177 sont considérées comme identifiées de façon fiable par l'IFN aux deux dates. Sur ces 177 espèces, le déplacement médian en 14 ans est de +21 m, correspondant à un réchauffement de +0,08 °C / décennie (figure 3). Contrairement à ce que nous avons observé en Briançonnais, ce déplacement est surtout visible pour les espèces des étages inférieurs (supra-méditerranéen et montagnard).

De la nécessité de réseaux d'observation cohérents, fiables et pérennes

En conclusion, nous n'assistons pas encore aujourd'hui à un déplacement massif des espèces végétales forestières sous l'effet du changement climatique en cours. La situation est différente de celle constatée pour la phénologie des plantes, avec un accroissement bien documenté de plus de 10 jours de la durée de saison de végétation au cours des dernières décennies (Seguin et al., ce volume). Certains indices, souvent encore ambigus, vont bien dans le sens d'une pression accrue des variations du climat sur la dynamique des communautés végétales. Mais les déplacements observés sont souvent inférieurs à ce qu'on pourrait attendre à partir de simples calculs de rééquilibrage avec les variations du climat. Ce fait est à relier au constat que les espèces herbacées forestières ont,

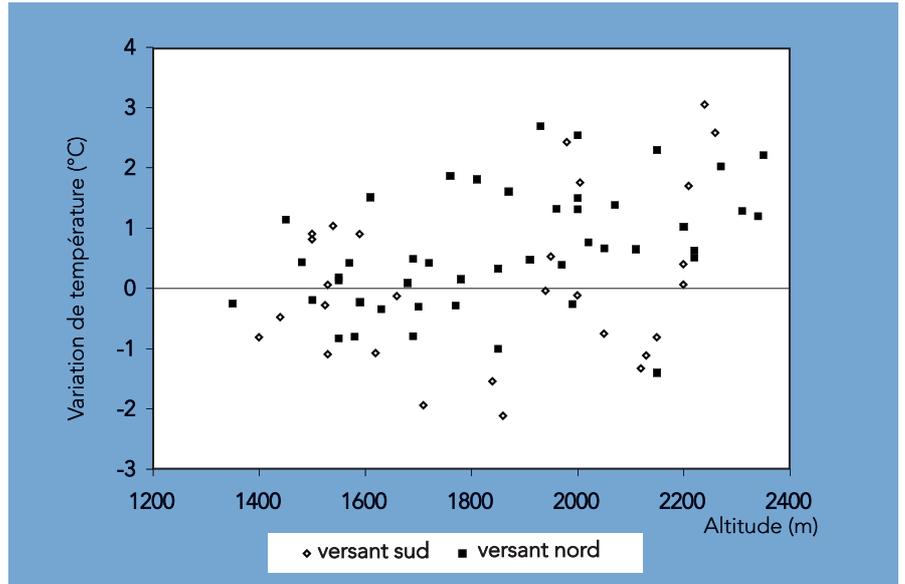


Fig. 2 : estimation des modifications de température indiquées par les changements de végétation entre 1969 et 1992 dans les forêts du Briançonnais. En abscisse, altitude mesurée des 73 relevés de végétation échantillonnés. En ordonnée, déplacement altitudinal de la végétation en 23 ans, calibré en équivalent température (°C/siècle), à partir du gradient vertical de 0,6 °C/100 m.

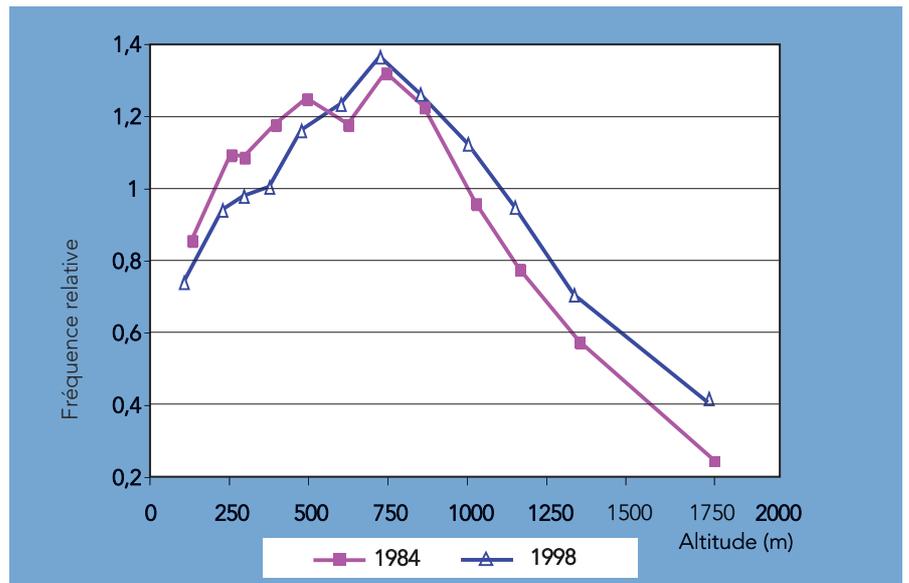


Fig. 3 : déplacement altitudinal de la germandrée petit chêne, une espèce forestière commune, dans la région PACA entre 1984 et 1998, d'après les données de l'IFN

En ordonnée : fréquence relative de l'espèce par rapport à sa fréquence moyenne d'observation à chaque date (28 % en 1984 et 40 % en 1998).

du moins pour celles de forêts anciennes, des capacités de dispersion très faibles (Dupouey et al., 2002). Il faut donc s'attendre logiquement à ce que la dynamique des communautés végétales, même en montagne, ne suive celle du climat qu'avec un temps de latence plus ou moins long. Les

espèces semblent ne pas toutes avoir réagi de la même façon. En accord avec leurs traits d'histoire de vie, les espèces lauriphyllées en particulier seraient favorisées par le réchauffement climatique, puisque la pérennité des feuilles leur permet d'assimiler le carbone dès que la chaleur est suffisante.

L'écologie historique est là face à deux difficultés majeures : disposer de données anciennes fiables et adéquates d'une part et séparer le signal climatique des autres facteurs de changement dans les évolutions observées. Le changement climatique intervient en effet en même temps que d'autres évolutions drastiques de l'environnement forestier : évolution de l'acidité des pluies, des niveaux de dépôts azotés (Dupouey *et al.*, 1999), accroissement du volume sur pied des peuplements forestiers, progression des forêts sur abandons culturels en plaine et zones de déprise pastorale en montagne, intensification de la sylviculture (tassement du sol lié à la mécanisation croissante, augmentation de la densité du réseau de routes forestières...), introduction d'espèces. Il ne faut pas s'y tromper, ces facteurs réunis ont très certainement joué, jusqu'à maintenant, un plus grand rôle que le changement climatique dans la dynamique de la végétation. Seule la maintenance dans le long terme de réseaux de suivi de la végétation de plus en plus cohérents et fiables (Renecofor, réseau 16 km x 16 km, IFN, réseau du Département de la Santé des Forêts) permettra de mesurer et comprendre les effets réels du changement climatique sur la dynamique de la végétation forestière. À ce dispositif déjà existant, il faudrait idéalement pouvoir ajouter le suivi spécifique des populations ou espèces en limite de leur aire de répartition, en plaine et en montagne.

Jean-Luc DUPOUEY

Jeanne BODIN

Équipe Phytoécologie forestière
UMR Écologie et Écophysio-
logie forestières

INRA Champenoux
dupouey@nancy.inra.fr

Bibliographie

CAMARET S., BOURJOT L., DOBREMEZ J.F., BRÊTHES A., COQUILLARD P., CORRIOL G., DUMÉ G., DUPOUEY J.L., FORGEARD F., LEBRET M., GUEUGNOT J., PICARD J.F., SCHMITT A., TIMBAL J., ULRICH E., 2004. RENECOFOR - Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif. Fontainebleau : ONF Direction technique. 86 p.

CLUZEAU C., DRAPIER J., VIRION R., DUPOUEY J.L., 2001. Changements à long terme de la végétation forestière : apport des données de l'IFN. Rapport Projet GIP-ECOFOR « Forêt et Modifications de l'Environnement ». Paris : GIP-ECOFOR. 36 p. + ann.

DOBBERTIN M., HILKER N., REBETZ M., ZIMMERMANN N.E., WOHLGEMUTH T., RIGLING A., 2005, The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album ssp. austriacum*) in Switzerland - the result of climate warming? *International Journal of Biometeorology*, vol. 50, n° 1, pp. 40-47

DUPOUEY J.L., BECKER M., BERT D., CADEL G., LEFÈVRE Y., PICARD J.F., THIMONIER A., 1998. Évolution récente des sols, de la végétation et de la productivité des forêts de montagne françaises. *Écologie*, vol. 29, n° 1-2, pp. 341-349

DUPOUEY J.L., THIMONIER A., LÉBOURGEOIS F., BECKER M., PICARD J.F., TIMBAL J., 1999. Changements de la végétation dans les forêts du Nord-Est de la France entre 1970 et 1990. *Revue Forestière Française*, vol. 51, n° 2, pp.219-230

DUPOUEY J.L., SCIAMA D., KOERNER W., DAMBRINE E., RAMEAU

J.C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, vol. 54, n° 6, pp. 521-532

GRABHERR G., GOTTFRIED M., PAULI H., 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature*, vol. 369, n° 6480, p. 448

MANDIN J.P., 1993. Progression actuelle d'espèces méditerranéennes vers le nord : le cas de *Ferula communis* L. *subsp. glauca* (L.) Rouy et Camus en Ardèche (France). *Acta Botanica Gallica*, vol. 140, pp. 81-90

MOISSELIN J.M., SCHNEIDER M., CANELLAS C., MESTRE O., 2002. Les changements climatiques en France au XXe siècle : étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, n° 38, pp. 45-56. <en ligne : <http://www.smf.asso.fr/Ressources/Moisselin38.pdf>>

PEÑUELAS J., BOADA M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, vol. 9, n° 2, pp. 131-140

PARMESAN C., YOHE G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, vol. 421, n° 6918, pp. 37-42

SHIYATOV S.G., 2003. Rates of change in the upper treeline ecotone in the Polar Ural mountains, 2002. *Past Global Changes News*, vol. 11, n° 1, pp. 8-10. <en ligne : <http://www.pages.unibe.ch/cgi-bin/WebObjects/products.woa/wa/product?id=3>>

WALTHER G.R., 2002. Weakening of climatic constraints with global warming and its consequences for evergreen broad-leaved species. *Folia Geobotanica*, vol. 37, n° 1, pp. 129-139

Impact du réchauffement global sur les populations d'insectes forestiers

Le réchauffement climatique bouscule les équilibres complexes qui régissent les populations d'insectes forestiers. Conséquences directes : des expansions vers le nord ou en altitude, de possibles rétractions méridionales, un développement larvaire accéléré multipliant les générations... Mais il y a plus subtil : qu'advient-il de la synchronisation phénologique entre les insectes et leurs hôtes ou de l'équilibre avec les prédateurs ? Des exemples et... beaucoup d'inconnu.

Avec un nombre minimum d'espèces compris entre 35 000 et 40 000 sur le territoire national métropolitain, dont plus de 10 000 dans les écosystèmes forestiers, les insectes représentent une part majoritaire de la faune. Ils ont colonisé tous les milieux (sol, arbres, milieux humides...) et jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement de l'écosystème en participant à tous les niveaux trophiques. Les insectes se répartissent en effet en phytophages (mangeurs de végétaux), prédateurs, parasites, saprophages, décomposeurs... Seules quelques dizaines d'espèces de phytophages sont, pour l'instant, susceptibles de provoquer des dommages aux essences forestières. Ce sont ces espèces qui ont jusqu'à présent fait l'objet de la majorité des études menées par les entomologistes forestiers.

Les relations complexes entre les insectes phytophages et les arbres sont issues d'une lente coévolution plurimillénaire. Elles sont influencées par les facteurs du milieu, notamment par les caractéristiques du climat. Cet ensemble d'interrelations entre

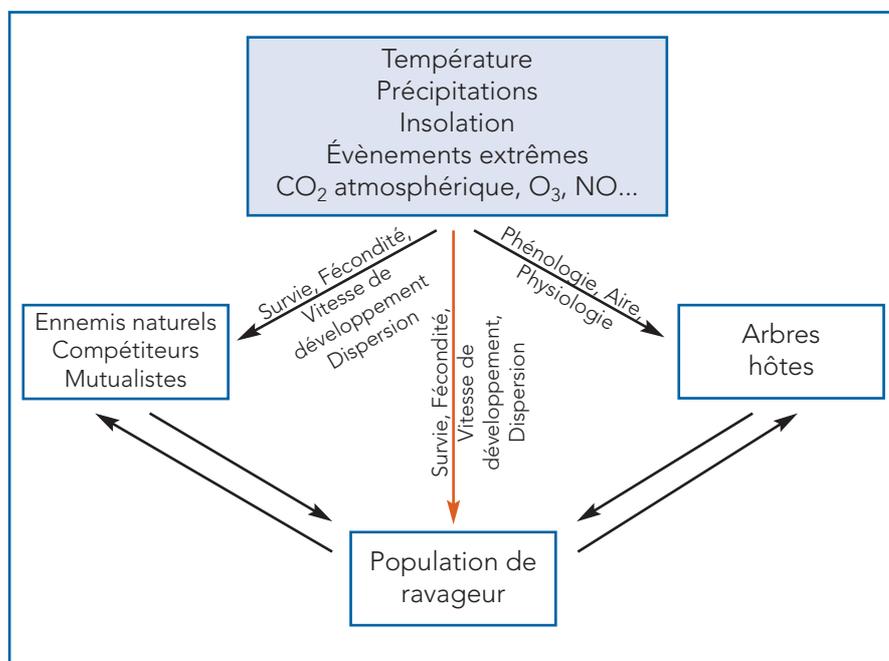


Fig. 1 : schéma des interrelations des insectes phytophages avec leurs hôtes et leurs antagonistes (modifié, d'après Roques et Robinet, 2005)

un parasite et son hôte dans un milieu donné, classiquement schématisé par un triangle en pathologie, peut être complété par l'existence d'antagonistes de l'insecte phytophage que peuvent être les prédateurs ou les parasitoïdes¹, eux-mêmes sous influence des facteurs physiques (figure 1).

Insectes forestiers et changements globaux : des impacts variés

Dans le contexte actuel de changement global caractérisé par des modifications du climat (température, précipitations...), de la composition de l'atmosphère (CO₂, méthane...), des sols (dépôts acidifiants, compaction...) mais aussi par

¹ insecte qui parasite, de manière externe ou interne, un autre insecte, dont la mort intervient à la fin du développement du parasite. Ex : les hyménoptères Ichneumonidés sont souvent des parasitoïdes des chenilles.

un plus grand brassage des populations végétales ou animales à la suite de la mondialisation des échanges commerciaux, les populations d'insectes vont être soumises à des modifications de leur environnement qui les affecteront directement ou indirectement via leur hôte ou leurs antagonistes. Cependant, les interactions complexes entre les différents paramètres de l'écosystème ne permettent pas de déduire simplement l'impact de la modification d'un facteur donné (la température par exemple) à partir d'études en milieu contrôlé. De plus, dotés d'une grande mobilité et d'un cycle développement court (par rapport aux arbres), les insectes ont de grandes capacités d'adaptation. Il est donc encore difficile d'apprécier l'ampleur des conséquences des changements climatiques sur les populations d'insectes forestiers.

Si de nombreuses études ont été réalisées sur l'effet de l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique ou de l'ozone sur la qualité nutritive des plantes pour les phytophages (voir la synthèse réalisée par L. Bouhot-Delduc in Marçais *et al.*, 2000), les conséquences sont encore très incertaines pour les insectes. La plupart des travaux concernant ces variables ont été menés en conditions contrôlées, sans validation sur le terrain. D'autres paramètres tels que les précipitations ou l'humidité ont également été relativement peu étudiés jusqu'à présent bien que leurs effets puissent être importants. Les phénomènes exceptionnels de type sécheresse ou canicule, comme celles de 2003, ont fait l'objet d'une expertise collective (pour les insectes voir Rouault *et al.*, 2006) dont les principales conclusions ont été présentées dans un numéro récent des *Rendez-vous techniques* (Piou *et al.*, 2006). Nous n'aborderons donc pas ici ces aspects. Aussi, nous nous limiterons essentiellement à

l'impact du facteur température sur les populations d'insectes forestiers. Les faits constatés depuis un siècle et les pronostics consensuels pour le siècle à venir vont dans le sens d'un réchauffement global dont nous essaierons de montrer les conséquences directes sur les insectes, et indirectes via les relations entre les insectes phytophages et leur hôte végétal ou entre les insectes et leurs antagonistes, à partir de données factuelles.

Effet direct du réchauffement global sur les populations d'insectes

Les conditions climatiques, et plus particulièrement la température, influent directement sur l'ensemble des processus physiologiques de développement des insectes au plan individuel : survie hivernale, vitesse de développement des différents stades larvaires, potentiel reproductif, envol et dispersion des adultes, etc. Une augmentation même minime de la température va donc tendre à moduler ces processus. Cependant, les effets du réchauffement sur le développement et les performances des insectes ne peuvent être simplement considérés à partir d'une augmentation moyenne annuelle de la température. Bien que cette dernière variable soit la plus souvent mentionnée dans la pratique pour caractériser le réchauffement, ses effets vont se différencier en fonction de la saison et du cycle biologique des insectes. Suivant le stade de développement des insectes, l'augmentation des températures ne va pas avoir les mêmes conséquences (et même éventuellement des effets contradictoires, voir ci-après pour la processionnaire du pin) en hiver, au printemps, en été ou à l'automne, et ce d'autant plus que les minima de température tendent à augmenter plus vite que les maxima.

Réchauffement hivernal, levée des seuils létaux et expansion vers le nord et en altitude

Un premier effet clé de l'augmentation des températures concerne la survie hivernale des insectes. Jusqu'à maintenant, la majorité des insectes forestiers des zones tempérées présentent une aire de répartition plus limitée que celle de leurs arbres hôtes, leur distribution étant restreinte par les températures hivernales d'autant plus basses que l'on monte vers le nord ou en altitude. Des seuils minimaux de température, au-dessous desquels il n'y a pas de survie possible (température létale), ont ainsi été mis en évidence pour les différents stades de nombreux insectes. Ce seuil peut être très bas chez des espèces hivernant à l'état d'œuf, comme la tordeuse du mélèze (-40 °C), mais il se situe autour de -16 °C chez les chenilles d'hiver de la processionnaire du pin comme chez plusieurs espèces de scolytes hivernant à l'état larvaire. Une augmentation même minime des températures hivernales est donc susceptible d'augmenter de manière notable la survie dans des zones *a priori* défavorables à ces insectes, et le déplacement des isothermes correspondant aux seuils létaux minimaux vers le nord et en altitude peut induire une expansion concomitante des insectes dès lors que leur capacité de dispersion le permet. Le non-dépassement des seuils létaux de température en raison du réchauffement hivernal serait ainsi à la base des dégâts



Nid d'hiver de la chenille processionnaire du pin

L.M. Nagelisen, DSF

considérables causés actuellement par le scolyte *Dendroctonus ponderosae* dans les pinèdes du nord-ouest de l'Amérique. Un tel effet a été clairement mis en évidence chez une espèce voisine, *Dendroctonus frontalis* (voir encadré 1). Sur un plan encore marginal aujourd'hui mais vraisemblablement important dans le proche avenir, le réchauffement hivernal est aussi susceptible de lever les seuils thermiques létaux bloquant les possibilités d'installation d'espèces exotiques d'origine subtropicale voire tropicale, au moins dans les zones méridionales comme on peut déjà l'observer avec l'expansion actuelle du papillon du Palmier, *Paysandisia archon*, en provenance d'Amérique du Sud.

Réchauffement printanier et accélération du développement larvaire

Le printemps constitue, sous nos latitudes, un moment essentiel du développement larvaire pour la majorité des insectes forestiers, notamment les défoliateurs. L'augmentation des températures printanières va donc tendre à accélérer les processus physiologiques et, entre autres, conduire à un développement plus rapide des différents stades larvaires, se soldant pour les espèces multivoltines² par une augmentation du nombre de générations dans l'année (voir encadré 2). Les déplacements des adultes peuvent en être aussi facilités car les seuils de température minimaux nécessaires pour l'essaimage, de 12 °C par exemple pour le scolyte *Tomicus piniperda*, seraient plus fréquemment atteints. Les performances reproductrices apparaissent aussi favorisées dans la plupart des cas. Chez le puceron du pin, *Schizolachnus pineti*, la fécondité est ainsi optimale sous des températures de 24 à 25 °C (Holopainen et Kainulainen, 2004). Plus générale-

1 - Le réchauffement climatique permet à des scolytes nord-américains de s'affranchir des températures létales hivernales et de pulluler plus au nord

Jusqu'à la fin des années 1990, le scolyte du pin, *Dendroctonus frontalis*, avait une répartition très méridionale en Amérique du Nord, en relation directe avec la présence de basses températures hivernales dans les zones plus septentrionales. Une température de l'air inférieure ou égale à -16 °C induit en effet une mortalité quasi-totale des larves en hibernation dans les arbres. La cartographie de la probabilité annuelle d'atteindre cette température létale de -16 °C rendait ainsi bien compte de la limite nord de la présence du scolyte (aire en grisé d'après Ungerer et al. 1999), l'insecte montant en latitude autant que les températures lui permettaient. En revanche, la limite nord des pullulations, où les populations de scolytes pouvaient se constituer de manière suffisamment importante pour passer à un stade épidémique, se situait environ 300 km plus au sud, coïncidant avec une probabilité annuelle de mortalité hivernale située aux alentours de 0.5. Depuis le début des années 2000, de nombreuses pullulations ont été observées largement au-delà de cette limite en relation avec un net déplacement vers le nord de l'isotherme correspondant au seuil létal de -16 °C. Ainsi, en février 2005 dans le New Jersey, pourtant situé près de la limite nord précédente, plus de 99 % des larves de scolyte restaient vivantes.

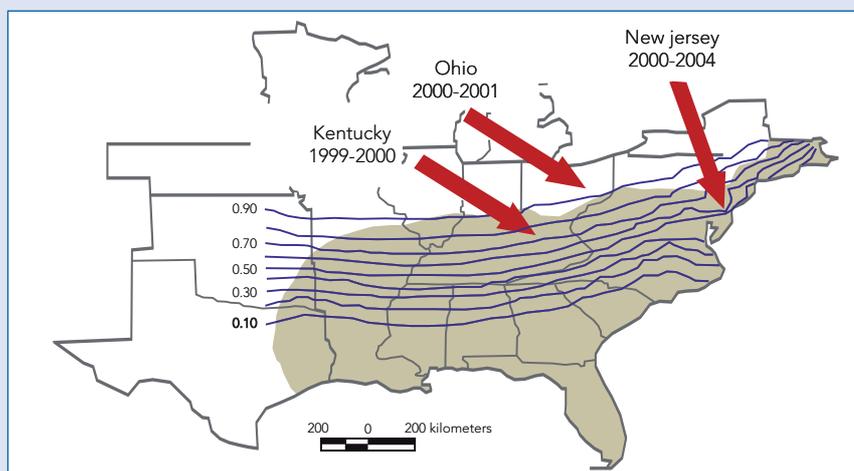


Fig. 2 : Aire de présence du scolyte *Dendroctonus frontalis* aux États-Unis (en grisé) et courbes d'iso-probabilité d'atteinte de la température létale pour cette espèce (-16 °C – données 1990-2000), avec localisation des pullulations observées depuis l'an 2000 (flèches rouges) ; modifié, d'après Ungerer et al., 1999

ment, les pucerons constituent un bon indicateur des changements de température en raison des seuils de développement souvent très bas pour leurs différents stades de développement et de la courte durée de chaque génération. Avec une augmentation des températures hivernales et printanières de 2 °C, on prévoit ainsi d'observer 4-5 générations supplémentaires par an pour certains de ces pucerons (Harrington et al., 2001).

Des effets contrastés pour le réchauffement estival

Les mêmes effets d'accélération du développement larvaire peuvent être observés chez certaines espèces à développement larvaire estival. Il existe cependant des seuils létaux maximaux de température. Il est ainsi admis que les chenilles de processionnaire du pin doivent éviter les températures supérieures à 30 °C, et donc se nymphoser dans le sol pour y échapper. La date de nymphose

² espèces multivoltines ou plurivoltines : se dit des espèces qui ont la capacité de développer plusieurs générations complètes successives au cours d'une même année.

2 - Augmentation du nombre de générations annuelles chez les scolytes

Chez de nombreuses espèces d'insectes, des déterminismes biologiques limitent le nombre de générations à une seule dans l'année (espèce monovoltine). Exemples : la tordeuse verte du chêne (*Tortrix viridana*, lépidoptère, tortricidé), l'hylésine du pin (*Tomicus piniperda*, coléoptère, scolytidé). Pour d'autres, le nombre de générations n'est limité que par des facteurs du milieu comme la température ou la photopériode (espèces plurivoltines). De nombreuses espèces de scolytes sont dans ce cas comme par exemple le typographe (*Ips typographus*). Pour cette espèce, la température du printemps est déterminante pour la sortie d'hivernation. Une succession de deux à trois journées ensoleillées à plus de 20°, sans gelée la nuit, suffit en général à permettre le vol des hivernants et les premières colonisations d'épicéa pour assurer la reproduction. Des études en laboratoire ont montré que le développement de l'œuf à l'adulte était 2,8 fois plus rapide à 30° qu'à 15° (Wermelinger et Seifert, 1998). En sommant le nombre de degrés au-dessus du seuil d'activité de l'insecte pour chaque journée (5 à 7 °), on obtient le nombre de degrés*jours nécessaires pour son développement. Il est pour le typographe de l'ordre de 350 degrés*jours au-dessus du seuil de 7° auquel il faut ajouter une période d'activité du nouvel adulte pour qu'il puisse acquérir la totalité de ses capacités de reproduction (période de repas de maturation). Cette période nécessite environ 250 degrés*jours soit un total d'environ 600 degrés*jours pour que la première génération soit en mesure d'entamer une nouvelle phase de reproduction (Netherer, 2001). Classiquement, en moyenne montagne et en plaine, une première génération se développe de mai à juillet puis une deuxième d'août à octobre. En haute montagne ou dans les régions nordiques (Norvège...), une seule génération se développe au cours de l'été. Lors d'année chaude comme 2000 ou 2003, une troisième génération complète peut se développer (Meier et al., 2004), en cohérence avec le fait que seules ces années ont totalisé plus de 1 800° au-dessus de 7° au cours de la période d'activité de ces scolytes. Le sténographe répond aux mêmes règles et deux générations sont classiquement recensées en plaine dans le nord de la France alors que jusqu'à 5 générations sont dénombrées en Grèce (Chararas, 1962). En 2000, jusqu'à 4 générations ont été observées dans les Landes (Maugard, communication personnelle). Un exemple nord-américain va dans le même sens : *Ips calligraphus* présente 4 générations en Californie (montagne), 6 dans le Sud-Est USA, 9 en Floride et jusqu'à 12 au Mexique ! (Haack, 1985).

Cependant, la détermination du nombre de générations des scolytes dans la nature est rendue très difficile par l'existence de générations sœurs (c'est-à-dire issues des mêmes parents. Ces générations sont décalées dans le temps de 3 à 4 semaines ou plus). Cette superposition de générations et l'étalement des vols des individus d'une même génération en raison d'une grande diversité des sites de développement (à l'ombre/au soleil, en versant nord/en versant sud, en peuplement fermé/en peuplement ouvert...) rendent totalement illusoire le suivi des générations avec des pièges à phéromones. Seuls des suivis biologiques précis, de mise en œuvre compliquée et très contraignante, permettraient de le déterminer précisément.

Au final, une augmentation des températures moyennes aura donc pour conséquence une augmentation de la période d'activité et du nombre de générations de ces espèces de scolytes. En raison de leur taux de multiplication élevé à chaque génération (de l'ordre de 25 pour le typographe sans prise en compte du parasitisme et de la mortalité naturelle), les scolytes plurivoltins auront des capacités de pullulation supérieures à celles actuelles, sans qu'on puisse cependant conclure sur les conséquences pour les peuplements forestiers dans lesquels les dommages seront très liés à l'état physiologique des arbres.



Adulte immature de typographe

L.M. Nageleisen, DSF

tend ainsi à avancer dans le temps au niveau des zones situées le plus au sud du Bassin Méditerranéen. Il semble également que les très hautes températures qui ont été inhabituellement observées en juillet-août 2003 aient largement perturbé le processus d'accouplement et de ponte comme l'éclosion des jeunes larves chez cette espèce dans le Bassin Parisien. On pourrait donc supposer que l'augmentation des températures estivales est susceptible de se traduire par une rétraction au sud de l'aire de distribution de certaines espèces d'insectes forestiers, en effet balancier de l'expansion vers le nord et en altitude. Un tel phénomène a bien été observé chez quelques lépidoptères diurnes (Wilson et al., 2005) mais reste à documenter sur un plan plus général pour les insectes forestiers, en démêlant ce qui relève spécifiquement de la modification des habitats par l'homme et du réchauffement lui-même.

Effets indirects du réchauffement global sur les populations d'insectes

Les insectes migrent avec leur hôte végétal

Les effets d'une augmentation de la température moyenne seront diversement ressentis par l'ensemble des éléments de l'écosystème. Les plantes hôtes des insectes phytophages seront comme les insectes soumis à des conditions climatiques qui modifieront directement leur répartition (voir Badeau et al., ce volume). La répartition des

insectes oligophages³ comme de nombreuses espèces de pucerons (par exemple la cochenille du hêtre (*Cryptococcus fagisuga*) ou le chermès du tronc du sapin (*Adelges piceae*)) sera modifiée et directement liée à la nouvelle répartition de leur hôte.

Des interrogations sur le synchronisme entre arbres et insectes

D'autres interactions sont plus subtiles. Au cours de l'évolution, la sélection a permis à de nombreuses espèces de phytophages de s'adapter au stade phénologique de leur hôte le plus favorable à leur développement. C'est le cas en particulier de nombreuses espèces de lépidoptères (géométrides, tortricides...) dont les chenilles apparaissent au moment du débourrement de leur hôte préférentiel. Il en est de même pour de nombreuses espèces de pucerons. Cette adaptation est poussée à l'extrême dans le cas de la tordeuse verte du chêne (*Tortrix viridana*) pour laquelle on a pu montrer qu'il y avait des populations sur le chêne vert et sur le chêne pubescent, chacune adaptée aux périodes différentes de débourrement de ces deux chênes (Du Merle, 1999). Pour cette espèce, il faut en effet que l'éclosion des œufs coïncide rigoureusement avec l'éclatement des bourgeons de façon à ce que les jeunes chenilles puissent s'alimenter. Une absence de coïncidence phénologique (retard ou avance) entre insectes et essence hôte provoque une attaque réduite dans sa durée



Chenille de cheimatobie

L.M. Nagelisen, DSF

3 - Un effet négatif possible du réchauffement sur la synchronie insecte - arbre, l'exemple de la cheimatobie et du chêne

Pour la cheimatobie, *Operophtera brumata*, il est essentiel que l'éclosion printanière des œufs soit synchronisée avec le débourrement de la plante hôte afin que les jeunes chenilles puissent trouver immédiatement de la nourriture. La comparaison des dates respectives auxquelles interviennent les deux phénomènes aux Pays-Bas entre 1975 et 2000 montre une tendance croissante à un décalage défavorable aux chenilles. Même si persistent de fortes variations interannuelles, les chenilles ont éclos en moyenne 12 à 24 jours plus tôt que l'apparition des premières feuilles de chênes entre 1997 et 1999. Une simulation montre qu'avec une hausse moyenne de 2 °C, la date de débourrement ne semble pas affectée mais l'éclosion est décalée, et les larves ne trouvent pas de nourriture (Dewar et Watt, 1992). Cependant, cet effet peut n'être que provisoire. La variabilité individuelle des dates d'émergence, comme les possibilités éventuelles de changements d'hôtes, tendent à permettre aux insectes de s'adapter, vraisemblablement au travers d'une sélection d'une partie de la population de départ (Dixon, 2003).

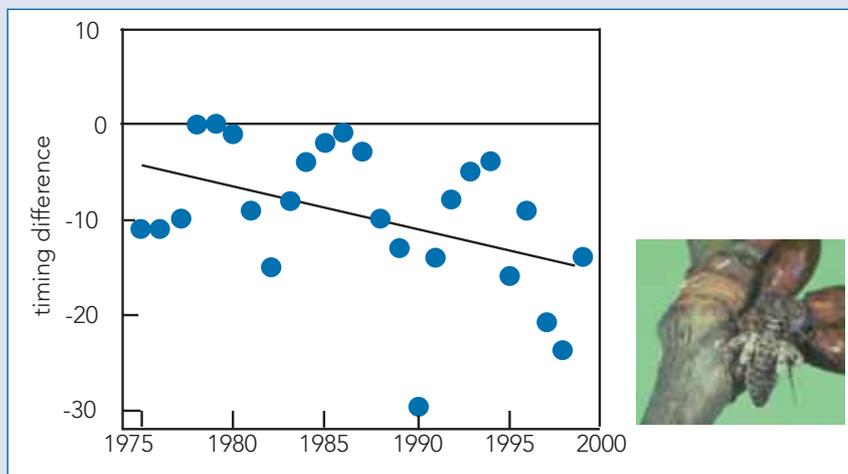


Fig. 3 : évolution annuelle entre 1975 et 2000 du degré de synchronie entre éclosion printanière des œufs de la géométride *Operophtera brumata* et débourrement des chênes aux Pays-Bas (modifié d'après Visser et Holleman, 2001)

ou dans les cas extrêmes l'échec du développement de l'insecte. Or le déterminisme des stades phénologiques des insectes et des arbres peut être différent ; ce peut être par exemple la température pour l'éclosion des œufs ou la sortie d'hivernation des insectes et un couplage température-photopériode pour le débourrement de l'arbre. Les seuils de début de développement peuvent être aussi différents. Le développement du bourgeon d'érable sycomore est initié dès lors que la température dépasse 0 °C mais celui du puceron du sycomore ne démarre qu'à 5 °C (Dixon, 2003). Un

réchauffement peut alors provoquer un développement accéléré pour un des éléments du couple arbre-insecte par rapport à l'autre et un découplage de synchronie entre l'insecte et son hôte. Certaines espèces comme le bombyx disparate (*Lymantria dispar*) ou la processionnaire du chêne (*Thaumetopoea processionea*) sont assez tolérantes et une éclosion précoce ne se traduit pas inéluctablement par la mort des jeunes chenilles qui peuvent attendre deux à trois semaines le débourrement des chênes. Par contre, pour les tordeuses ou les géométrides la tolé-

³ Qui se nourrissent d'un seul genre botanique : le hêtre (*Fagus*) ou le sapin (*Abies*) par exemple

4 - La processionnaire du pin, un cas exemplaire permettant de résumer les effets possibles du changement climatique

La processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera, Notodontidae), constitue un exemple classique d'insecte à développement larvaire majoritairement hivernal (3^e à 5^e stade larvaire), et à ce titre très sensible à l'augmentation des températures hivernales. Dans les années 1970, l'aire potentielle de cet insecte d'origine méditerranéenne semblait bornée par la température de l'air en hiver (moyenne des minima de Janvier devant dépasser -4 °C et sans température en dessous de -16 °C) et l'insolation (minimum de 1 800 h/an) (Démolin 1969). Mais durant les trois dernières décades, une expansion substantielle tant en latitude qu'en altitude a été observée, sans pouvoir être pleinement explicitée par la levée de ces contraintes climatiques apparentes. Ce phénomène global d'expansion, constaté sur l'ensemble du pourtour méditerranéen, est particulièrement notable en France, où l'espèce progresse actuellement vers le nord entre la Loire et la Seine, ainsi qu'en altitude, dans les Alpes, les Pyrénées et le Massif Central (figure 4). Cet insecte se prête particulièrement bien au suivi du front d'expansion en raison de ses nids d'hiver blanc soyeux, clairement visibles à distance, qui lui servent de radiateur solaire. À partir de relevés réalisés depuis plusieurs dizaines d'années par le Cemagref, le DSF et l'INRA, il a pu être ainsi établi que le front latitudinal a progressé de 87 km vers le Nord entre 1972 et 2004 dans le sud du Bassin Parisien, avec une notable accélération durant les 10 dernières années (55,7 km). De manière similaire, la processionnaire a progressé de 110 m à 230 m en altitude entre 1975 et 2004 dans les Alpes (Battisti et al., 2005). Afin de préciser les contraintes thermiques auxquelles sont soumises les processionnaires, des études récentes ont été menées en laboratoire et sur le terrain. Ces études ont montré que pour assurer l'ensemble du processus d'alimentation durant l'hiver les chenilles devaient voir leur nid se réchauffer au-dessus de 9 °C durant la journée, puis ne pas subir une température minimale de l'air inférieure à 0 °C la nuit suivante pour pouvoir sortir du nid et se nourrir. Si l'une des conditions n'est pas respectée, la prise alimentaire ne peut avoir lieu et un processus de famine est enclenché tant que les conditions ne redeviennent pas adéquates. La modélisation de ces contraintes climatiques montre que l'ensemble du Bassin Parisien est devenu favorable à l'installation de la processionnaire entre la période 1992-1996 et la période 2000-2004, en relation directe avec une hausse moyenne de 1,1 °C de la température hivernale (figure 5), et la limitation relative de

la vitesse d'expansion n'est due qu'aux faibles capacités de vol des femelles (3 km). Ces résultats ont été confirmés par des expériences de transplantation de colonies, dans lesquelles un nombre conséquent de chenilles se sont avérées capables de survivre largement au-delà du front actuel, même si la proportion de survivantes est significativement plus faible que dans la zone colonisée historiquement. À une exception près, les températures létales minimales (-16 °C) n'ont jamais été atteintes dans le Bassin Parisien entre 2002 et 2005. Un modèle mathématique, développé par C. Robinet à l'INRA Orléans, prenant comme base le scénario climatique de Météo-France le plus « optimiste » pour le siècle à venir (réchauffement moyen de 2,3 °C) prévoit ainsi que Paris *intra-muros* pourrait être atteint dès 2025 par cet insecte à fort effet allergique pour l'Homme (Robinet et al., 2007). Cette expansion naturelle pourrait être accélérée par des transports accidentels de colonies, par exemple via des chrysalides véhiculées avec le sol de grands pins utilisés pour les plantations urbaines. Cependant, les événements extrêmes du type canicule de 2003, qui apparaissent aussi caractéristiques du changement climatique, sont susceptibles de ralentir cette progression (cf. plus haut).

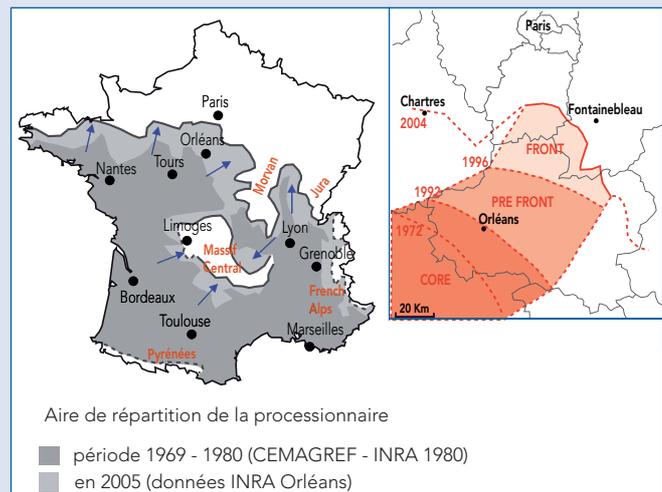


Fig. 4 : progression récente de la chenille processionnaire du pin en France (modifié d'après Robinet 2006)

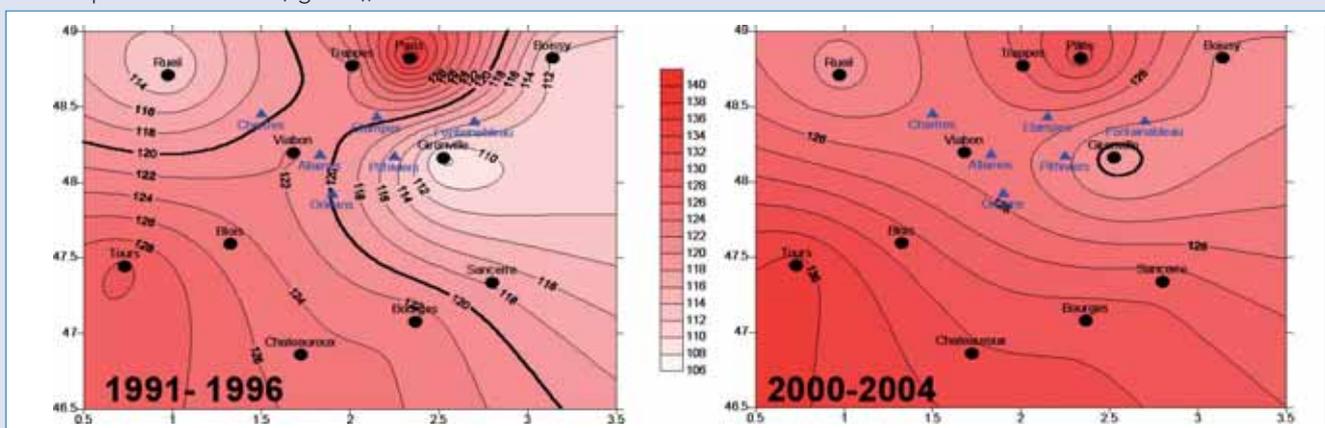


Fig. 5 : changement de la durée moyenne (nombre de jours) d'alimentation larvaire de la chenille processionnaire dans le Bassin Parisien (modifié d'après Robinet et al. 2007)

rance est beaucoup plus faible (voir encadré 3 sur la cheimatobie). Cette asynchronie sera donc un élément fondamental dans l'épidémiologie de ces espèces. Cependant actuellement peu d'éléments documentés fournissent des exemples européens où ces mécanismes sont déjà mis en évidence et certains auteurs pensent que le pouvoir d'adaptation des insectes compensera rapidement les changements dans la phénologie de l'hôte pour retrouver une bonne coïncidence phénologique.

Des conséquences variées pour les relations prédateurs-proies

Les antagonistes des insectes, prédateurs et parasitoïdes, subissent également les effets du réchauffement. Dans un certain nombre de cas la synchronie entre la période d'activité des proies et celles des antagonistes sera conservée lorsque le même déterminisme thermique est en jeu. C'est le cas par exemple entre le typographe et son prédateur, le cléron formicaire (*Thanasimus formicarius*, coléoptère, cléridé) dont on a pu observer une émergence des deux espèces beaucoup plus précoce en 2003 que lors des années précédentes ou suivantes dans les Vosges (Rouault *et al.*, 2006). Dans cette situation, le réchauffement n'aura que peu d'effet, sauf éventuellement à permettre une plus longue période d'activité de prédation au cours de l'année. Par contre si la proie et son antagoniste ont des optimums thermiques ou des seuils de développement différents, le réchauffement aura des implications importantes sur la dynamique de population de l'insecte phytophage. Par exemple, au Canada les chenilles de tordeuse de l'épicéa, *Choristoneura fumiferana*, ont une température optimale de développement de 26,6 °C, qui est nettement supérieure à celle de ses ennemis naturels. En se développant plus vite sous été plus chaud, les chenilles tendent donc à diminuer le temps d'exposition aux

ennemis (Fleming *et al.* 1998). Par contre, dans un domaine certes non forestier, on a aussi constaté une plus grande efficacité dans le contrôle des populations de pucerons des céréales par la coccinelle à 7 points (*Coccinella septempunctata*, coléoptère, coccinellidé) lors d'années très chaudes, cette dernière ayant une décroissance d'activité avec les hautes températures beaucoup moins rapide que les pucerons (Skirvin *et al.*, 1997).

Évolutions à suivre...

À l'issue de ce bref panorama au sujet de l'impact d'un réchauffement climatique sur les insectes forestiers, il apparaît clairement que la grande variété des relations entre espèces d'insectes et entre insectes et végétaux au sein de l'écosystème forestier ne laisse entrevoir que très partiellement toutes les conséquences des modifications écologiques en cours, dont on ne connaît pas ni l'ampleur, ni toutes les composantes. De plus, les insectes sont des organismes à cycle court, dotés de possibilités de déplacement considérables. Aussi, leurs très grandes capacités d'adaptation et d'évolution laissent planer de nombreuses interrogations sur l'entomofaune forestière future. Dans ce contexte changeant, il est plus que jamais nécessaire de poursuivre les suivis et les recherches sur les populations d'insectes forestiers tant ravageurs que non ravageurs.

Alain Roques

Unité de Zoologie Forestière - UR0633
INRA Orléans
alain.roques@orleans.inra.fr

Louis-Michel Nageleisen

Département de la santé des forêts
INRA, Champenoux
nageleisen.dsf@wanadoo.fr

Bibliographie

BATTISTTI A., STASTNY M., NETHERER S., ROBINET C., SCHOPF A., ROQUES A., LARSSON S., 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, vol. 15, n° 6, pp. 2084-2096

MARÇAIS B., BOUHOT-DELDUC L., LE TACON F., 2000. Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et les insectes ravageurs des forêts. *Revue Forestière Française*, vol. 52, numéro spécial « Conséquences des changements climatiques pour la forêt et la sylviculture », pp. 99-118

PIOU D., NAGELEISEN L.M., DESPREZ-LOUSTAU M.L., CANDAU J.N., 2006. Les risques sanitaires consécutifs à l'été 2003 à la lumière de la littérature. *Rendez-vous techniques*, n° 11, pp. 28-34

ROBINET C., BAIER P., PENNERSTORFER J., SCHOPF A., ROQUES A., 2007. Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (*Lep., Notodontidae*) in France. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, n° 4, pp. 460-471

ROUAULT G, CANDAU JN, LIEUTIER F, NAGELEISEN L.-M, MARTIN JC, WARZEE N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, vol. 63, pp. 613-624

Le réchauffement climatique a-t-il un impact sur les maladies forestières ?

Les changements globaux risquent a priori d'accroître le rôle des agents pathogènes, qui ont de fortes capacités d'adaptation, et on s'attend à une modification profonde des cortèges parasitaires actuels. Des exemples en témoignent déjà : sévérité accrue des attaques, émergence de maladies nouvelles et d'autant plus redoutables que leurs hôtes n'ont pas eu le temps de développer des résistances... Mais comment appréhender globalement ces impacts vu la diversité des stratégies des pathogènes ?

Il a été montré que la productivité forestière a tendance à augmenter sous l'influence des élévations de la température, du taux de CO₂ atmosphérique et des apports anthropiques d'azote (voir Dhôte et al., ce même volume). En particulier, l'accroissement radial des arbres est plus rapide qu'au début du siècle. Les agents pathogènes sont des éléments importants des écosystèmes forestiers. Ils représentent des facteurs limitants notables de la productivité forestière et ont souvent une profonde influence sur la structure des communautés végétales. Il est donc important d'essayer de prédire leur comportement dans le contexte des changements globaux.

Le changement climatique constitue une perturbation *a priori* favorable à un accroissement du rôle des agents pathogènes car ceux-ci ont de fortes capacités d'adaptation. Ils présentent une aptitude à se développer dans une large gamme de variation environnementale. Par exemple, les champignons sont capables de résister à des potentiels hydriques beaucoup plus bas que ceux affectant leurs plantes hôtes (Desprez-Loustau et al., 2006). Ils ont des potentiels de reproduction très importants, entraînant des capacités d'adaptation nettement plus



Peupleraie « rouillée » jouxtant une peupleraie indemne

F.X. Saintonge, DSF

rapides que celles de leurs hôtes. La capacité des agents pathogènes à contourner rapidement la résistance des variétés de plantes améliorées en est un exemple. Enfin, ils possèdent des capacités de dissémination très fortes. La nouvelle race de rouille des peupliers attaquant les cultivars tels que « Beaupré » a ainsi colonisé l'ensemble de la France à partir de la Belgique en 3-4 ans. Cette forte capacité de dissémination est en plus renforcée par les activités humaines.

Les interactions possibles entre les modifications du climat, accroissement de la température ou changement du régime des pluies, ou les apports anthropiques d'azote et l'importance des maladies des arbres forestiers sont donc discutés ici à la lumière des données bibliographiques disponibles. Les modifications de l'environnement peuvent agir sur les agents pathogènes par différentes voies. Ce peut d'abord être une influence sur le micro-organisme lui-même, par la modification de sa capacité à se multiplier

ou à passer la mauvaise saison par exemple. Ce peut être aussi une influence via une modification de la physiologie des arbres hôtes qui se répercute sur la relation entre la plante et l'agent pathogène.

Y a-t-il des indices d'évolution des maladies des arbres forestiers ?

Il est souvent difficile de mettre en évidence des modifications dans l'importance des maladies forestières car cela requiert de longues séries chronologiques sur leur sévérité. Or celles-ci font généralement défaut. En France, les seules données qui permettent ce type d'analyse sont celles de la base technique du département de la santé des forêts (DSF) qui n'existe que depuis 1989. Elles permettent toutefois cer-

taines analyses. Ainsi, grâce à elles, nous pouvons documenter l'émergence de la maladie des bandes rouges, provoquée par *Dothistroma septospora* sur pin laricio depuis la première moitié des années 1990. Une analyse plus globale des données de la base DSF suggère une évolution du paysage phytosanitaire forestier qui pourrait en partie s'expliquer par le réchauffement en cours. En effet, parmi les maladies les plus citées dans la base du DSF (tableau 1), une forte proportion sont en augmentation et ne figuraient pas parmi les maladies forestières importantes en France dans les années 1970 (Lanier et al., 1976). Or, pour une large part, ces maladies en augmentation sont provoquées par des agents introduits à tendance thermophile, c'est-à-dire favorisés par des températures éle-

vées. C'est le cas par exemple de l'agent de la maladie des bandes rouges déjà évoqué qui émerge dans des zones caractérisées par des températures hivernales douces (piémont pyrénéen, massif armoricain). C'est aussi le cas de l'oïdium du chêne qui, depuis une quinzaine d'années, présente périodiquement dans le sud-ouest de la France une sévérité inédite, en particulier sur des arbres adultes (figure 1). Ceci est lié à une arrivée de la maladie très précoce dans la saison de végétation. Nous avons mis en évidence que ces épidémies précoces d'oïdium étaient corrélées à l'occurrence d'hivers particulièrement doux et une analyse rétrospective montre que ce type de climat était rare dans le Sud-Ouest avant 1990 (Desprez-Loustau et al., 2007).

Espèce	Nom usuel	Hôtes	Nb de mentions	Maladie en augmentation*	Caractéristiques pouvant expliquer l'émergence
<i>Armillaria sp</i>	Armillaire	toutes espèces	2 893	Non	
<i>Heterobasidion sp</i>	Fomes	résineux	1 294	Non	favorisé par sylviculture
<i>Sphaeropsis sapinea</i>	Sphaerospis	pins	1 227	Oui , accroissement de la sévérité	thermophile
<i>Erisiphe alphitoïdes</i>	Oïdium	chênes	1 201	Oui , nouveau faciès de maladie	introduit (1907)
<i>Cryphonectria parasitica</i>	Chancre du châtaignier	châtaignier	1 106	Oui , accroissement de l'aire de répartition	introduit (1956), thermophile
<i>Melampsora sp</i>	Rouilles des peupliers	peupliers	885	Oui , accroissement de la sévérité	favorisé par sylviculture
<i>Dothistroma septospora</i>	Maladie des bandes rouges	pins	876	Oui , accroissement de la sévérité	thermophile
<i>Melampsora pinitorqua</i>	Rouille courbeuse	pins	320	Non	favorisé par sylviculture
<i>Collybia fusipes</i>	Collybie	chênes	298	Non	
<i>Nectria ditissima</i>	Chancre du hêtre	hêtre	280	Non	
<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Encre des chênes et châtaignier	châtaignier, chênes	138	Oui , accroissement de l'aire de répartition	introduit (1860), thermophile

* comparaison avec les données de Lanier et al. (1976)

Tab. 1 : les principales maladies forestières en France d'après les données du département de la santé des forêts (Base DSF en problèmes 1-3, 1989-2004)

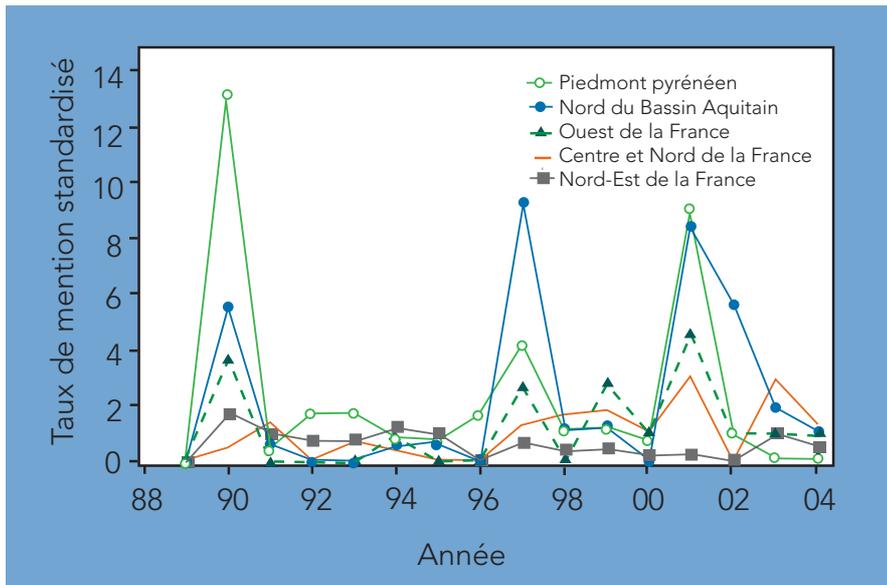


Fig. 1 : Fluctuations de l'importance des attaques d'oïdium sur chênes n'ayant pas subi de défoliation par insectes, d'après la base DSF (taux de mention standardisé d'oïdium sur *Q. petraea*, *Q. pubescens* et *Q. robur* mature)

son de végétation qui peut être favorable aux maladies connaissant une forte multiplication au cours de la saison. Ainsi, dans le cas de la rouille des peupliers, on observe depuis quelques années une plus grande précocité dans l'apparition de la maladie. Une augmentation de 1 °C de la température moyenne de mars-avril se traduit par une avance des infections de 11 jours ce qui pourrait, toutes choses égales par ailleurs conduire à une augmentation significative de la sévérité de la maladie en fin de saison de végétation.

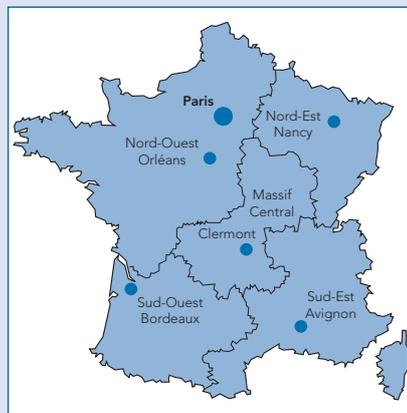
Une conséquence très probable du réchauffement du climat serait une modification de l'aire de répartition de certains parasites connus pour avoir une répartition limitée par la température. Un des cas les mieux connus est celui de *Phytophthora cinnamomi*, champignon qui a été

Conséquences directes des changements climatiques sur les agents pathogènes

Les modifications du climat, température ou pluviosité, sont susceptibles d'avoir des conséquences directes sur de nombreux agents pathogènes. Le développement épidémique de beaucoup de parasites est en effet fortement influencé par les conditions de température et d'humidité, que ce soit pour la dissémination, l'infection ou la multiplication. C'est en particulier le cas de nombreux parasites foliaires qui sont fortement dépendants de l'humectation des feuilles pour l'infection ou des éclaboussures provoquées par la pluie pour la dispersion (rouilles ou *Marssonina* sur peupliers, oïdium sur chênes). Les épidémies provoquées par ces parasites ont une importance très variable selon les années et il est clair que des modifications à long terme de la pluviométrie ou des températures plus élevées auraient un impact important sur la sévérité des épidémies, même s'il est difficile de prévoir quelles seraient les maladies favorisées ou défavorisées.

Le réchauffement peut aussi se traduire par un allongement de la sai-

Le département de la santé des forêts



Service technique du ministère de l'Agriculture et de la Pêche (DGFAR), le département de la Santé des Forêts (DSF) est animé par 25 personnels permanents répartis dans 6 antennes. En partenariat avec l'Office national des forêts, les centres régionaux de la propriété forestière (CRPF) et les services extérieurs de l'État (DDAF et DRAF) qui mettent à disposition plus de 200 correspondants observateurs (CO) dont environ 90 techniciens de

l'ONF, le DSF assure la veille sanitaire des forêts de la métropole. Les CO sont les « yeux » du DSF sur le terrain : le suivi des placettes permanentes (réseau de suivi des dommages forestiers, réseaux spécifiques comme celui concernant la processionnaire du pin...), la détection des problèmes phytosanitaires sur tout le territoire national, la surveillance contre les parasites de quarantaine (nématode du pin par exemple) et le diagnostic-conseil aux forestiers ne pourraient être assurés sans eux. Bénéficiant d'une formation continue régulière, les membres du DSF (permanents et CO) sont devenus au fil des années les experts reconnus en entomologie et pathologie forestière à l'échelle nationale. Les documents du DSF (bilan annuel, documents techniques...) sont désormais disponibles sur internet à l'adresse ci-dessous : http://www.agriculture.gouv.fr/spip/ressources.themes.foretbois.santedesforets_r314.html



F.X. Saintonge, DSF

Rouille sur peuplier, en pépinière

introduit en France à la fin du siècle dernier et qui attaque les racines de nombreux arbres, notamment le châtaignier. Ce parasite est responsable de sérieux problèmes dans d'autres zones du globe, notamment en Australie, aux États-Unis et au Mexique. Il est aussi responsable dans le sud-ouest de la France de la maladie de l'encre sur chêne rouge et chêne pédonculé. Celle-ci se manifeste par la formation d'un chancre cortical sur la partie basse du tronc, qui déprécie la bille de pied mais n'entraîne pas le dépérissement des arbres atteints. D'origine tropicale, *P. cinnamomi* est très sensible au gel ce qui explique la répartition de la maladie dans le sud de l'Europe. Nous avons pu montrer que sa répartition en France, principalement dans le sud-ouest du pays, est essentiellement expliquée par la capacité du micro-organisme à survivre dans les chancres durant l'hiver (Marçais et al. 2004). En utilisant les données du scénario Arpège-Climat de Météo-France pour les prochaines décennies, nous simulons une augmentation du risque de maladie se

traduisant par une forte extension des zones potentiellement atteintes. De même, certaines rouilles des peupliers devraient être favorisées par un réchauffement climatique, comme *Melampsora medusae*, introduite accidentellement dans le Sud-Ouest et qui ne semble pas se disséminer à l'heure actuelle, ou *M. allii-populina*, plus thermophile que *M. larici-populina* (Desprez-Loustau et al., 2007). En contrepartie, d'autres parasites pourraient voir leur aire de répartition diminuer en France. Ce pourrait être le cas du chancre bactérien du peuplier provoqué par *Xanthomonas populi*, présent uniquement dans le nord de la France.

Ces modifications d'aire de répartition des agents pathogènes pourraient avoir de fortes conséquences. En effet, les modifications d'aire de répartition d'une espèce dépendent à la fois du changement de la zone présentant un climat correspondant aux exigences de l'espèce et d'autre part à ses capacités propres de migration et d'établissement. Un changement climatique rapide aura

probablement un impact différent selon les espèces et induira une modification de l'assemblage des espèces présentes dans une zone donnée. De ce fait, des agents pathogènes pourraient se retrouver en contact avec des hôtes avec lesquels ils n'ont pas co-évolué. Or ces nouvelles interactions hôte — agent pathogène se caractérisent souvent par une forte sensibilité de l'hôte qui, n'ayant pas co-évolué avec le parasite, n'a pas développé de résistance. Ce phénomène peut être observé lors des introductions d'agents pathogènes exotiques. La graphiose de l'orme en offre un exemple typique.

Conséquences indirectes via la physiologie de l'arbre hôte

Peu de données sont disponibles sur l'impact possible d'une élévation du taux de CO₂ sur les maladies en général, et elles concernent principalement des parasites des plantes cultivées et des parasites foliaires. Les effets de l'élévation du taux de CO₂ sur les plantes sont mieux documentés et certains peuvent avoir des conséquences sur le



F.X. Saintonge, DSF

Effets de *Phytophthora cinnamomi* dans le châtaignier

développement des maladies. En particulier, l'élévation du taux en CO₂ tend à augmenter la densité du feuillage des plantes, ce qui aurait pour conséquence une modification du microclimat de la canopée, avec une hygrométrie de l'air plus élevée. Ceci serait globalement favorable aux parasites foliaires tels que les rouilles ou les agents de nécroses. Inversement, une croissance plus rapide des arbres pourrait leur permettre de mieux tolérer l'infection par des parasites lents tels que les pourridiés, en améliorant leur capacité à remplacer les racines tuées par de nouvelles racines.

Un des impacts de l'évolution du climat qui commence à être bien documenté est la modification de la phénologie des plantes (voir Morin et Chuine, ce même volume). Cette évolution pourrait modifier l'importance de certaines maladies en perturbant la synchronisation entre hôte et parasite. En effet, certains agents pathogènes ne sont capables d'attaquer leur plante hôte qu'à un stade précis de son développement, en général au cours du débourrement. Ils doivent impérativement être présents à ce stade phénologique de l'hôte, une avance ou un retard par rapport à son développement se traduisant par une attaque réduite dans sa durée ou même, dans un cas extrême, impossible. On parle de synchronisation phénologique entre le stade infectieux du champignon et le stade sensible du végétal. Ainsi, les années à forte attaque de la rouille courbeuse *Melampsora pini-torqua* sont généralement liées à une bonne coïncidence phénologique avec les pins maritimes. Or la synchronisation phénologique ne sera pas nécessairement maintenue en cas de réchauffement climatique, lequel pourrait conduire à une modification différentielle de la phénologie de l'hôte et de l'agent pathogène. Cela pourrait donc entraîner dans certains cas des modifications très fortes dans l'impact des mala-



Dégâts de *Sphaeropsis sapinea* sur pin sylvestre

F.X. Saintonge, DSF

dies, certaines voyant leur importance diminuer tandis que d'autres pourraient émerger. C'est un des mécanismes possibles pouvant expliquer la sévérité nouvelle des problèmes d'oïdium sur chênes ces dernières années dans le Sud-Ouest.

La modification du régime des précipitations est une autre composante du changement climatique en cours. Pour la France, les scénarios élaborés par Météo-France prédisent une augmentation des pluies hivernales et une diminution des pluies estivales. Une des conséquences majeures des sécheresses est de provoquer l'affaiblissement des arbres et de conduire à une baisse de leurs capacités de résistance. Si les changements globaux entraînent une augmentation de la fréquence ou de la durée des sécheresses dans certaines régions, le nombre d'arbres affaiblis, stressés, ou carrément dépérissants car se retrouvant en limite d'aire risque donc d'augmenter fortement. Or un certain nombre de parasites sont connus pour être plus agressifs sur des arbres affaiblis par des sécheresses (Desprez-Loustau *et al.*, 2006). Il peut s'agir de parasites primaires, capables d'atta-

quer des hôtes vigoureux mais néanmoins plus agressifs sur des arbres mal alimentés en eau, tels que *Phytophthora cinnamomi*. Il peut s'agir aussi de parasites secondaires, incapables de s'attaquer à des arbres vigoureux. Un agent de pourridié tel qu'*Armillaria gallica* se comporte ainsi. Ce champignon extrêmement commun établit à l'échelle de la parcelle un réseau de rhizomorphes, cordons pérennes noirs de 2 à 5 mm de diamètre. Grâce à ces rhizomorphes, il colonise le collet de la plupart des arbres du peuplement. Pourtant, en temps normal, il n'est pas capable d'infecter significativement le système racinaire des arbres. Par contre, il peut envahir de façon très rapide un arbre suffisamment affaibli par une sécheresse ou une défoliation par exemple. De nombreux agents de nécrose d'écorce se comportent également en parasites secondaires. Présents de façon permanente dans l'écosystème, ils ne provoquent des lésions que suite à un affaiblissement de leur hôte. On peut citer par exemple *Biscogniauxia mediterranea* sur chênes méditerranéens, la maladie de la suie *Cryptostroma corticale* sur érable sycomore, *Nectria cinnaba-*

rina sur ormes, ou encore *Dothichiza populea* sur peuplier. Certains de ces champignons sont responsables d'épidémies importantes telles que celle de *Sphaeropsis sapinea* sur pins en France au début des années 1990. Cette maladie constitue probablement un des exemples pour lesquels l'augmentation de la sensibilité de l'hôte en cas de mauvaise alimentation en eau est la mieux documentée. Or cette maladie, qui n'est pas listée parmi les maladies affectant les pins par Lanier *et al.* (1976), est devenue ces dernières années une des principales maladies des pins noirs et sylvestres.

Conclusion

Il est très difficile de prévoir quelle peut être la conséquence des changements attendus sur la pression globale des agents pathogènes forestiers. Ceci tient en partie à la forte diversité des stratégies chez ces organismes. Il est clair que des parasites secondaires ou, au contraire des biotrophes, plus agressifs sur les plantes vigoureuses, vont réagir très différemment face à une augmentation de la fréquence des sécheresses, du taux de CO₂ atmosphérique ou des apports d'azote. La complexité des changements prévus eux-mêmes rend toute prédiction hasardeuse, car les différents effets attendus sur les maladies sont souvent antagonistes. De plus, ces organismes présentent généralement une capacité d'adaptation remarquable, et il serait irréaliste de raisonner sans en tenir compte. Ceci est en particulier le cas quand il s'agit de coïncidence phénologique.

Il faut toutefois remarquer qu'à un niveau global, les facteurs climatiques sont un des déterminants de la diversité des espèces. Le gradient décroissant du nombre d'espèces depuis l'équateur jusqu'aux hautes latitudes mis en évidence pour de nombreux organismes, plantes ou animaux, pourrait s'appliquer aux

agents pathogènes. En effet, les quelques études concernant des parasites montrent que le nombre d'agents pathogènes inféodés à un hôte est lié à la latitude. Ainsi, Guernier *et al.* (2004) montrent une décroissance dans le nombre d'espèces de parasites inféodés à l'homme depuis les tropiques vers les pôles. Si ces résultats sont généralisables, on peut s'attendre à une augmentation de la diversité des agents pathogènes affectant nos forêts sous l'influence du réchauffement climatique.

Une évolution à venir liée au changement climatique moins sujette à débat est une modification plus ou moins profonde des cortèges parasitaires que l'on connaît actuellement. Nous avons vu que les maladies d'émergence récente occupent effectivement une place importante dans le paysage phytosanitaire forestier et ceci devait s'amplifier en cas de changement climatique significatif. Dans ce contexte, une meilleure compréhension des raisons pour lesquelles de nouvelles maladies forestières émergent est particulièrement importante. Pour quelques parasites mieux connus, une évolution peut déjà être proposée en réponse aux scénarios de changement climatique, en particulier pour ceux dont la limite nord ou sud de l'aire de répartition passe en France ou pour ceux qui profitent des sécheresses ou des dépôts anthropiques d'azote.

Il est toutefois extrêmement difficile de prédire quels seront les problèmes phytosanitaires les plus sérieux dans les nouvelles conditions écologiques. L'exemple des parasites exotiques ou des maladies ayant émergé après la modification des pratiques culturales en agriculture le démontre amplement. Ce sont souvent des parasites ne posant aucun problème dans leur environnement préalable, et qui placés dans un nouveau

contexte se développent parfois de façon dramatique. Nous devons donc rester particulièrement vigilants face à l'émergence de nouveaux problèmes phytosanitaires.

Benoît MARÇAIS

UMR laM, équipe Pathologie Forestière
INRA-Nancy

Marie-Laure DESPREZ-LOUSTAU

UMR Biogeco
INRA-Bordeaux

Bibliographie

DESPREZ-LOUSTAU M.L., MARÇAIS B., NAGELEISEN L.M., PIOUS D., VANNINI A., 2006. Interactive effects of drought and pathogens on forest trees. *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 6, pp. 597-612

DESPREZ-LOUSTAU M.L., ROBIN C., REYNAUD G., DEQUE M., BADEAU V., PIOUS D., HUSSON C., MARÇAIS B., 2007. Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest pathogenic fungi. *Canadian Journal of Plant Pathology*, vol. 29, n° 2, pp. 101-120

GUERNIER V., HOCHBERG M.E., GUEGAN J.F., 2004. Ecology drives the worldwide distribution of human infectious diseases. *Plos Biology*, vol. 2, n° 6, pp. 740-746

LANIER L., JOLY P., BONDOUX P., BELLEMERE A., 1976. *Mycologie et pathologie forestières* Paris : Masson. Tome 1 : 487 p., tome 2 : 478 p.

MARÇAIS B., BERGOT M., PERARNAUD V., LEVY A., DESPREZ-LOUSTAU M.L., 2004. Prediction and mapping of the impact of winter temperatures on the development of *P. cinnamomi* induced cankers on red and pedunculate oak. *Phytopathology*, vol. 94, n° 8, pp. 826-831

Les effets des changements climatiques sur les oiseaux : l'exemple des galliformes de montagne en France

La conservation des oiseaux est, dans l'Union européenne, un objectif qui passe principalement par la conservation de leurs habitats ; en outre la gestion cynégétique des espèces gibier s'adapte généralement à la dynamique des populations. Or les changements climatiques en cours pourraient constituer un facteur limitant nouveau, du fait de conséquences plus ou moins lourdes sur les habitats de certaines espèces, ainsi que sur leur démographie. Cet article fait le point des connaissances en la matière, et examine la possibilité d'utiliser certaines espèces particulièrement sensibles comme indicatrices de ces phénomènes.

La problématique particulière des galliformes de montagne vis-à-vis des changements climatiques

Les massifs montagneux du territoire métropolitain français abritent six espèces d'oiseaux de l'ordre des galliformes, toutes revêtues d'une forte valeur patrimoniale. Depuis près de 30 ans, l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS) s'est beaucoup investi dans de nombreuses études appliquées à leur gestion et à leur conservation. Plus récemment, un observatoire national appelé Observatoire des galliformes de montagne, regroupant 43 organismes (établissements publics et associations), a été spécialement créé pour assurer le suivi de leurs populations et de leurs habitats. Les efforts consentis en faveur de ces espèces ont été motivés par le constat quasi général de leur régression ou, tout au moins, de la précarité de leur statut.

Quatre de ces six espèces, le grand tétras (*Tetrao urogallus*), le tétras-

lyre (*Tetrao tetrix*), la gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*) et le lagopède alpin (*Lagopus mutus*), appartenant à la famille des tétraonidés, sont qualifiées d'espèces boréo ou arctico-alpines, du fait qu'elles occupent à la fois des habitats types largement répandus de part et d'autre du cercle polaire, et des habitats aux caractéristiques relativement comparables, situés à

l'étage alpin des montagnes méridionales d'Europe, d'Amérique du nord, ou d'Asie.

Ces espèces se trouvent, dans notre pays, en limite sud de leur aire de répartition européenne, voire mondiale. En outre, leur isolement géographique ancien dans les massifs montagneux européens a entraîné, pour certaines d'entre elles, un début de proces-



Tétras lyre

J. Guillet, photographe



J. Guillet, photographie

Perdrix bartavelle

sus de spéciation. Ces espèces sont donc représentées chez nous par des sous-espèces originales, aux effectifs relativement faibles, eu égard aux effectifs totaux de leurs populations mondiales, ce qui renforce un peu plus l'enjeu de leur conservation. On distingue ainsi pour le grand tétras, la sous-espèce « *aquitanicus* », endémique des Pyrénées, pour la gélinotte des bois, la sous-espèce « *rupestris* », propre aux montagnes d'Europe centrale et occidentale, et pour le lagopède alpin, deux sous-espèces, « *pyrenaicus* » dans les Pyrénées, « *helveticus* » dans les Alpes.

Un oiseau de la famille des phasianidés, la perdrix grise de montagne (*Perdix perdix hispaniensis*), est la plus méridionale des sous-espèces de perdrix grise, limitée aux montagnes des Pyrénées, du « Système Ibérique », et de la sierra Cantabrique, au sud du 45° parallèle. Son écologie d'oiseau des landes et pelouses supra forestières diffère notablement de celle de l'espèce type, qui est inféodée aux milieux agricoles de l'Europe moyenne et aux steppes d'Asie centrale, de part et d'autre du 50° parallèle.

À l'inverse des cinq espèces précédentes, pour un autre phasianidé, la perdrix bartavelle (*Alectoris Graeca*), les Alpes constituent la limite nord de l'aire de répartition. Elle est représentée dans ces montagnes par la sous-espèce « *saxatilis* », tandis que les autres populations de bartavelles utilisent des reliefs nettement plus méridionaux (Alpes Dinariques, Apennins, Balkans, monts Rhodopes, et Sicile). Du fait de la situation géographiquement marginale de ces espèces dans notre pays et dans l'hypothèse de la poursuite des changements climatiques en cours, on peut raisonnablement s'attendre à observer des modifications importantes de leur distribution, de leur dynamique de population, ou de leur écologie, de façon beaucoup plus marquée que si l'on se situait au cœur de leur aire de répartition.

D'autre part, elles sont remarquablement sédentaires (leurs capacités de dispersion n'excèdent pas quelques dizaines de km) et leurs exigences sont relativement strictes, au point de vue de la sélection des habitats de reproduction et d'hivernage : on peut donc légitimement supposer que les possibilités de substitution seront très réduites, tant au niveau de leurs aires de répartition que des sites vitaux qui pourraient être appelés à disparaître.

Ainsi, pour les raisons exposées ci-dessus, et grâce au fait qu'elles sont plus finement suivies que de nombreux autres taxons, ces espèces constituent des indicateurs très sensibles des conséquences des changements climatiques sur les écosystèmes montagnards.

Changements climatiques et oiseaux

Les oiseaux, comme tous les êtres vivants, subissent l'action du climat, qui s'exprime par les

conditions météorologiques et leurs variations intra et interannuelles ; leur morphologie, leur physiologie, leur comportement, la phénologie de leurs principales activités (reproduction, migration, recherche de zones d'hivernage...), la sélection de leurs habitats saisonniers sont autant de réponses à ces caractéristiques du climat. Ces caractères morphologiques et physiologiques, comme leurs « traits d'histoire de vie » sont le fruit de la pression de sélection exercée par les conditions environnementales, dont le climat en est une des principales composantes. Un changement du climat revient donc à un changement de la pression de sélection, et il est donc légitime de s'interroger, si l'on s'intéresse à la conservation des oiseaux, sur les conséquences de cette modification.

Il est hors de question de faire ici une revue complète de la question, tant elle est complexe et objet de très nombreuses études. Nous allons donc nous limiter à donner quelques points forts relevés dans la littérature scientifique.

Y a-t-il un impact des changements climatiques sur la phénologie chez les oiseaux ?

Grâce à une analyse bibliographique, Crick (2004) montre qu'il existe déjà chez les oiseaux des preuves de changements de phénologie dans les dates de migration et de nidification, mais dont les conséquences sont mal connues. Selon l'espèce, on peut observer des réponses appropriées ou non, incluant l'absence de réponse et une disjonction phénologique (l'animal n'est plus synchrone avec son environnement). Selon cette analyse, il existe des facteurs extrinsèques et intrinsèques qui pourraient inhiber les adaptations au changement climatique. Sparks et Mason (2004) confirment qu'il existe beaucoup de données sur

les changements des dates d'arrivée des oiseaux migrateurs au printemps, mais peu sur les dates de départ en hivernage ; il analyse les premières arrivées et derniers départs des visiteurs d'hiver de certaines espèces, avec des résultats souvent contradictoires, ne permettant pas de conclure.

Au sujet de la reproduction, Visser *et al.* (2004) montrent que les changements climatiques en cours conduisent à une avance de la phénologie printanière du cycle de reproduction ; il n'y a pas de raison *a priori* de penser que les composants de la chaîne alimentaire varieront au même rythme. Ce glissement différentiel pourrait donc conduire plusieurs espèces à pondre au mauvais moment (phénomène d'asynchronie). Les conséquences pour les espèces seront d'autant plus graves que la sélection évolutive, qui conduira à modifier la date de début de la reproduction d'une façon plus opportune, s'effectuera avec un temps de latence prolongé.

Quels effets peut-on attendre sur les oiseaux dont la phénologie est sous l'influence de la photopériode ?

Chez les oiseaux, la photopériode est le facteur le plus important pour synchroniser la reproduction, la mue, la migration, avec les fluctuations saisonnières récurrentes des conditions environnementales (Coppack et Pulido, 2004). Selon ces auteurs, les changements d'environnement causés par l'homme peuvent affecter les oiseaux répondant à la photopériode de deux façons : 1- la photopériode peut devenir un mauvais prédicteur des conditions favorables, si la relation synchrone entre les ressources dépendantes de la température et la longueur du jour change ; 2- certaines espèces pourront se voir contraintes de modifier leur répartition, pour rester à des latitudes où le climat leur est favorable,

avec, comme première conséquence, des difficultés pour ces espèces de trouver de nouveaux habitats favorables ; en outre, elles s'exposeront à de nouvelles conditions de photopériode. On s'attend dans les deux cas à ce que les oiseaux répondent par une voie adaptative, et que la réponse photopériodique elle-même soit la cible de la sélection. Ainsi, certaines espèces pourront s'adapter à ces changements, mais à la seule condition que la sélection génétique d'oiseaux adaptés aux nouvelles conditions intervienne suffisamment rapidement.

Comment les changements climatiques pourront-ils agir sur la dynamique des populations d'oiseaux ?

Saether *et al.* (2004) analysent l'effet des changements du climat sur la dynamique des populations d'oiseaux. Selon eux, deux hypothèses sont proposées dans la littérature pour expliquer à quelle période de l'année un changement du climat aura le plus fort effet sur les fluctuations des populations : une première propose que les fluctuations sont étroitement reliées aux variations du climat hors de la période de reproduction (hivernage), les conditions météo jouant alors un rôle déterminant sur le nombre d'oiseaux survivant durant cette période critique de l'année. La seconde hypothèse prédit que les variations de la taille des populations sont reliées au temps qu'il fait durant la saison de reproduction, parce qu'il influencera le recrutement pour l'année suivante. L'examen de ces deux hypothèses conduit les auteurs à la conclusion que la première est plus adaptée aux espèces d'oiseaux nidicoles de l'hémisphère nord tempéré, et qu'au contraire, les effets du temps durant la saison de reproduction affecteront plutôt les espèces nidifuges, dont beaucoup d'espèces des régions arides.

Que peut-on attendre comme conséquence sur les aires de répartition des oiseaux, et la structure de leurs communautés ?

Böhning-Gaeze et Lemoine (2004) ont publié une revue sur les effets du changement global sur la taille et la position des aires de répartition, ainsi que sur la richesse et la composition des communautés d'oiseaux. Ils ont trouvé de nombreuses preuves que les aires de répartition sont limitées par des facteurs climatiques, avec une limite nord le plus souvent fixée par des facteurs abiotiques tels que les basses températures. Les limites sud peuvent être déterminées par des facteurs climatiques tels que la chaleur, en contrées arides, ou par des facteurs biotiques dans des régions plus humides. Pour les communautés, la richesse est mieux prédite par des mesures de la température ambiante aux hautes latitudes, et par des variables reliées à la présence de l'eau aux latitudes chaudes. Les modèles prédisant des modifications d'aire dues aux changements climatiques montrent des réponses variables selon l'espèce, avec cependant des contractions d'aires plus fréquentes que des extensions. Des glissements d'aire ont été observés en région tempérée avec glissement vers le nord, et pas de changements notables des limites sud. Des déplacements vers le haut ont été notés dans des montagnes tropicales. Pour les communautés, les modélisations les plus récentes prédisent un enrichissement pour les latitudes nordiques et les hautes altitudes, et un déclin de la richesse en zone aride. Avec la montée des températures en hiver, une baisse du nombre d'espèces migratrices a été prédite et même observée dans certains cas. Les conséquences les plus notables du changement de climat en terme de conservation seront donc de très forts risques pour les espèces

de milieux arides, des mouvements d'espèces en dehors des aires protégées, et l'augmentation de zones de conflit avec les activités humaines.

Quels sont les grands besoins en matière de recherches dans ce domaine ?

Moller *et al.* (2004) font un point des recherches en la matière et de leurs lacunes : beaucoup d'études sont basées sur les passereaux des zones tempérées de l'hémisphère Nord, et il est nécessaire d'étudier d'autres groupes et d'autres zones. Les simulations en matière de changements climatiques concordent dans la prédiction de l'augmentation de la fréquence et de l'amplitude des phénomènes extrêmes, mais l'impact de ces derniers est peu étudié. À l'intérieur des communautés, les relations inter et intraspécifiques peuvent changer en fréquence et intensité parce que l'abondance de certaines espèces peut changer, mais aussi parce que l'abondance des parasites et prédateurs peut changer. Les rôles relatifs de la plasticité phénotypique (1) et des changements de la micro-évolution comme mécanisme en réponse aux conditions environnementales demandent à être confirmés. Des études doivent encore être conduites sur les facteurs écologiques prédisant les différences de réponses entre espèces au changement climatique. Les auteurs suggèrent d'utiliser le gradient latitudinal, souvent noté sur le phénotype, comme modèle naturel pour avoir un aperçu des effets du changement climatique sur les oiseaux.

Le cas des galliformes vivant dans des milieux au climat extrême

Les galliformes, et les tétraonidés en particulier, vivant dans des habitats au climat extrême (zones arctiques, hautes montagnes, zones à haut indice de continenta-

Glossaire

- (1) **Plasticité phénotypique** : le phénotype est l'ensemble des caractères morphologiques et physiologiques d'un organisme vivant, qui résulte de l'interaction entre son génotype et le milieu dans lequel il vit. Il fait preuve chez les oiseaux d'une relative plasticité, variable d'une espèce à l'autre, sous l'influence tant des variations génotypiques qu'environnementales.
- (2) **Hyporachis** : sous-plume duveteuse qui double les plumes de couverture de certains groupes d'oiseaux (tétraonidés, phasianidés, falconiformes).
- (3) **Tarse** : partie des pattes située immédiatement en amont des doigts.
- (4) **Stochasticité environnementale** : se dit des processus de l'environnement qui ne sont soumis qu'au hasard et qui font l'objet d'une analyse statistique ; les variables météorologiques sont souvent considérées comme un élément important de cette stochasticité.

lité) présentent de remarquables adaptations anatomiques, physiologiques et comportementales à ces conditions environnementales : des plumes doublées d'un hyporachis (2), des tarse (3) voire des doigts emplumés, des appendices cornés sur les doigts faisant fonction de raquettes à neige, une physiologie digestive qui les rend aptes à digérer des végétaux fortement celluloseux, la capacité de s'enfouir sous la neige pour limiter les déperditions de chaleur. Ce haut degré de spécialisation est associé avec des stratégies démographiques souvent adaptées au contexte local.

D'une façon schématique, les populations de ces oiseaux qui vivent en milieu arctique subissent un climat d'une extrême rigueur, mais très prévisible, et une saison de végétation très courte ; à l'opposé, le climat des hautes montagnes est caractérisé par une rudesse moindre, mais avec une imprévisibilité beaucoup plus grande, et donc une amplitude considérable des phénomènes extrêmes.

Ainsi, comme les météorologues observent que dans les zones au climat extrême, le changement climatique se traduit par une augmentation de la variabilité des phénomènes météorologiques (Karl *et al.*, 1995 ; Beniston, 1997),

il est légitime de poser l'hypothèse que des modifications sensibles et rapides de ces conditions pourront avoir des conséquences importantes pour ces espèces. Différentes études récentes ou en cours ont pour objet de confronter la démographie de ces espèces en milieu arctique et en milieu montagnard, parce que cette confrontation permet d'en déduire un certain nombre de prédictions sur l'impact du changement climatique sur les galliformes dans ces deux milieux. Les quelques exemples qui suivent tendent à illustrer cette hypothèse.

Le cas des tétras-lyres alpins et scandinaves

En réponse à l'opposition des contextes arctique et alpin, Zbinden et Salvioni (2004) montrent, en comparant des traits de vie des populations de tétras-lyre des Alpes et de Finlande, que la variable climatique déterminante de la reproduction en zone boréale est la précocité du printemps, qui permet aux poules de disposer d'une nourriture riche avant la ponte, et de produire des œufs de bonne qualité ; par la suite, un été généralement chaud et sec permet une bonne survie des poussins. La situation alpine est inverse : la nourriture printanière des poules n'est pas un facteur limitant, car la phase de réchauffement printanier conditionnant la croissance des plantes dure près de 2 mois ; par



J. Guillet, photographe

Lagopède alpin

chasse. Chez le lagopède des saules, les modélisations conduites par ces auteurs suggèrent que tout changement dans la survie des juvéniles devrait avoir un impact prépondérant dans le taux d'accroissement des populations ; en conséquence, un processus climatique qui réduirait la fécondité annuelle de cette espèce devrait avoir un impact plus grand sur la viabilité de ses populations. En termes d'actions de gestion conservatoire de nos populations montagnardes de lagopèdes, cette confrontation permet de proposer aux gestionnaires de mettre l'accent en priorité sur tout ce qui peut favoriser la survie des adultes (réduction des causes de mortalité non naturelles, telles que chasse, collision avec les câbles...).

contre, les étés présentent une grande variabilité, en termes de fraîcheur et d'humidité, et induisent des variations interannuelles importantes dans la mortalité des poussins. En conséquence, la démographie de l'espèce sera particulièrement affectée, en milieu arctique, par les évolutions climatiques printanières et, en zone alpine, par celles de l'été. En termes d'actions conservatoires, cela revient à dire qu'à défaut de pouvoir agir sur le climat, les efforts devront porter en zone alpine sur la qualité des habitats de nichées, pour limiter les risques de dégradation du taux de survie.

Le cas des lagopèdes en Amérique du nord

Sandercock et al. 2005, ont comparé la démographie de deux espèces de lagopèdes, le lagopède des saules (*Lagopus lagopus*), d'écologie arctique et subalpine, et le lagopède à queue blanche (*Lagopus leucurus*), d'écologie alpine. La démographie de cette dernière espèce est marquée par une forte survie des adultes, qui compense la faiblesse des performances reproductrices. Ces taux

de survie élevés seraient en mesure de protéger l'espèce des effets potentiels du changement climatique sur la fécondité, mais la rendraient, en revanche, très sensible aux effets des facteurs de mortalité des adultes, tels que la

Le cas du lagopède alpin en France

Les caractéristiques démographiques des populations de lagopède alpin en France se rapprochent de celles des populations de lagopède à queue blanche évoquées précédemment. Aussi bien

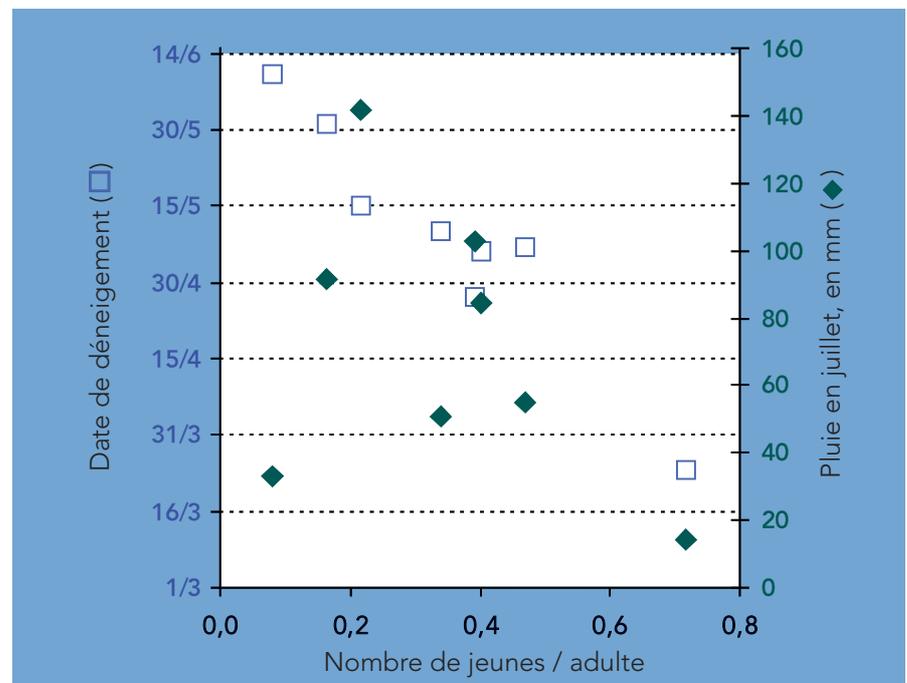


Fig. 1 : relation entre les hauteurs de pluie de juillet, la date de déneigement et la réussite de la reproduction du lagopède alpin observée de 1997 à 2004 sur le massif du Canigou (66)

On a noté, à la verticale du taux de réussite observé pour une saison donnée, la date de déneigement et la hauteur de pluie correspondantes.

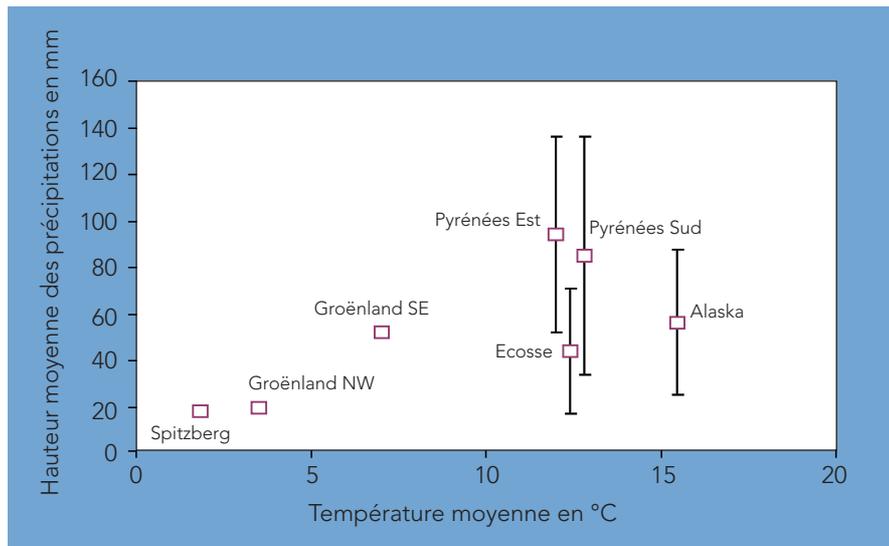


Fig. 2 : valeurs moyennes des températures et hauteurs de précipitation en période d'éclosion (juin ou juillet selon les localités) dans différentes régions occupées par le lagopède alpin

Remarque le gradient depuis les climats froids et secs de l'Arctique vers les climats plus chauds et plus humides de l'étage alpin des Pyrénées. L'amplitude de variation des hauteurs de précipitation a été notée (trait noir) lorsque cette information était disponible.

dans les Alpes que dans les Pyrénées, la démographie du lagopède alpin se caractérise par des taux de survie élevés et par une faible productivité (Novoa et al., 2005).

Dans les Pyrénées, on a pu montrer que le déterminisme de la réussite de la reproduction dépend à la fois de la précocité du déneigement au printemps qui favorise les conditions d'alimentation des poules avant la ponte, et des hauteurs de pluie dans les jours qui suivent les éclosions (figure 1). La variabilité de ces deux paramètres en zone alpine pourrait expliquer la fréquence des échecs de reproduction.

Un parallèle peut être fait entre les différences démographiques relevées entre espèces de lagopèdes en Amérique du Nord (Sandercock et al. 2005), et celles observées entre les populations de lagopède alpin tout au long du vaste gradient latitudinal occupé par l'espèce. Par exemple, la faible productivité des populations de lagopède alpin en France contraste avec celle plus élevée des populations septentrionales. Ces différences de

« traits d'histoire de vie » pourraient être liées aux différences climatiques entre les habitats arctiques et alpins occupés par l'espèce. La figure 2 illustre les conditions moyennes de température et de précipitations régnant au moment des éclosions dans différentes régions habitées par le lagopède alpin. Cette figure suggère qu'il existe un gradient depuis les milieux arctiques (froids et secs) jusqu'aux habitats plus méridionaux de l'étage alpin des Pyrénées (chauds et humides). De plus la variabilité des précipitations semble relativement importante dans les milieux alpins illustrant une fois de plus la stochasticité environnementale (4) de ce type habitat. Étant donné qu'un des effets des changements climatiques pourrait être une augmentation de la variabilité des phénomènes météorologiques, les conséquences sur la productivité des populations de lagopède alpin pourraient être encore plus marquées dans le futur.

Sur un autre plan, le réchauffement climatique actuellement en cours se traduira progressive-

ment par un relèvement altitudinal des étages de végétation en montagne avec comme conséquence directe pour le lagopède alpin une réduction des habitats favorables à l'espèce. Si cette hypothèse de perte d'habitat paraît assez plausible, il est difficile de prédire les effets d'une élévation de la température sur l'écophysiologie de l'espèce tant ce champ d'investigation a été délaissé. Pour les espèces arctico-alpines, les questions de régulation homéothermique ont été souvent abordées sous l'angle de lutte contre les températures froides, mais l'effet d'une élévation anormale des températures pourrait être tout aussi pénalisant pour ces espèces.

Le cas des perdrix bartavelles dans les Alpes du sud

Bernard-Laurent et Léonard (2000), constatant après 1994 une chute des effectifs de populations sud alpines de perdrix bartavelles suivies depuis plus de 20 ans, ont testé l'hypothèse que cette chute pouvait être expliquée : 1- par des accidents climatiques, tels que des hivers catastrophiques qui limiteraient la nourriture au point de réduire la survie hivernale des oiseaux, et 2- par des mauvaises conditions météorologiques en juin et juillet qui seraient préjudiciables à la production de jeunes. Pour vérifier la vraisemblance de cette double hypothèse, les auteurs ont effectué une première modélisation des variations d'effectif, en appliquant les paramètres démographiques réellement mesurés sur une population des Alpes maritimes. Cette première modélisation a montré que le taux de survie des femelles juvéniles et la fécondité contribuaient de façon prépondérante au taux de multiplication. Dans un deuxième modèle, prenant en compte cette fois la stochasticité environnementale (variabilité climatique interannuelle), trois scénarios ont été testés : le premier, tablant sur l'hypo-

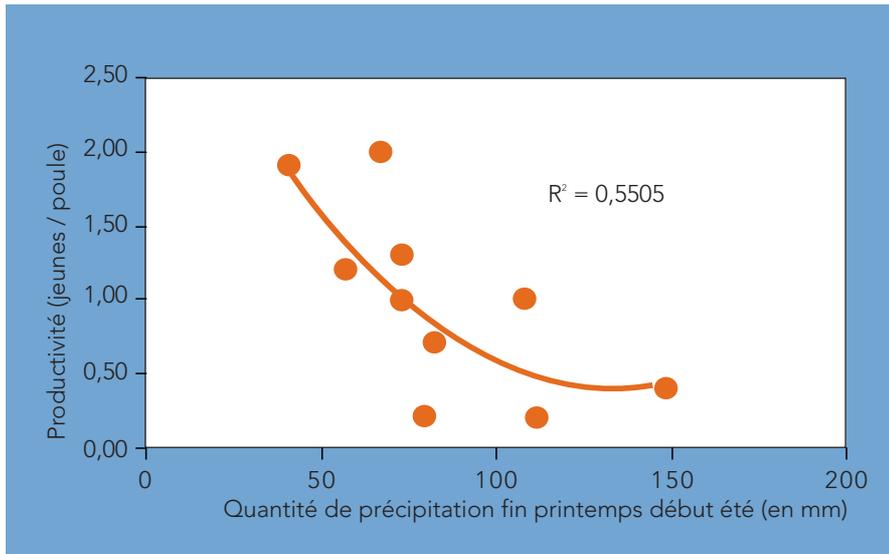


Fig. 3 : relation entre succès de la reproduction du grand tétras dans les Pyrénées et quantité de précipitations tombés en période de reproduction

thèse d'une fréquence d'hivers catastrophiques de 10 %, entraînait une réduction du taux de survie de 50 % au cours de ces années. Le deuxième a pris en compte les fréquences réellement observées d'années de bonne, moyenne, ou mauvaise reproduction ; un troisième scénario a pris en compte simultanément les deux formes de variabilité (c'est-à-dire celle réellement observée pour les hivers, et celle réellement observée pour la reproduction). C'est ce troisième scénario qui a permis d'obtenir le taux d'accroissement le plus proche de celui observé à partir des données de comptage. Cette étude confirme que la variabilité environnementale peut être un facteur important pour expliquer l'évolution des populations.

Le cas du grand tétras dans les Pyrénées

Dans les Pyrénées, Ménoni *et al.* (2005) ont modélisé la dynamique des populations du grand tétras, à partir des données d'effectifs estimés grâce à diverses enquêtes, et au travail de l'Observatoire des galliformes de montagne. Ce travail a été conduit sur les poules, étant donné le comportement reproducteur non monogame de cet oiseau. L'effectif de poules est

affecté chaque année par 4 grands processus :

- une reproduction alimentant la classe immature selon un taux de fécondité variable dans le temps ;
- des mortalités naturelles, et d'autres dues à la chasse ou aux collisions avec les câbles, qui retranchent des individus dans les deux classes ;
- l'effectif survivant n'alimente alors que la classe adulte à hauteur du taux de survie ;
- une émigration et une immigration qui concernent les classes

immatures des entités spatiales voisines.

Or, chez cette espèce, la reproduction est éminemment fluctuante ; elle peut varier, d'une année à la suivante, de 0,1 à 2,5 jeunes par poule à la fin août, et l'on a établi que ces fluctuations étaient étroitement corrélées négativement aux hauteurs de précipitation de la fin du printemps et du début de l'été, période qui correspond à la période de reproduction (figure 3).

D'autre part, grâce à un modèle construit par Météo-France, nommé Safran, on a pu reconstituer les conditions météorologiques sur tous les sites d'échantillonnage des populations, pour les 35 dernières années, durant la période de reproduction. Cela a permis de simuler les variations de la reproduction sur tous ces sites par celle de cette variable météorologique (quantité de précipitations tombées durant la période de reproduction). Or, les données de Météo-France indiquent une tendance significative à la hausse des précipitations durant cette période critique (figure 4).

La figure 5 montre la prédiction obtenue par la modélisation, au

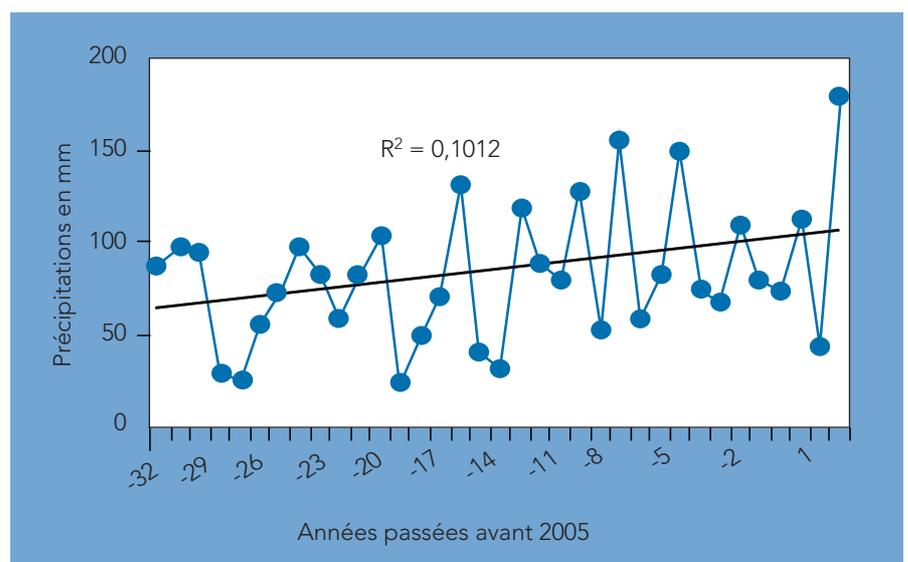


Fig. 4 : évolution de la quantité de précipitation tombée en période de reproduction du grand tétras durant les 35 dernières années, dans la partie est des Pyrénées françaises

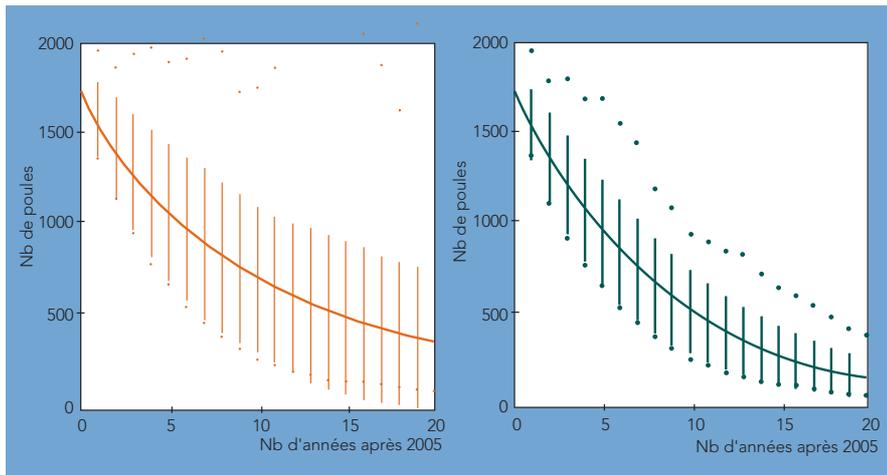


Fig. 5 : évolution des effectifs de poules de grand tétras dans les Pyrénées, après 1 000 simulations, pour les 20 prochaines années, dans le scénario à climat constant (à gauche), ou de poursuite tendancielle de l'augmentation des précipitations printanières (à droite)

Les barres verticales englobent l'amplitude prise par la totalité des simulations, et la courbe représente la valeur moyenne de l'ensemble des simulations

terme de 20 ans, selon deux scénarios : le premier qui est construit à conditions climatiques constantes ; pour le second, l'on a prolongé la tendance observée durant les 35 dernières années. Dans les deux cas, cette modélisation prédit une régression importante des populations, même s'il ne faut pas accorder une importance excessive à l'effectif exact prédit dans vingt ans, du fait de la sensibilité du modèle à de faibles erreurs d'estimation des paramètres. Il apparaît aussi claire-

ment que le second scénario aurait des conséquences nettement aggravantes pour les populations pyrénéennes de grand tétras.

Ainsi, ce travail suggère que les conditions météorologiques sont un facteur limitant de la reproduction du grand tétras, dont le niveau actuel n'est pas suffisamment élevé pour compenser les pertes subies par les populations. La validité de ce modèle a pu être évaluée en l'appliquant aux popula-

tions telles qu'elles étaient il y 10 ans, et en comparant l'effectif actuel observé à l'effectif prédit : l'on voit sur l'exemple de la figure 6 qu'il existe une bonne concordance entre effectif prédit et observé.

Conclusions

L'ensemble des analyses bibliographiques citées et les cas d'études exposés comme exemples suggèrent que les populations d'oiseaux répondent démographiquement à la variabilité du climat ; on a pu le montrer dans les écosystèmes montagnards, ou par les comparaisons des écosystèmes arctiques et montagnards. D'après différentes simulations, les effets des changements climatiques en cours risquent d'avoir plus d'impacts négatifs que positifs, en particulier pour les galliformes de montagne. Ils sont en effet susceptibles de modifier les aires de répartition et les habitats, d'affecter les paramètres démographiques en diminuant le taux de survie des adultes ou le succès de la reproduction, et de provoquer des dérèglements phénologiques. Par ailleurs les changements climatiques agissent aussi sur les cortèges d'espèces, dont les relations interspécifiques seront aussi modifiées : comme il est encore très difficile de disposer des scénarios climatiques les plus vraisemblables, toutes les conséquences de ces changements sont encore loin d'être parfaitement appréhendées. Elles ne peuvent être approchées que par des simulations, qui supposent un rapprochement des équipes de biologistes et de météorologues. Nos premiers résultats sur les galliformes de montagne suggèrent que ces oiseaux sont de bons indicateurs de ces phénomènes (en tout cas pour la montagne), susceptibles de montrer des réactions démographiques à court terme ; c'est pourquoi, il est important de continuer les recherches sur la dynamique de leurs populations, pour proposer des mesures conservatoires effi-

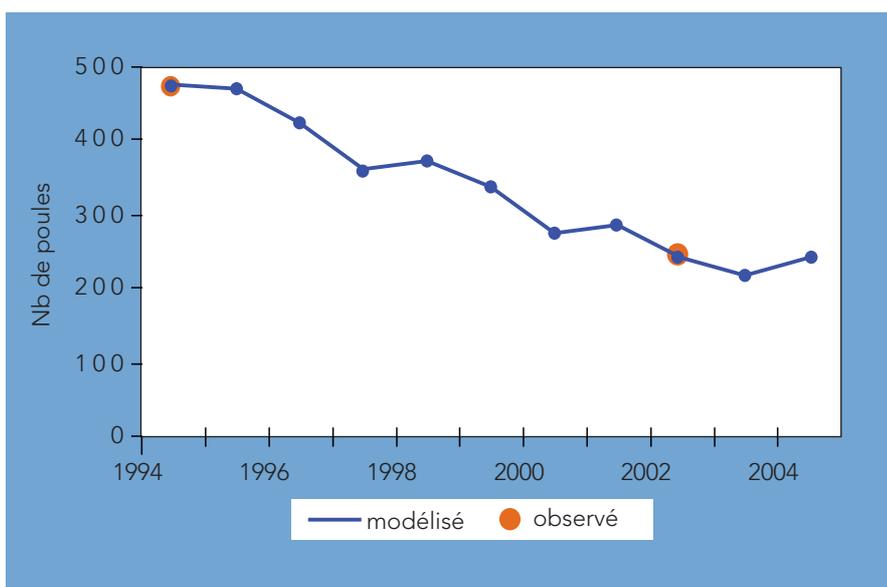


Fig. 6 : trajectoire modélisée de l'effectif des poules de grand tétras des Pyrénées atlantiques, comparée à la taille des populations estimée d'après des données de terrain.



E. Menoni, ONCFS

Grand tétras

caces, tenant compte des changements attendus dans les conditions environnementales, dont le climat.

Emmanuel MENONI
Claude NOVOA

ONCFS, CNERA Faune de montagne
Montpellier
cnerafm@oncfs.gouv.fr

Bibliographie

BENISTON M., 1997. Variations of snow depth and duration in the Swiss Alps over the last 50 years: links to changes in large-scale climatic forcings. *Climatic Change*, vol. 36, n° 3-4, pp. 281-300

BERNARD-LAURENT A., LÉONARD Y., 2000. Vulnerability of an alpine population of rock partridge (*Alectoris graeca saxatilis*) to climatic events: evaluation with deterministic and stochastic models. *Game and Wildlife Science*, vol. 17, n° 2, pp. 63-79

BÖHNING-GAEZE K., LEMOINE N., 2004. Importance of climate change for the ranges, communities and conservation of birds. *In Birds and climate change* (ed. A.P. Moller, W. Fiedler, P. Berthold), Coll. *Advances in Ecological Research*, n°35, Amsterdam : Elsevier, pp. 211-236

COPPACK T., PULIDO F., 2004. Photoperiodic response and the

adaptability of avian life cycles to environmental change. *In Birds and climate change* (ed. A.P. Moller, W. Fiedler, P. Berthold), Coll. *Advances in Ecological Research*, n°35, Amsterdam : Elsevier, pp. 132-150

CRICK H.Q.P., 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis*, n°146 (suppl.1), pp. 48-56.

KARL R., KNIGHT R.W., *et al.*, 1995. Trends in high-frequency climate variability in the twentieth century. *Nature*, vol. 377, n° 6546, pp. 217-219

MENONI E., BEAUVOIS A., NOILHAN J., DEFOS DU RAU P., 2005. Capercaillie Tetrao urogallus aquitanicus population dynamic in the Pyrenees: what is the impact of hunting and of climate change ? Xth international Grouse Symposium, 26-30th September 2005, Luchon, France (communication)

MOLLER A.P., BERTHOLD P., FIEDLER W., 2004. The challenge of future research on climate change and avian biology. *In Birds and climate change* (ed. A.P. Moller, W. Fiedler, P. Berthold), Coll. *Advances in Ecological Research*, n° 35, Amsterdam : Elsevier, pp. 237-245

NOVOA C., ELLISON L., DESMET J.F., MIQUET A., SENTILLES J.,

SARRAZIN F., 2005. Lagopède alpin : démographie et impact des activités humaines. Convention MEDD-ONCFS 2002-2004, rapport final. 48 p., ann.

SAETHER B.E., SUTHERLAND W.J., ENGEN S., 2004. Climate influence on avian population dynamics. *In Birds and climate change* (ed. A.P. Moller, W. Fiedler, P. Berthold), Coll. *Advances in Ecological Research*, n° 35, Amsterdam : Elsevier, pp. 186-209

SANDERCOCK B.K., MARTIN K., HANNON S.J., 2005. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: population models for arctic and alpine ptarmigan. *Oecologia*, vol. 146, n° 1, pp. 13-34

SPARKS T.H., MASON C.F., 2004. Can we detect change in the phenology of winter migrant birds in the UK? *Ibis*, vol. 146, suppl. 1, pp. 57-60

VISSER M.E., BOTH C., LAMBRECHTS M.M., 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *In Birds and climate change* (ed. A.P. Moller, W. Fiedler, P. Berthold), Coll. *Advances in Ecological Research*, n°35, Amsterdam : Elsevier, pp. 89-110

ZBINDEN N., SALVIONI M., 2004. Bedeutung der Temperatur in der frühen Aufzuchtzeit für den Forpflanzungserfolg des Birkhuns Tetrao tetrix auf verschiedenen Höhenstufen im Tessin, Südschweiz. (The importance of temperature during early chick-rearing period for the reproductive success of Black Grouse Tetrao tetrix at different altitude levels in the Ticino, southern Swiss Alps.). *Der Ornithologische Beobachter*, n° 101, pp. 307-318

Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100

Les travaux présentés ici, et notamment la carte d'évolution de l'aire climatique potentielle du hêtre sous l'effet du changement climatique, ont été largement diffusés, repris et commentés. Les réactions que ces résultats soulèvent ont souvent nui à une bonne perception de leur portée et de leurs limites, très clairement exposées par les auteurs. (Re)penchons-nous à tête reposée sur ce travail de modélisation dont les résultats nous interpellent.

Jusqu'à une époque récente, les cartes de répartition des espèces végétales en France étaient relativement grossières : par exemple, les cartes de *Flora Europaea*, sont établies selon une maille de 50 km de côté ; celles de l'Atlas partiel de la flore de France (Dupont, 1990) selon une maille de 20 km. Grâce aux données de l'Inventaire forestier national (IFN), nous disposons depuis peu d'une cartographie précise (environ 1 point de relevé pour 130 ha de forêt) de la plupart des espèces forestières en France. Notre étude s'est donc appuyée sur ces données : nous avons utilisé les cartes de répartition de 67 essences ligneuses relevées sur 104 259 points de sondage de l'IFN entre 1985 et 2001.

De la même façon, les données climatiques de base sont maintenant disponibles à une échelle fine (1 km) sur tout le territoire, grâce à Météo-France (modèle AURELHY). Ces données concernent les températures, précipitations et nombres de jours de gel et correspondent aux normales mensuelles calculées sur la période 1961-1990. Des cartes de rayonnement solaire décadaire issues d'observations satellite sur la période 1996-2002 ont également été utilisées. À par-

tir de ces données, plusieurs descripteurs ont été calculés comme l'évapotranspiration potentielle (ETP) ou le déficit pluviométrique (égal à la différence précipitations - ETP).

Méthodes de caractérisation des aires de répartition actuelles des espèces

Deux approches ont été suivies pour caractériser les aires de répartition actuelles des différentes essences. Dans un premier temps, les aires climatiques potentielles sont calculées par régression : pour chaque essence, on recherche le modèle statistique expliquant au mieux la présence et l'absence de l'espèce à partir des variables climatiques disponibles. Trois exemples sont présentés ici : chêne vert, hêtre et sapin. Dans un second temps, les cartes individuelles de répartition des espèces sont regroupées en 8 ensembles chorologiques (par exemple essences méditerranéennes, essences montagnardes, etc.).

Les modèles individuels de répartition des essences et le modèle biogéographique actuels étant connus, nous avons remplacé les variables climatiques actuelles par leurs valeurs moyennes futures calculées pour les périodes 2020-

2049 et 2070-2099, à partir des sorties du scénario ARPEGE-B2 de Météo-France.

Résultats pour trois essences forestières

La figure 1 présente l'exemple du **chêne vert**. L'évapotranspiration potentielle du mois de juillet est la variable la plus corrélée à la présence du chêne vert et permet de bien identifier l'ensemble des relevés de la bordure méditerranéenne. L'introduction de l'amplitude thermique annuelle et du nombre de jours de gel avec températures inférieures à -10°C (effet négatif des deux variables) permet de pondérer la présence du chêne vert dans les Alpes du Sud et de bien simuler sa présence sur le littoral atlantique. Avec ces trois variables le modèle permet de reclasser correctement plus de 70 % des points IFN où l'espèce est présente aujourd'hui. En 2100 la niche climatique du chêne vert pourrait dépasser la latitude de la Loire (figure 1C).

Le cas du **hêtre** est présenté sur la figure 2. La présence du hêtre est très fortement et négativement corrélée à l'augmentation des déficits pluviométriques cumulés de juin et juillet. Avec cette seule variable, la présence du hêtre est

reproduite sur la totalité du territoire sauf en région méditerranéenne. Ce résultat statistique est concordant avec ceux obtenus dans d'autres études. L'analyse climatique de la croissance du hêtre sur les plateaux calcaires de Lorraine (Badeau, 1995 ; Granier et al., 1995) a montré que près de 70 % de la variance interannuelle des accroissements pouvait être expliquée par les déficits hydriques de juin, juillet et août de l'année en cours et de l'année précédente. L'analyse des causes des variations de l'état des cimes a par ailleurs confirmé l'importance des stress hydriques estivaux dans les fluctuations interannuelles des pertes foliaires du hêtre avec un effet différé d'un an (Badeau et Bréda, 1997). L'introduction des températures maximales d'octobre permet de mieux limiter la présence du hêtre sur la côte atlantique et dans la vallée de la Garonne et d'augmenter les seuils de probabilité de présence pour le Nord, la Bretagne et la Normandie. Le modèle logistique à deux variables permet de prédire plus de 80 % des points où l'espèce est réellement présente, pour des seuils de probabilité supérieurs ou égaux à 0,3. Partout ailleurs, c'est-à-dire à des seuils de probabilité inférieurs à 0,3 (couleurs bleues sur les cartes), le hêtre est beaucoup moins représenté dans les milieux forestiers inventoriés par l'IFN mais n'en est pas exclu. À l'inverse du chêne vert, l'aire de répartition potentielle du hêtre en 2100 serait en forte régression et confinée au quart Nord-Est et aux régions de montagne.

Comme pour le hêtre, la présence du **sapin** (figure 3) est fortement corrélée aux déficits pluviométriques cumulés cette fois sur les mois d'avril, mai et juin. Comme dans le cas du hêtre, ce résultat est concordant avec l'analyse des variations interannuelles de la croissance radiale du sapin dans le Jura et les Vosges (Becker 1989 ;

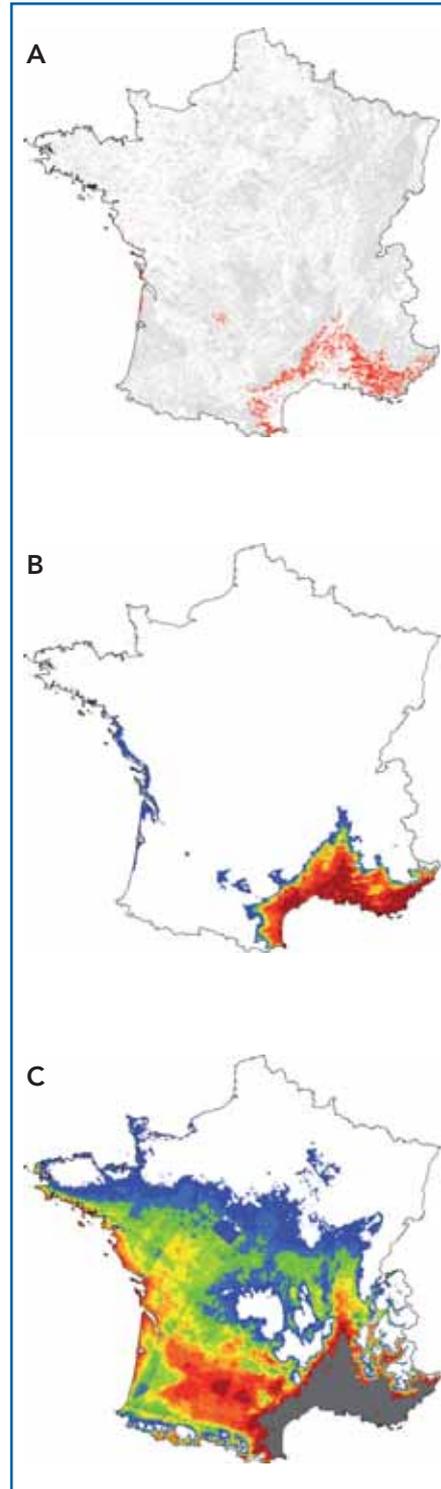


Fig. 1 : A - répartition du chêne vert observée par l'IFN ;
 B - modélisation de l'aire actuelle de répartition du chêne vert ;
 C - extrapolation de l'aire de répartition du chêne vert en 2100

(la couleur grise indique une zone où les paramètres climatiques futurs sont au-delà de la gamme actuelle).

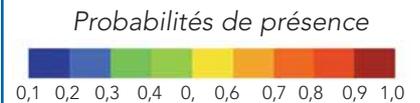
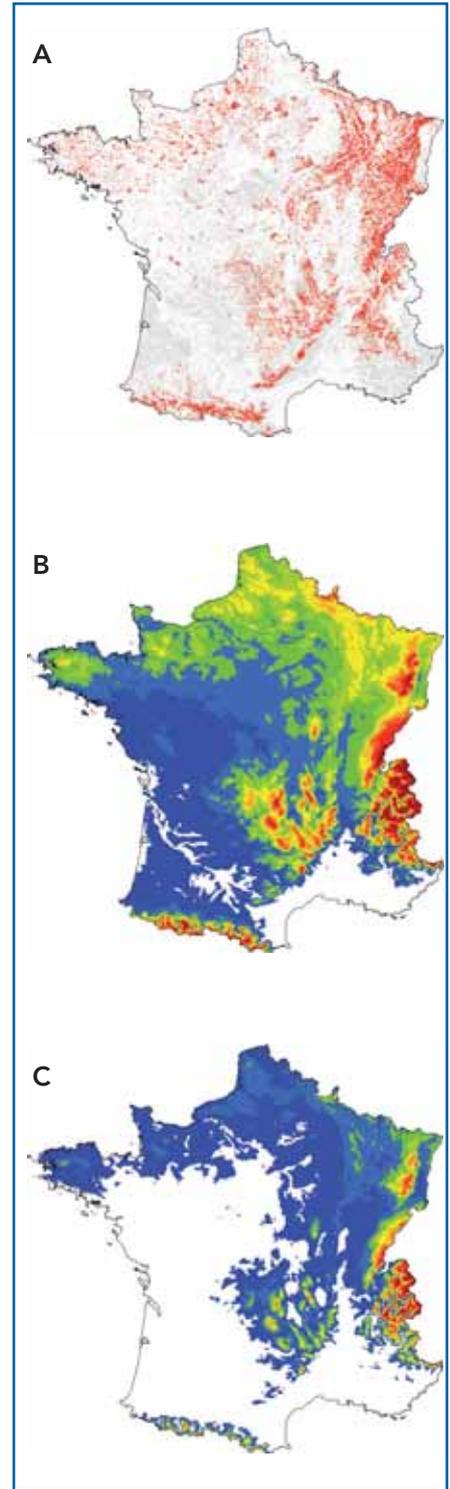


Fig. 2 : A - répartition du hêtre observée par l'IFN ;
 B - modélisation de l'aire actuelle de répartition du hêtre ;
 C - extrapolation de l'aire de répartition du hêtre en 2100.

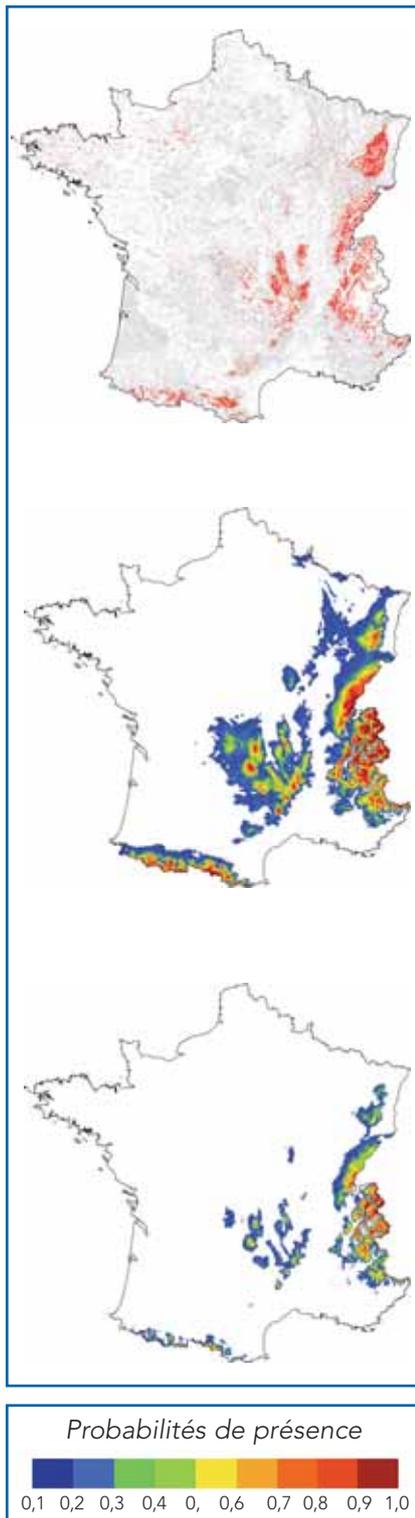


Fig. 3 : A - répartition du sapin observée par l'IFN ;
 B - modélisation de l'aire actuelle de répartition du sapin ;
 C - Extrapolation de l'aire de répartition du sapin en 2100.

Bert, 1992). Dans ces deux études, l'importance des bilans hydriques du début de saison (mai et juin des années n et $n-1$) sur l'élaboration du cerne a bien été mise en évidence. L'introduction du nombre de jours de gel de janvier améliore le modèle dans les régions Bretagne et Normandie. L'augmentation de la fréquence des gelées permet une meilleure adéquation du modèle aux données dans toute la moitié sud de la France, notamment les Pyrénées-Atlantiques, le Vaucluse, les Alpes-de-Haute-Provence et les Alpes-Maritimes. Cette variable est par ailleurs concordante avec le caractère montagnard de l'espèce. Les prévisions climatiques pour 2100 conduisent à une forte réduction de l'aire de répartition potentielle du sapin, notamment aux plus basses altitudes.

Résultats pour les grandes régions biogéographiques

Les résultats précédents montrent qu'il est possible de calculer des modèles de présence / absence pour des espèces bien inventoriées par l'IFN. Cette approche individuelle trouve vite une limite pour des espèces peu présentes en forêt (donc peu observées par l'IFN), mais qui sont tout de même indicatrices de milieux méditerranéens, montagnards ou autres. Pour donner plus de poids à l'analyse statistique, leurs présences peuvent alors être regroupées par affinité chorologique (soit 8 groupes ; voir la définition en encadré).

La fonction discriminante retenue pour séparer les groupes d'espèces fait intervenir l'ETP de janvier, le rayonnement global de mai, juin et juillet, l'ETP de juin et juillet, la température moyenne de février et l'ETP de novembre. Appliquée à la maille AURELHY, cette fonction permet de calculer une prédiction de l'appartenance de chacun des 551 716 points de

la grille météorologique actuelle à l'un des groupes (figure 4A).

Sur la carte résultante, on distingue nettement une zone méditerranéenne (groupe 8), trois zones de montagne (groupes 1, 2 et 3), un ensemble aquitain (groupe 7a), un ensemble atlantique (groupe 6) et une zone nord-est plus continentale (groupe 4). Cette carte concorde donc, dans les grandes lignes, aux zones biogéographiques françaises (Goujon, 1932 in Grandjouan, 1982 ; Rameau et al., 2000).

Les figures 4B et 4C présentent les évolutions spatiales potentielles des différents groupes pour les périodes 2050 et 2100. Les plus fortes évolutions sont observées pour le groupe aquitain (17 % du territoire actuellement contre 46 % en 2100) et le groupe méditerranéen (9 % du territoire actuellement contre 28 % en 2100). Tous les autres groupes auraient tendance à régresser, notamment les groupes montagnards (groupes 1, 2 et 3) dont le total des surfaces passe de 16 % à 6 %.

Vers des modifications profondes ?

Nos résultats montrent que les prévisions du scénario ARPEGE de Météo-France conduisent à de fortes évolutions des aires potentielles de distribution des essences. Nous pourrions donc assister à de profondes modifications de nos paysages malgré un scénario plutôt « optimiste » de l'évolution du climat au cours du siècle à venir. En effet, le modèle utilisé prévoit une augmentation de + 2,5 °C en moyenne en 2100 alors que la gamme de variation de l'ensemble des modèles actuellement disponibles s'étend de + 1,5 °C à + 6,0 °C (GIEC, 2001).

Il reste encore beaucoup d'incertitudes sur le comportement des essences : quelles seront leurs capacités à migrer pour coloniser

Définition de 8 groupes biogéographiques d'espèces

Le **groupe 1** correspond à des « essences de l'étage sub-alpin » (*Pinus cembra*, *Pinus uncinata*, *Alnus viridis*, *Laburnum alpinum*, *Prunus brigantia*, etc.).

Le **groupe 2** rassemble des espèces essentiellement présentes à l'étage montagnard (*Acer opalus*, *Alnus incana*, *Euonymus latifolius*, *Hippophae rhamnoides*, etc.).

Le **groupe 3** correspond à des espèces communes à l'ensemble des régions de montagne et pouvant s'étendre à l'étage collinéen dans le quart nord-est de la France (*Abies alba*, *Picea excelsa*, *Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, *Sambucus racemosa*, *Laburnum anagyroides*, *Ulmus glabra*, etc.) ou ayant été introduites dans le Nord-Ouest (sapin et épicéa en particulier).

Le **groupe 4** est une extension du groupe 3. Il correspond à des espèces communes en montagne (jusqu'à l'étage montagnard) et très présentes en plaine dans la moitié nord de la France (*Fagus sylvatica*, *Acer platanoides* et *pseudoplatanus*, *Pinus sylvestris*, etc.).

Les espèces du **groupe 5** sont principalement collinéennes mais peuvent s'étendre jusqu'à l'étage montagnard. Elles sont toutes très communes sur une grande partie du territoire, sauf dans la région méditerranéenne (*Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Betula verrucosa* et *pubescens*, *Tilia cordata*, etc.).

Le **groupe 6** regroupe des espèces de l'étage collinéen, fréquentes dans le Sud et l'Ouest et plus rares dans le Nord et le Nord-Est (*Castanea sativa*, *Mespilus germanica*, *Frangula alnus*, etc.).

Le **groupe 7a** correspond à l'ensemble des espèces de la moitié ouest et pouvant s'étendre jusque dans le midi (*Pinus pinaster*, *Erica scoparia*, *Quercus pyrenaica*).

Le **groupe 8** rassemble l'ensemble des espèces méditerranéennes (*Juniperus oxycedrus*, *Pinus halepensis*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus*, etc.).

La pertinence de ces classements a été vérifiée et le déterminisme climatique de la répartition géographique de ces groupes confirmé par une analyse statistique. Nous avons alors recherché le modèle statistique séparant au mieux les 8 groupes d'espèces. Ce modèle a ensuite été appliqué aux 551 716 points de la grille météo AURELHY permettant ainsi de dessiner des zones biogéographiques particulières.

A – climat actuel

B – climat 2050

C – climat 2100

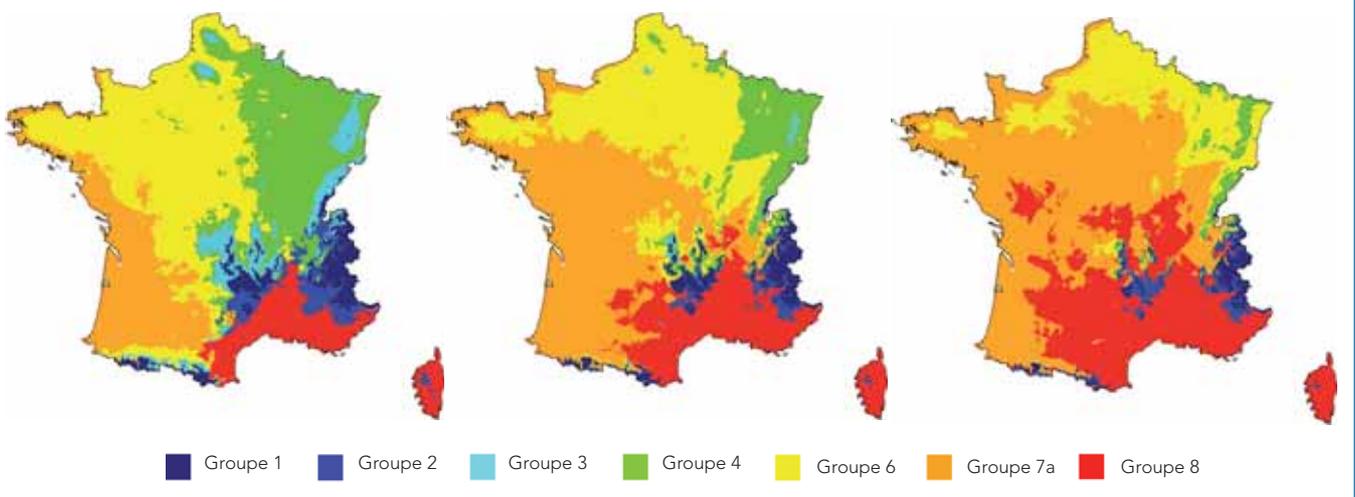


Figure 4 : répartition géographique de sept groupes biogéographiques estimée par analyse discriminante en fonction du climat actuel (A) et extrapolée aux climats futurs (B et C)

de nouvelles niches climatiques à un pas de temps de quelques dizaines d'années ? Seront-elles capables de s'adapter à la compétition avec de nouvelles espèces herbacées et ligneuses ? Quels seront les équilibres avec les nouveaux cortèges de pathogènes et de symbiotes ? Quel rôle jouera la variabilité génétique qui est très importante chez les arbres forestiers ? Pour toutes ces raisons, la prévision de l'issue exacte pour les forêts du changement climatique est encore hors de notre portée scientifique. Des recherches sont encore nécessaires pour améliorer nos connaissances à la fois par des approches expérimentales et des analyses de terrain à petite échelle.

Les modèles présentés ici restent donc de simples scénarios sans valeur prédictive, en particulier pour les forestiers. Cependant, ces résultats permettent de traduire, en termes plus concrets que des degrés sur un thermomètre, ce que représentent les modèles actuels de réchauffement climatique. Eu égard au pas de temps concerné (moins d'un siècle), nos résultats montrent surtout qu'il est urgent d'engager une réflexion approfondie sur les enjeux des changements globaux pour la foresterie française.

Vincent BADEAU

Jean-Luc DUPOUEY

UMR Écologie et Écophysio-
logie Forestière
INRA Nancy

Catherine CLUZEAU

Jacques DRAPIER

Inventaire forestier national
Échelon de Nancy

Contact : Vincent Badeau
badeau@nancy.inra.fr

Remerciements

Ce travail est un volet du projet CARBOFOR et s'inscrit dans le cadre du programme Gestion et Impacts du Changement Climatique coordonné par le ministère de l'Écologie et du Développement Durable. Il a été financé par le ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires Rurales et soutenu par le GIP Écofor.

Cet article a déjà fait l'objet d'une publication dans Forêt-entreprise n°162 – Avril 2005 (pp. 25-29)

Bibliographie

BADEAU V., 1995. Étude dendroécologique du hêtre sur les plateaux calcaires de Lorraine : influence de la gestion sylvicole. Thèse de Doctorat en Sciences et Techniques Biologiques, Biologie Forestière Nancy : Université Nancy I. 224 p.

BADEAU V., DUPOUEY J.L., CLUZEAU C., DRAPIER J., LE BAS C., 2004. Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises. In Rapport final du projet CARBOFOR « Séquestration de carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France » (éd. D. Lousteau), Bordeaux-Pierroton : INRA, pp. 101-113

BADEAU V., BREDA N., 1997. La récente crise de vitalité du hêtre en plaine semble liée aux déficits hydriques. In La santé des forêts en 1996, Les cahiers du DSF, n° 1, pp. 60-63.

BECKER M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research, vol. 19, n° 9, pp. 1110-1117

BERT D., 1992. Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du sapin pectiné dans le Jura. Thèse de Doctorat en Sciences du bois, biologie végétale et forestière. Nancy : Université Nancy I. 200 p.

DUPONT P., 1990. Atlas partiel de la flore de France. Paris : Muséum National d'Histoire Naturelle. 442 p.

GIEC/IPCC, 2001. Changements climatiques 2001 : rapport de synthèse : résumé à l'intention des décideurs. Intergouvernemental Panel on Climate Change. 37 p.
<en ligne :
<http://www.ipcc.ch/pub/un/syrfrench/spm.pdf>>

GRANDJOUAN G., 1982. Une méthode de comparaison statistique entre les répartitions des plantes et des climats. Thèse Strasbourg : Université Louis Pasteur. 316 p.

GRANIER A., BADEAU V., BREDA N., 1995. Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. Revue Forestière Française, vol. 47, n° spécial « Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois », pp. 59-68

RAMEAU J.C., GAUBERVILLE C., DRAPIER N., 2000. Gestion forestière et diversité biologique : identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire. France - domaine continental. Paris, Nancy : ENGREF, ONF, IDF 119 p., 174 fiches

Le rapport complet de cette étude et son résumé sont téléchargeables à l'adresse www.nancy.inra.fr sur la page « Dossiers scientifiques »

Impact du changement climatique et de la canicule de 2003 sur la productivité et l'aire de répartition du pin sylvestre et du pin d'Alep en région méditerranéenne

Alors que les hêtres lorrains sont « dopés » par les changements globaux, ne perdons pas de vue les milieux méditerranéens, qui pourraient bien souffrir à très court terme de la dérive climatique. Ce zoom sur la Sainte-Baume met en évidence un déplacement de la limite entre pin sylvestre et pin d'Alep, et illustre l'intérêt de l'étude des espèces en limite d'aire pour la compréhension des impacts du changement climatique.

Introduction : contexte de l'étude

Dans tout l'hémisphère Nord, une augmentation de l'accroissement annuel moyen des arbres a été notée au 20^e siècle pour le diamètre ou la hauteur de la plupart des essences forestières (Becker et al., 1994 ; voir aussi Dhôte et al. dans ce même volume). La communauté scientifique s'accorde pour attribuer ces variations de croissance à une combinaison de changements majeurs dans l'environnement :

- le réchauffement climatique dû aux gaz à effet de serre, et notamment l'allongement de la saison de végétation,
- l'effet fertilisant de l'accroissement du taux de CO₂ dans l'air,
- le dépôt des pollutions azotées atmosphériques,
- la reconstitution de sols dégradés après abandon de pratiques de surexploitation.

Pour la zone méditerranéenne, les résultats sont plus rares que dans le reste de la France et de l'Europe, mais ils sont concordants. Ils montrent une accélération de la croissance en hauteur au cours des dernières dizaines d'années pour le cèdre de l'Atlas, le pin laricio et le pin d'Alep (Vennetier et al., 1999), ou de la

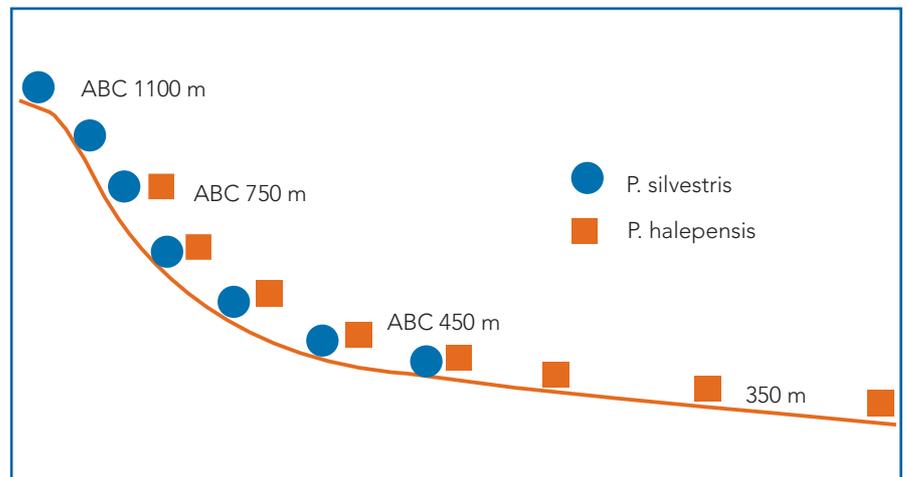


Fig. 1 : coupe transversale du dispositif sur le versant nord de la Sainte-Baume

Les placettes du transect principal sont homogènes pour la fertilité et le bilan hydrique ; à trois altitudes différentes, des placettes complémentaires sont choisies à 3 niveaux contrastés de bilan hydrique (notés ABC).

croissance en diamètre pour le chêne pubescent (Rathgeber et al., 1999).

Le climat méditerranéen est caractérisé par une forte sécheresse estivale, principale contrainte pour la végétation, et qui pourrait devenir critique avec la poursuite annoncée du réchauffement climatique. Les années très chaudes et les sécheresses qui se sont succédées depuis 1998, avec leur paroxysme en 2003, semblent en effet avoir mis à mal la végétation en région méditerranéenne.

Le dispositif expérimental

Notre dispositif expérimental est destiné à étudier les variations à long terme de la productivité du pin d'Alep et du pin sylvestre. C'est un transect court (quelques km de long pour 800 m de dénivelé) le long du versant nord du massif de la Sainte Baume dans les Bouches du Rhône (figure 1). Les placettes principales (comportant 15 à 20 arbres dominants) ont été choisies pour l'homogénéité du substrat, du sol et de la topographie. Le régime temporel des

pluies est homogène sur la zone d'étude, avec de faibles variations quantitatives entre le pied et la crête. Les placettes se répartissent de part et d'autre de la limite bi-climatique entre le pin d'Alep et le pin sylvestre : le premier domine la plaine et le bas de versant, le second occupe la crête de la montagne et le haut de versant. Le milieu de versant, sur quelques centaines de mètres de dénivelé, constitue la seule partie commune aux aires de répartition par ailleurs totalement disjointes de ces deux espèces.

Pour l'étude des variations de productivité, nous utilisons les méthodes de la dendroécologie : l'étude des cernes de croissance des arbres et de leurs relations avec l'environnement. La réaction des arbres au climat a ainsi été analysée *a posteriori* sur les 70 à 100 derniers cernes de 300 arbres de ce dispositif en fonction de leurs conditions de croissance : climat, bilan hydrique local, altitude.

Résultats principaux

Les caractéristiques du sol conditionnent la réponse au climat

À altitude identique, la réactivité au climat et aux changements d'environnement pour une espèce donnée dépend beaucoup du bilan hydrique local :

- sur les sols superficiels, les pins (surtout sylvestre) sont plus sensibles aux conditions climatiques du début du printemps car ils n'y bénéficient pas des réserves de l'hiver. Se mettant en état de résistance à la sécheresse dès fin juin, ils sont indifférents aux précipitations de l'été et aux températures du milieu d'été, sauf canicule exceptionnelle ; ils ne peuvent que rarement profiter d'éventuelles pluies précoces de fin d'été et automne.

- Sur les bonnes stations, les réserves en eau du sol permettent aux arbres de ne pas trop dépendre des pluies du début de prin-

temps, de poursuivre leur croissance plus longtemps en début d'été et de reprendre leur croissance (polycyclisme) lorsque la fin d'été et l'automne sont favorables.

Pour le pin sylvestre, les températures élevées sont très défavorables à la croissance durant une grande partie de la saison de végétation, quelle que soit la station. Au contraire, le pin d'Alep est favorisé par des températures élevées de février à mai.

Une réponse au climat modulée selon l'altitude

Nous avons observé une variation, régulière le long du versant, de la relation liant les paramètres climatiques (pluies et températures mensuelles) et la croissance des pins (figure 2). L'écart d'altitude entre les placettes extrêmes utilisées dans la figure 2 n'est que de 300 m, correspondant à 1,8 °C de température moyenne annuelle, et les différences sont significatives pour des variations d'altitude de moins de 100 m. Ces différences s'expliquent en partie par un

décalage du début ou de la fin de la saison de végétation, ainsi que par l'arrivée plus ou moins précoce des fortes chaleurs, qui décalent les phases de croissance des arbres et l'utilisation des réserves en eau du sol par rapport au régime des pluies, ce dernier étant constant sur l'ensemble du massif.

À basse altitude, la saison de végétation est plus longue, ce qui rend les arbres plus précocement et plus tardivement sensibles aux aléas climatiques. Les températures de février (et parfois de fin janvier) sont presque toujours assez favorables pour préparer les végétaux au débournement, avec un risque de gelée accru en cas de coup de froid en fin d'hiver. Les arbres subissent dès avril des températures élevées et épuisent vite les réserves en eau du sol : ils dépendent fortement des pluies dès le mois de mai pour poursuivre leur croissance amorcée en mars. Certaines années, des pluies abondantes en fin d'été couplées avec des températures élevées en automne, permettent le redémar-

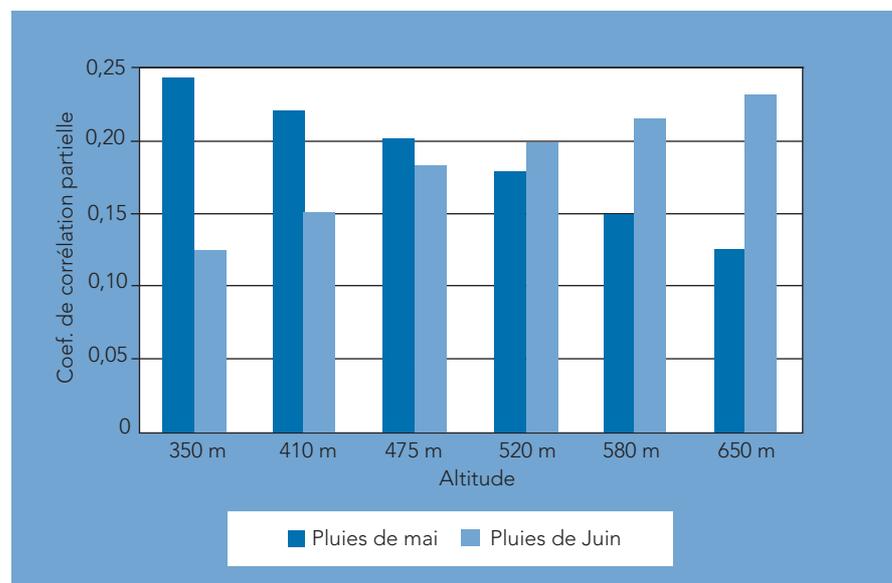


Fig 2 : réactivité du pin d'Alep aux paramètres climatiques mensuels en fonction de l'altitude : exemple des pluies de printemps

Le coefficient de corrélation mesure la sensibilité des arbres au paramètre considéré. Les variations de réactivité des arbres observées sur notre dispositif, pour des faibles différences de température moyenne annuelle, permettent de supposer que le réchauffement du climat a des conséquences rapides sur la croissance de ces arbres. Or les températures moyennes mensuelles sur la zone d'étude ont augmenté d'environ 1 °C au cours du 20^e siècle, et les scénarios actuels d'évolution du climat prévoient plusieurs degrés supplémentaires dans les 50 à 100 prochaines années (cf. Déqué, ce même volume).

rage de la croissance en diamètre et en hauteur (polycyclisme).

À plus haute altitude, le débourrement printanier est plus tardif. Les réserves en eau du sol s'épuisent moins vite, rendant les arbres plus dépendants des pluies de juin que de celles de mai. Ces pluies de juin sont moins abondantes et font plus fréquemment défaut que celles de mai, ce qui rend alors la saison de végétation très courte, même si les conditions de températures entre avril et juin sont peu contraignantes pour la croissance. Les températures d'automne sont rarement assez élevées pour permettre le polycyclisme.

Évolution de la productivité du pin d'Alep et du pin sylvestre sur la Sainte-Baume

La croissance du Pin d'Alep s'est accélérée au cours du 20^e siècle, indépendamment de l'altitude et du bilan hydrique stationnel, tandis que celle du pin sylvestre a diminué fortement (figure 3). L'étude des cernes exceptionnellement minces a montré que les principaux facteurs limitant la croissance et la survie des peuplements étaient les gels intenses pour le pin d'Alep (figures 3 et 4), et les sécheresses et températures très élevées pour le pin sylvestre. Les chutes de neige lourde causent localement des dégâts importants et fréquents aux houppiers des pins sylvestres et limitent aussi l'extension en altitude du pin d'Alep. Des effets pathologiques apparaissent sur le pin sylvestre à partir des années 60 lors des sécheresses de plus en plus marquées. La canicule de l'année 2003 a eu des effets dévastateurs sur les 2 espèces.

Modèles de relation climat-croissance

Ces modèles ont été établis pour chacune des placettes. Leur combinaison permet d'interpréter et de prédire les variations de la

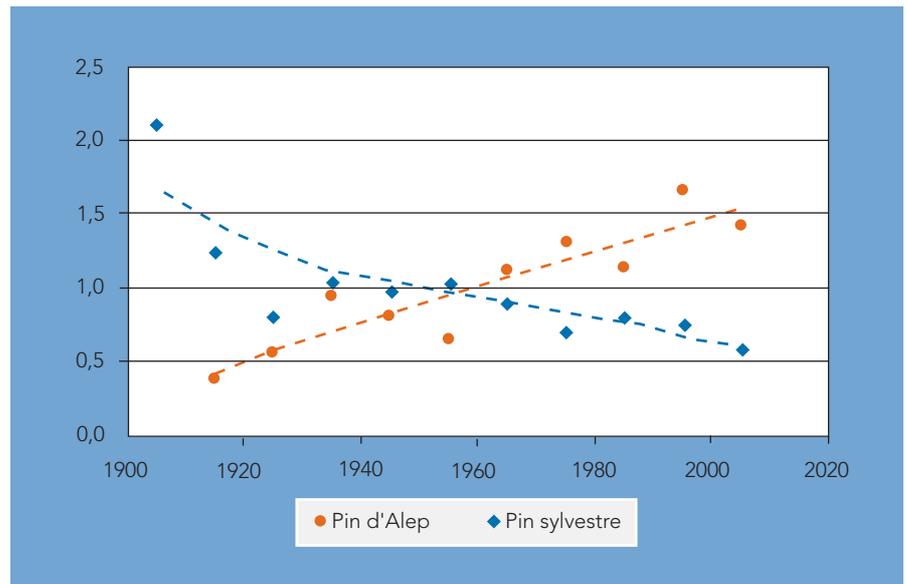


Fig. 3 : évolution de l'indice de productivité du pin d'Alep et du pin sylvestre pendant le 20^e siècle

La valeur 1 est relative à la moyenne de chaque espèce sur le siècle. En valeur absolue, la productivité du pin sylvestre est 2 à 3 fois plus forte que celle du pin d'Alep à altitude égale. Les irrégularités de la tendance du pin d'Alep sont dues aux grands gels de 1956 et 1985-87, celles du pin sylvestre à des casses de neige (1922, 1973). Une baisse sensible est observable depuis 1998 pour les deux espèces : série d'années sèches, de casses de neige et canicule de 2003.

croissance radiale des arbres en fonction des composantes de l'environnement : climat, bilan hydrique local, altitude (Vennetier et al., 2005). Ces modèles permettent de simuler la croissance des arbres en fonction de différents scénarios de changement climatique. Nous les avons testés sur un

scénario fourni par Météo-France en 2000 (données régionalisées du modèle Arpège), prédisant une augmentation de 2,5 °C de la température moyenne en France au 21^e siècle (figure. 4).

Deux exemples de ces prédictions d'évolution de la productivité sont



Casse de neige sur pin d'Alep

M. Vennetier, Cemagref

présentés dans la figure 5. Pour le pin sylvestre, on constate une diminution constante de la productivité avec un effondrement vers le milieu du 21^e siècle. Les courbes sont similaires quelle que soit l'altitude. Pour le pin d'Alep, on remarque une poursuite de la tendance à l'accroissement dans les premières décennies du 21^e siècle, qui s'inverse ensuite pour aboutir à une forte réduction dans la deuxième moitié du siècle. La courbe a la même allure à tous les niveaux d'altitude, mais présente une baisse un peu plus marquée aux altitudes les plus faibles.

Impact de la canicule de l'année 2003

À l'occasion de la canicule de l'année 2003, nous avons étudié le comportement des arbres du dispositif de la Sainte-Baume, auquel ont été adjointes des placettes de pin maritime et pin pignon. Cela permet d'introduire dans les modèles un événement jusqu'alors inédit mais dont la reproduction future est probable (Deneux, 2002) : la canicule de l'année 2003 est en effet une très bonne anticipation de ce que pourrait être le climat moyen au milieu du 21^e siècle (figure 4). Ce travail a été étendu en 2006 à un réseau de placettes représentatives de la région PACA.

Les premiers résultats de cette étude montrent que :

- le cerne 2003 est mince mais pas catastrophique, et que c'est plus son profil de densité qui est original. Sa formation était bien avancée en mai quand a débuté la canicule et le bois initial est donc presque normal. L'effet est par contre très marqué sur le bois final, très mince, peu dense et parfois même absent.

- Les arbres sont sortis très affaiblis de l'été 2003, comme dans d'autres régions françaises (Pauly et Belrose, 2005) : perte d'une forte proportion d'aiguilles pour les conifères, perte précoce de

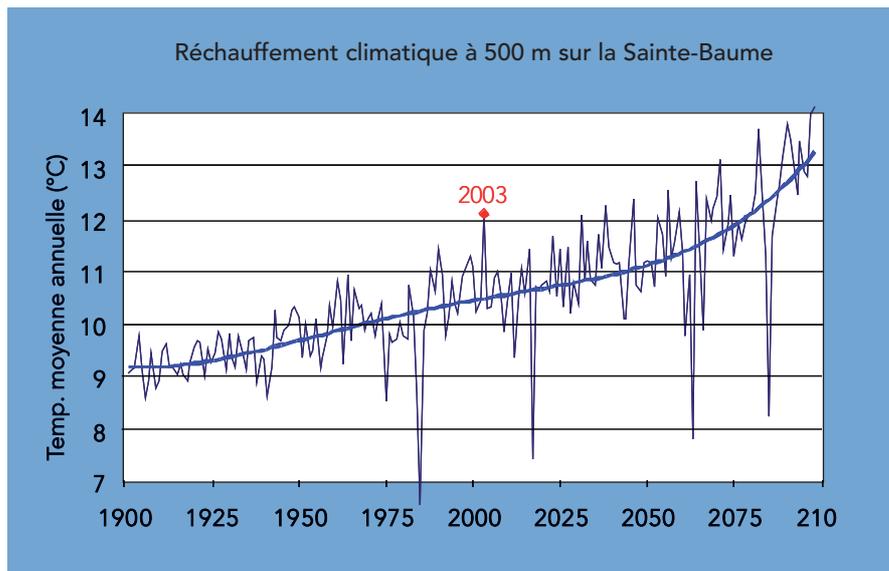


Fig. 4 : évolution de la température moyenne annuelle sur la Sainte-Baume ; scénario Météo-France (+2,5 °C au 21^e siècle)

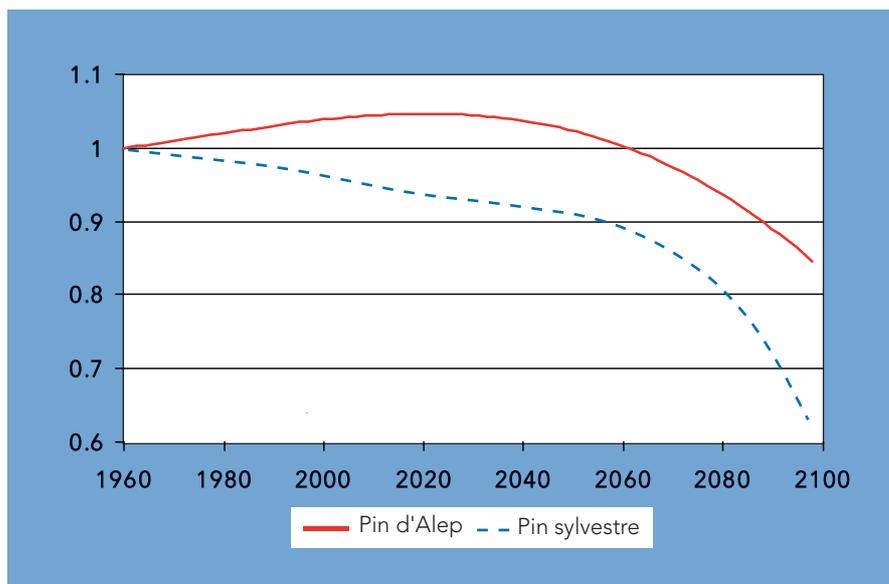


Fig. 5 : évolution simulée de la productivité du pin d'Alep et du pin sylvestre entre 1960 et 2100 ; exemple pour les placettes d'altitude moyenne pour chaque espèce

La base 1 est une référence relative par espèce en 1960. La simulation reproduit bien les tendances observées entre 1960 et 2000.

feuilles et le dessèchement de pousses pour les feuillus. Le plus fort impact négatif sur la croissance s'est produit en 2004, accompagné d'un pic de mortalité au printemps, plus marqué chez le pin sylvestre. De 2005 à 2007, des dépérissements massifs ont été observés sur le pin sylvestre en dessous de 1500 m d'altitude : par

versants entiers sur les sols superficiels ou marneux dans l'ensemble des Alpes du sud, de façon disséminée mais en forte proportion (jusqu'à 30 % des individus adultes et 70 % de la régénération) sur le massif de la Sainte-Baume et sur tous types de substrats. Sur le pin d'Alep, la mortalité est limitée aux arbres très affaiblis par des casses



M. Vennetier, Cemagref

Effet différé de canicule : houppier dépérissant de pin sylvestre

de neige en 2001, ou à des arbres isolés sur des dalles rocheuses. En 2007, la plupart des pins méditerranéens présentent encore un fort déficit d'aiguilles (entre 1 et 3 années). Les cernes de 2005 et 2006 sont très variables, et anormalement minces. Les pousses de ces années ainsi que la longueur de leurs aiguilles et leur diamètre sont très inférieurs à la normale. Cela souligne l'existence d'effets différés sur plusieurs années de la canicule 2003, amplifiés par une sécheresse persistante. L'état sanitaire des arbres est resté mauvais jusqu'en 2007 (houppier clair, nombreux rameaux morts, aiguilles jaunes).

Si l'on applique aux modèles ayant servi à construire la figure 5 une correction correspondant aux effets différés de 2003, chaque fois que des années semblables se produisent dans le scénario d'évolution climatique, les courbes du pin sylvestre et celle du pin d'Alep s'effondrent beaucoup plus rapidement. La productivité du pin d'Alep ne croît plus au début du 21^e siècle. Ces tendances sem-

blent déjà amorcées dans la figure 3 (dernier point à droite pour chaque espèce). Il est cependant nécessaire d'attendre la fin des travaux en cours pour conclure sur ces tendances.

Il faut noter que le pin maritime et le pin pignon ont des comportements proches de ceux du pin d'Alep. Le pin maritime est victime de dépérissements moins marqués que ceux du pin sylvestre mais plus que ceux du pin d'Alep. Ces dépérissements touchent principalement des arbres précédemment affaiblis par des parasites comme la cochenille ou la pyrale du tronc.

Parallèlement aux dégâts sur les arbres, la canicule a aussi touché le sous-étage et les garrigues. Une forte mortalité (30 à 80 %) a été enregistrée sur les ligneux bas (particulièrement ajoncs, genets et cistes), accompagnée par le dessèchement partiel des individus survivants, y compris pour les espèces typiquement méditerranéennes comme le thym ou le romarin. La biomasse morte a ainsi été considérablement accrue, ren-

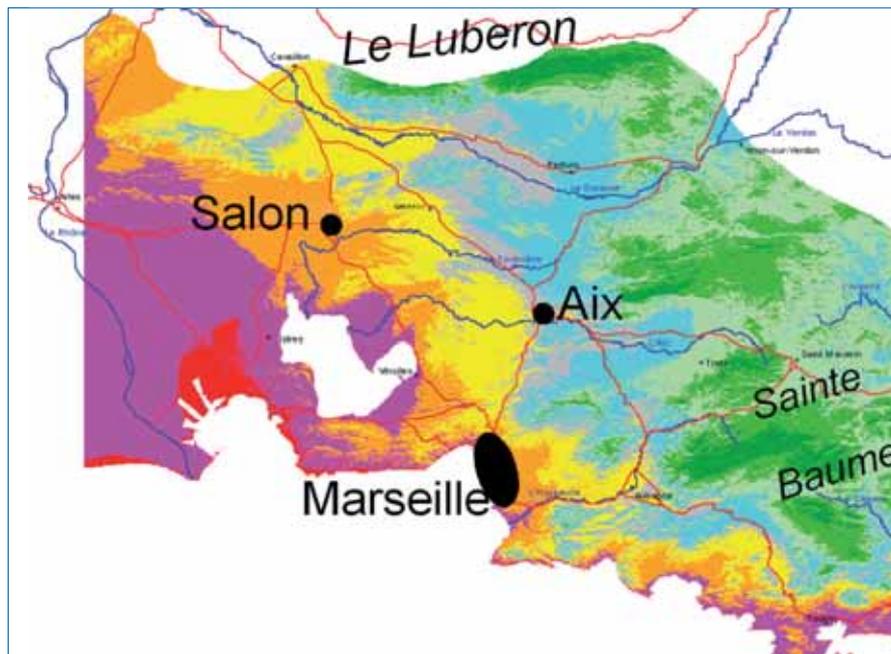
dant la forêt très sensible aux incendies. Fin 2005, la proportion de biomasse morte restait très supérieure à la normale, la croissance de ces végétaux ayant été faible durant les deux années suivant la canicule, à cause de printemps très secs.

Discussion : évolution présumée des paysages forestiers méditerranéens

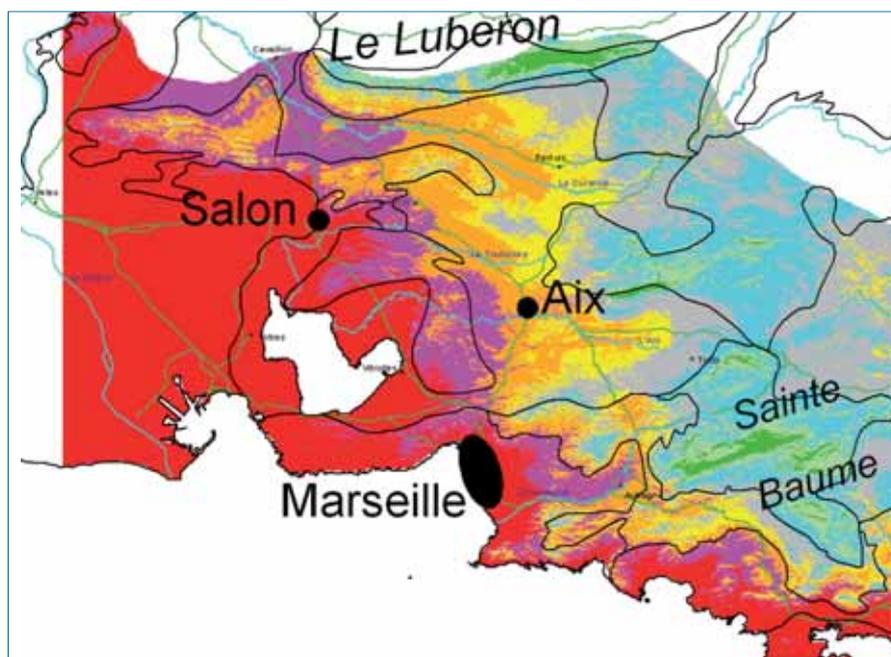
Limite pin d'Alep/pin sylvestre

Le pin sylvestre est en difficulté depuis quelques dizaines d'années dans la partie méditerranéenne de son aire. Il n'y est plus compétitif face au pin d'Alep dans les zones où les deux espèces se côtoient. La limite théorique entre les deux espèces varie rapidement en altitude et en latitude avec l'élévation de la température et la répétition des sécheresses. Nous avons vérifié ce déplacement à l'aide d'un modèle de bilan hydrique développé par le Cemagref d'Aix en Provence (Ripert et Vennetier, 2005). Ce modèle est couplé aux études autécologiques des principales essences forestières méditerranéennes, et permet de spatialiser à l'échelle régionale les limites de survie et les principales classes de productivité de ces essences. La figure 6 montre que l'aire potentielle du pin sylvestre disparaît du sud de la Provence avant la fin du 21^e siècle, et que la zone de faible productivité du pin d'Alep gagne du terrain.

Ces résultats sont cohérents avec ceux de notre dispositif expérimental présentés ci-dessus. Les dépérissements de pin sylvestre amorcés en 2003 et qui s'accroissent depuis dans la partie basse et méridionale de son aire (Département santé des forêts, 2003 à 2007) semblent confirmer ce déplacement théorique de sa limite bioclimatique.



situation en l'an 2000



situation en l'an 2100

Fig. 6 : évolution de l'aire potentielle du pin sylvestre et du pin d'Alep
Le vert le plus foncé en 2000 correspond à l'aire potentielle du pin sylvestre. Il a disparu de la carte 2100. Le reste correspond à l'aire du pin d'Alep. Pour des sols moyens, la productivité du pin d'Alep est faible dans les zones rouges à jaune, et forte ailleurs.

Mais la limite physique entre les peuplements ne devrait pas évoluer au même rythme : étant donné sa courte distance de dissémination (quelques centaines de mètres en général autour des adultes), il est impossible que le

pin d'Alep remplisse naturellement, au cours du siècle à venir, l'ensemble des vides que laisseraient les peuplements de pin sylvestre dépérissant dans l'arrière-pays méditerranéen.

Bouleversement des écosystèmes

On peut considérer le pin sylvestre et le pin d'Alep comme des espèces représentatives respectivement des bioclimats supra et méso-méditerranéens, dont toutes les espèces sont soumises au bouleversement de leurs conditions de survie et de croissance (Badeau *et al.*, 2005). En 2003, de nombreuses espèces arbustives et semi-ligneuses ont connu des taux de mortalité importants. L'éclaircissement des arbres et leur mortalité ouvrent la porte à un nouvel équilibre entre les strates basses et hautes de la végétation, et à une modification du microclimat forestier.

Des changements majeurs et rapides devraient donc intervenir dans les écosystèmes forestiers méditerranéens, d'autant plus que les nouveaux scénarios de changement climatique prédisent un réchauffement beaucoup plus important que celui du scénario utilisé au cours de cette étude. Mais ces changements restent encore imprévisibles : les interactions complexes entre climat et sol, la lenteur de dissémination et de croissance des espèces arborées, les effets de la compétition entre espèces dans ces formations naturelles, la capacité d'adaptation génétique naturelle des arbres, sont autant de facteurs déterminants et encore trop mal connus pour être intégrés dans une prévision globale.

En termes économiques, l'impact des réductions de croissance et des dépérissements prévisibles dans les décennies à venir, notamment chez le pin sylvestre, est potentiellement important, car cette espèce est encore dominante en surface, volume et production dans l'arrière-pays méditerranéen français.

Conclusion et perspectives

Sur le plan forestier, la poursuite du travail est nécessaire, et particulièrement l'analyse des conséquences de l'année 2003, qui permettra d'améliorer les modèles de productivité et d'affiner les scénarios pour le futur. Les premiers résultats montrent que l'année 2003 aura des conséquences défavorables sur la croissance et l'état sanitaire des peuplements durant plusieurs années, et que les estimations de la productivité future doivent sans doute être revues à la baisse par la prise en compte des effets différés de tels événements extrêmes. De même, la forte mortalité des arbres en forêt observée depuis l'année 2003 doit faire l'objet d'une analyse particulière. Elle ne peut pas être prédite par les modèles de croissance ; mais on voit mal comment le pin sylvestre, déjà en difficulté actuellement, survivrait au climat annoncé en région méditerranéenne pour la fin du 21^e siècle.

Sur le plan écologique, des travaux complémentaires sont nécessaires sur le comportement des espèces arbustives et herbacées (inventaires floristiques et analyse de la structure de végétation sur des réseaux de placettes anciennes). D'un point de vue méthodologique, notre approche par transects locaux, donnant des indications fines sur le comportement des espèces aux limites, pourrait être étendue à de nombreuses espèces et régions en complément des gros dispositifs d'observation nationaux ou européens.

Michel VENNETIER
Cemagref, Aix en Provence

Bruno VILA
Institut Méditerranéen d'Écologie
et de Paléoécologie
Marseille

Er-Yuan LIANG
Chinese Academy of Sciences
Beijing, Chine

Frédéric GUIBAL
Institut Méditerranéen d'Écologie
et de Paléoécologie
Marseille

Christian RIPERT
Olivier CHANDIOUX
Cemagref, Aix en Provence

Remerciements

Les auteurs remercient les nombreux propriétaires forestiers, publics et privés, qui ont facilité cette étude en autorisant l'accès des chercheurs, l'installation de placettes et les récoltes d'échantillons sur leurs propriétés. Les travaux de recherche ont été financés par le GIP ECOFOR, la région Provence - Alpes - Côte d'Azur et le Cemagref.

Bibliographie

BADEAU V., DUPOUEY J.L., CLUZEAU C., DRAPIER J., 2005. Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100.. Forêt Entreprise, n°162, dossier "la forêt face aux changements climatiques", pp. 25-29

BECKER M., BERT G.D., BOUCHON J., PICARD J.F., ULRICH E., 1994. Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du 19^e siècle. Revue Forestière Française, vol. 46, n° 4, pp. 335-341

DENEUX M., 2002. Rapport sur l'évaluation de l'ampleur des changements climatiques, de leurs causes et de leur impact prévisible sur la géographie de la France à l'horizon 2025, 2050 et 2100. Tome I : Rapport. Paris : Sénat, Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques. Rapport d'information n° 224, 281 p.

DSF 2003 à 2007. Plusieurs rapports sur l'état de santé des forêts après la canicule de 2003 peuvent être trouvés sur le site web du département santé des forêts du ministère de l'Agriculture. <en ligne : <http://agriculture.gouv.fr/sections/thematiques/foret-bois/sante-des-forets>>

PAULY H., BELROSE V., 2005. Bilan de la santé des forêts en 2004. Sécheresse et canicule de l'été 2003 : observation en 2004 des conséquences sur les peuplements forestiers adultes. Paris : Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et de la Ruralité, département santé des forêts. 11 p. <en ligne : http://agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/reseaux_2004_suite_secheresse_canicule.pdf>

RATHGEBER C., GUIOT J., ROCHE P., TESSIER L., 1999. Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. Annals of Forest Science, vol. 56, n° 3, pp. 211-219

RIPERT C., VENNETIER M., 2005. Évaluer la potentialité d'un site sans observer la flore. Rendez-vous techniques, n° 8, pp. 15-22

VENNETIER M., RIPERT C., BROCHIERO F., CHANDIOUX O., 1999. Évolution à court et long terme de la croissance du pin d'Alep en Provence : conséquence sur la production de bois. Forêt méditerranéenne, tome 20, n° 4, pp. 147-156

VENNETIER M., VILA B., LIANG E.Y., GUIBAL F., RIPERT C., CHANDIOUX O., ESTEVE R., 2005. Impact du changement climatique sur la productivité forestière et le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne française. Ingénieries, n° 44, pp. 49-61

Changements de productivité à long terme dans les hêtraies du Nord de la France

Depuis la première mise en évidence en France par Michel Becker, en 1987, jusqu'à la thèse de Jean-Daniel Bontemps (2006), qui a fourni la matière de cet article, notre connaissance des changements de productivité s'est approfondie. Mais si les méthodes d'étude sont aujourd'hui maîtrisées, la causalité du phénomène n'est pas totalement élucidée. Un constat s'impose cependant : il touche au cœur même de notre métier de forestier, et nous contraint à faire évoluer nos méthodes de travail.

La productivité forestière a augmenté au cours du 20^e siècle, de façon plus ou moins prononcée, dans la plupart des régions d'Europe. En France, après les travaux pionniers réalisés par l'équipe de Michel Becker (INRA Nancy) au cours des années 1980-90, un programme de recherche a été mis en place en 1998 par le LERFoB (UMR INRA-ENGREF), en partenariat avec le GIP-ECOFOR, l'IFN et l'ONF (contrats « Productivité » et ModelFor). Ce programme vise quatre objectifs :

- réaliser un diagnostic étendu des changements à long terme intervenus pour la croissance en hauteur, en diamètre et pour l'infradensité¹, la combinaison des trois variables donnant accès à la production en biomasse et à la qualité du bois ; décliner l'étude pour les principales essences sociales autochtones, sur toute l'aire géographique où elles représentent un enjeu de production ;
- dans ce but, mettre au point des procédures d'échantillonnage et de modélisation spécifiques, afin de résoudre les principales difficultés méthodologiques : séparer les effets âge et date, contrôler l'effet de la station, combiner données

rétrospectives (analyses de tige) et suivi continu (placettes permanentes) ;

- organiser le recueil des données, leur analyse et leur interprétation de manière à mieux cerner le rôle des facteurs environnementaux évolutifs : climat, concentration atmosphérique en CO₂, dépôts azotés ;

- synthétiser les résultats sous la forme de méthodes nouvelles et d'outils de gestion adaptés à un contexte en évolution (méthodes de caractérisation du milieu, modèles de croissance).

Aborder le problème par la hauteur dominante

Un aspect très important de ce programme est de travailler sur la hauteur dominante. En effet, dans les peuplements monospécifiques équiennes, la croissance en hauteur dominante est très peu sensible à la compétition : on peut analyser rétrospectivement son évolution et en interpréter directement les caractéristiques au regard des changements environnementaux, sans avoir à se soucier de la sylviculture passée.

Si la hauteur est une variable analytique indispensable, l'acquisition des données reste très coûteuse.

Des valeurs instantanées sont insuffisantes, puisqu'on s'intéresse au changement de niveau des courbes de croissance et à leur déformation au fil du temps : on a besoin d'analyses de tige. Pour décliner l'étude selon les espèces, la fertilité de la station et les régions de production, on doit réaliser des campagnes d'échantillonnage de grande taille. Le partenariat avec l'ONF joue un rôle essentiel pour la réalisation des travaux, aussi bien en amont (appui logistique aux campagnes de terrain) qu'en aval (développement conjoint d'outils de gestion).

Les hêtraies, modèle d'étude significatif

Le présent article a pour but de présenter les résultats disponibles pour la croissance en hauteur dominante du hêtre, en se focalisant sur le contraste entre Nord-Est et Nord-Ouest, puis de donner quelques éléments sur les conséquences pour la gestion (voir le hors série n° 2 des RDV techniques consacré à la gestion des hêtraies). Des travaux similaires sont en cours d'analyse pour le chêne sessile et l'épicéa commun. Sans anticiper sur leurs résultats, on peut simplement considérer les hêtraies

¹ Infradensité : masse de matière sèche/volume avec écorce [en kg/m³]



INRA

Prélèvement standardisé de rondelles pour analyse de tige

comme un modèle d'étude, particulier mais significatif des fortes évolutions à l'œuvre dans les écosystèmes forestiers.

Méthode d'étude de l'évolution de la croissance en hauteur dans le siècle écoulé

En futaie régulière, l'accroissement courant en hauteur dominante ne dépend que du stade de développement et des facteurs du milieu. Parmi ceux-ci, certains sont stables dans le temps, mais variables entre régions ou stations : nous parlons de facteurs permanents de la production. Les autres ont évolué au cours du temps, et leur effet combiné peut être résumé dans une courbe de dérive de la croissance, indexée par la date. C'est cette courbe de dérive que nous avons cherché à établir pour le siècle écoulé.

Recueillir les données pertinentes...

Pour ce faire, la stratégie d'échantillonnage adoptée est basée sur la méthode des couples :

- comparer la croissance passée d'arbres aujourd'hui dominants, issus de futaies régulières pures et appartenant à des générations différentes : nous avons sélectionné des couples de peuplements voisins, « jeunes » et « vieux » ;
- rechercher les deux peuplements d'un couple dans des conditions aussi identiques que possible pour les facteurs permanents de la production que sont la topographie, l'exposition, la pente et le type de sol ; les caractéristiques du milieu (dont humus, flore, échantillons de sol) sont relevées afin de vérifier *a posteriori* la proximité des conditions stationnelles intra-couple et de fournir des co-variables pour l'analyse ;
- couvrir dans chaque région une gamme assez large de fertilités ; la réalisation de cet objectif est conditionnée par la contrainte de trouver côte à côte des futaies régulières pures d'âges différents et de surface suffisante.

Pour le hêtre, 14 couples ont été constitués dans le Nord-Est (Alsace et Lorraine), 15 dans le Nord-Ouest (Normandie et Picardie). La différence d'âge

moyenne est de 75 ans ; dans le Nord-Est, l'âge moyen des jeunes est de 65 ans, celui des vieux de 140 ans ; les peuplements du Nord-Ouest sont plus vieux de 10 ans. Dans chaque peuplement, une placette de 6 ares a été installée selon le protocole standard de Duplat et Tran-Ha (1997) : les arbres de rangs 1, 3 et 5 dans l'ordre des diamètres décroissants ont été abattus, puis débités en une douzaine de rondelles pour comptage des cernes au laboratoire. Les mesures brutes ont été converties en courbes de croissance individuelles, puis en courbes moyennes par peuplement (Bontemps, 2006).

... et les traduire en équation (modèle)

Afin de restituer la chronique des changements de croissance, des modèles originaux ont été construits et ajustés aux données, pour chacune des deux régions (Hervé *et al.*, 2000 ; Bontemps, 2006). Ils ont la forme générale suivante :

$$\Delta H = g(\text{date}) \cdot f(H)$$

Dans cette expression, H et ΔH sont la hauteur dominante et son accroissement ; $f(H)$ est une fonction de croissance classique décrivant les effets du stade de développement et des facteurs permanents de la production ; $g(\text{date})$ est une fonction de la date, rendant compte de la dérive à long terme (il s'agit d'une courbe spline cubique, avec un nœud tous les 15 ans) : elle vaut par convention 1 en 1900, qui est donc la référence historique. Différentes formulations ont été testées pour $f(H)$, qui possède des paramètres aléatoires variant entre couples et peuplements.

Compte tenu de la forme multiplicative de ces modèles, on considère donc que, quelle que soit la fertilité de la station, les changements intervenus sont les

mêmes en valeur relative (pourcentage d'augmentation par rapport à une date de référence). Cette hypothèse est cohérente avec les observations disponibles.

Résultats : de fortes tendances, différenciées régionalement

La comparaison des hauteurs des deux générations au même âge (celui des jeunes au moment de la mesure) montre que les jeunes ont poussé systématiquement et nettement plus vite : seuls 2 couples sur 29 font exception. Dans le Nord-Est, à un âge moyen de 65 ans, les jeunes surclassent les vieux de 5,7 m. Dans le Nord-Ouest, à un âge moyen de 75 ans, la différence est de 2,2 m. Cette différence brute est un peu exagérée du fait d'accidents observés dans 7 couples : des ralentissements très marqués de la croissance en hauteur ont affecté certains vieux peuplements dans leur jeunesse. Si on ne tient pas compte de ces peuplements, l'écart est de 4 m dans le Nord-Est, 2,1 m dans le Nord-Ouest, ce qui reste considérable.

Le modèle, ajusté sur chacune des régions, peut être représenté sous la forme d'un indice de croissance : celui-ci consiste en accroissements standardisés, c'est-à-dire débarrassés des effets station et stade de développement. On constate (figure 1) que la vitesse de croissance en hauteur a augmenté au cours du 20^e siècle, selon un historique irrégulier. La majeure partie de l'accélération s'est produite entre 1950 et 1980, avec des accidents d'origine climatique. On remarque ainsi la dépression prononcée de la décennie 1940, puis un nouvel accès de faiblesse autour de 1990. Ces deux phénomènes coïncident avec

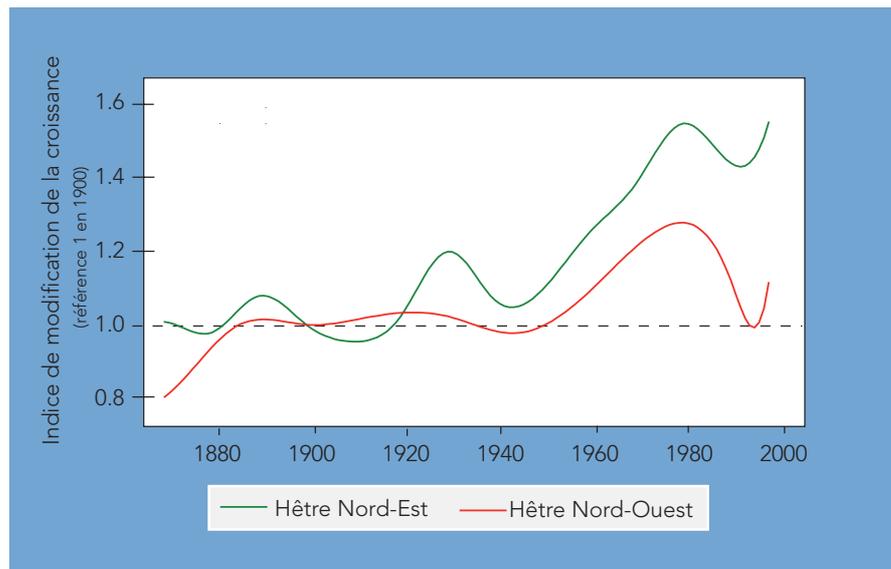


Fig. 1 : courbes de dérive de la croissance en hauteur dominante dans les hêtraies (Nord-Est et Nord-Ouest)

Par exemple, un indice de 1,2 en 1970 dans le Nord-Ouest signifie que la vitesse de croissance en hauteur dominante est en 1970, à hauteur dominante égale, supérieure de 20 % à celle de 1900

des répétitions de sécheresses estivales, auxquelles le hêtre est très sensible. Si l'on considère la dépression centrée autour de 1990 comme un phénomène transitoire, on peut estimer que le niveau actuel de l'indice de croissance est voisin de 1,5 pour le Nord-Est, de 1,25 pour le Nord-Ouest.

Les deux régions présentent des historiques parallèles. Cependant, le niveau de la dérive varie fortement d'une région à l'autre. De 1900 à 2000, l'accélération atteint +50 % dans le Nord-Est, elle est moitié moindre dans le Nord-Ouest. À côté des facteurs globaux souvent invoqués (climat, CO₂ atmosphérique), cela traduit donc l'implication de facteurs du milieu dont le niveau et/ou l'évolution sont régionalisés (exemple des dépôts atmosphériques azotés).

La signification de ces dérives doit être précisée. Une tendance de 50 % sur la vitesse de croissance ne veut pas dire que les peuplements sont maintenant

50 % plus hauts qu'ils ne l'étaient au début du siècle dernier. Compte tenu de la forme du modèle utilisé, elle s'interprète comme une « contraction du temps », c'est-à-dire un raccourcissement de la durée nécessaire pour atteindre un stade donné. À supposer que le diamètre ait été stimulé comme la hauteur (hypothèse plausible au vu des éléments dont nous disposons), ce chiffre implique une réduction potentielle d'un tiers des durées de révolution dans le Nord-Est. Dans le Nord-Ouest, la réduction est d'un cinquième.

Évolution attendue des hêtraies à maturité d'ici 2100

Simuler différents scénarios pour éclairer le gestionnaire

Afin de fournir aux gestionnaires de premières indications sur les conséquences pour la gestion des hêtraies, les résultats pour le Nord-Est ont été intégrés dans le modèle de croissance Fagacées, programmé dans la plate-forme de simulation CAP-

Le modèle de croissance Fagacées dans la plate-forme de simulation CAPSIS

Fagacées est un modèle de croissance pour les peuplements purs et réguliers de hêtre. Il permet de simuler la production des peuplements, la croissance et la morphologie des arbres individuels (hauteur, diamètre, remontée du houppier, volumes). Les entrées contrôlées par l'utilisateur sont les caractéristiques de la station (région de production, indice de fertilité) et la sylviculture (coupes d'éclaircie programmées en manipulant la distribution en classes de diamètre). Le modèle fournit des prévisions à l'échelle du peuplement et sur la révolution complète. *Fagacées* exécute ses simulations à partir d'un peuplement initial, fourni par l'utilisateur (inventaire en classes de diamètre, âge, hauteur dominante et date de naissance) ou bien créé automatiquement selon différentes options (régénération naturelle ou plantation).

Fonctionnalités : *Fagacées* appartient à la famille des *modèles d'arbre indépendants des distances*. Il permet d'explorer de manière assez souple des stratégies d'éclaircie variées, quant au matériel sur pied (intensité et rotation des coupes) et à la nature des éclaircies (par le haut, par le bas). Par contre, il ignore la position des arbres dans l'espace et donc les variations locales de la compétition. De ce fait, le modèle est bien adapté aux éclaircies en plein et ne convient pas aux sylvicultures d'arbres objectif très individualisées, du type détourage. Toutefois, nous considérons que ses prévisions pour des régimes d'éclaircies fortes donnent une bonne estimation de l'âge d'exploitabilité qu'on peut escompter sous détourages.

Calibration et domaine de validité : *Fagacées* a été calibré à partir de placettes permanentes observées pendant 50 à 120 ans, entre 1880 et aujourd'hui, couvrant la gamme complète des âges au-delà du stade bas perchis (de 30 à 200 ans) et largement dispersées sur toute la moitié Nord de la France. Du point de vue sylvicole, le réseau est constitué d'essais d'éclaircies, les coupes étant en plein et laissant sur pied entre 0,5 et 1 fois le matériel biologique maximal permis par la station. Les stations représentées ont des indices de fertilité répartis dans la moitié supérieure des valeurs possibles. Le modèle est valide sur ce domaine et fournit des prévisions raisonnables au-delà ; il a notamment été testé favorablement pour les régimes d'éclaircies très fortes. La calibration de la croissance en hauteur dominante tient compte des résultats les plus récents sur les variations entre régions pour l'allure des courbes de croissance et les changements de productivité à long terme, ce dernier phénomène étant accessible via la date de naissance du peuplement.

Réalisation informatique : *Fagacées* a été programmé par Patrick Vallet sous la forme d'un module spécifique au sein de la plate-forme de simulation CAPSIS 4.1.5, écrite en langage *java*. Ce logiciel, créé et administré par l'INRA (François de Coligny, UMR AMAP, Montpellier ; Coligny *et al.*, 2004 ; <http://coligny.free.fr/>), rassemble dans un même environnement informatique une trentaine de modèles différents.

également imposé à l'indice de croissance de rester fixé à 1 avant 1900 et de se maintenir au niveau actuel de 1,5 au cours du 21^e siècle. Compte tenu des quelques projections disponibles dans la bibliographie (Cannell *et al.*, 1998 ; Loustau, 2004), cette seconde hypothèse sous-estimerait la productivité attendue d'ici 2100 dans le Nord-Est de la France, hors phénomènes divergents qui pourraient découler d'événements extrêmes.

Sur une station de très bonne fertilité (hauteur dominante de 35 m à 100 ans en 1950), nous avons considéré une série de générations de hêtraies, installées tous les 20 ans de 1760 à 2020. Deux scénarios sylvicoles ont été comparés : la référence « historique » est un régime d'éclaircies faibles, selon les pratiques usuelles jusqu'aux années 1980. L'alternative « dynamique » est le scénario en éclaircies fortes préconisé par le BT 31 de l'ONF (Duplat et Roman-Amat, 1996) : celui-ci n'a été appliqué qu'aux générations installées à partir de 1960. Le critère d'exploitabilité est dans tous les cas l'atteinte d'un diamètre dominant égal à 60 cm.

Âge d'exploitabilité, exposition au risque tempête

Les simulations conduisent aux résultats suivants (les dates mentionnées renvoient au moment où les peuplements sont considérés comme exploitables, non pas à leur date de naissance) :

- sous le scénario « historique », l'âge des peuplements exploitables diminue d'abord lentement de 145 ans en 1900 à 135 ans en 2000, puis plus rapidement pour atteindre 110 ans en 2100 ;
- sous le scénario « dynamique », la maturité commerciale est atteinte à l'âge de 80 ans, et les premiers peuplements issus de ce traitement sont récoltables dès 2040.

SIS (voir encadré ; Vallet, 2005). L'architecture du modèle fait que la dérive avec la date, introduite pour la hauteur, se diffuse sur les autres composantes de la dyna-

mique, notamment la production des peuplements. Cette propriété du modèle est une hypothèse raisonnable, qui sera testée prochainement. Nous avons

■ La hauteur dominante à maturité augmente de 40,5 m (1900) à 41,5 m (2000) puis 42,5 m (2100) pour le scénario « historique » ; elle atteint au maximum 36,5 m pour le scénario « dynamique ». Sur la base des travaux de Bock *et al.* (2005), ces hauteurs dominantes à maturité peuvent être converties en taux de dégâts probables sous forte tempête. Nous avons considéré une vitesse de vent de 130 km/h, une situation de plateau et un sol sans contrainte pour l'enracinement sur 50 cm. On prévoit que la probabilité de dégâts, initialement de 0,29 en 1900, augmente à 0,31 en 2000 puis 0,33 en 2100 si les peuplements restent denses ; elle diminue à 0,24 pour des peuplements conduits rapidement et récoltés à 36,5 m de hauteur. Cette simulation a ignoré les modifications de morphologie individuelle et de rugosité du couvert liées aux éclaircies fortes. En tenant compte de ces facteurs, le différentiel de sensibilité serait moins fort, mais resterait favorable aux sylvicultures rapides, conjointement avec les avantages recherchés en termes de qualité du bois (réduction de l'incidence et de la gravité des contraintes de croissance) et de sensibilité à la sécheresse (réduction de l'indice foliaire).

Discussion et conclusion

Les résultats rapportés dans cet article, pour le Nord-Est, sont cohérents avec les deux études européennes analogues consacrées au hêtre (Jura Souabe, Danemark). La différence entre régions constitue, quant à elle, un élément original par rapport aux travaux précédents. Dans la compilation européenne de Spiecker *et al.* (1996), de fortes nuances étaient signalées : dérives importantes dans les régions d'Europe moyenne à

forts impacts anthropiques, mais plus modérées voire absentes à la périphérie (Scandinavie, Espagne). Toutefois, les particularités méthodologiques associées à chaque étude de cas empêchaient une interprétation directe, et le grain spatial restait grossier.

Nous ne reprendrons pas ici les discussions méthodologiques autour de la mesure des changements de productivité et de leur interprétation, déjà développées par ailleurs (Dhôte *et al.*, 2000). La méthode que nous avons exposée tire parti de l'ensemble de ces débats, ainsi que des acquis les plus récents en modélisation de la croissance. Elle a fourni des courbes de dérive à long terme dont le niveau est cohérent avec l'état de l'art en écologie fonctionnelle. S'agissant des hêtraies et du fait de la méthode employée, plusieurs arguments *a priori* ou *a posteriori* permettent d'écarter des explications liées à la sylviculture ou à des effets différés des usages anciens des sols.

Sur un plan pratique, les résultats bruts présentés sont directement utilisables pour les hêtraies régulières de la moitié Nord de la France. Le message essentiel à retenir est que les changements de productivité ont une ampleur considérable, qu'ils sont d'ores et déjà capitalisés dans les peuplements en place et que leur conjonction avec des éclaircies fortes va conduire à des réductions, fortes et différenciées entre régions, pour l'âge d'exploitabilité.

Reste à préciser comment chaque facteur intervient dans le changement global. Du point de vue scientifique, on peut envisager un travail d'interprétation, afin de préciser la contribution relative des différents facteurs

environnementaux en évolution. L'ensemble des éléments disponibles sur la question suggère qu'une fertilisation par les dépôts azotés a joué un rôle important, en interaction avec l'élévation de la concentration atmosphérique en CO₂. Pour le vérifier, la constitution d'un bilan général des tendances, décliné dans l'espace et pour plusieurs essences, sera très utile. Ce bilan devra être complété par l'acquisition de données historiques et régionalisées sur la nutrition azotée, pour laquelle deux méthodes peuvent être considérées : les rapports isotopiques dans les cernes ($\delta^{15}\text{N}$) et l'analyse de grandes bases de données phytoécologiques par bioindication (Elhani *et al.*, 2005 ; Gégout *et al.*, 2003).

L'effort de bilan et compréhension des changements de productivité profitera aux forestiers, pour l'adaptation des pratiques aux particularités régionales et pour élaborer de nouveaux outils de gestion. Dans un contexte de changements environnementaux, les simulateurs que les forestiers utilisent pour établir leurs préconisations vont évoluer : outre les stratégies de gestion, les scénarios testés devront considérer diverses hypothèses pour le climat, le carbone et l'azote. Cela suppose que les modèles de croissance sachent estimer la réponse des peuplements à ces facteurs, tout en préservant leurs atouts actuels de simplicité et de maniabilité.

Pour y parvenir, une première piste est de revisiter l'approche statistique des liaisons station-production, en combinant modèles de croissance et données climatiques, topographiques et phytoécologiques : plusieurs travaux récents, dont une opération de partenariat



Hêtraie adulte (FD de Compiègne)

J. Piat, ONF

INRA-IFN, en ont montré la faisabilité et l'intérêt pratique (Bergès *et al.*, 2005 ; Pinto, 2006 ; Seynave *et al.*, 2005). Un second enjeu est la construction de méthodes de simulation hybrides, associant la performance des modèles d'ingénierie (modèles dendrométriques) et la généralité des modèles de recherche (modèles de fonctionnement d'écosys-

tèmes). Plusieurs voies sont envisagées : enrichissement des données de milieu en entrée des modèles dendrométriques, modèles hybrides, couplage de modèles ou simulateurs. Une valorisation forestière concrète de ces travaux serait la construction de nouveaux protocoles de description du milieu, qui soient pertinents pour estimer la pro-

duction sous environnement changeant et relativement faciles à appliquer dans un contexte de gestion (variables climatiques, indicateurs de nutrition azotée, procédures de localisation et calcul sous SIG).

Jean-François DHÔTE

Laboratoire d'étude des ressources forêt-bois (LERFoB, UMR1092 INRA/ENGREF), Nancy

Jean-Daniel BONTEMPS

LERFoB, Nancy

Jean-Christophe HERVÉ

actuellement : Inventaire Forestier National Nogent sur Vernisson

Daniel RITTIÉ

LERFoB, Nancy

Patrick VALLET

UR Écosystèmes forestiers Cemagref, Nogent/Vernisson

Remerciements

Les auteurs remercient Philippe Dormoy, Thierry Barateau, Jérôme Piat, Claudine Richter, Brigitte Pilard-Landau, Myriam Legay et Pierre Duplat (ONF Nancy, Compiègne, Fontainebleau) pour leur intérêt, leur soutien technique et leur expertise apportés à ce travail. Ils remercient également Jean-Luc Dupouey (INRA, EEF, Champenoux) pour son apport à la problématique et sa contribution à l'échantillonnage Nord-Est. Merci enfin à Antoine Cazin, Sébastien Daviller et Vincent Jedele pour la récolte des échantillons et la réalisation des mesures.

Bibliographie

BECKER M., BERT G.D., BOUCHON J., PICARD J.F., ULRICH E., 1994. Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. *Revue Forestière Française*, vol. 46, n° 4, pp. 335-341

BERGES L., CHEVALIER R., DUMAS Y., FRANC A., GILBERT J.M., 2005. Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science*, vol. 62, n° 5, pp. 391-402

BOCK J., VINKLER I., DUPLAT P., RENAUD J.P., BADEAU V., DUPOUEY J.L., 2005. Stabilité au vent des hêtraies : les enseignements de la tempête de 1999. *Revue Forestière Française*, vol. 57, n°2, pp. 143-158

BONTEMPS J.D., 2006. Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du XX^{ème} siècle. Thèse de Doctorat. Nancy : ENGREF 444 p.

CANNELL, M. G. R., THORNLEY D.C., MOBBS D.C., FRIEND A.D., 1998. UK conifer forests may be growing faster in response to increased N deposition, atmospheric CO₂ and temperature. *Forestry*, vol. 71, n° 4, pp. 277-296

COLIGNY F. de, ANCELIN P., CORNU G., COURBAUD B., DREYFUS P., GOREAUD F., GOURLET-FLEURY S., MEREDIEU C., ORAZIO C., SAINT-ANDRÉ L., 2004. Capsis : Computer-Aided Projection for Strategies In

Silviculture: Open architecture for a shared forest-modelling platform. In Proceedings of the IUFRO Working Party S5.01-04 conference (September 2002) Harrison, British Columbia, Canada, pp. 371-380.

DHÔTE J.F., DUPOUEY J.L., BERGÈS L., 2000. Modifications à long terme, déjà constatées, de la productivité des forêts françaises. *Revue Forestière Française*, vol. 52, n° spécial « Conséquences des changements climatiques pour la forêt et la sylviculture », pp. 37-48

DUPLAT P., ROMAN-AMAT B., 1996. Sylviculture du Hêtre. *Bulletin Techniquen° 31*, pp. 29-33

DUPLAT P., TRAN-HA M., 1997. Modélisation de la croissance en hauteur dominante du Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) en France : variabilité inter-régionale et effet de la période récente (1959-1993). *Annales des Sciences Forestières*, vol. 54, n° 7, pp. 611-634.

ELHANI S., GUEHL J.M., NYS C., PICARD J.F., DUPOUEY J.L., 2005. Impact of fertilization on tree-ring delta¹⁵N and delta¹³C in beech stands : a retrospective analysis. *Tree Physiology*, vol. 25, n° 11, pp. 1437-1446

GÉGOUT J.C., HERVÉ J.C., HOULLIER F., PIERRAT J.C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, vol. 14, n° 1, pp. 55-62

HERVÉ J.C., DHÔTE J.F., DUPOUEY J.L., 2000. Évaluation des modifications à long terme de la productivité forestière à l'échelle du peuplement, en vue de l'élaboration d'outils d'aide à la gestion tenant compte de ces modifications. Rapport Final Contrat GIP ECOFOR-INRA n° 99.38, INRA, Nancy (France). 42 p.

LOUSTAU D. (éd.), 2004. Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France : quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. Rapport Final Projet GICC 2001 "Gestion des impacts du changement climatique" Bordeaux-Pierroton : INRA. 137 p.

PINTO P., 2006. Écologie et croissance de *Abies alba* Mill. en peuplements purs et mélangés dans le Massif Vosgien (Nord-Est de la France). Thèse de Doctorat. Nancy : ENGREF. 176 p.

SEYNAVE I., GÉGOUT J.C., HERVÉ J.C., DHÔTE J.F., DRAPIER J., BRUNO E., DUMÉ G., 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, n° 7, pp. 1669-1678

SPIECKER H., MIELIKÄINEN K., KÖHL M., SKOVSGAARD J.P., 1996. Growth trends in European forests: studies from 12 countries. *EFI Research reports*, n° 5. Berlin : Springer 372 p.

VALLET P., 2005. Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction « puits de carbone » des peuplements forestiers : modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle. Thèse de Doctorat. Nancy : ENGREF. 195 p.

Ecophysiologie et fonctionnement des écosystèmes forestiers

Prévoir la réaction physiologique des arbres et peuplements aux changements climatiques nécessite d'approfondir les connaissances sur les possibilités d'acclimatation, d'adaptation et de plasticité des espèces : comment les principaux facteurs du changement peuvent-ils affecter les différentes fonctions physiologiques selon les essences ? Avec quels effets respectifs de la dérive moyenne et des événements extrêmes ? Et quels ajustements entre facteurs antagonistes ? Panorama des connaissances actuelles.

Dans leur environnement aérien et souterrain, les arbres doivent faire face à deux types de contraintes : 1) **des accidents**, plus ou moins prononcés et fréquents, tels que des extrêmes thermiques ou des sécheresses, celles-ci constituant l'une des contraintes écologiques majeures pour les écosystèmes terrestres, 2) **des variations lentes** des facteurs environnementaux, appelées les changements globaux, sous l'effet des dépôts azotés d'origine anthropique, ou de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂, ou encore de la dérive positive des températures, liée à l'augmentation des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (voir figure 1).

Les travaux de prospective portant sur la réponse écophysiologique des arbres aux dérives lentes sont très dépendants de la qualité des simulations du climat futur par les modélisateurs globaux (Météo-France, Hadley Centre au Royaume-Uni), ainsi que de nos connaissances sur les possibilités d'acclimatation, d'adaptation et de plasticité des espèces à des envi-

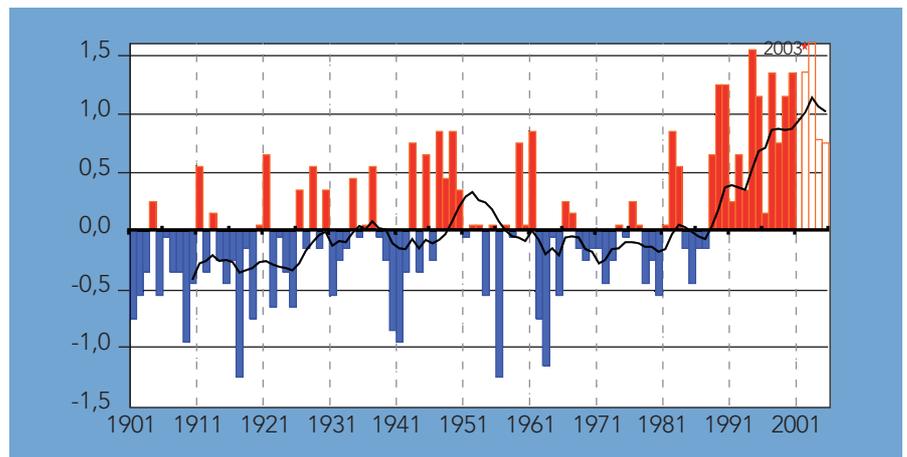


Fig. 1 : évolution des températures en France métropolitaine depuis 1901, en « anomalies » par rapport à la moyenne de la période de référence 1961-1990 (données Météo-France)

Ce graphique est établi à partir des séries homogénéisées sur la période 1901-2000 et réparties sur la France métropolitaine. Les années 2001-2005 sont complétées à partir des données non homogénéisées. Une moyenne glissante sur 10 années permet de filtrer une partie de la variabilité inter-annuelle (courbe noire). On constate que les 10 années les plus chaudes de la période 1901-2005 se situent toutes après 1989. L'année la plus chaude est 2003, suivie de près par 1994.

ronnements changeants. C'est évidemment sur ce point que portent nos incertitudes les plus grandes.

Par contre, la réponse aux événements climatiques extrêmes est mieux assise sur des connaissances scientifiques issues de l'expérimentation et de l'observation in situ des peuplements forestiers (sites-ateliers, placettes d'observation, réseaux d'inventaires et de surveillance des forêts).

L'effet des accidents climatiques

« Les spécialistes de la modélisation du climat global suggèrent que les accidents climatiques récents observés dans nos régions (sécheresses estivales, canicules, hivers pluvieux, tempêtes) pourraient constituer des manifestations des changements climatiques en cours. Il est attendu en effet une augmentation de la variabilité

Une espèce peut s'adapter à un environnement changeant selon plusieurs mécanismes

L'adaptation est une évolution par sélection naturelle, dans une espèce, sur beaucoup de générations. Il y a modification du génotype. L'adaptation est souvent non réversible.

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en fonction d'un changement d'environnement.

L'acclimatation est un changement physiologique, biochimique, anatomique, dans un individu, dû à l'exposition à un environnement nouveau. L'acclimatation est souvent réversible.

inter-annuelle des facteurs climatiques autour de leur moyenne, qui elle-même dérive dans le temps. » (extrait du rapport 2001 du GIEC, Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat - IPPC en anglais)

Les épisodes de canicule : ne pas confondre fortes températures et sécheresse

Très médiatisés et préoccupants pour la santé humaine, les épisodes de **fortes températures** estivales ont probablement une incidence limitée sur la physiologie des arbres. En effet, différentes expérimentations montrent que la température ne provoque des effets irréversibles sur le fonctionnement foliaire (par ex. dégradation des pigments ou d'activités enzymatiques clés) qu'à partir de seuils supérieurs à 40 - 45 °C, assez peu variables selon les espèces. Même lors de la canicule estivale de 2003, de tels niveaux de température n'ont été dépassés que dans peu de régions en France et en Europe. Toutefois, lorsqu'il y a interaction avec la sécheresse, il est démontré que les feuilles peuvent être portées à des températures très significativement supérieures à celle de l'air (de l'ordre de 5 à 7 degrés), à cause de la réduction voire de l'arrêt de la transpiration foliaire et donc de la diminution du refroidissement par le processus d'évaporation de l'eau.

La sécheresse édaphique et les excès d'eau : fort impact sur l'ensemble des processus primaires et secondaires

La **sécheresse** affecte le fonctionnement et la croissance des arbres de manière plus drastique que les fortes températures (voir pour la sécheresse de 2003 en France : Bréda *et al.*, 2004). Le potentiel hydrique du sol détermine directement le potentiel hydrique dans l'arbre, celui-ci influençant la plupart des fonctions physiologiques majeures : conductance stomatique, transfert de l'eau dans le système conducteur de la sève brute, assimilation photosynthétique, respiration, élongation cellulaire, mise en réserve des composés carbonés et azotés, etc. On pourra se reporter à la synthèse de Bréda *et al.* (2006), dont les points forts sont de montrer comment le fonctionnement des interfaces sol/racines et feuilles/atmosphère sont affectés par la sécheresse et quelles peuvent être les adaptations. Bien que les connaissances ne soient pas exhaustives, des recherches devant encore être consenties dans ces domaines, les grandes espèces forestières peuvent être classées selon leur réaction et résistance à la sécheresse, plus particulièrement leur réponse stomatique et leur vulnérabilité à la cavitation* (voir définition dans l'encadré repères*). Cette synthèse met aussi l'accent sur la relative méconnaissance

des processus racinaires sur lesquels des progrès méthodologiques restent à accomplir. On sait que la résistance au transfert de l'eau à l'interface sol/racines est affectée très précocement lorsque le sol se dessèche et détériore la continuité hydraulique entre les racines fines et le sol.

Ainsi, une forte sécheresse agit dans les arbres sur l'ensemble des processus primaires (transpiration, photosynthèse, respiration) et secondaires (croissance, développement, mises en réserve). Une étude récente a été réalisée sur un ensemble de 12 forêts européennes, équipées pour la mesure des flux par la méthode des corrélations turbulentes pour analyser l'impact de la sécheresse de 2003 sur les flux de vapeur d'eau et de CO₂ échangés entre les couverts et l'atmosphère (Granier *et al.*, 2007). Il a été montré que les flux d'eau et l'assimilation photosynthétique du CO₂ se réduisaient lorsque la réserve en eau du sol descendait **au-dessous de 40 % de la réserve utile** (voir figure 2). La respiration de l'écosystème est, elle aussi, affectée mais dans une moindre mesure, surtout au plus fort du dessèchement du sol.

La conséquence du déficit d'assimilation de carbone, même si les pertes par respiration se trouvent réduites, est que la croissance des arbres est rapidement affectée par la sécheresse, avec des effets différés les années suivantes à cause du caractère pérenne des arbres ; ceci est souvent mis en évidence par les approches de dendroécologie. L'hypothèse sur laquelle travaille l'UMR Écologie et écophysiologie forestières¹ est que les arbres constituent des réserves carbonées et azotées, en partie utilisées les années suivantes, et qui peuvent être déprimées par des contraintes comme la sécheresse.

¹ INRA-UHP Nancy ; travaux de N. Bréda, P. Maillard et de D. Gérant

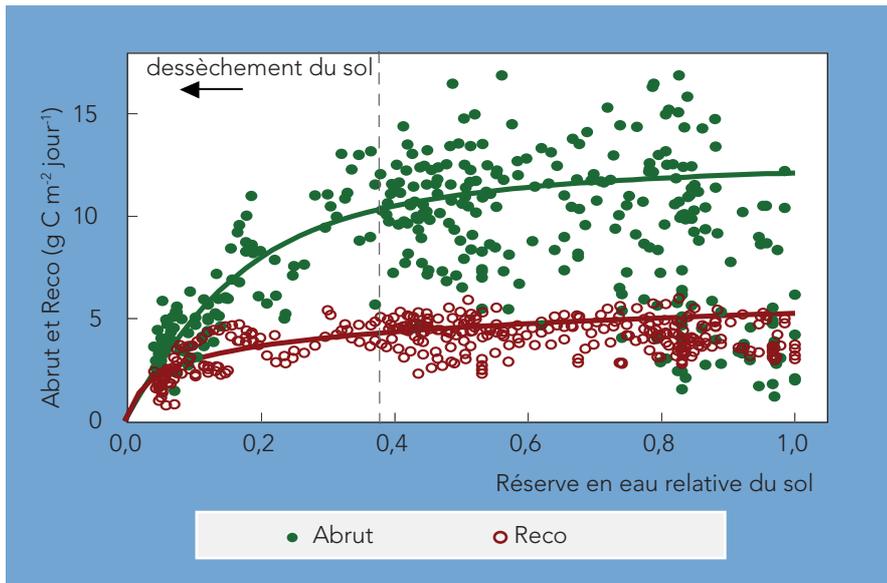


Fig. 2 : flux de photosynthèse brute (Abrut) et de respiration de l'écosystème (Reco) : effet du dessèchement du sol lors de l'année 2003 sur la hêtraie de Hesse (site-atelier de l'ORE F-ORE-T)

La réserve en eau relative du sol est égale à la réserve disponible pour les arbres à un instant donné, rapportée à la réserve utile du sol. Ainsi, lorsque le sol est à la capacité au champ, la réserve relative est égale à 1 ; lorsque la réserve en eau du sol est épuisée, elle est égale à 0. Données journalières des mois de mai à septembre.

Enfin, il est bien connu que les **excès d'eau** ont un fort impact sur le fonctionnement des arbres : retard phénologique, mortalité de racines, réduction de croissance. Les dysfonctionnements de la photosynthèse imposés par l'ennoyage sont dus à la conjonction d'une fermeture des stomates et d'importants désordres au niveau cellulaire, alors que la disponibilité en éléments minéraux ne semble pas dégradée au moins chez les jeunes plants. L'anoxie du milieu induit la production de métabolites racinaires secondaires. Chez le chêne pédonculé, une régénération intense de racines adventives en condition d'hypoxie est possible. Des différences importantes de sensibilité entre espèces ont pu être établies en conditions contrôlées : le chêne pédonculé est le plus tolérant, le chêne rouge et le hêtre sont les plus sensibles et le chêne des marais est intermédiaire. En forêt, les sols hydromorphes sont doublement contraignants pour les arbres, avec ennoyage au printemps et sèche-

resse édaphique estivale, en liaison directe avec de faibles réserves utiles, limitées par la profondeur d'enracinement confinée au dessus du plancher de la nappe (Lefèvre et al., 2007).

Les variations climatiques à long terme

Plusieurs approches indépendantes démontrent que les changements climatiques et leur effets sont déjà perceptibles : augmentation des températures ou fonte des glaces (IPCC 2001), migration d'espèces végétales et animales et précocité des phénomènes biologiques annuels (Walther et al. 2002, Parmesan et Yohe, 2003, ou Seguin, et Dupouey dans ce même volume). Alors que le fonctionnement physiologique des arbres est sans doute également déjà modifié, il est très difficile de quantifier ces modifications par manque de mesures adéquates dans le passé. Nous avons alors recours (1) à des études en conditions contrôlées reproduisant les

changements climatiques, (2) à des indicateurs indirects du fonctionnement écophysio-physiologique, (3) à de la modélisation à base fonctionnelle intégrant progressivement les connaissances acquises par les approches (1) et (2).

L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique : un effet « fertilisant » limité par la disponibilité en eau et en azote

L'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère est un phénomène bien établi, précisément quantifié et durable. En 1959, la station de Mauna Loa dans le pacifique enregistrait 316 ppm de concentration ; elle était de 376 ppm en 2003, soit 19 % d'augmentation en seulement 43 ans. Même les prévisions les plus optimistes de contrôle des émissions anthropiques conduisent à prévoir une augmentation. Celle-ci se situerait entre 700 et 1200 ppm en 2100.

De nombreuses expérimentations sur l'effet de l'augmentation de CO₂ atmosphérique sur la physiologie et l'écophysio-physiologie des arbres ont été réalisées depuis une vingtaine d'années, dans des milieux confinés (chambres climatiques, serres) et plus récemment en conditions naturelles avec des systèmes d'enrichissement en CO₂ à l'air libre, appelés FACE (Free air CO₂ enrichment, voir photos).

Les mesures réalisées sur de jeunes plants en conditions contrôlées montrent qu'en moyenne, **la photosynthèse est stimulée** d'environ 40% en condition de forte concentration en CO₂, de l'ordre de 700 ppm (voir la synthèse de Gunderson et Wullschlegel, 2004 réalisée sur 39 espèces). Très fréquemment, le phénomène d'**acclimatation** est rapporté (voir la revue de Curtis et al., 1996) : on constate que l'écart de photosynthèse nette entre le traitement enrichi et le témoin



Le système d'enrichissement en CO₂ (FACE) à Oak Ridge (Tennessee, USA) sur des espèces forestières tempérées feuillues américaines. Source : <http://www.esd.ornl.gov/facilities/ORNL-FACE/>

diminue progressivement lorsque l'on prolonge l'expérience. Ce phénomène est à mettre en relation avec une diminution du contenu en azote foliaire et de la concentration en enzyme Rubisco (protéine jouant un rôle clé dans l'assimilation du carbone).

Toutefois, les résultats obtenus sur de jeunes plants posent le problème de leur extrapolation à l'arbre adulte. En effet, les substrats de culture et l'enracinement confiné des plants cultivés en conditions contrôlées sont différents de ceux en conditions naturelles, et surtout la physiologie et donc la réponse de l'arbre mature peuvent se révéler différentes.

Ainsi, les mesures réalisées sur des arbres adultes au moyen des systèmes FACE donnent certainement des indications plus réalistes sur les effets probables de l'augmentation en CO₂ dans l'atmosphère. Un article récent (Körner *et al.*, 2005) rapporte les mesures réalisées *in situ* sur des arbres d'espèces feuillues européennes enrichis en CO₂ (hêtre, chêne, charme et tilleul) : on observe une stimulation immédiate de l'assimilation nette, qui se poursuit au bout des 4 années d'enrichissement. Ainsworth et

Long (2005) ont analysé l'ensemble des résultats obtenus avec les systèmes FACE, installés dans divers écosystèmes : arbres résineux, feuillus, prairies naturelles et artificielles, cultures en C3 et C4*, végétation sub-désertique. On constate (voir tableau 1) que les arbres sont plus réactifs à l'augmentation de la concentration en CO₂ que les plantes herbacées, prairies ou cultures. En

moyenne, l'indice foliaire des arbres augmente, mais pas celui des plantes herbacées, alors que la teneur en azote foliaire diminue par un effet de dilution.

L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ a aussi, pour certaines espèces d'arbres, un autre effet majeur sur la physiologie: une **diminution de la conductance stoma-**

Réponse globale :	résultat
des différents groupes fonctionnels	arbres > légumes > herbacées en C3
des végétaux C3 et C4	C3 > C4 à C3 >> C4
Effets particuliers :	résultat
augmentation durable du gain en carbone	oui pour tous les groupes (sauf pour un auteur)
acclimatation de la photosynthèse	oui pour tous les groupes
diminution de l'azote foliaire	oui pour tous les groupes (effet de dilution)
augmentation de l'indice foliaire	oui, pour les arbres seulement
stimulation du rendement des cultures	faible

Tab. 1 : réponse de plantes de différents groupes fonctionnels à l'élévation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère, à partir de l'analyse de mesures effectuées dans les systèmes FACE (d'après Ainsworth et Long, 2005).

tique, qui réduit la transpiration. Cet effet a été observé par des mesures d'échanges gazeux foliaires (porométrie) en conditions contrôlées chez *Quercus petraea*, mais pas chez *Pinus pinaster* (Picon *et al.*, 1996), ni chez *Fagus sylvatica* (Guehl, communication personnelle). En conditions naturelles, avec un système FACE, Ellsworth *et al.* (1995) ont mesuré une diminution de flux de sève brute chez *Pinus taeda* dans l'atmosphère enrichie en CO₂ par rapport aux témoins. Les espèces chez qui la conductance stomatique diminue et l'assimilation photosynthétique augmente voient donc une **amélioration de leur efficacité d'utilisation de l'eau***. L'effet sur la respiration est moins documenté et reste controversé, avec des données de la littérature contradictoires.

Dans certains cas, l'accroissement en biomasse n'est pas stimulé par l'enrichissement en CO₂. Il semble maintenant établi qu'il existe au moins deux grandes limitations à l'effet fertilisant du CO₂ atmosphérique : l'alimentation en eau et la disponibilité en azote. Les manipulations de la teneur en CO₂ et de la **disponibilité en eau** montrent clairement que l'effet de stimulation par les fortes teneurs en CO₂ se réduit voire disparaît en situation de sécheresse (voir Picon *et al.*, 1996, pour le chêne sessile et le pin maritime). Körner *et al.* (2005) ne constatent pas d'augmentation l'accroissement radial des espèces feuillues étudiées lors de l'année très sèche 2003, ni pour l'année suivante. Concernant la **nutrition**, en azote en particulier, les résultats expérimentaux sont analogues : pour les stations à faible richesse minérale, l'enrichissement en CO₂ ne conduit pas à une stimulation de l'accroissement en biomasse chez *Pinus taeda* (Oren *et al.*, 2001) au-delà de trois années de traitement.

Ce p è r e s *

■ Cavitation :

la cavitation représente un dysfonctionnement du système conducteur de la sève brute des végétaux supérieurs, sous l'effet de contraintes biophysiques : gel, sécheresse, accidents mécaniques (vent, insectes). Les vaisseaux cavités, qui sont ensuite embolisés par remplissage de gaz, ne sont plus capables de jouer leur rôle dans la conduction de la sève brute. On peut classer les espèces selon leur vulnérabilité à la cavitation.

■ C3 et C4 :

il s'agit de deux voies différentes de synthèse des sucres lors de la photosynthèse. Pour la formation de sucres à 6 atomes de carbone, un intermédiaire est constitué par une molécule à 3 carbones chez les plantes dites en C3 (la plupart des végétaux de nos régions) ; chez les plantes dites en C4 (maïs, sorgho, canne à sucre), cette synthèse passe par une molécule à 4 atomes de carbone.

■ Efficacité d'utilisation de l'eau :

elle est définie comme le rapport entre la photosynthèse nette et la transpiration, que ce soit à l'échelle de la feuille, de l'arbre ou du couvert.

■ Respiration autotrophe :

celle des organes végétaux vivants, liée à leur vie et à leur croissance. La fonction de respiration fournit l'énergie aux êtres vivants pour leur métabolisme.

■ Respiration hétérotrophe :

terme lié à la décomposition des différentes fractions de matière organique (litières, organes et végétaux morts, etc.), sous l'effet des organismes décomposeurs (microfaune, champignon, bactéries).

En dehors de la question de l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère, les prévisions des modèles sur l'Europe de l'Ouest pour le siècle en cours (à l'horizon 2100) sont :

- une augmentation des températures minimales et maximales,
- une diminution des précipitations du printemps à l'automne,
- une augmentation de la pluviométrie en hiver et, au bilan, le maintien voire une légère augmentation de la pluviométrie annuelle. (voir Déqué, dans ce même volume).

L'élévation des températures n'affecte pas seulement la phénologie

La **température** joue sur les arbres et les écosystèmes forestiers à plusieurs niveaux qui sont, schématiquement :

- la photosynthèse : l'effet sera d'autant plus important que l'on s'écartera de la température optimale pour les processus photosynthétiques.

- La respiration autotrophe* : elle constituerait une proportion peu variable de la photosynthèse brute (Dewar *et al.*, 1999) ; dans le

monde, un large jeu de données sur différentes espèces ligneuses sous des climats contrastés tend à le montrer.

■ La respiration hétérotrophe* : à partir d'expériences de chauffage du sol *in situ*, on constate qu'elle augmente à court terme ; mais cette augmentation ne paraît pas durable, du fait de mécanismes d'acclimatation *via* les modifications de populations de micro-organismes du sol (Melillo *et al.*, 2002).

■ La croissance en longueur et en épaisseur : de plus fortes températures stimuleraient les mécanismes de division et d'allongement cellulaire ; toutefois cette question reste encore mal documentée.

■ Enfin, la phénologie (longueur de la saison de végétation) : elle pourrait être fortement affectée (voir Morin et Chuine, dans ce même volume).

L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses : problème de la plasticité des espèces

Cette question reste certainement l'une des plus préoccupantes pour la forêt, mais aussi pour l'agriculture, car il s'agit d'anticiper la gestion (choix des espèces, traitements sylvicoles) pour le siècle en cours.

On sait bien que les écosystèmes terrestres s'adaptent à la disponibilité en eau ; la végétation méditerranéenne en est un exemple, constituée d'espèces dont la morphologie (enracinement, indice foliaire) et la physiologie (ajustements osmotiques, photosynthétiques, hydrauliques) leur permettent de résister aux fortes sécheresses (voir figure 3). Une des questions centrales est de savoir si les espèces actuellement en équilibre avec leur milieu sont suffisamment **plastiques** pour résister à une évolution vers des sécheresses

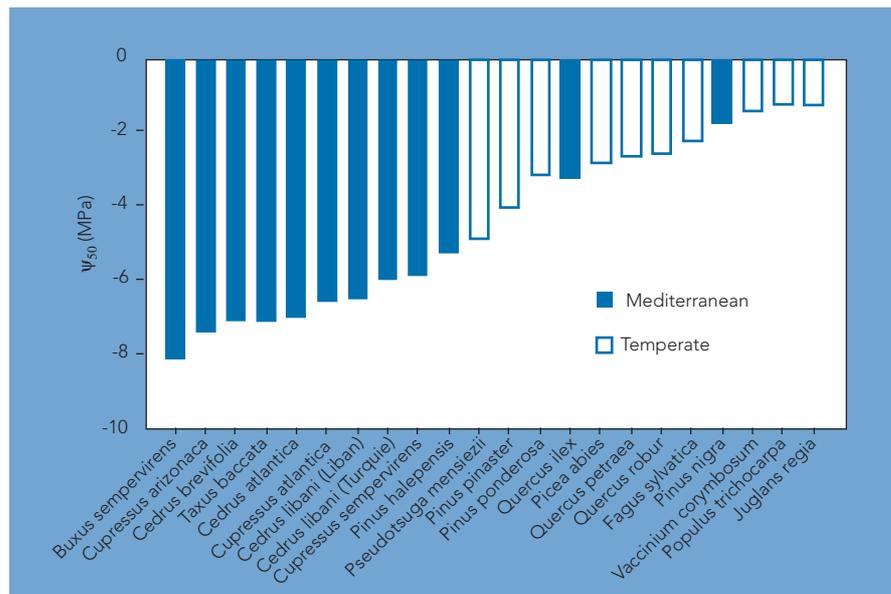


Fig. 3. : exemple de caractère d'adaptation à la sécheresse des espèces ligneuses : la vulnérabilité à la cavitation, estimée par la tension du xylème où la conductivité hydraulique chute de 50 % (Ψ_{50}) ;

d'après Bréda *et al.* (2006)

Plus la tension de rupture est négative, plus grande est la résistance du système conducteur en situation de sécheresse. Dans cette comparaison d'espèces méditerranéennes et tempérées, le douglas apparaît en position inattendue car les individus étudiés appartiennent à la variété *glauca*, que l'on trouve dans des milieux arides.

plus longues (voire pluriannuelles) et plus intenses, d'autant plus que les prévisions des modélisateurs du climat global prévoient les changements climatiques sur une courte durée par rapport à la durée de vie des arbres ou à la longueur de révolution des peuplements. Peu de données sont à ce jour disponibles, seule la modélisation semble pouvoir donner des éléments de réponse. Les simulations de bilan hydrique et de carbone, basées sur les scénarios climatiques à 50 ou 100 ans ouvrent quelques perspectives. On peut montrer par exemple que, toutes choses égales par ailleurs², les peuplements d'espèces à feuilles persistantes, les résineux en particulier, seront plus affectés par la sécheresse, non pas à cause de leur physiologie, mais parce qu'ils peuvent continuer à transpirer de la fin de l'automne au début du printemps : durant cette

période, les espèces décidues ne consomment pas d'eau et n'entament donc pas les réserves hydriques du sol. Le deuxième facteur est, pour les résineux, une plus forte interception des précipitations, qui réduit d'autant la quantité d'eau arrivant au sol : cela accentue les déficits hydriques et ralentit la reconstitution des réserves en eau du sol.

Enfin, nous ne parlerons pas ici des dépôts azotés, liés aux activités humaines, industrielles et agricoles, qui n'entrent pas directement dans le champ des changements climatiques, mais dont l'incidence sur le fonctionnement et la croissance des forêts est probablement importante, en interaction avec le climat (voir Dhôte, Bontemps *et al.*, ce même volume). Là encore, si l'effet direct d'une meilleure teneur en azote foliaire sur la photosynthèse est bien connu, les interactions entre

2 en particulier indice foliaire et réserve utile du sol identiques, peuplements dépourvus de sous-étage

Le projet CARBOFOR, une approche régionalisée des effets du changement climatique sur les écosystèmes forestiers

En mobilisant des approches expérimentales et différents outils de modélisation des écosystèmes forestiers et du climat, le projet CARBOFOR a permis, sur le territoire métropolitain, de simuler les impacts régionalisés d'un scénario de changement climatique sur les forêts en termes de cycle du carbone, biogéographie et vulnérabilité aux pathogènes majeurs pour la période 2000-2100.

Stockage et bilan du carbone - Différentes approches de calcul de stock de carbone de la biomasse des forêts françaises ont conduit à une révision à la hausse de près de 20% des valeurs proposées antérieurement. L'incrément net annuel en carbone de 1979 à 1991 dans la biomasse des forêts est estimé à 18,7 Mt C/an (hors tempête) contre 10,5 Mt C/an précédemment. Par ailleurs, une synthèse des résultats obtenus sur les flux d'énergie et de masse échangés entre les couverts forestiers et l'atmosphère mesurés par le réseau de sites de l'ORE F-ORE-T a permis de mettre en évidence les effets de la structure du couvert, les particularités et points communs des espèces étudiées et le rôle de la sylviculture dans les échanges de CO₂ et le bilan de carbone de ces écosystèmes.

Modulations de la réponse des peuplements au changement climatique - Les différentes expériences de simulation de la production forestière et la modélisation des aires climatiques potentielles ont permis de donner une image cohérente de l'évolution du paysage forestier national au cours du 21^e siècle : le potentiel climatique de production est diminué sur la moitié sud et la façade ouest du pays où l'effet du cycle saisonnier des précipitations est défavorable alors que l'impact climatique est neutre ou bénéficiaire dans la partie centre et nord-est. Ce changement intervient sur un laps de temps inférieur à la durée d'une révolution. **La réserve en eau et la fertilité des sols** sont les deux grands facteurs modulant la réponse des peuplements au changement climatique.

Distribution des maladies - L'impact du changement climatique sur les pathosystèmes se traduit par de fortes extensions d'aires potentielles pour les espèces pathogènes dont la survie hivernale est limitée par les températures basses (oïdium, *Phytophthora*, rouilles). Par contre, l'évolution du régime hydrique (baisse des précipitations pendant la saison de croissance) affecte très différemment les espèces selon leur biologie. Les changements projetés de distribution et impact des parasites conduisent à préconiser une gestion anticipative et préventive des risques, en particulier pour éviter ou limiter la dissémination des parasites dans leurs enveloppes climatiques potentielles. Le choix des espèces ou variétés pour les reboisements devra tenir compte de ces risques.

En proposant les premières simulations d'impacts au niveau régional, ce projet ouvre la voie à des études opérationnelles sur la gestion des écosystèmes forestiers soumis à un climat en évolution.

Denis Loustau

disponibilité en carbone et azote sur le fonctionnement des arbres adultes sont insuffisamment connues. La réaction des arbres sera variable selon l'espèce mais aussi selon le niveau de richesse minérale initiale de la station.

Conclusion

Accidents et dérives climatiques ont, et auront, des impacts sur le fonctionnement et la croissance voire la durabilité des écosystèmes forestiers. A la lumière des connaissances actuelles, il apparaît que la contrainte hydrique soit un des facteurs les plus déterminants. Une limitation importante dans nos capacités de prévision provient des incertitudes des modèles globaux, incertitudes plus fortes sur les précipitations et leur répartition spatiale et temporelle, que sur les températures.

Nous avons vu que deux facteurs antagonistes sont à attendre : l'effet fertilisant positif de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂, combiné dans nos régions à celui des dépôts azotés, et les effets limitants et négatifs de la sécheresse, qui pourraient conduire à des renversements de la tendance d'augmentation de la productivité observée. Au-delà de ces tendances à moyen et long terme, les accidents climatiques développés ci-dessus pourront constituer des facteurs aggravants, comme déjà observé dans certains massifs ou zones forestières ; le massif de la Harth en Alsace (voir Dubois-Coli et al., 2006) en est un exemple actuel.

André GRANIER
Nathalie BRÉDA

UMR écologie et écophysologie
Forestières
INRA, Nancy

Bibliographie

BRÉDA N., GRANIER A., AUSSE-
NAC G., 2000. Évolutions possi-
bles des contraintes climatiques et
conséquences pour la croissance
des arbres. *Revue Forestière
Française*, vol. 52, n° spécial
"Conséquences des changements
climatiques pour la forêt et la sylvi-
culture", pp. 73-90

AINSWORTH E.A., LONG S.P.,
2005. What have we learned from
15 years of free-air CO₂ enrich-
ment (FACE)? A meta-analytic
review of the responses of photo-
synthesis, canopy properties and
plant production to rising CO₂.
New Phytologist, vol. 165, n° 2, pp.
351-371

DUBOIS-COLI C., NAGELEISEN
L.M., BRÉDA N., 2006. Suivi d'un
massif forestier très sensible à la
sécheresse : l'observatoire de la
Harth, historique et perspectives.
Rendez-vous techniques, n° 13,
pp. 85-92

BRÉDA N., GRANIER A., AUSSE-
NAC G., 2004. La sécheresse de
2003 dans le contexte climatique
des 54 dernières années : analyse
écophysiological et influence sur
les arbres forestiers. *Revue
Forestière Française*, vol. 56, n° 2,
pp. 109-131

BRÉDA N., HUC R., GRANIER A.,
DREYER E., 2006. Temperate forest
trees and stands under severe
drought: a review of ecophysiological
responses, adaptation pro-
cesses and long-term conse-
quences. *Annals of Forest Science*,
vol. 63, n° 6, pp. 625-644

CURTIS P.S., 1996. A meta-analysis of
leaf gas exchange and nitrogen in
trees grown under elevated carbon
dioxide. *Plant, Cell and Environment*,
vol. 19, n° 2, pp. 127-137

DEWAR R.C., MEDLYN B.E.,
MCMURTRIE R.E., 1999.
Acclimation of the respira-
tion/photosynthesis ratio to tem-
perature: insights from a model.
Global Change Biology, vol. 5, n°
5, pp. 615-622

ELLSWORTH D.S., OREN R.,
HUANG C., PHILLIPS N., HEN-
DREY G.R., 1995. Leaf and canopy
responses to elevated CO₂ in a
pine forest under free-air CO₂
enrichment. *Oecologia*, vol. 104,
n° 2, pp. 139-146

GRANIER A., REICHSTEIN M.,
BRÉDA N., JANSSENS I.A. et al.,
2007. Evidence for soil water
control on carbon and water dyna-
mics in European forests during
the extremely dry year: 2003.
*Agricultural and Forest
Meteorology*, vol. 143, n° 1-2, pp.
123-145

GUNDERSON C.A., WULLSCHLE-
GER S.D., 2004. Photosynthetic
acclimation in trees to rising
atmospheric CO₂: a broader pers-
pective. *Photosynthesis Research*,
vol. 39, n° 3, pp. 369-388

IPCC, 2001 *Climate change 2001:
the scientific basis*. Cambridge :
Cambridge University Press. 881 p.

KÖRNER C., ASSHOFF R., BIGNU-
COLO O., HÄTTENSCHWILER S.,
KEEL S.J., PELÁEZ-RIEDL S.,
PEPIN S., SIEGWOLF R.T.W., ZOTZ
G., 2005. Carbon flux and growth
in mature deciduous forest trees
exposed to elevated CO₂. *Science*,
vol. 309, n° 5739, pp. 1360-1362

LEFÈVRE Y., LEBOURGEOIS F.,
BRÉDA N., 2007. Comportement
des essences forestières sur sol à
nappe temporaire. *Revue
Forestière Française*, vol. 58, n° 4
spécial « L'eau et la forêt », pp.
295-304

MELILLO J.M., STEUDLER P.A.,
ABER J.D., NEWKIRK K., LUX H.,
BOWLES F.P., CATRICALA C.,
MAGILL A., AHRENS T., MORRIS-
SEAU S., 2002. Soil warming and
carbon-cycle feedbacks to the cli-
mate system. *Science*, vol. 298,
n° 5601, pp. 2173-2176

OREN R., ELLSWORTH D.S.,
JOHNSEN K.H., PHILLIPS N. et al.,
2001. Soil fertility limits carbon
sequestration by forest ecosys-
tems in a CO₂-enriched atmos-
phere. *Nature*, vol. 411, n° 6836,
pp. 469-472

PARMESAN C., YOHE G., 2003. A
globally coherent fingerprint of cli-
mate change impacts across natu-
ral systems, *Nature*, vol. 421,
n° 6918, pp. 37-42

PICON C., GUEHL J.M., FERHI A.,
1996. Leaf gas exchange and car-
bon isotope composition res-
ponses to drought in a drought-
avoiding (*Pinus pinaster*) and a
drought-tolerant (*Quercus
petraea*) species under present
and elevated atmospheric CO₂
concentrations. *Plant, Cell and
Environment*, vol. 19, n° 2, pp. 182-
190

WALTHER G.R., POST E., CONVEY
P., MENZEL A., PARMESAN C.,
BEEBEE T.J.C., FROMENTIN J.M.,
HOEGH-GULDBERG O., BAIRLEIN
F., 2002. Ecological responses to
recent climate change. *Nature*, vol.
416, n° 6879, pp. 389-395

Quelques éléments de réflexion sur les relations entre la diversité biologique et l'impact des changements climatiques

L'évaluation de l'impact des changements climatiques sur la flore soulève une question complexe : quelles seront les capacités d'adaptation spontanée des espèces ? La réflexion qui suit replace cette interrogation dans son cadre conceptuel, et nous rappelle que les notions que nous utilisons pour décrire la flore : espèces, communautés, aires de répartition... ne désignent que des états transitoires de systèmes en constante évolution.

Diversité entre espèces, diversité au sein de l'espèce, et réponse au changement climatique

Les arbres, comme les plantes, se présentent sur une parcelle comme ce que les écologues appellent une communauté. Une communauté est l'ensemble des organismes qui partagent un même habitat. Le cortège floristique d'une station forestière forme une communauté végétale, par exemple. Au sein d'une communauté, tous les individus d'une même espèce ne sont pas identiques : il existe des variations, visibles ou plus subtiles, de leur apparence ou phénotype, comme pour les arbres : la date de débournement, la rectitude du tronc, etc. Ces différences sont liées en partie à des variations de l'information génétique stockée dans leur ADN (ou génotype).

Aussi, il existe au moins deux niveaux de diversité biologique dans une communauté végétale : la diversité entre espèces, étudiée plutôt par les écologues des communautés, et la diversité au sein d'une espèce, étudiée plutôt par les généticiens. Ces deux niveaux de diversité sont en relation avec les facteurs physiques et chi-

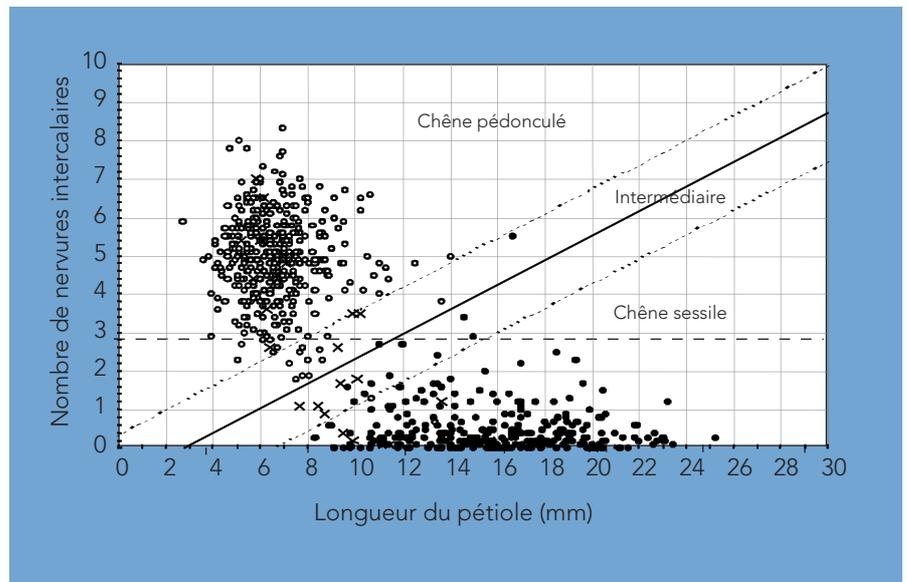


Fig. 1 : diversité intra et interspécifique au sein des chênes blancs
Répartition de 384 chênes pédonculés (points blancs), 286 chênes sessiles (points noirs) et 24 chênes « intermédiaires » (croix) échantillonnés dans le Nord-Est de la France en fonction de la longueur moyenne du pétiole et du nombre moyen de nervures intercalaires comptées sur 10 feuilles. Les lignes en pointillés délimitent les enveloppes « chêne pédonculé typique », « chêne sessile typique », « chêne intermédiaire » (d'après Badeau, Dupouey et Séjourné, in bulletin technique de l'ONF n°39)

miques de l'environnement, appelés « facteurs abiotiques » : une communauté végétale sur sol acide est différente d'une communauté végétale sur sol calcaire et, pour le climat, l'intensité des facteurs limitants que sont le gel et la sécheresse influent également sur la composition des communautés végétales. Ces mêmes influences agissent sur la diversité au sein d'une espèce. Lors d'un coup de

gel, tous les arbres ne sont pas identiquement touchés, sur un même versant où l'intensité du froid est homogène, et les gélivures ne sont pas distribuées identiquement dans un massif forestier. De même, de fortes variations sont observées entre individus, notamment pour le chêne, dans les dates de débournement au sein d'une même parcelle.

Dans la mesure où le climat n'est plus un invariant séculaire des stations forestières, mais varie, au-delà des fluctuations annuelles, en tendance sur des périodes proches de la décennie, il est important d'étudier les relations entre les changements climatiques et ces deux niveaux de diversité. Cette étude est cruciale pour les deux influences : quel est l'impact des changements climatiques sur les niveaux de diversité, d'une part, et quel est le rôle de ces niveaux de diversité pour la réponse des communautés aux changements climatiques, d'autre part. Les recherches dans ces deux domaines ne font que commencer, mais quelques résultats partiels existent déjà, assis sur une bonne base expérimentale et théorique. Dans cet article, nous donnerons quelques éléments sur chacun de ces niveaux, et leur interaction. En effet, des travaux théoriques récents (Vellend, 2003) ont montré comment ces deux niveaux de diversité peuvent être interdépendants.

Caractériser la présence d'une espèce en fonction des facteurs du milieu : niche potentielle, optimale, et niche réalisée

Une première notion en écologie des communautés, très ancienne, est celle de niche, qui correspond à la notion d'autoécologie des espèces : la niche d'une espèce, depuis Hutchinson (voir Vandermeer, 1972, Blondel, 1995), correspond à l'ensemble des caractéristiques physiques et chimiques d'un milieu qui en permettent l'existence. Depuis les travaux d'Ellenberg (1963), notamment, trois types de niche sont distingués. La première est la **niche potentielle**, dont l'enveloppe est délimitée par les facteurs limitants : telle ou telle espèce ne supporte pas le gel. C'est ainsi que la limite (classique, mais un peu grossière) de la région méditerranéenne comme limite nord de l'olivier correspond à une limite de la niche potentielle de l'olivier.

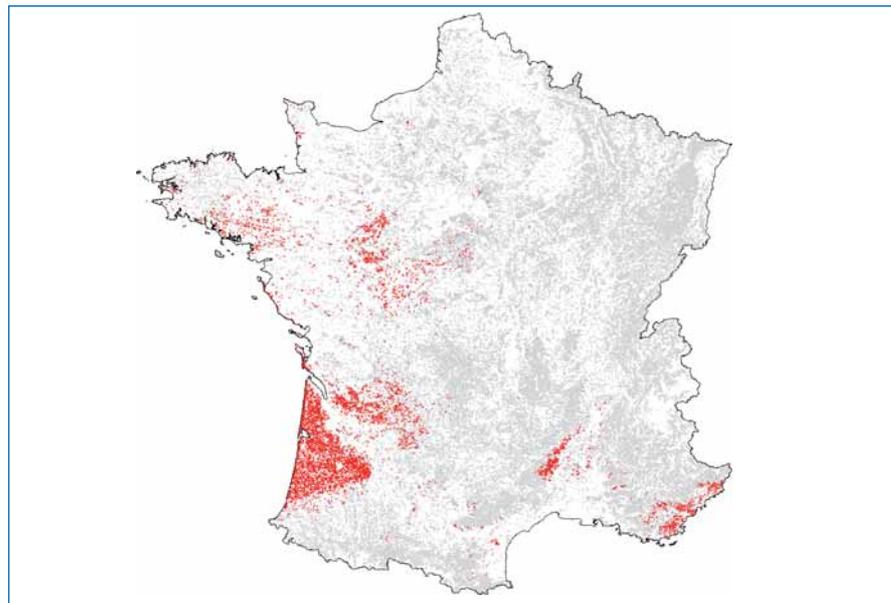


Fig. 2 : répartition du pin maritime en France : un exemple de niche réalisée façonnée par le sylviculteur, et qui ne représente ni sa niche potentielle, ni sa niche optimale, d'après les données de l'IFN (source : Badeau et al., CARBOFOR, 2004)

Les conditions dans lesquelles la croissance de l'espèce est la plus forte et sa reproduction la plus abondante constituent la **niche optimale**. Pour les facteurs liés aux qualités du sol (disponibilité en eau et nutriments), ces niches optimales sont souvent confondues pour des espèces différentes, là où l'alimentation en eau et la disponibilité en nutriments sont maximales. On comprend aisément que la compétition peut être forte pour ces ressources, et que toutes les espèces ne réagissent pas de façon identique vis-à-vis de la compétition, que les essences héliophiles supportent en général moins bien.

La présence ou non de telle ou telle espèce sur telle station dépend donc également de la compétition avec les autres espèces. C'est ce que l'on retrouve dans la notion de succession végétale, qui traduit la structuration des communautés en fonction de la compétition pour la

lumière, les ressources, etc. Aussi, une troisième niche est distinguée : la **niche réalisée**, qui est l'ensemble des conditions où l'espèce est effectivement rencontrée. Cette troisième niche dépend également des aptitudes à la compétition. Si les interactions entre plantes et leur milieu sont assez bien connues depuis plusieurs décennies, et assises sur des bases théoriques assez solides, le rôle de la compétition dans la structuration des communautés reste, même en climat constant, un sujet de controverses (Schluter et Ricklefs, 1993), dans la mesure où plusieurs théories coexistent pour « expliquer » la diversité interspécifique observée en un endroit en fonction des conditions locales. Une part importante du débat s'est cristallisée sur le rôle de l'histoire (histoire des flores, importance et richesse de ce qu'il est convenu d'appeler le « pool » local, à savoir l'ensemble des espèces qui potentiellement peuvent être appelées à coloniser un jour ou l'autre une région donnée) et des bilans matière et d'énergie dans le déterminisme de la diversité interspécifique. De plus en

plus, la compréhension de la présence ou de l'absence d'une espèce en un lieu donné combine, d'une part, un déterminisme local résultant des effets de l'environnement physique et des interactions entre espèces au sein de la communauté et, d'autre part, des processus régionaux de dispersion, sur plusieurs générations. Cette vision redonne ses lettres de noblesse à la dimension historique de l'écologie (Ricklefs, 2004). Ajoutons que la niche réalisée est également façonnée par l'action du sylviculteur, qui a pu favoriser telle ou telle espèce en fonction de ses objectifs de gestion.

Projeter les aires potentielles des espèces : questions et incertitudes

...Évolution des relations compétitives

Ces réflexions restent importantes dans le cadre de travaux sur les enveloppes climatiques, car si la niche réalisée, la seule à laquelle on ait accès via l'observation et les inventaires actuels, reflète autant l'histoire et la compétition que l'enveloppe des facteurs limitants, de nouvelles méthodes d'inférence des enveloppes climatiques s'avèrent nécessaires. Il est implicitement acquis que l'enveloppe climatique sur une aire assez vaste représente la niche potentielle (voir pour discussion Badeau et Dupouey, dans ce même volume). Cette hypothèse peut se révéler hardie, notamment pour ce qui concerne la limite du hêtre dans le Centre Ouest de la France, où le forestier a fortement influé sur la compétition hêtre – chêne en favorisant le chêne. La délimitation de l'aire potentielle du hêtre requiert alors des études assez fines. De même que la compétition (naturelle ou régulée par le sylviculteur) joue un rôle important dans la distribution d'une essence, donc sa niche réalisée, la compétition peut jouer un rôle non négligeable pour la réponse des com-

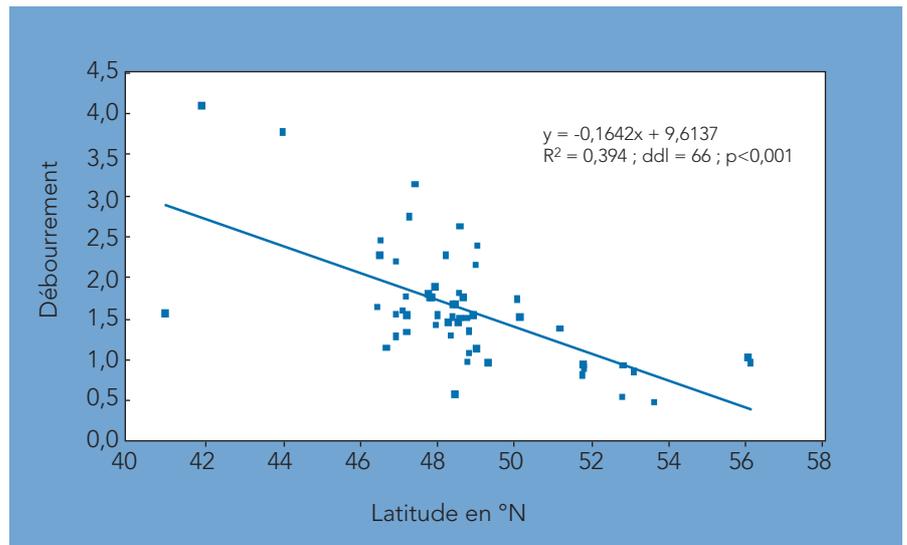


Fig. 3 : adaptation des populations aux conditions climatiques : précocité du débournement chez le chêne sessile en fonction de la latitude d'origine de la population

Les mesures de débournement ont été effectuées sur un même site, en FD de la Petite Charnie, test Inra de comparaison de provenance de chêne sessile, tranche 4.

munités aux changements climatiques. C'est ainsi que la limite écologique elle-même entre le chêne et le hêtre, par exemple, pourra être déplacée lors des changements climatiques, que ce soit en plaine ou en montagne. Il existe malheureusement très peu de références pour tenter de répondre à cette question, ce qui incite à développer les recherches sur les relations entre les structures et compositions des communautés et les facteurs climatiques.

...Adaptation

Au niveau de la diversité génétique, la notion d'adaptation est cruciale pour comprendre la réponse des populations aux pressions de sélection que constituent les changements climatiques. L'information génétique « code » un caractère phénotypique (c'est un peu plus complexe, mais on peut raisonner avec ce modèle simple). C'est ce que l'on appelle le déterminisme génétique d'un caractère. Certains traits contribuent à la valeur adaptative des individus qui les portent (un exemple flagrant est la sélection opérée par le sylviculteur qui favorise cer-

tains arbres aux traits particuliers, qui constitueront la population de géniteurs de la génération suivante). Si ces traits sont héréditaires, la génération suivante manifestera pour ces caractères une déviation par rapport à la génération précédente : c'est le mécanisme d'adaptation. Il est cumulatif sur plusieurs générations et l'ampleur de la déviation occasionnée à chaque génération dépendra de l'intensité de la sélection et du niveau de diversité dans la population. L'adaptation est un élément essentiel de la réflexion, car parmi ces caractères phénotypiques adaptables peuvent se trouver ceux qui contribuent à l'enveloppe climatique de l'essence : si cette enveloppe change, la niche climatique potentielle va changer, et il y aura dissociation entre les enveloppes climatiques actuelles et les enveloppes climatiques futures. On imagine souvent que l'adaptation est un processus lent, qui prend plusieurs générations et se chiffre en siècles pour les arbres. Des travaux récents (Skroppa et Kohman, 1997) laissent entendre que l'adaptation à des changements climatiques peut être déce-

lée sur une génération, pour un caractère crucial étudié chez l'épicéa : la date de fermeture des bourgeons. D'un autre côté, des plantations comparatives de populations prélevées sur des gradients climatiques ont bien montré qu'il y avait eu adaptation locale aux conditions climatiques le long du gradient (Modrzynski et Erikson, 2002), même dans le cas de provenances dont la date d'installation est relativement récente (Hannerz et Westin, 2000). La figure 3 en donne une illustration. De même, dans plusieurs articles qui exploitent les réseaux certainement les plus complets de plantations comparatives de provenances, Rehfeldt (Rehfeldt et al., 1999 ; Rehfeldt et al., 2002) a montré qu'il existait une adaptation locale aux conditions climatiques, mais que chaque population n'était cependant pas naturellement à son optimum climatique (probablement à cause de mécanismes impliquant l'histoire et la compétition avec d'autres espèces ou populations).

D'autres exemples encore plus démonstratifs illustrent la vitesse

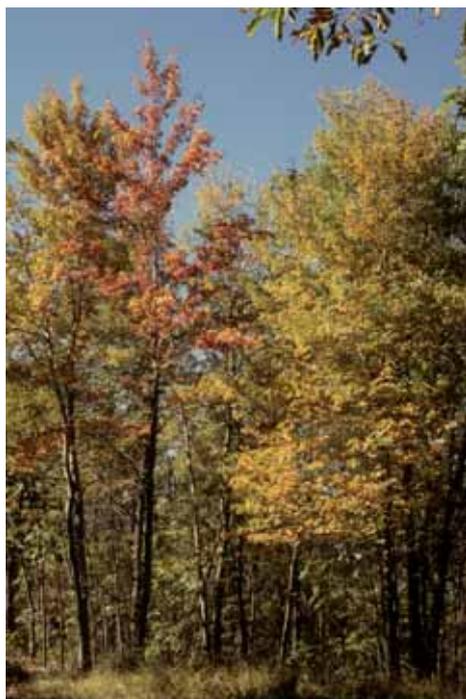
d'évolution dont sont capables les populations d'arbres. On peut citer à cet égard, la divergence génétique des populations exotiques introduites en France (chêne rouge, douglas...). La comparaison des populations introduites avec les populations sources (de l'aire naturelle) révèle une différenciation génétique acquise en quelques générations (Daubree et Kremer, 1993). Ces quelques exemples conduisent à penser que la notion d'enveloppe bioclimatique n'est pas immuable et qu'elle risque elle-même d'évoluer en réponse à des changements environnementaux de large ampleur.

...Plasticité et résistance au stress

On appelle plasticité d'un caractère la possibilité pour un organisme de répondre à des environnements différents par des états ou des niveaux de réaction différents. Par exemple, la construction du houppier d'un arbre en fonction de la distribution de la lumière est un caractère souvent plastique, pour certaines essences. La plasticité de certains caractères

peut être une caractéristique des organismes ou des espèces, tandis que la plasticité d'autres caractères peut être variable au sein de l'espèce et éventuellement sous contrôle génétique. L'inverse de la plasticité est parfois appelé homéostasie. Rehfeldt a montré que les populations les moins plastiques en croissance sont celles qui résistent le mieux à un stress lié à la limitation de la ressource. Les provenances qui résistent le mieux au gel sont celles qui augmentent le moins leur croissance quand elles sont transplantées sous un climat plus clément. Inversement, les populations moins tolérantes au gel sont aussi celles pour lesquelles un gain de température moyenne permet par un gain de productivité plus important.

Aussi, ces travaux ont mis en évidence le rôle crucial de deux mécanismes : la plasticité et l'adaptation. Chacun jouera certainement dans la réponse des organismes et populations aux changements climatiques, en réduisant la possibilité de prédiction par la seule projection



A. Ducouso, Inra

Des populations déplacées peuvent diverger rapidement de leur population source, comme dans le cas du chêne rouge

Vue d'un peuplement de l'aire d'origine, en Pennsylvanie, et régénération naturelle en forêt de Peyrilhac, Haute-Vienne

des enveloppes climatiques. L'ampleur des écarts entre la projection des enveloppes climatiques actuelles et celles qui seront réalisées par migration, adaptation et plasticité reste aujourd'hui matière à conjectures.

Mécanismes adaptatifs et diversité

Si la prédiction quantitative précise reste un objectif très difficile à atteindre (les prédictions sont souvent hasardeuses en biologie, beaucoup plus que dans le domaine des sciences physiques, chimiques et de l'ingénierie), un ensemble de travaux récents ou plus anciens permet de mieux connaître ces mécanismes adaptatifs qui agissent au niveau des organismes, des populations et des espèces, et d'établir des comparaisons entre différents types de situations.

Au niveau individuel, il existe des mécanismes de régulation de l'expression des caractères dus à la diversité des formes alléliques présentes et à l'organisation de cette diversité dans le génome. C'est ainsi que l'hétérozygotie individuelle peut induire une meilleure adaptation à des situations variables, comme cela a été montré sur l'adaptation aux pluies acides (Müller-Starck, 1988). Il n'est pas interdit de penser que la conservation d'une grande diversité allélique et d'individus hétérozygotes (ce qui peut se révéler délicat à réaliser par une sélection purement phénotypique) permettra une meilleure adaptation aux changements climatiques. Les populations d'arbres ont fait la preuve de leur capacité à évoluer « rapidement » en terme d'adaptation à l'environnement local, comme en témoigne la forte structuration de la diversité adaptative (phénologie, croissance,

tolérance aux stress abiotiques...) observée sur des gradients latitudinaux ou altitudinaux recolonisés en Europe depuis les quelques dizaines de générations d'arbres qui nous séparent de la déglaciation.

Par ailleurs, pour ces mêmes caractères adaptatifs, il existe des processus qui ont permis le maintien d'une forte diversité génétique individuelle au sein des populations. L'adaptation au niveau des populations a déjà été évoquée au paragraphe précédent. L'adaptation au niveau de l'espèce repose principalement sur les flux de gènes entre populations, via les mécanismes de floraison, fécondation, fructification, dissémination. C'est ainsi que se constitue peu à peu l'adaptation locale, par les mécanismes de la sélection. La sélection n'est pas qu'une simple érosion de la diversité, du fait des mécanismes de l'hérédité : chez les individus diploïdes comme les arbres, chaque individu hérite de copies de gènes de ses deux parents et les interactions entre copies d'un même gène ou entre gènes différents influent fortement sur l'expression des caractères. Ainsi, on a pu montrer que les valeurs de caractères contrôlés par de nombreux gènes pouvaient évoluer fortement et rapidement sous l'effet de la sélection sans qu'il y ait de forte modification des fréquences de chacun des gènes impliqués (McKay et Latta 2002, Le Corre et Kremer, 2003).

Perspectives

Ainsi, pour répondre au changement climatique, les arbres bénéficient d'une forte variabilité intra et inter populations. En revanche, les changements environnementaux seront brutaux et se feront rapidement, à l'échelle d'une génération d'arbres (la régénération ne vivra pas l'environnement

dans lequel les reproducteurs auront été sélectionnés). Les questions qui se posent sont alors :

- est-ce que les arbres actuels ont la capacité de surmonter les changements jusqu'à la prochaine régénération ?
- Est-ce que le réservoir de variabilité génétique est suffisant localement (en tenant compte des flux de graines et de pollen naturels) pour permettre une évolution génétique adaptative ?
- Quelle est la capacité de migration efficace à court terme des espèces dans le paysage actuel et comment le changement climatique peut-il affecter cette migration (modification des conditions environnementales dans l'espace, impact sur les disperseurs de graines, sur les parasites et ravageurs, sur les compétiteurs...)?
- À plus long terme, est-ce que les processus qui ont permis jusqu'à maintenant de maintenir la variabilité génétique intrapopulation seront toujours opérants dans le nouveau contexte ?

Gageons que la confrontation, autour des questions soulevées par le changement climatique, de la vision des écologues, centrée sur la notion de niche, et de celle des généticiens, axée sur la diversité et les mécanismes adaptatifs, fera progresser notre compréhension de la réponse des espèces aux conditions environnementales et à leur évolution.

Alain FRANC

INRA, UMR BioGeCo
Centre de Bordeaux, Pierroton

François LEFÈVRE

INRA, URFM
Centre d'Avignon

Antoine KREMER

INRA, UMR BioGeCo
Centre de Bordeaux, Pierroton

Bibliographie

- BLONDEL J., 1995. Biogéographie : approche écologique et évolutive. Coll. Ecologie, n° 27. Paris : Masson. 297 p.
- DAUBREE J.B., KREMER A., 1993. Genetic and phenological differentiation between introduced and natural populations of *Quercus rubra* L. Annales des Sciences Forestières vol. 50, suppl., pp. 271s-280s
- ELLENBERG H., 1963. Vegetation Mitteleuropa mit den Alpen. Stuttgart : Ulmer. 943 p.
- HANNERZ M., WESTIN J., 2000. Growth cessation and autumn-frost hardiness in one year old *Picea abies* progenies from seed orchards and natural stands. Scandinavian Journal of Forest Research, vol. 15, n° 3, pp. 309-317
- KREMER A., LE CORRE V., MARIETTE S., 2000. Population differentiation for adaptive traits and their underlying loci in forest trees: theoretical predictions and experimental results. In : Matyas C. (Ed) Forest genetics and sustainability (ed. C. Matyas), Dordrecht : Kluwer, Coll. Forestry Sciences, n° 63, pp. 59-74
- LE CORRE V., KREMER A., 2003. Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. Genetics 164, n° 3, pp. 1205-1219
- MCKAY J.K., LATTA R.G., 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. Trends in Ecology and Evolution, vol. 17, n° 6, pp. 285-291
- MODRZYNSKI J, ERIKSSON G., 2002. Response of *Picea abies* populations from elevational transects in the Polish Sudety and Carpathian mountains to simulated drought stress. Forest Ecology and Management, vol. 165, n° 1-3, pp. 105-116
- MÜLLER STARCK G., 1988. Genetic implications of environmental stress in adult forest stands. In Genetic effects of air pollutants in forest tree populations (eds F. Scholz, H.R. Gregorius, D. Rudin), Berlin : Springer, pp.127-142
- REHFELDT G.E., YING C.C., SPITTEHOUSE D.L., HAMILTON D.A., 1999. Genetic responses to climate in *Pinus contorta* : niche breadth, climate change and reforestation. Ecological Monographs, vol. 69, n° 3, pp. 375-407
- REHFELDT G.E, TCHEBAKOVA N.M., PARFENOVA Y.I., WYKOFF W.R., KUZMINA N.A., MILYUTIN L.I., 2002. Intraspecific response to climate in *Pinus sylvestris*. Global Change Biology, vol. 8, n° 9, pp. 912-929
- RICKLEFS R.E., 2004. A comprehensive framework for global pattern in biodiversity. Ecology Letters, vol. 7, n° 1, pp. 1-15
- SCHLUTER D., RICKLEFS R.E., 1993. Species diversity : an introduction to the problem. In Species diversity in ecological communities (ed. R.E. Ricklefs, D. Schluter), Chicago : University Of Chicago Press, pp. 1-10
- SKROPPIA T., KOHLMANN K., 1997. Adaptation to local conditions after one generation in Norway spruce. Forest Genetics, vol. 4, n° 3, pp. 171-177
- VANDERMEER J.H., 1972. Niche theory. Annual Reviews of Ecology and Systematics, vol. 3, pp. 107-132
- VELLEND M., 2003. Island biogeography of genes and species. The American Naturalist, vol. 162, n° 3, pp. 358-365

La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements

Les forestiers doivent se préparer à des modifications profondes des écosystèmes sur lesquels ils travaillent, perturbations qui semblent inéluctables alors même que les modalités de leur apparition sont encore très mal connues. Devant le double écueil de l'immobilisme ou de l'activisme maladroit, l'urgence est de construire une stratégie technique cohérente, fondée sur des résultats scientifiques, à réviser périodiquement en fonction de l'avancement des connaissances. Tentons ensemble un premier exercice d'application.

Une première urgence : sérier les risques

La première question des praticiens, devant les résultats exposés par les articles précédents, se porte souvent sur le choix des essences ou des provenances. La révision du choix des essences-objectif peut apparaître en effet comme la mesure d'adaptation la plus concrète au changement climatique. Une telle approche soulève cependant de nouvelles questions :

■ quand mettre en œuvre cette transformation des peuplements ? Dès maintenant, à l'occasion des mises en régénération, ou lorsque se manifesteront des signes de souffrance ?

■ Dans quel panel d'essences potentielles rechercher les essences substitutives ? Faut-il envisager à nouveau l'emploi d'espèces exotiques de reboisement, comme le cèdre de l'Atlas, particulièrement résistant à la sécheresse, voire en rechercher de nouvelles ?

■ Faut-il installer des essences adaptées aux cartes climatiques de 2050, ou de 2100 ?

■ Faut-il garder les essences en place, mais aller rechercher des provenances plus aguerries à la sécheresse ?

■ Ne risque-t-on pas de sous-estimer les facultés d'adaptation des espèces et des écosystèmes et d'intervenir de façon maladroite, voire néfaste ?

Aucune action pertinente ne peut être entreprise sans un travail de fond d'évaluation des risques encourus par les différentes essences (en particulier les espèces sociales formant l'ossature des peuplements) : quels sont les couples essences X stations les plus menacées par le changement climatique ?

Travailler à plusieurs échelles, en croisant les approches

À l'échelle nationale, voire à l'échelle de l'aire naturelle des espèces, la mise en œuvre des modèles de niche¹ est perfor-

mante, et permet de dégager les grandes lignes : les travaux de Vincent Badeau (Badeau *et al.*, ce même volume) permettent ainsi de prendre conscience du risque encouru à l'échéance du siècle par le hêtre sur une grande part de son aire française, ou par le sapin à basse altitude.

Cependant, dans l'état actuel des données mobilisables, ces approches à large échelle ne peuvent tenir compte de la variabilité stationnelle locale due aux variations du sol ou du microclimat. La prise en compte de ces variations locales à l'échelle régionale permettra à nouveau de sérier les risques, et de ne pas mettre sur le même plan toutes les localités d'une même région. À ce titre, la démarche entreprise par l'ONF dans les Alpes du Sud pour caractériser les stations de sapin est exemplaire (Delahaye-Panchout, 2004 et Nouals, 2000), voir figure 1.

De façon plus générale, le travail considérable déployé depuis plus

1 Un modèle de niche vise à représenter les relations entre une espèce et le milieu à partir de l'analyse des corrélations entre la répartition spatiale de cette espèce et les variables spatialisées décrivant le milieu (caractéristiques du climat et du sol). C'est donc une approche statistique empirique, qui ne fait pas d'hypothèse a priori sur les besoins physiologiques de l'espèce.

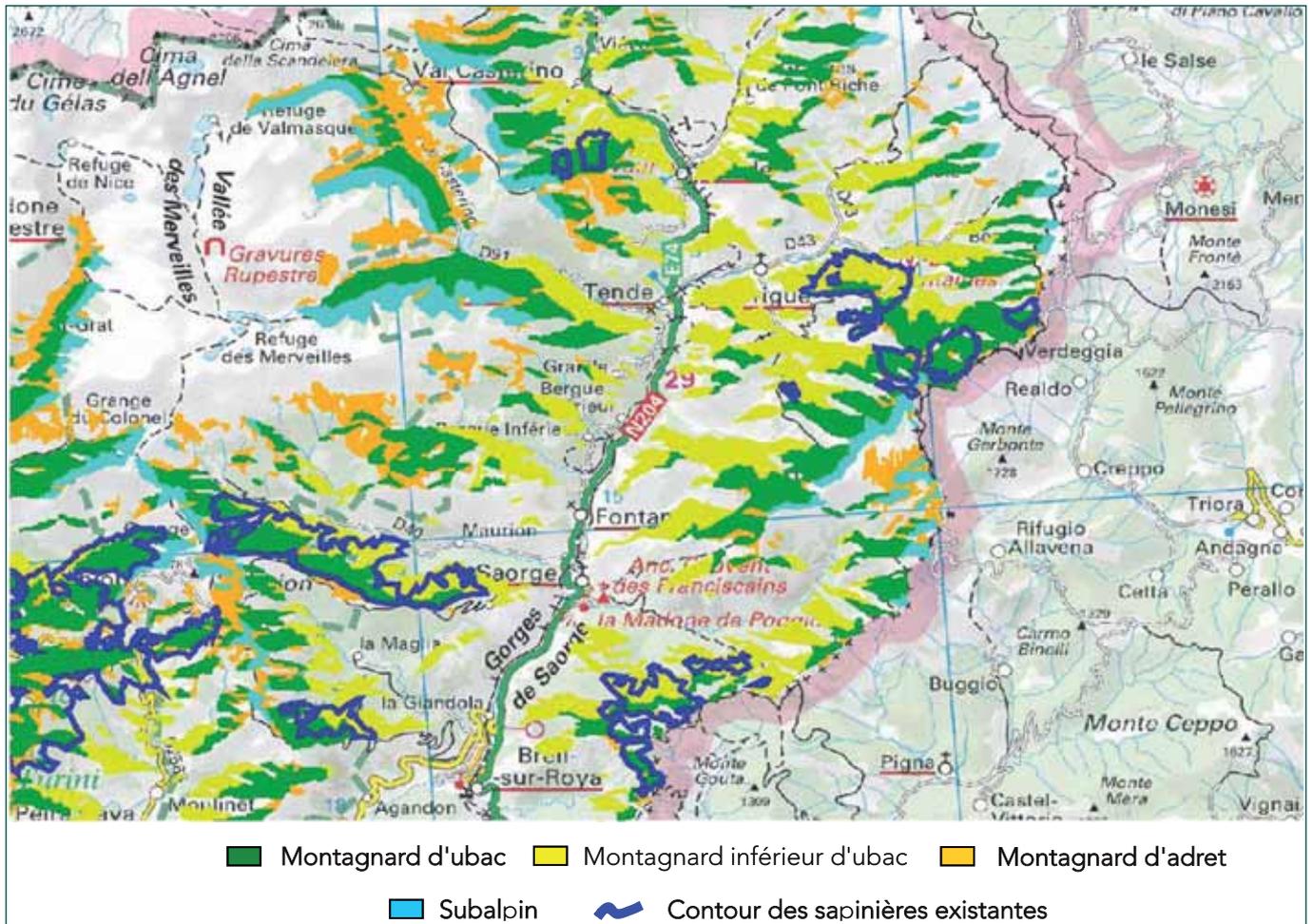


Fig. 1 : extension potentielle du sapin dans les Alpes du Sud et répartition par compartiments bioclimatiques (Jean Ladier, ONF 2005)

de vingt ans pour la réalisation des catalogues de stations forestières doit être mis à profit dans cette perspective.

Développer les approches analytiques quantitatives pour la caractérisation des stations forestières

Cependant, les concepts même de la typologie des stations sont mis à rude épreuve, non seulement par le changement climatique, mais d'une façon générale par l'ensemble des changements globaux. Lorsque les paramètres de la fertilité (climat, taux de saturation, nutrition azotée) évoluent, le concept de station forestière, considérée comme une appréciation globale des caractéristiques

du milieu, traductible *in fine* en termes pratiques par un choix d'essences assorties d'indices de fertilité, devient instable. Simultanément, le développement des systèmes d'information géographiques, des grandes bases de données écologiques, de la bio-indication assise sur des bases objectives et quantifiées, montre la possibilité de mettre rapidement au point des approches plus analytiques et quantifiées (Seynave *et al.*, 2004). Dans le même temps, l'augmentation de la contrainte hydrique nous impose un progrès des connaissances et des pratiques en matière de caractérisation de la réserve utile des sols et du fonctionnement hydrique des peuplements.

A plus long terme, on peut imaginer que ces déterminations analytiques de la fertilité fourniront les données d'entrée de modèles de croissance intégrant les mécanismes physiologiques, permettant aux forestiers de simuler l'évolution de leurs peuplements dans des conditions de milieu changeantes.

Limiter les facteurs de risque sur lesquels on peut agir

Un certain nombre de cas célèbres nous l'ont appris, la coïncidence de plusieurs facteurs est souvent à l'origine des grands dépérissements (Bonneau, 1994) : ainsi à Tronçais dans les années 80, un évènement climatique extrême a



H. Martin, ONF

La tempête de 1999 a accéléré la prise de conscience des dégâts de tassement

Envahissement par le jonc d'une parcelle sinistrée, après exploitation, en forêt de Moulins-Bonmoulins.

révélé l'inadaptation du chêne pédonculé aux stations acides et hydromorphes du massif. Aussi convient-il d'être particulièrement vigilant pour limiter les facteurs d'affaiblissement des peuplements sur lesquels le gestionnaire est susceptible d'exercer un certain contrôle, comme la nutrition. Le développement du bois-énergie est une chance pour la forêt, à condition de veiller à ne pas surexploiter les stations fragiles, comme l'ont fait nos prédécesseurs pour alimenter forges et fourneaux à verre au 18^e siècle, avant le développement de l'utilisation du charbon minéral. Le développement de méthodes d'éclaircie par enlèvement de la totalité des produits, en particulier, doit se faire avec discernement, en raison de la très forte teneur des branches en éléments minéraux. Il faudra parfois envisager des amendements de restauration (Bonneau, Landmann *et al.*, 1994)

Plus encore, le tassement des sols par les engins doit faire l'objet de toute notre attention. Les dégâts

au sol occasionnés par certaines exploitations après tempête sont là pour nous rappeler la réalité de ce risque. Or le tassement, en particulier pour les sols limoneux et les sols saturés en eau, réduit la porosité du sol, asphyxie le système racinaire des arbres et diminue donc leur capacité à extraire l'eau du sol en période de sécheresse. Le hêtre y est particulièrement sensible. La nécessité de développer des méthodes d'exploitation respectueuses des sols (cf. Rendez-vous techniques n°8) est ainsi renforcée par la perspective du changement climatique : développement des cloisonnements d'exploitation où les engins sont cantonnés, et du câble aérien (câble-mât en particulier).

Choisir le matériel végétal (essences et provenances)

La question du choix du matériel végétal en perspective du changement climatique ne peut pas être éludée, mais elle doit être abordée de manière graduée.

Prendre à bras-le-corps les vieux problèmes

Le terme de « mesures sans regret » est utilisé par l'Observatoire national sur les effets du réchauffement climatique (ONERC, 2004) pour désigner les mesures d'adaptation au changement climatique, qui présentent un intérêt dès maintenant. L'amélioration de l'isolation des bâtiments, ou toute autre mesure de limitation des pertes énergétiques en est un exemple.

Nous pouvons également en matière forestière mettre en œuvre des « mesures de bon sens sans regret ». Le travail de recherche systématique des couples essences X stations fragiles va en effet nous permettre de prendre conscience de l'importance des surfaces plantées d'essences **actuellement mal adaptées** à la station. Dans bien des cas, cette inadaptation va s'accroître sous l'effet du changement climatique, et les premiers cas de « basculement » risquent fort de se produire dans ce type de circonstance. Considérons deux exemples.

Le **chêne pédonculé**, pur ou en mélange, occupe probablement de l'ordre d'un million d'hectares en France (évaluation d'après IFN 2005), dont seule une partie (restant à apprécier) correspond à ses exigences de très bonne nutrition minérale et d'alimentation en eau régulière. Bien souvent, dans l'Ouest, le Bassin Parisien, etc., il occupe des stations à hydromorphie temporaire où il souffre des sécheresses estivales, éventuellement aggravées par les excès d'eau printaniers asphyxiants, et l'inadaptation de ces peuplements ne peut que s'accroître sous l'effet du changement climatique. La transformation s'impose sur ces stations, mais n'est pas forcément facile à entreprendre : en particulier, la substitution du chêne sessile au chêne pédonculé n'est pas aisée.



N. Bréda, Inra

Dépérissement de chêne à Vierzon sur station à alternance hydrique

De même, le **sapin** a eu tendance, au cours du 20^e siècle, à coloniser de nouvelles stations à basse altitude (phénomène d'avalaison). Ces fameuses « sapinières sèches » présentent, suite à la sécheresse de 2003, des atteintes qui pourraient être considérées comme des coups de semonce.

Enfin, le dynamisme et la tolérance à l'ombrage du **hêtre** l'ont conduit à supplanter le chêne dans des peuplements où l'on préférerait aujourd'hui revenir à cette essence plus résistante à la sécheresse.

Favoriser le mélange des essences

Une autre mesure sans regret, mais pas dénuée de difficultés techniques, consiste à favoriser activement le mélange des essences dans les peuplements, quand la station le permet, en introduisant ou favorisant des espèces résistantes à la sécheresse et adaptées au contexte stationnel et climatique. Les peuplements mélangés sont *a priori* supposés plus résis-

tants aux diverses atteintes, même si les arguments scientifiques solides pour le démontrer restent peu nombreux, et semblent mieux établis pour la résistance aux insectes phytophages (Jactel, 2007), voire aux attaques biotiques en général (Barthod, 1994), que pour la résistance aux stress climatiques. Le plus certain des bénéfices du mélange est lié aux différences de tempéraments des espèces : elles ne sont pas toutes sensibles aux mêmes atteintes (notamment dans le cas des insectes phytophages ou des pathogènes, souvent inféodés à une espèce ou à un faible nombre d'espèces), ni réactives aux mêmes seuils de stress, dans le cas d'une atteinte physique (sécheresse, ennoisement, tempête...). Les peuplements mélangés peuvent généralement être considérés comme plus résilients, ne serait-ce que par la possibilité de conserver un couvert forestier partiel lors d'un dépérissement, et donc un potentiel séminal, grâce à la résistance d'une partie des composants du mélange (Dhôte et al., 2005).

Le mélange peut être également une façon d'introduire progressivement dans les peuplements des espèces plus adaptées aux conditions futures, sans anticiper sur la disparition des espèces actuellement dominantes (Legay, 2007). Enfin, la présence de bouquets feuillus dans les peuplements résineux améliore leur bilan hydrique, notamment en favorisant une meilleure pénétration des pluies hivernales à travers le couvert jusqu'au sol.

Au-delà des cas d'inadaptation actuelle ou fortement prévisible (espèces en marge stationnelle ou en marge de leur aire de distribution) à la station, il semble difficilement justifiable d'entreprendre une transformation systématique des peuplements au nom du changement climatique. Il convient certainement de réajuster le choix des essences en fonction notamment du risque de sécheresse, en particulier lorsque l'on est déjà dans un contexte de plantation, **mais il serait injustifiable de transformer massivement des peuplements autochtones avant qu'ils ne montrent d'eux-mêmes des signes manifestes d'inadaptation**. Ce serait une perte de biodiversité inacceptable, y compris sur le plan strictement utilitariste, dans la mesure où ces peuplements représentent des sources de gènes irremplaçables, en particulier lorsqu'ils poussent dans des stations très sèches sur lesquels ils peuvent avoir développé des adaptations locales.

Se préparer à des reboisements massifs ?

Cependant, dans l'éventualité où la souffrance de certains peuplements se déclarerait de façon brutale, à l'occasion de crises de mortalité massive à la suite d'accidents climatiques, il convient de réfléchir dès maintenant aux essences de reboisement potentielles.

Nous nous trouvons à une période charnière qui peut être favorable au bilan des différents essais d'espèces ou de provenance mis en place dans les années 70. Beaucoup de ces essais (150 essais dans le patrimoine expérimental de l'ONF) arrivent aujourd'hui en fin de vie, et leur décalage avec les problématiques actuelles de gestion les rend peu attractifs aux yeux des gestionnaires. Cependant, la synthèse de leurs enseignements est envisagée, et permettrait certainement de faire un bilan du potentiel de reboisement d'un certain nombre d'espèces testées dans des conditions souvent difficiles de sécheresse, d'acidité ou d'exposition à la pollution.

Compter sur la variabilité intraspécifique ?

Une idée séduisante pourrait être de mettre à profit la variabilité des espèces au sein de leur aire pour remplacer à terme nos peuplements inadaptés, en allant chercher par exemple des provenances du sud des aires de nos grandes essences sociales. Cependant, il faut souligner que les approches empiriques de caractérisation de l'enveloppe climatique des espèces (dites « modèles de niche »), comme celle développée par Vincent Badeau pour le hêtre (Badeau *et al.*, ce même volume), en s'intéressant à l'enveloppe totale de l'espèce, intègrent *de facto* la variabilité des climats auxquels elles se sont adaptées. Le simple transfert organisé de provenances du sud vers le nord ne semble donc ne pas offrir d'espoir supplémentaire de maintien des espèces là où les modèles de niches prévoient leur disparition.

Par ailleurs, la grande diversité génétique intrapeuplement des espèces forestières sociales, et la vitesse à laquelle certains peuplements transférés ont pu s'adapter aux conditions de leur station

d'accueil (Franc, Lefèvre, Kremer, ce même volume) peuvent laisser penser qu'une action volontaire de transfert de provenance ne sera pas nécessairement plus efficace que l'adaptation *in situ* des peuplements en place. Enfin, le déplacement volontaire de provenances pose *in fine* les mêmes problèmes que la substitution d'espèce : il altère la ressource locale, et ne semble pas devoir être entrepris avant que des signaux sérieux n'attestent de l'inadaptation des peuplements en place... De plus, toute initiative désordonnée en la matière anéantirait les efforts de traçabilité en cours de développement, grâce aux outils génétiques.

En conclusion, le changement climatique soulève en la matière des questions scientifiques encore non résolues, et ne semble pas déboucher sur des préconisations pratiques à court terme. Soulignons cependant que par l'affirmation des capacités élevées, d'adaptation des espèces d'arbres forestiers, de mécanismes parfois encore mal connus, la génétique des populations est porteuse d'un message d'espoir qu'il faut retenir.

Choisir le bon mode de renouvellement et mettre à profit les atouts de la régénération naturelle

Cette marge importante et mal connue d'adaptabilité de nos espèces plaide en faveur de la régénération naturelle, lorsqu'aucune transformation n'est recherchée à court terme. La régénération naturelle permet en effet à la variabilité intraspécifique et à la sélection naturelle de s'exprimer, au profit d'une adaptation progressive des peuplements à leurs nouvelles conditions de croissance.

Par ailleurs, les semis naturels sont plus résistants à la sécheresse, comme l'épisode 2003 l'a clairement rappelé, avec de nombreux dégâts aux plantations.

Des pratiques sylvicoles d'enrichissement des peuplements doivent être progressivement développées, parfois sous forme d'enrichissement par plantation, mais surtout par une meilleure gestion des essences secondaires naturellement présentes : préservation systématique des semenciers, attention portée aux semis lors des travaux de dégagement, etc.

Adapter nos pratiques sylvicoles

En tout état de cause, il nous faut adapter dès maintenant nos pratiques sylvicoles, ne serait-ce que pour tenir compte d'un fait majeur, déjà bien perçu par les forestiers eux-mêmes : l'augmentation de la productivité.

S'adapter à l'augmentation de la productivité

Les travaux de Jean-Daniel Bontemps (Dhôte, Bontemps *et al.*, ce même volume) démontrent de façon robuste ce qui avait déjà été révélé, par Becker dès 1987 : la productivité forestière a augmenté de façon considérable depuis le milieu du 20^e siècle. Il nous apprend aussi que cette augmentation de productivité est un phénomène complexe, multifactoriel, susceptible de variations dans l'espace... et probablement dans le temps, car la productivité forestière devrait décliner à terme dans le Sud de la France, et s'essouffle déjà dans certaines situations (voir Vennetier *et al.*, ce même volume).

Sans préjuger de l'augmentation des volumes économiquement valorisés, qui dépendra aussi des pertes par chablis ou des mortalités dues aux sécheresses extrêmes, il nous faut adapter nos itinéraires sylvicoles à cette nouvelle donne. Ne pas le faire serait non seulement une erreur en termes économiques, mais aussi une erreur écologique, conduisant à accumuler trop de matériel sur

ped, au détriment de la biodiversité et de la stabilité des peuplements.

Mettre au point des sylvicultures économes en eau

En effet, les travaux de Nathalie Bréda, en particulier ses investigations sur les peuplements de la Harth, ont montré le rôle d'une densité excessive de ces peuplements dans le dépérissement qu'ils ont subi dans les années 80 (Bréda, Peiffer, 1999). La surface foliaire des peuplements conditionne en effet leur bilan hydrique. Un peuplement trop « chargé » consomme plus d'eau, et intercepte plus les pluies (Legay, Bréda, 2006). Il convient donc d'en tenir compte en **évitant les situations de surdensité**, liées à des éclaircies insuffisantes (notamment dans un contexte d'augmentation de la productivité). Il faut donc dynamiser nos sylvicultures, en tenant compte de l'âge et de l'état des peuplements, une intervention brutale dans un peuplement déjà âgé pouvant elle-même occasionner un stress.

A plus long terme, le développement de modèles de croissance intégrant les mécanismes physiologiques nous permettra peut-être d'optimiser quantitativement nos itinéraires sylvicoles en fonction de la consommation d'eau des peuplements façonnés.

La mise au point de pratiques sylvicoles adaptées semble d'autant plus justifiée que le recul des espèces ne se fera vraisemblablement pas de façon progressive, mais par crises liées aux événements climatiques extrêmes. On peut imaginer en particulier que les peuplements adultes survivront un certain temps à l'évolution défavorable des conditions locales de climat. Les exemples que nous connaissons tous d'arbres de parc ou d'arboreta se maintenant dans



L. Croisé, ONF

Relevés sur une placette RENECOFOR

des conditions parfois très éloignées des conditions originelles de leur population le laissent imaginer. Il convient donc de s'intéresser de près aux adaptations sylvicoles qui permettront de maintenir les peuplements en bonnes conditions sanitaires, malgré des conditions climatiques difficiles.

Conserver la biodiversité

L'impact du changement climatique sur l'ensemble de la biodiversité forestière (ordinaire et exceptionnelle) n'est qu'évoqué ici, car notre réflexion en la matière est moins avancée qu'en matière d'impact sur les peuplements d'arbres.

Tout au plus pouvons-nous ici poser quelques données du problème. Plusieurs publications ont cherché à analyser les impacts potentiels du changement climatique sur la biodiversité, aboutissant à un taux local d'extinction des espèces en Europe de l'ordre de 30 % à l'horizon 2050 (Bakkenes, 2002). Selon leurs traits de vie spécifiques, les différentes espèces pourront être

très diversement affectées, certaines voyant de vastes territoires leur devenir potentiellement favorables, d'autres subissant une contraction de leur aire potentielle, d'autres enfin étant peu affectées. C'est donc à une modification de la composition spécifique des écosystèmes que l'on devrait assister. Il est à craindre que les habitats reliques, inféodés à des microclimats particuliers, soient parmi les plus menacés.

L'une des grandes inconnues dans cette évolution, et certains modèles cherchent déjà à la circonscrire, est la capacité de migration des espèces face au glissement de leur aire potentielle. Si toutes les espèces végétales auront *a priori* du mal à suivre les rythmes de migration imposés par la vitesse de l'évolution climatique, c'est-à-dire à coloniser au fur à mesure les zones qui leur deviendront favorables, ce rythme est hors d'atteinte pour les espèces aux capacités de migration les plus limitées (voir Dupouey et Bodin, ce même volume).



A. Prochasson, ONF

Effets de la sécheresse caniculaire de 2003 dans la cluse de Grenoble

Enfin, les dispositifs de conservation de la nature vont devoir également s'adapter, car beaucoup reposent sur la préservation d'un territoire, hébergeant tel écosystème ou telles espèces reconnues comme remarquables. Le réseau Natura 2000 est certainement une instance privilégiée pour mener cette réflexion, qui devra débiter par une analyse diagnostique des habitats et espèces les plus menacées, mais aussi des sites qui auront à subir les plus profondes modifications sous l'effet de l'évolution du climat. La notion même de « bon état de conservation » des écosystèmes devra devenir évolutive.

Développer les réseaux de surveillance et d'observation, gérer les crises

Le devoir de monitoring

Prendre des décisions en environnement changeant et incertain requiert de développer notre capacité à suivre les évolutions en cours. L'ampleur même des changements annoncés rend inacceptable l'idée de ne pouvoir rendre compte, au fur et à mesure, des modifications de composition, de santé ou de fonctionnement des écosystèmes. Enfin, ce monitoring

peut avoir des retombées opérationnelles très concrètes en matière d'alerte, qu'il s'agisse de détecter précocement une hausse de mortalité ou de repérer l'apparition d'un ravageur ou d'un pathogène nouveau ou épidémique.

La France s'est dotée d'un dispositif de monitoring associant plusieurs réseaux complémentaires, intégrés dans des dispositifs européens :

- le réseau RENECOFOR (participation française au réseau européen de niveau 1) ;
- le réseau 16 X 16 de surveillance de la santé des forêts (correspondant au niveau 2 européen) ;
- l'Inventaire Forestier National enfin.

Ces dispositifs opérationnels sont complétés par les sites-ateliers de l'observatoire de recherche en environnement F-ORE-T (<http://www.gip-ecofor.org/>), comme celui de la hêtraie de Hesse, évoqué par Granier *et al.* (ce même volume), sur lesquels sont menées des investigations plus poussées dans le cadre de projets de recherche. Enfin, différents dispositifs expérimentaux à base de placettes permanentes, en particulier la coopérative de

données sylvicoles, peuvent contribuer à cet effort de suivi en continu.

Chacun de ces réseaux a entrepris, de façon progressivement concertée, de s'adapter à la problématique du changement climatique, qui n'était évidemment pas centrale à leur mise en place. Il appartient à la communauté des gestionnaires et des chercheurs de participer à cet effort d'adaptation, et aux pouvoirs publics de prendre la mesure de l'effort à consentir.

Développer la culture du risque et de la gestion des crises

Les évolutions à venir laissent penser que la gestion forestière devra faire face à de nombreuses crises, dont la tempête de 1999 et la sécheresse de 2003 nous ont peut-être donné un avant-goût. Les crises climatiques (tempête, sécheresse, inondations), mais aussi les crises sanitaires (dépérissements massifs, gradations de ravageurs ou pathogènes, invasions biologiques) risquent en effet de devenir plus fréquentes. Par ailleurs, l'augmentation à prévoir du risque d'incendie dans des régions qui y étaient jusqu'ici peu soumises appelle également des mesures d'adaptation spécifiques.

D'une façon générale, nous devons nous préparer à mieux gérer ces crises, depuis le dispositif d'alerte, jusqu'à l'exploitation et la valorisation des produits forestiers récoltés suite à l'évènement, sans oublier le retour d'expérience dans une démarche de progrès continu.

Un défi pour la communauté forestière

Dans l'immédiat, le principal défi à relever pour la communauté forestière concerne les relations entre pratique et recherche. Pour anticiper les réactions des écosystèmes en conditions changeantes, les gestionnaires vont avoir plus que jamais besoin des résultats de la recherche. Les préconisations de gestion vont devoir évoluer régulièrement en fonction de l'évolution des scénarios, de la prise en compte de nouveaux mécanismes, etc. A la charnière entre gestion et recherche, le monitoring sera probablement un domaine d'échange privilégié.

Pour relever ce défi, nous pensons qu'il faudra renforcer la charnière du développement, en allant au-delà de la simple communication de résultats généraux à l'occasion de face-à-face ponctuels, par un travail de fond en commun sur des objectifs partagés.

Myriam Legay

interface Inra/ONF
UMR EEF, équipe Phytoécologie
INRA Champenoux

Frédéric Mortier

ONF, Direction technique
Département Forêt

Patrice Mengin-Lecreux

Thomas Cordonnier
ONF, Direction technique
Département Recherche

Bibliographie

BAKKENES M., ALKEMADE J.R.M., IHLE F., LEEMAS R., LATOUR J.B., 2002. Assessing the effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, vol. 8, n° 4, pp. 390-407

BARTHOD Ch., 1994. Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées. Première partie. *Revue Forestière Française*, vol. 46, n° 6, pp 609-608

BONNEAU M., 1994. Les dépérissements à causes multiples : caractéristiques générales. *Revue Forestière Française*, vol. 46, n° 5, pp. 472-473

BONNEAU M., LANDMANN G., GARBAYE J., RANGER J., NYS C., 1994. Gestion et restauration de la fertilité minérale des sols. *Revue Forestière Française*, vol. 46, n° 5, pp. 579-585

BRÉDA N., PEIFFER M., 1999. Dépérissement forestier en vallée du Rhin. Etude du bilan hydrique des chênaies de la forêt domaniale de La Harth (Haut-Rhin) et impact des épisodes de sécheresse sur la croissance radiale des chênes. Rapport scientifique de convention ONF/INRA. 67 p.

DHÔTE J.F., CORDONNIER T., DREYFUS P., LE GOFF N., 2005. Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées. *Rendez-vous techniques*, n°10, pp. 22-29

JACTEL H., BROCKERHOFF E., 2007. Pourquoi les forêts mélangées sont plus résistantes aux attaques d'insectes ravageurs ? Communication dans le cadre du séminaire REGEFOR, Nancy, 26-28 juin 2007 <en ligne : <http://www.gip-ecofor.org>>

DELAHAYE PANCHOUT M. et al., 2004. La sapinière à la reconquête de son territoire. Coll Les carnets du forestier — Alpes du Sud. Aix-en-Provence : ONF. 40 p.

NOUALS D., 2000. Les Sapinières en région Provence-Alpes-Côte d'Azur : Typologie des stations forestières, extension potentielle du Sapin. Manosque : ONF, Cellule Régionale d'Appui Technique. Tome 1, les Alpes préligures 50 p. ; Tome 2, les Préalpes sèches 53 p. ; Tome 3, les Alpes intermédiaires humides 44 p. ; Tome 4, le sud Dauphiné 49 p.

LEGAY M., BRÉDA N., GINISTY C., 2006. Que peut faire le gestionnaire forestier face au risque de sécheresse ? *Rendez-vous techniques*, n°11, pp. 35-40

LEGAY M., MORTIER F., 2006. La forêt face au changement climatique : adapter la gestion forestière. Coll. Les Dossiers forestiers, n°16. Paris : ONF. 39 p.

LEGAY M., CORDONNIER T., DHÔTE J.F., 2007. Mélanges d'espèces et changement climatique, communication dans le cadre du séminaire REGEFOR, Nancy, 26-28 juin 2007 <en ligne : <http://www.gip-ecofor.org>>

ONERC, 2004. Collectivités locales et changement climatique : êtes-vous prêts ? Paris : ONERC. 12 p. <en ligne : <http://www.ecologie.gouv.fr/Collectivites-locales-Changeements.html>>

SEYNAVE I., GEGOUT J.C., HERVE J.C., DHOTE J.F., DRAPIER J., BRUNO E., DUME G., 2004. Etude des potentialités forestières pour l'épicéa commun dans l'Est de la France à partir des données de l'IFN. *Revue Forestière Française*, vol. 56, n° 6, pp. 537-550

Hors-série

RenDez-Vous techniques

Directeur de la publication

Jacques Valeix

Rédactrice en chef

Christine Micheneau

Comité éditorial (2005)

Yves Birot, Claude Barbier, Peter Breman, Jean-Marc Brézard, François Chièze, Jean-Luc Dunoyer, Claude Jaillet, Patrice Mengin-Lecreux, Rémy Metz, Pierre-Jean Morel, Frédéric Mortier, Jérôme Piat, François-Xavier Rémy, Bernard Rey, Thierry Sardin, Dominique de Villebonne

Maquette, impression et routage

Imprimerie ONF - Fontainebleau

Conception graphique

NAP (Nature Art Planète)

Crédit photographique

page de couverture

Ph. Lacroix, ONF

Périodicité

4 numéros par an, et un hors série

Rendez-vous techniques est disponible au numéro ou par abonnement auprès de la cellule de documentation technique, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau

Contact : dtech-documentation@onf.fr

ou par fax : 01 64 22 49 73

Prix au numéro (hors frais de port) :

n° ordinaire : 10 euros ; hors série : 20 euros

Abonnement : 35 euros : 1 an = 4 numéros ordinaires

prix du hors série pour les abonnés = 15 euros (sauf abonnement 2006, incluant ce hors-série n°3)

Dépôt légal : décembre 2007

Comité de rédaction : Myriam Legay (ONF - INRA) ; Thomas Cordonnier, Patrice Mengin-Lecreux et Christine Micheneau (ONF) ; Alain Franc et Anne Jambois (INRA).

Citation recommandée

- du hors-série dans son entier : Office national des forêts. Direction technique, 2007. Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 3. 102 p.
- d'une contribution du hors-série : SEGUIN B., 2007. Les changements climatiques et les impacts observés sur les écosystèmes terrestres. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques », pp. 1-8

