

Sensibilité des écosystèmes forestiers au climat : ce que Renécofor nous a appris

Au début des années 1990, le « Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers » (Renécofor) a été mis en place par l'Office National des Forêts. En 1997, une étude dendrochronologique, associant mesures et datation des cernes d'accroissement annuels, a été entreprise afin de caractériser l'histoire des 102 peuplements avant l'installation du réseau. Dans le contexte du réchauffement climatique et notamment des effets potentiels des vagues de chaleur observées récemment, la question de la sensibilité des essences et de leur adaptation en réponse à ces modifications environnementales est devenue une question majeure de la communauté forestière internationale. Une meilleure connaissance des seuils de réponse des espèces au climat « moyen » mais également aux extrêmes, en liaison avec les conditions locales de croissance, devrait permettre de guider le gestionnaire dans les futurs choix des espèces à favoriser selon les contextes locaux. Afin d'apporter des éléments de réponse à ces questions, des analyses visant à expliquer le déterminisme

climatique des variations interannuelles de croissance ont été entreprises sur une partie des chênaies, des hêtraies, des pessières et sapinières du réseau. Cet article présente la synthèse des analyses menées sur 41 des 102 peuplements. Ces sites retenus correspondent à 5 espèces et couvrent une vaste gamme de conditions pédoclimatiques (**figure 1** et **tableau 1**). Les objectifs sont de définir les principaux paramètres climatiques modulant la croissance radiale pour chaque essence, de mettre en évidence les effets des conditions locales sur la sensibilité au climat et de comparer la réponse entre espèces.

Aperçu méthodologique

Les 1 220 arbres concernés ont été carottés à cœur à 1,30 m (26 à 30 arbres par site ; 99 205 cernes). Les carottes ont été mesurées, puis interdatées à l'aide d'années caractéristiques de façon à s'assurer du bon synchronisme des séries de cernes. Ces années reflètent généralement l'effet de conditions climatiques extrêmes et correspondent aux années pour lesquelles au moins 75 % des arbres du peuplement

présentent une variation relative de croissance d'au moins 10 % par rapport à l'année précédente. La part de la variation des largeurs de cernes non liée au climat (qui correspond au « bruit » indésirable) est ensuite éliminée à l'aide de programmes mathématiques spécifiques. Dans une dernière étape, les séries d'indices obtenus sont moyennées par date de façon à obtenir les chronologies moyennes de chaque peuplement. C'est à partir de ces courbes moyennes que les relations cerne - climat sont analysées. Divers paramètres statistiques sont calculés afin de juger de la qualité et de la force du signal climatique contenu dans les cernes.

La contrainte hydrique a été quantifiée en durée et en intensité par un modèle de bilan hydrique journalier. Après paramétrage précis des données stationnelles (réserve utile maximale en eau du sol, indice de surface foliaire, durée de la saison de végétation) et l'intégration des données climatiques journalières relatives aux conditions météorologiques de chaque peuplement (issues du réseau Météo France), le modèle simule

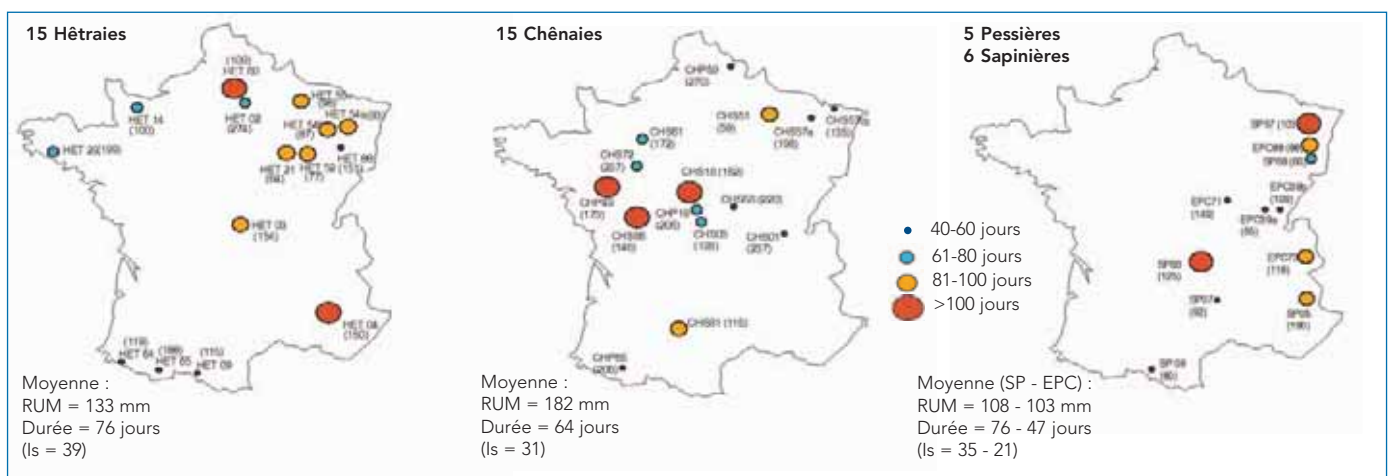


Fig. 1. : localisation des 41 peuplements et caractéristiques de la durée moyenne du déficit hydrique (période 1961-1990)

HET = hêtre, CHS = chêne sessile, CHP = chêne pédonculé, SP = sapin pectiné, EPC = épicéa commun, avec le numéro du département. Entre parenthèses, la réserve utile maximale en eau du sol (en mm). Is = indice de déficit hydrique (plus la valeur est élevée et plus la sécheresse est intense).

	Hêtre	Chêne	Épicéa	Sapin
Nb peupl.	15	15	5	6
Nb arbres	450	443	149	178
Nb de cerne	33810	33614	14237	17544
Ht (m)	21,4-30,2	17,7-30,4	22-34,8	25,1-29,3
Dia (cm)	29-50	25-44	41-52	39-58
Age (ans)	54-160	54-139	58-185	54-168
Dens. (n/ha)	201-633	190-569	401-746	322-427
Alt.(m)	50-1300 (470)	57-370 (222)	600-1700 (1028)	400-1360 (1040)
RUM (mm)	77-274 (133)	59-270 (182)	65-149 (110)	60-190 (108)
Lc (mm)	1,36-3,80 (2,3)	1,34-2,38 (2,0)	1,48-4,00 (2,38)	0,99-3,38 (2,47)
Années caractéristiques				
1994		40 %		
1991				- 21 %
1989	- 34 %	- 25 %		
1986			- 24 %	- 35 %
1982		47 %		
1977	62 %			52 %
1976	- 43 %	- 31 %		
1973			- 24 %	
1972		16 %		
1969				34 %
1963			41 %	
1962		- 24 %	- 29 %	- 31 %
1959	- 35 %			
1958	64 %	59 %		
1956		- 27 %	- 24 %	- 45 %
1955			38 %	35 %
Paramètres climatiques apparaissant dans				
minimum 50 % des cas	BH juin (26,6 %)		BH juillet et août (19,6 %)	BH août à oct (n-1) (19,8 %)
			Temp max août	
40 à 50 % des cas	BH juil.	BH juillet (18,5 %)	Temp max juillet	BH oct (n)
		BH oct (n-1)		Temp max fév
		Temp max déc (n-1)		
30 à 40 % des cas		BH juin		BH juin à août
		BH août		Temp max juin
		BH sept		
		BH oct		

Tab. 1 : synthèse des conditions écologiques des 41 peuplements et des résultats des analyses climatiques

Les caractéristiques dendrométriques correspondent aux valeurs en 1994. RUM = Réserve utile maximale en eau du sol (en mm). Lc = largeur moyenne du cerne par peuplement (en mm). Les valeurs entre crochets correspondent aux moyennes. Pour les années caractéristiques, les valeurs correspondent aux variations moyennes de croissance. Un signe « - » indique une croissance réduite. Pour les paramètres climatiques, les variables en gras indiquent les facteurs prépondérants pour chaque espèce. Le chiffre entre crochets indique le pourcentage de variations des largeurs de cerne expliqué par ce paramètre. BH = bilan hydrique (indice de déficit hydrique). Temp max = température maximale moyenne (en °C). n = année en cours ; n-1 = année précédente.

le changement du contenu en eau du sol entre deux journées successives. In fine, les deux variables utilisées pour l'analyse des relations cerne — climat sont un indice et un nombre de jours de déficit hydrique. Cet indice peut être cumulé mensuellement ou annuellement ou sur des périodes plus précises. Il reflète les processus de régula-

tion stomatique des arbres selon l'évolution du contenu en eau du sol. Quand ce dernier passe en dessous du seuil de 40 % de la réserve utile maximale, il y a fermeture des stomates et donc diminution de la transpiration et de l'assimilation carbonée. La croissance des arbres est freinée. Plus la valeur de cet indice est grande et

plus l'intensité de la contrainte est forte pour les peuplements. Le nombre de jours de déficit hydrique traduit la durée de la mise en place de ces processus et donc la durée de la sécheresse. Sur la période 1961-1990 et, pour l'ensemble des 41 peuplements, il y a eu en moyenne 67 jours de déficit hydrique annuel (figure 1). En moyenne, les hêtraies ont subi davantage de contraintes que les chênaies (10 à 15 jours de plus) en liaison avec des conditions stationnelles moins favorables (notamment des réserves utiles plus faibles).

Pour chaque peuplement, le déterminisme climatique des variations de croissance a été analysé sous deux angles. Dans un premier temps, seules les années caractéristiques ont été comparées aux données climatiques. Cette analyse permet de mettre en évidence l'effet de conditions météorologiques extrêmes mais rares sur la croissance. Dans un second temps, les variables et les périodes clés jouant un rôle significatif sur la croissance des arbres sur le long terme ont été définies à partir de l'analyse des corrélations entre les paramètres climatiques et les indices de croissance (calcul des modèles climatiques). Les paramètres climatiques ont été organisés de façon à former des combinaisons de 24 régresseurs mensuels (12 indices de déficit hydrique et 12 températures minimales ou maximales) associant à la fois les données de l'année n et l'année n-1 afin de prendre en compte d'éventuels arrière-effets. Selon les données climatiques disponibles, les analyses ont porté sur une période de 32 (1963-1994) à 46 ans (1949-1994).

Sensibilité aux événements extrêmes

Sur la période 1946-1994, l'analyse a montré qu'en moyenne 3 années par décennie ont présenté des

croissances remarquables. Des sécheresses exceptionnelles ou des froids hivernaux intenses sont les facteurs les plus souvent en cause dans ces comportements particuliers.

Les hivers très rigoureux 1955-1956 et 1985-1986 (hivers les plus froids sur l'ensemble de la période étudiée) se sont traduits par des réductions fortes de croissance dans la majorité des peuplements de résineux (en moyenne -37 %), et pour la moitié des chênaies pour l'hiver 1955-1956 (-27 %). Ces réductions sont associées aux températures minimales extrêmes de février qui ont présenté des valeurs moyennes plus basses de 7 à 12 °C par rapport à la normale. Pour ces deux années froides, la réduction de croissance a été supérieure d'en moyenne 60 % dans les sapinières par rapport aux pessières confirmant la plus grande sensibilité du sapin au gel intense.

Les chênaies et les hêtraies ont réagi fortement en 1976, 1989 et 1958. Les années 1976 et 1989, qui correspondent à des croissances réduites, se sont caractérisées par des sécheresses au moins deux fois supérieures à la normale en durée et/ou intensité. En revanche, l'année de forte croissance 1958 est l'expression d'un stress hydrique modéré voire nul

(figure 2). Par rapport aux chênaies, les années sèches se sont traduites par des réductions supérieures de près de 40 % dans les hêtraies et l'année humide par un cerne plus large d'environ 10 %. Les travaux d'écophysiologie menés depuis les dernières années permettent d'apporter des éléments explicatifs en liaison avec les différences d'anatomie du bois, de phénologie et de régulation du flux transpiratoire. Il est également important de souligner que les hêtraies étudiées présentent globalement des conditions stationnelles et climatiques moins favorables que les chênaies les rendant ainsi plus sensibles aux aléas. Ainsi, pour le hêtre, la sensibilité aux conditions météorologiques annuelles dépend très étroitement de la réserve utile maximale en eau du sol. La sensibilité est maximale sous le seuil de 100 mm.

Concernant les deux chênes, il n'est pas apparu d'années caractéristiques spécifiques à chaque espèce, mais les variations de croissance ont été plus prononcées dans le cas des chênes pédonculés. Ceci est cohérent avec les résultats d'autres travaux utilisant la même approche dendroécologique. Ils coïncident également avec les résultats récents des travaux

d'écophysiologie qui montrent que la distinction physiologique des deux espèces est réelle mais n'apparaît évidente que dans le cas de déficits hydriques importants et prolongés. Les différences quant à la structure des vaisseaux et des cernes et aux propriétés hydrauliques expliquent, en partie, ces comportements différents.

D'autres événements ont marqué également les peuplements comme, par exemple, les sécheresses de 1962 pour les résineux et les chênes, de 1991 pour les sapinières et de 1973 pour les pessières. À l'opposé les années « humides » 1977, 1969, 1955 ont coïncidé avec des fortes croissances pour le sapin, 1955 et 1963 pour l'épicéa, 1982 et 1994 pour les chênes (sessiles).

Réponse aux conditions moyennes

Les modèles climatiques expliquent entre 10 et 60 % des variations interannuelles des largeurs de cernes et prennent en compte entre 2 et 8 paramètres. Pour toutes les essences, le bilan hydrique joue un rôle central dans le déterminisme de ces variations alors que l'effet direct des températures est moins fréquent (tableau 1 et figure 3).

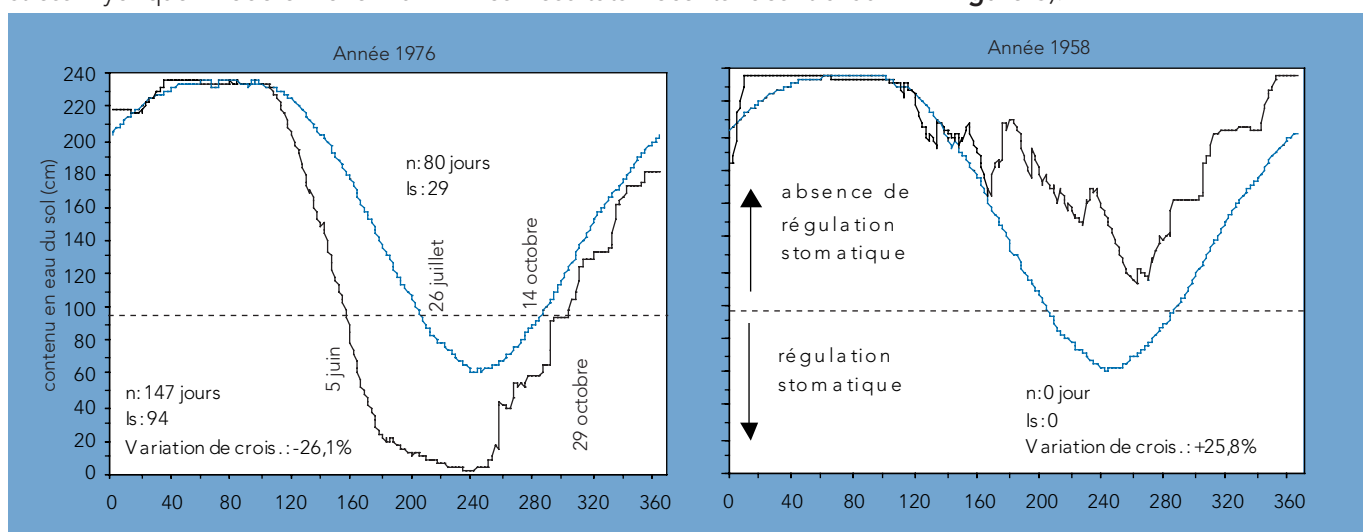


Fig. 2 : évolution (trait gras) de la réserve utile en eau du sol pour l'année sèche 1976 et l'année humide 1958 dans la chênaie sessiliflore de la forêt domaniale de Bercé (72)

Les dates de début et de fin de la sécheresse sont indiquées, ainsi que les deux valeurs des indices de stress : n = nombre moyen de jours de sécheresse, Is = indice moyen de déficit hydrique. Le trait fin indique l'évolution moyenne de la réserve en eau (1961-1990) avec, en italiques, les conditions moyennes. Le trait en pointillé indique le seuil de 40% de la réserve à partir duquel il y a régulation stomatique (diminution de la transpiration et de la croissance).

Pour le hêtre, la croissance est très fortement dépendante des conditions d'humidité du début d'été. Le déficit du mois de juin explique en moyenne à lui seul près de 30 % de la variabilité interannuelle. La synthèse menée sur les hêtraies européennes montre que ce résultat est généralisable. Les conditions climatiques de juin (ou juillet) interviennent dans plus de 80 % des études. Des déficits hydriques pendant cette période sont également d'autant plus défavorables que la station est sèche : faible réserve utile maximale en eau du sol, exposition chaude, etc. Les analyses montrent également que même si le hêtre réagit fortement à un stress par une croissance réduite, il est capable de retrouver rapidement un niveau satisfaisant d'accroissement si les conditions redeviennent favorables. Par exemple, pour les sécheresses de 1976 ou 1989, il a été très souvent observé un retour à une forte croissance un ou deux ans après le stress. Dans l'état actuel de nos connaissances, le hêtre apparaît donc comme une des essences les plus sensibles au déficit hydrique mais également comme une des plus réactives (capacité de récupération très rapide).

Contrairement aux hêtraies, **les chênaies** ne semblent pas répondre à un paramètre unique mais à plusieurs facteurs dont le poids et la nature peuvent fortement varier selon les sites. Si certaines années extrêmes permettent de distinguer les deux espèces de chêne, la réactivité au climat moyen apparaît similaire pour les deux essences. Pour le chêne, c'est le bilan hydrique du milieu d'été (juillet) qui est le facteur climatique prépondérant en expliquant environ 20 % des variations d'accroissement mais seulement pour un peuplement sur deux. Pour une partie des chênaies, il apparaît également que l'absence de sécheresse en automne et des températures hivernales clémentes participent à

la mise en place d'un cerne large l'année suivante (**tableau 1**). Le niveau d'explication relativement faible des modèles (moins de 30 % en moyenne) pourrait être mis en relation avec les conditions pédo-climatiques globalement peu limitantes des chênaies étudiées : faible altitude, climat tempéré humide associé à des sols profonds et à réserve utile en eau élevée. Ces différences de conditions écologiques pourraient également expliquer en partie les différences notables de comportement observées entre les chênaies et les hêtraies (stations globalement moins favorables).

Concernant les résineux, le comportement de **l'épicéa commun** se rapproche de celui du hêtre avec un rôle majeur des conditions de l'année en cours et une mise en place du cerne fortement sous la dépendance de la sécheresse estivale. La période clé est centrée sur les mois de juillet et août dont le déficit hydrique cumulé explique à lui seul environ 20 % de la variation des accroissements (**tableau 1**).

La réponse du **sapin** est très différente. Le signal climatique est essentiellement lié au déficit hydrique de la fin de la saison de végétation précédente (août à octobre). Ainsi, la mise en place du cerne de l'année n dépend en grande partie des arrière-effets c'est-à-dire des conditions de l'année précédente. Un hiver clément semble également jouer un rôle important à travers un effet stimulant des températures clémentes de février et/ou avril. Pour mettre en évidence des effets du déficit hydrique de l'année en cours, il est nécessaire de considérer séparément le bois initial et le bois final dans le cerne annuel. Avec une telle analyse, il apparaît clairement que c'est la mise en place du bois initial de l'année n qui est étroitement dépendante du déficit hydrique cumulé de la fin de saison de l'année n-1. Ce seul facteur explique

près de 30 % de la variation de la largeur de ce compartiment. Plus tard dans la saison, c'est l'intensité de la sécheresse du début d'été (juin-juillet) qui module la mise en place du bois final (taux d'explication moyen de 18 %). Comme pour les chênes, la croissance du sapin apparaît donc fortement sous la dépendance des conditions de l'année précédente.

Les résultats sur les résineux sont cohérents avec le modèle général de la réponse des conifères aux basses latitudes ou altitudes qui met en évidence le rôle central de la sécheresse sur la mise en place du cerne. En effet, les 11 peuplements étudiés correspondent à des forêts de basses altitudes (moyenne : 1 004 m) du Sud-Ouest de l'Europe soumises à des climats plutôt « chauds » et humides. Une analyse à plus grande échelle montre que l'importance du bilan hydrique décroît au fur et à mesure de l'augmentation de la latitude et/ou de l'altitude. Ainsi, en Europe Centrale ou du Nord, l'action du facteur thermique devient prépondérante (effet direct et unique). D'une façon similaire, la sensibilité au facteur thermique augmente selon le gradient altitudinal. La température, à travers notamment les gelées et son effet sur la longueur de la saison de végétation, devient le facteur explicatif essentiel dès que l'on passe les seuils de 1 300 - 1 500 m d'altitude.

Conclusions

Pour les contextes de plaine et de basses altitudes (< 1 000 m) étudiés, c'est bien le bilan hydrique qui joue un rôle central dans la dynamique des peuplements. Ainsi, hêtre et épicéa réagissent fortement à la sécheresse de début de saison alors que les chênes et le sapin semblent être davantage sous la dépendance des conditions de fin d'été ou d'automne. Pour ces deux espèces, des effets thermiques hivernaux sont également

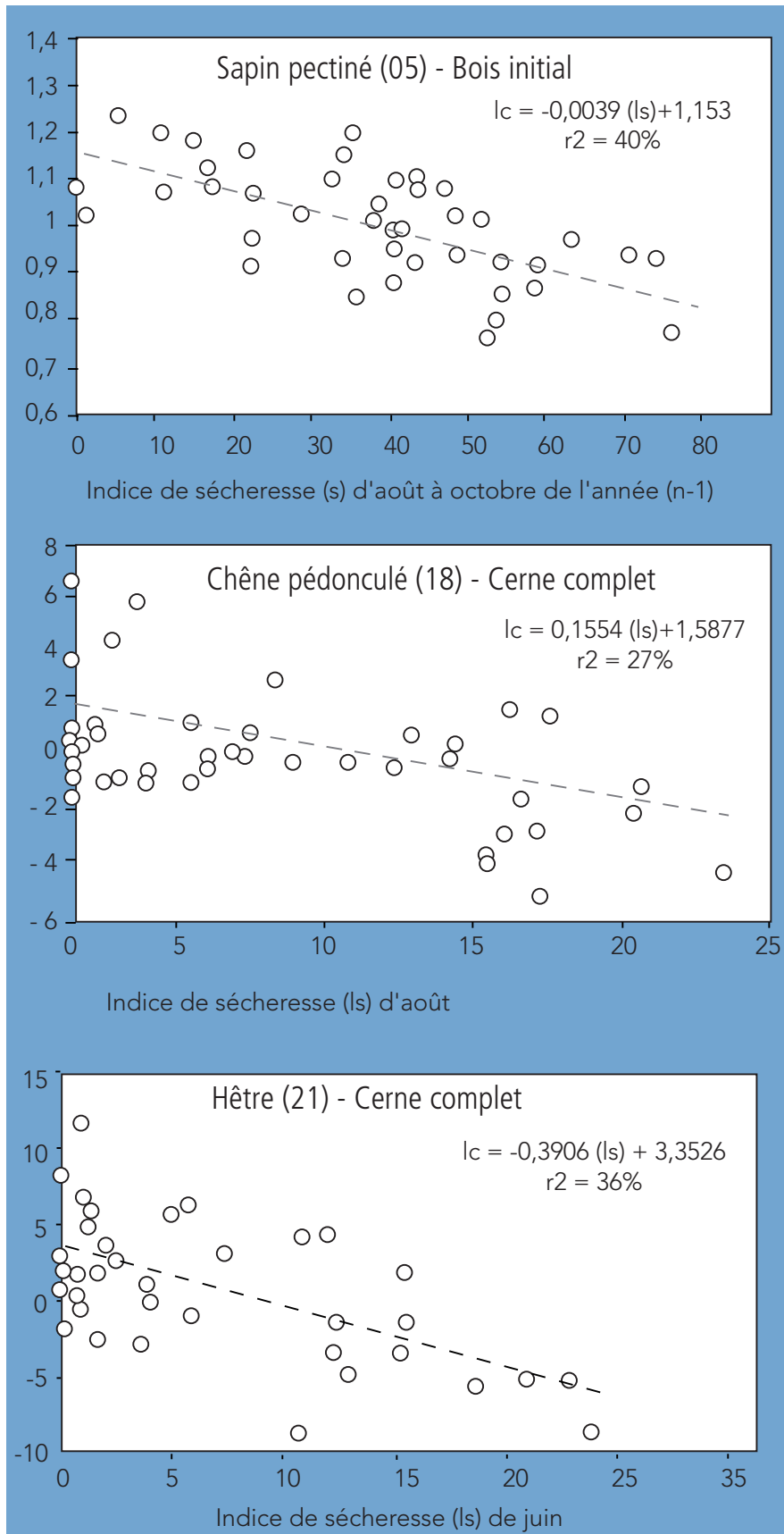


Fig. 3 : exemple de corrélation entre les indices de croissance (Ic) et les indices de sécheresse (Is) pour trois peuplements

Plus la valeur de Is est élevée et plus la sécheresse pour la période correspondante est intense.

souvent observés (effets positifs des températures clémentes). Même s'il est impossible de prédire avec certitude la dynamique future des écosystèmes forestiers dans le cadre du réchauffement climatique et l'augmentation envisagée de la fréquence et de l'intensité des sécheresses, il apparaît cependant très important de bien considérer dès maintenant le choix des essences et l'adéquation avec les stations pour minimiser les risques de dysfonctionnement futur. Un réchauffement hivernal notable ainsi que des modifications des périodes d'apparition des épisodes chauds et secs pourraient donc avoir des conséquences très différentes selon les essences. Pour le hêtre, par exemple, un seuil de 100 mm de réserve utile correspond à un niveau de forte sensibilité aux aléas. Cependant, cette essence a toujours été capable de « récupérer » même sur des stations limites. Cela ne signifie pas que dans les années futures de nouveaux comportements (dépérissements ?) apparaissent suite à des dépassements de « seuils physiologiques » non observés jusqu'à présent. Ainsi, un suivi précis des effets des canicules de juillet 2003 et d'août 2006 devrait apporter des nouveaux éléments quant à la résistance réelle de cette essence à de tels événements. Il est évident que le même suivi doit être entrepris pour les autres essences, et que le praticien doit être, plus que jamais, à « l'écoute de sa forêt ».

François Lebourgeois,

UMR LERFOB-INRA-ENGREF Nancy,
 lebourgeois@engref.fr

La bibliographie complète est disponible auprès de l'auteur. Les résultats détaillés sont disponibles dans des articles publiés dans les revues *Trees* (2005, 19 : 385-401), *Revue Forestière Française* (2005, 57 : 33-50 ; 2006, 58 : 29-44 et 2007, sous presse) et *Annals of Forest Science* (2007, sous presse).