

## Impact des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers de la région méditerranéenne

Davi H.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), Domaine St Paul, Site Agroparc, CS 40509, F-84914 Avignon cedex 9

**Correspondance:** hendrik.davi@avignon.inra.fr

### Résumé

D'après les climatologues, la zone méditerranéenne sera une des plus impactées par le changement climatique, avec une hausse des températures et une intensification des sécheresses estivales. Le pourtour méditerranéen présente une diversité d'écosystèmes, qui seront inégalement touchés par ces changements. L'étage méditerranéen est caractérisé par la présence d'espèces adaptées à la sécheresse et aux fortes températures comme le Chêne vert et le Pin d'Alep, moins vulnérables aux sécheresses estivales, mais dont le fonctionnement peut être altéré par des printemps plus secs. L'étage montagnard est lui caractérisé par la présence d'espèces plus sensibles à la sécheresse et aux fortes températures comme le Sapin, le Hêtre, ou le Pin sylvestre. A basse altitude, ces espèces sont très vulnérables aux successions de sécheresses, mais à plus haute altitude, elles peuvent bénéficier d'une saison de végétation allongée par la hausse des températures. L'étage supra-méditerranéen est lui caractérisé par des espèces aux comportements intermédiaires vis-à-vis de la sécheresse : Cèdre de l'Atlas, Chêne blanc. Dans cet article, nous recenserons les impacts déjà observés des changements climatiques sur la durée de végétation, la croissance, l'état sanitaire et la séquestration de carbone sur ces trois types d'écosystèmes. Ce recensement permet de préfigurer les impacts attendus des changements futurs, mais aussi de valider les modèles basés sur les processus, qui permettront de les quantifier.

**Mots-clés:** Forêt, Méditerranée, Température, Sécheresse, Changement climatique.

### Abstract: Impact of climate change on forest ecosystems of the Mediterranean region

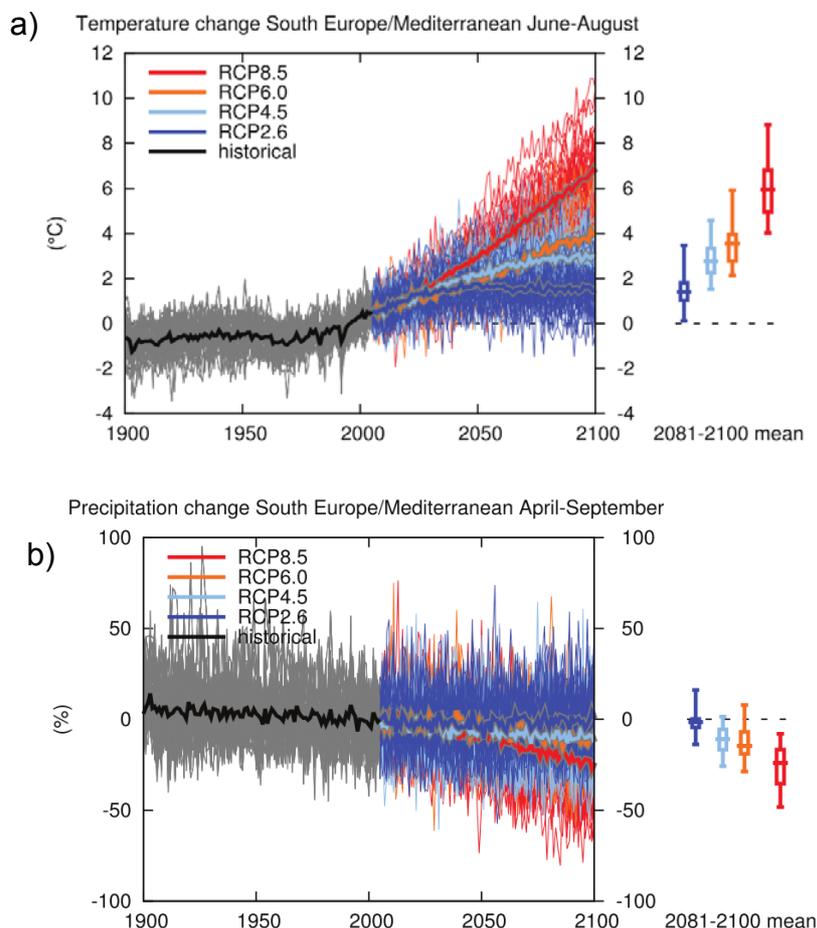
According to climate scientists, the Mediterranean area will be one of the most impacted by climate change, rising temperatures and intensification of summer droughts. The Mediterranean region has a diversity of ecosystems, which are unequally affected by these changes. The Mediterranean-types ecosystems are characterized by the presence of species adapted to drought and high temperatures such as holm oak and Aleppo pine, less vulnerable to summer drought, but whose growth can be affected by drier spring. The montane ecosystems are characterized by the presence of species more susceptible to drought and high temperatures such as siver fir, beech, or Scots pine. At low altitude, these species are highly vulnerable to droughts, but at higher altitudes, they may benefit from a growing season lengthened by rising temperatures. The supra-Mediterranean level it is characterized by species showing an intermediate behavior concerning drought: Atlas cedar, white oak. In this article, we will identify the already observed impacts of climate change on vegetation period, growth, health condition and carbon sequestration on these three types of ecosystems. This synthesis allow to assess the expected impacts of future change, but also to validate the processes based models that will quantify them.

**Keywords:** Forest, Mediterranean, Temperature, Drought, Climate Change.

## 1. Introduction

### 1.1 La zone méditerranéenne un hot spot pour étudier les changements climatiques ?

Les derniers scénarios du panel des experts du GIEC de 2014 sont présentés de façon spatialisée dans l'annexe I de leur rapport. Pour la zone Europe du sud et Méditerranée, suivant les scénarios les températures vont augmenter entre 1 et 9°C entre juin et août (Figure 1a) et les précipitations vont baisser entre 0 et 25% entre avril et septembre (Figure 1b). Mais des changements ont déjà eu lieu avec une augmentation des températures 0.88°C entre 1860 et 2005 et une baisse des précipitations annuelles de 23 mm entre 1902 et 2005 sur la partie terrestre de la méditerranée (Mariotti et al., 2015). Ils ont eu pour conséquences une augmentation de l'intensité des stress hydriques dans tous les types d'écosystèmes. Mais si une composante de cette augmentation est due au climat, une autre part est due aux changements des pratiques de gestion avec des peuplement plus denses (Cáceres et al., 2015). Dans la partie orientale du bassin méditerranéen, les périodes de sécheresse observées à la fin du XX<sup>e</sup> siècle sont les plus fortes depuis 500 ans, alors qu'elles atteignent le niveau des sécheresses exceptionnelles de la fin du XVI<sup>e</sup> siècle dans sa partie occidentale (Nicault et al., 2008).



**Figure 1:** Changement de température (entre juin et août) et de précipitations (avril-septembre) selon 4 scénarios de forçage climatique.

Néanmoins, ces changements ont comparativement moins d'impacts dans les écosystèmes typiquement méditerranéens (Chêne vert et Pin d'Alep) dont le fonctionnement est déjà adapté à la contrainte hydrique (Limousin et al., 2009). Par contre, leurs effets sont déjà marqués sur les écosystèmes dont les espèces dominantes sont en marge de leurs aires de distribution comme le Hêtre (Jump et al., 2006), le Sapin (Linares et Camarero, 2012 ; Cailleret et al., 2013) ou le Pin sylvestre notamment à basse altitude (Hereş et al., 2011)

## 1.2 Comprendre la réponse de la forêt méditerranéenne aux changements climatiques en cours pour mieux anticiper l'effet des changements futurs

Les changements globaux impliquent des changements de température et de précipitations à une très grande vitesse, mais ces changements interagissent avec les modifications de la teneur en CO<sub>2</sub>, de la composition en azote atmosphérique (avec une augmentation attendue, 71% des dépôts azotés entre 1990 et 2050 pour le bassin méditerranéen (Phoenix et al., 2006)), et de l'usage des terres (Metzger et al., 2006). On ne peut donc se contenter de corrélérer la croissance ou les aires de distributions passées avec le climat et de projeter les relations obtenues dans le futur. Pour cette raison, il est nécessaire de (1) comprendre le fonctionnement de ces forêts, (2) d'étudier comment elles répondent aux changements en cours, et (3) de modéliser les processus impliqués dans ces changements (Sabaté et al., 2002 ; Davi et al., 2006).

## 1.3 Estimer la vulnérabilité : quelles espèces, quels aléas climatiques, quel critère de vulnérabilité ?

Les espèces d'intérêt dans la zone méditerranéenne sont celles qui couvrent le plus de surface, mais aussi celles qui sont potentiellement le plus valorisées en ce qui concerne la production de bois. Si on prend la région Provence Alpes Côtes d'Azur, le Chêne pubescent puis le Hêtre et le Chêne vert sont les principaux feuillus (représentant respectivement 42%, 17% et 14% des volumes sur pied de feuillus) et le Pin sylvestre, le Mélèze, le Pin d'Alep et le Sapin pectiné les principaux conifères (représentant respectivement 35%, 19%, 17% et 8% des volumes sur pied de conifères). Mais 66% du bois de Sapin est du bois d'œuvre, contre seulement 41% du Pin sylvestre. Dans la suite de ce travail, nous nous focaliserons sur les 7 espèces suivantes : Chêne vert, Pin d'Alep, Chêne pubescent, Cèdre, Pin sylvestre, Hêtre et Sapin (Tableau 1). Ceci donnera un échantillon représentatif des changements en cours pour les forêts du pourtour méditerranéen.

Le principal aléa climatique qui fait peser des risques sur les écosystèmes méditerranéens est la sécheresse (Lindner et al., 2010). Mais celui-ci interagit aussi avec le risque incendie (Moriendo et al., 2006), non traité dans cet article. Le risque de gelée tardive, comme les effets potentiellement positifs du changement climatique sur l'allongement de la durée de végétation seront par contre étudiés.

**Tableau 1:** Caractéristiques écophysiological des espèces étudiées (P<sub>50</sub> : potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité, P<sub>min</sub> : Potentiel hydrique minimum mesuré à midi, Wood density : densité du bois, LMA : Masse surfacique des feuilles et N : teneur en azote). Les valeurs proviennent de bases de données existantes (BDD TRY et XYLEM) ou de données acquises à l'URFM.

	P <sub>50</sub> Mpa	P <sub>min</sub> Mpa	Wood Density Kg/m <sup>3</sup>	LMA g/m <sup>2</sup>	N %
<i>Pinus halepensis</i>	-5.51	-2.9	545	392	1.2
<i>Quercus ilex</i>	-7.50	-4.9	840	229	1.4
<i>Cedrus Atlantica</i>	-4.87	-2.9	529	246	1.5
<i>Quercus pubescens</i>	-2.47*	-3.2	550	93	1.8
<i>Pinus sylvestris</i>	-3.14	-2.3	410	214	1.3
<i>Abies alba</i>	-4.67	-2.0	490	282	1.3
<i>Fagus sylvatica</i>	-3.17	-1.8	649	101	2.5

\*Valeur probablement surestimée du fait de problèmes méthodologiques.

La sécheresse va impacter diversement les différents services écosystémiques rendus par les forêts méditerranéennes et notamment : la séquestration de carbone, la production de bois, le maintien des

sols, la recharge en eau des nappes, la biodiversité ou le tourisme. Il est donc nécessaire de qualifier ces services à l'aide d'indicateurs. Nous avons focalisé cette synthèse sur les processus suivants qui nous serviront d'indicateurs pour les différents services : durée de végétation et risque de gelée, croissance et efficacité d'utilisation de l'eau, état sanitaire et risque biotique, séquestration de carbone (Tableau 2).

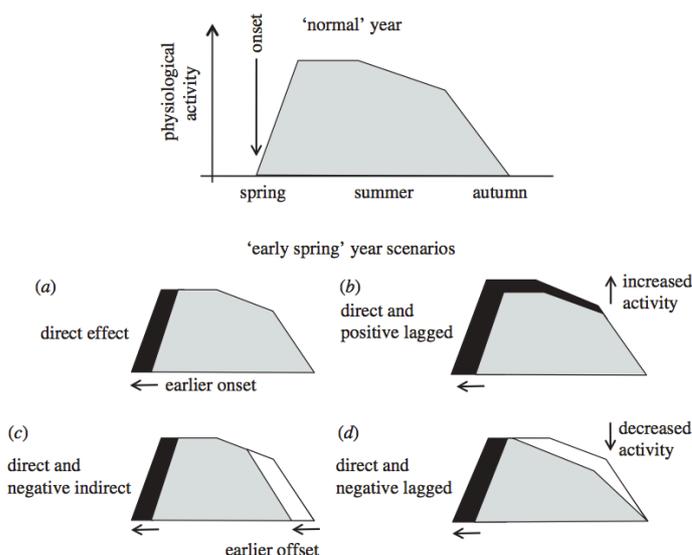
**Tableau 2** : Risques et bénéfices liés aux changements climatiques

Climat	Risques associés	Bénéfices
Hausse des températures estivales et du stress hydrique	Dépérissements, risque feux	
Baisse des précipitations estivales		
Hausse des températures printanières	Gel tardif	Accroissement de la durée de végétation
Hausse des températures hivernales	Dormance plus difficile à lever	Photosynthèse hivernale des essences sempervirentes
Hausse des fortes précipitations en hiver et au printemps	Érosion des sols, chutes d'arbres, dégâts de neige lourde	Recharge en eau des nappes

## 2. Résultats

### 2.1 Durée de végétation et risque de gelée

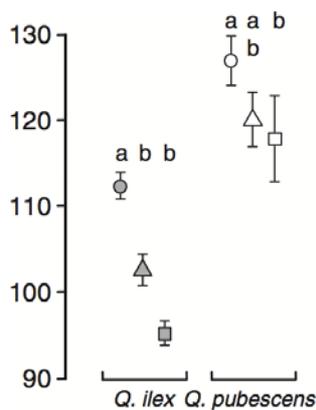
La durée de végétation s'est allongée avec le changement climatique et cette tendance va se poursuivre, même en prenant en compte l'effet négatif de la douceur hivernale sur la levée de dormance (Thompson et Clark, 2008). La durée de végétation détermine la période d'activité physiologique des plantes, l'impact du climat sur celle-ci est par conséquent un élément clé pour comprendre l'effet des changements climatiques (Richardson et al., 2010)



**Figure 2** : Effet de la durée de végétation sur l'activité physiologique des espèces décidues (extrait de Richardson et al., 2010).

### 2.1.1 Étage méditerranéen

Le Pin d'Alep et le Chêne vert sont des espèces sempervirentes, le réchauffement n'a donc pas d'impacts sur leur durée de végétation *sensu stricto* (Davi et al., 2006). Mais il a néanmoins un effet sur la date de débourrement (Morin et al., 2010), ce qui peut avoir un rôle pour les agents biotiques associés et sur la croissance primaire et secondaire du bois. Le réchauffement avance la date à laquelle la croissance du bois débute au printemps, mais cet effet est compensé par la sécheresse, qui avance la date à laquelle la croissance du bois s'arrête durant l'été (Lempereur et al., 2015). Le Chêne vert et le Pin d'Alep sont aussi plus sensibles aux froids extrêmes, car ils conservent leurs feuillages durant l'hiver et leurs bourgeons sont plus sensibles au froid que ceux des espèces des milieux tempérés (Morin et al., 2007).



**Figure 3:** Date de débourrement en jour juliens de semis de Chêne vert (*Q. ilex*) et de Chêne pubescent (*Q. pubescens*) en température ambiante (cercle), à +1.5°C (triangle) et +3°C (carré) (Morin et al., 2010)

La croissance du Pin d'Alep dépend aussi de la possibilité de faire du polycyclisme (la mise en place de plusieurs unités de croissance, au cours d'une même année). Or depuis 1995, le climat a été plus chaud et plus sec que la normale notamment dans le sud-est de la France: le polycyclisme y a été considérablement réduit, en particulier après 2003 (Girard et al., 2010).

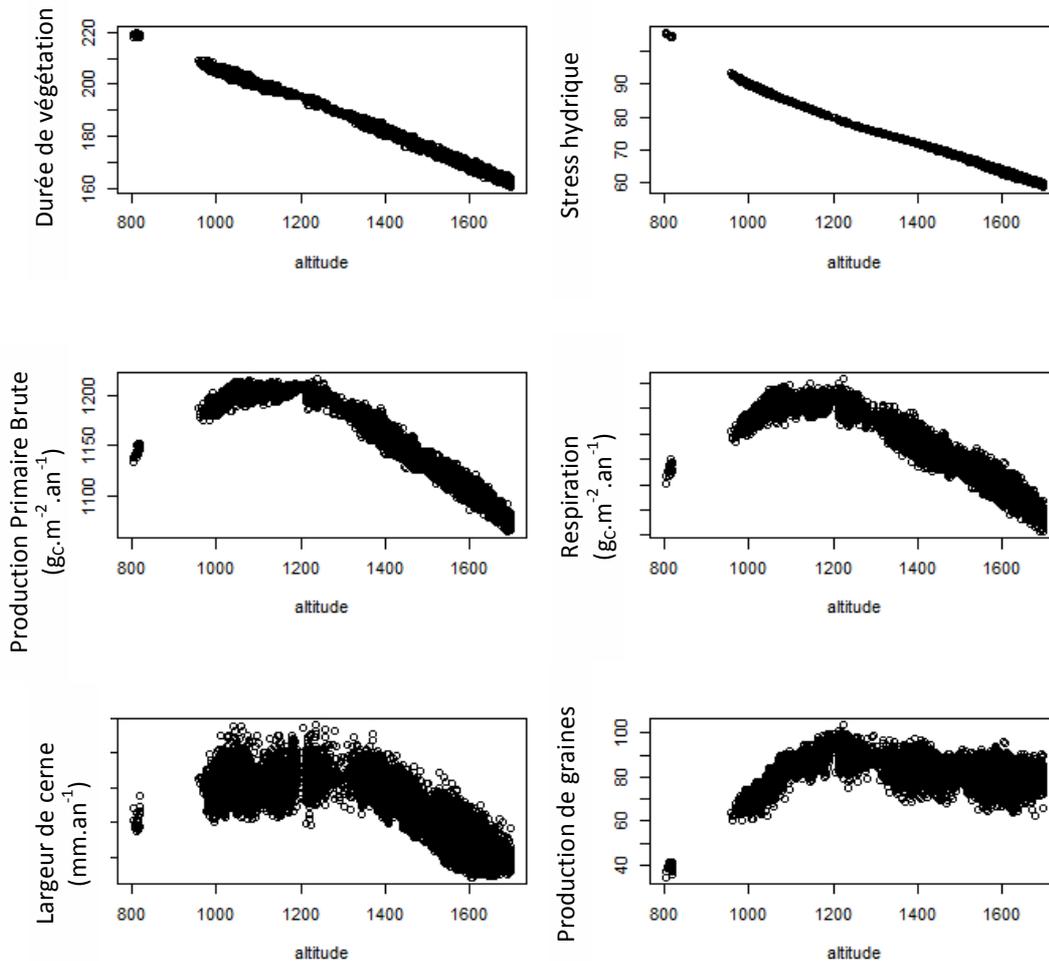
### 2.1.2 Étage supraméditerranéen

Le Chêne pubescent est une espèce dont le débourrement est particulièrement sensible aux températures printanières (Morin et al., 2010). Sur le Mont Ventoux, il débourre au même moment que le Hêtre à 900 m (Davi et al., 2011). Il est donc probable que le débourrement de cette espèce ait lieu de plus en plus tôt avec des conséquences identiques à ce que l'on peut observer sur le Hêtre (voir ci-après). Peu d'études ont porté sur le débourrement du Cèdre. Celui-ci s'étale au Ventoux entre le 4 et 29 avril (mesure en 1996 sur une plantation à 700 m), il peut donc être exposé à des gelées tardives et s'il n'est pas fortement affecté dans son aire d'origine, plusieurs dégâts ont déjà été relevés dans les régions plus froides et plus continentales (Courbet, 2013).

### 2.1.3 Étage montagnard

La durée de végétation détermine fortement le bilan de carbone des espèces décidues (Figure 4), (Davi et al., 2006). Cet effet est d'autant plus important à haute altitude où la durée de végétation est réduite (Vitasse et al., 2009 ; Oddou-Muratorio et Davi, 2014). Néanmoins, un débourrement plus précoce peut aussi rendre certaines espèces plus sujettes aux gelées tardives printanières (Morin et Chuine, 2014), dont on sait qu'elles impactent négativement la croissance des hêtres (Dittmar et al., 2003). La durée de végétation devrait donc s'allonger du fait du réchauffement climatique, mais il existe d'autres effets limitant cet impact pour le Hêtre: ses besoins en froid sont importants et il existe aussi pour cet espèce un seuil de photopériode nécessaire au débourrement (Vitasse et Basler, 2013). L'effet du climat sur la chute des feuilles a été moins étudié, mais des études récentes indiquent une chute des feuilles probablement plus tardive (Archetti et al., 2013). Ceci pourrait avoir un impact négatif sur la

séquestration de carbone car à l'automne la respiration est plus sensible que la photosynthèse à la température (Piao et al., 2008).

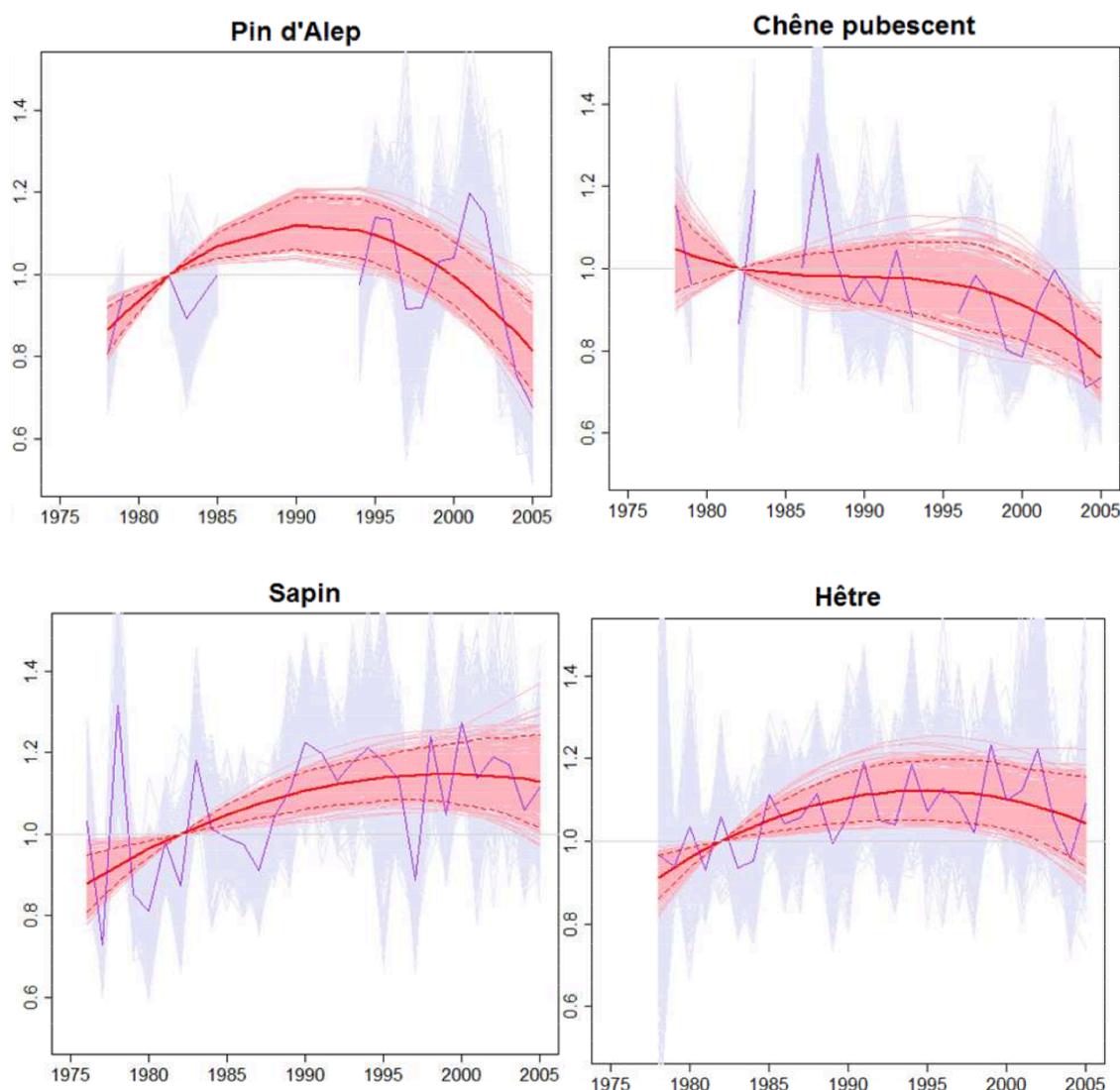


**Figure 4:** Effet de l'altitude sur les processus impliqués dans le fonctionnement d'une Hêtraie : approche par modélisation sur le Ventoux (Oddou-Muratorio et Davi, 2014).

Le Sapin débourre plus tardivement que le Hêtre (Davi et al., 2011). Si la date de débourrement a peu d'effets sur l'activité photosynthétique du couvert (car il y a jusqu'à 11 années d'aiguilles), elle détermine comme pour d'autres espèces sempervirentes le début de la croissance radiale. Ceci explique pourquoi les printemps doux sont souvent des années de bonne croissance (Cailleret et Davi, 2011). Le sapin peut néanmoins être sensible aux gelées tardives qui provoquent la destruction de leurs bourgeons terminaux et la survenue de fourches (Aussenac, 1973). Ces dernières peuvent entraîner la casse de cimes lors d'épisodes de neige importants.

## 2.2 Croissance et efficacité d'utilisation de l'eau

Les effets directement fertilisants du CO<sub>2</sub> (Norby et Zak, 2011), l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Keenan et al., 2013), l'apport des dépôts azotés (Quinn Thomas et al., 2010), ainsi que des changements dans les pratiques des forestiers, expliquent les tendances à une meilleure production des forêts au cours du siècle dernier (Myneni et al., 1997). Néanmoins, ces effets semblent être contrebalancés depuis le milieu des années 1990 par les effets négatifs des températures extrêmes et des sécheresses (Charru, 2012)(Figure 5).



**Figure 5** : Tendence ajustée par régression non linéaire de la croissance mesurée dans les inventaires de l'IFN (extrait de la thèse de Marie Charru, 2012).

### 2.2.1 Étage méditerranéen

Comme nous l'avons déjà signalé, la croissance du Chêne vert est fortement dépendante de la durée comprise entre le début de la croissance au printemps et l'arrêt de celle-ci au cours de l'été du fait de la sécheresse (Lempereur et al., 2015). Pour l'instant, ces deux effets semblent se compenser. Par ailleurs, les expérimentations avec exclusions des pluies ne montrent pas de diminution de la croissance (Limousin et al., 2009). Mais celle-ci est plus faible sur les parcelles les plus soumises à un stress hydrique plus fort (Martin-StPaul et al., 2013). Dans le futur, il est donc probable que l'accentuation des sécheresses entraîne une diminution des croissances.

Comme la plupart des espèces, le Pin d'Alep a amélioré son efficacité d'utilisation de l'eau (Maseyk et al., 2011) du fait de l'augmentation du  $\text{CO}_2$  dans l'atmosphère. Mais c'est une espèce évitant la sécheresse, qui ferme plus rapidement ses stomates que le Chêne vert. Une augmentation de la sécheresse entraîne une baisse de sa croissance, ce qui est confirmé par la forte corrélation qu'il existe entre croissance radiale annuelle et intensité de la sécheresse (Ferrio et al., 2003 ; Misson et al., 2004). Une étude menée en Grèce a par ailleurs montré que cette baisse de croissance est due aux sécheresses de 2000 et 2007 dont l'intensité n'avait jamais été observée depuis 200 ans (Sarris et al.,

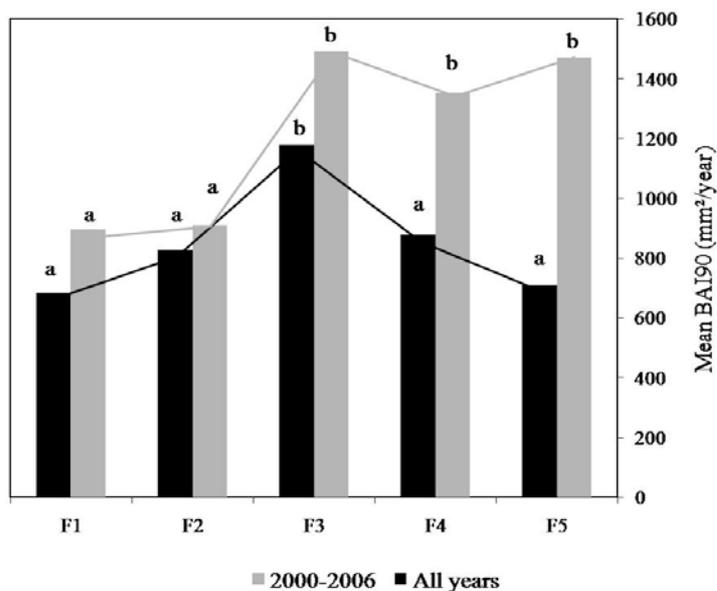
2007). Cette sensibilité aux sécheresses peut expliquer pourquoi, en France, c'est l'une des espèces dont la croissance a le plus baissé depuis 1992 (Charru, 2012). D'autre part, les études de dendrochronologie montrent certes une amélioration de sa croissance depuis 1900 (Vila et al., 2008), mais avec une chute depuis 2003 (Girard et al., 2011).

### 2.2.2 Étage supraméditerranéen

La croissance du Chêne pubescent dépend essentiellement de l'automne précédent et du printemps en cours et elle est par conséquent moins sensible à la sécheresse estivale que celle du pin sylvestre (Weber et al., 2007). Néanmoins, sa croissance a aussi diminué en France depuis le milieu des années 1990 (Charru, 2012). La croissance du Cèdre a été aussi fortement impactée par les sécheresses qui ont eu lieu au Maroc depuis les années 1970 (Linares et Camarero, 2012). Contrairement aux pins, le Cèdre n'économise pas l'eau, sa régulation stomatique est faible, il continue à transpirer et croître même pour des niveaux de sécheresses assez prononcés (Ladjal et al., 2005) (Tableau 1).

### 2.2.3 Étage montagnard

A l'échelle française, la croissance du Hêtre et du Sapin ne semble pas avoir baissé (Charru, 2012). Mais cette absence de tendance globale masque des disparités entre zones géographiques et entre altitudes. Sur le Ventoux par exemple, l'optimum de croissance du Hêtre et du Sapin s'est déplacé vers les hautes altitudes (Cailleret et Davi, 2011)



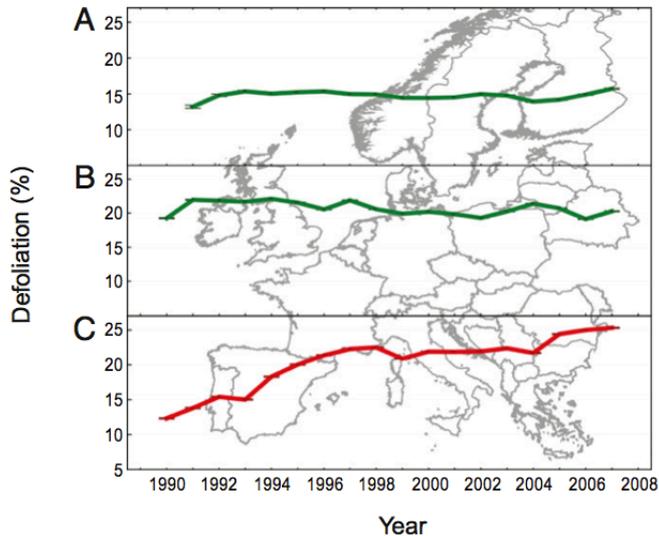
**Figure 6** : Croissance moyenne de sapins (BAI en mm<sup>2</sup>) à 5 altitudes F1 (970–1,040) à F5 (1,350–1,530m) sur la période 2000-2006 et depuis 1950 (extrait de Cailleret et Davi, 2011).

*A contrario*, des baisses de croissance ont été observées pour le Hêtre (Jump et al., 2006), le Sapin (Linares et Camarero, 2012 ; Cailleret et al., 2013) ou le Pin sylvestre (Hereş et al., 2011) en marge sud de leurs aires de répartition.

## 2.3 État sanitaire et agent biotique

L'état sanitaire d'un arbre peut être caractérisé par plusieurs indicateurs comme la surface d'aubier, la croissance ou le degré de transparence du houppier (Cailleret et al., 2013). Les arbres sont d'une grande longévité, ce qui implique une forte plasticité de leur fonctionnement face aux aléas climatiques et une forte résilience. Néanmoins, une succession de mauvaises années peut conduire à leur mort. Dans la spirale du dépérissement (Manion, 1981), on distingue des facteurs prédisposant (ex. sols superficiels), des facteurs déclencheurs (ex. une sécheresse importante) et des facteurs aggravants (ex. présence de pathogènes). Mais parfois si un seuil létal est franchi, la mortalité est massive et rapide (McDowell et al., 2008).

A une échelle large, il existe peu d'indications quantitatives quant à une augmentation des dépérissements, bien que le nombre de signalements ait augmenté (Allen et al., 2010). La défoliation s'est par contre accrue en zone méditerranéenne (Carnicer et al., 2011). Le niveau de défoliation est négativement corrélé avec les précipitations (Figure 7), mais les taux de mortalité sont eux les plus forts aux altitudes intermédiaires (Carnicer et al., 2011).



**Figure 7:** Évolution de la défoliation à l'échelle européenne (extrait de Carnicer et al., 2011)

### **2.3.1 Étage méditerranéen**

Le réseau systématique du Département Santé des Forêts signale dans son rapport de 2015 une détérioration de l'état de santé (mesurée par défoliation) du Chêne vert et du Pin d'Alep, qu'il impute aux sécheresses de 2003 à 2008, mais aussi au manque de gestion dans ces forêts. Les expériences d'exclusion de pluie ont montré qu'une baisse des précipitations induisait une baisse de l'indice foliaire (Limousin et al., 2009). Mais cette moindre production de nouvelles feuilles est souvent un mécanisme qui permet à l'arbre de s'adapter aux nouvelles conditions hydriques sans forcément induire plus de mortalité ou une chute de croissance. Néanmoins, les sécheresses peuvent rendre les arbres plus vulnérables aux pathogènes en augmentant par exemple l'appétibilité des feuilles de Chêne vert (Rivas-Ubach et al., 2014) ou la susceptibilité des Pins d'Alep aux attaques de scolytes (Durand-Gillmann, 2014 ; Sangüesa-Barreda et al., 2015). De plus, ces défoliations peuvent être accompagnées par une baisse de la fructification (Girard et al., 2010).

### **2.3.2 Étage supraméditerranéen**

D'après les données du réseau systématique du DSF, la défoliation du Chêne pubescent s'est accentuée entre 1997 et 2014, notamment pour les parcelles situées en PACA et en Languedoc Roussillon (LR). Le Cèdre présente de forts dépérissements au Maroc dans l'Atlas (Allen et al., 2010). Il est aussi sujet à des coulées de résine sur certaines plantations en France et des dépérissements ont été constatés dans certains arboretums suite à la canicule de 2003.

### **2.3.3 Étage montagnard**

Des dépérissements massifs de sapins ont eu lieu dans le sud des Alpes françaises (Cailleret et al., 2013) ou dans les Pyrénées (Oliva et Colinas, 2007). Ces dépérissements sont dus à la succession de sécheresses, qui ont eu lieu depuis 2003 et se sont poursuivies jusqu'en 2015. Le Sapin évite la sécheresse en fermant rapidement ses stomates quand la pression de vapeur saturante de l'air devient forte (Nourtier et al., 2014). Il est néanmoins moins économe que les sapins méditerranéens (Aussenac, 1980). Mais le potentiel hydrique minimal mesuré sur les parcelles où les dépérissements se produisent, est assez éloigné des potentiels induisant des risques de cavitation (Tableau 1). D'autre

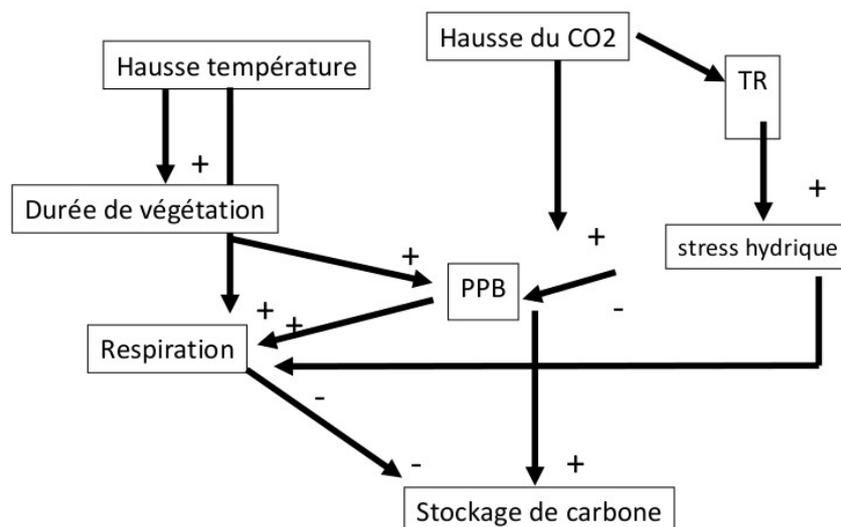
part, la probabilité de mortalité est aussi bien corrélée à la baisse de croissance (Cailleret, 2011). Il semble donc que la mortalité soit induite par une baisse chronique de l'alimentation en carbone (Cailleret, 2011). Il a été démontré que la présence de scolytes (insectes sous-corticaux) a été un facteur aggravant majeur, alors que le gui a été un facteur prédisposant (Durand-Gillmann et al., 2012).

Le Pin sylvestre a aussi été marqué par des dépérissements massifs dans l'arrière-pays méditerranéen et en Suisse (Allen et al., 2010), même si la dégradation de l'état sanitaire ne touche qu'une partie des parcelles suivies par le réseau systématique du DSF. Une seule année de sécheresse a un effet réversible sur la croissance et la survie des pins sylvestres ; par contre une succession de sécheresse peut conduire à leur mort (Bigler et al., 2006). Nous sommes là aussi dans le cas de dépérissements progressifs qui sont prédisposés par la présence de gui ou en peuplement dense (Bigler et Bugmann, 2003) et aggravés par la présence d'insectes sous-corticaux, qui profitent de la réduction des défenses des arbres (Croisé et Lieutier, 1993).

D'après les données du réseau systématique du DSF, la défoliation du Hêtre s'est accentuée entre 1997 et 2014 pour les parcelles situées dans la zone méditerranéenne, alors que son état sanitaire n'a pas évolué dans le reste de la France. La croissance du Hêtre a été fortement diminuée lors des épisodes de sécheresse comme celles de 2003 et 2004 (Cailleret et Davi, 2011). Des descentes de cimes et des jaunissements précoces à l'automne ont aussi été observés quand la sécheresse se prolongeait. Mais les mécanismes à l'origine de ces défoliations sont encore mal connus, les hêtres défoliés ne présentant pas de différences avec les hêtres sains, ni en termes d'hydraulique, ni en terme de réserves carbonées (Delaporte et al., 2015).

#### 2.4 Séquestration de carbone

L'effet du climat sur la séquestration du carbone dépend des différents effets sur chacune de ses composantes (Figure 8, Equation 1). Ces effets dépendent donc du climat local, de l'écologie de l'espèce, mais aussi du sol (disponibilité en eau et quantité de carbone). Différentes études ont essayé d'estimer l'effet du changement climatique sur chacune de ses composantes par modélisation (Davi et al., 2006) ou par suivi long terme des échanges de CO<sub>2</sub> au-dessus des couverts (Allard et al., 2008). Si en général les forêts continuent de stocker du carbone (Pan et al., 2011), les années de fortes sécheresses, elles peuvent devenir des sources de carbone (Ciais et al., 2005).



**Figure 8** : Synthèse des différents effets du climat sur les composantes du stockage de carbone : Respiration et Production Primaire Brute (PPB).

$$\text{Equation 1 : Stockage de carbone} = \text{PPB} - R_{\text{arbre}} - R_{\text{sol}} = \text{PPB} - R_{\text{eco}}$$

##### 2.4.1 Étage méditerranéen

La forêt de Chêne vert sur le site de Puéchabon dans l'Hérault fait l'objet de suivis des échanges de CO<sub>2</sub> et de H<sub>2</sub>O depuis 1999 (Allard et al., 2008). Ils ont montré que la forêt a stocké en moyenne

2.54  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ , avec une PPB de 12.75  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ . En moyenne, 83% de ce stockage a lieu au printemps entre mars et juin avant que la saison sèche ne débute. L'accentuation des sécheresses estivales n'impacte pas fortement ce stockage ; par contre, celui-ci est très sensible aux précipitations du printemps. Les estimations de PPB obtenues avec le modèle GOTILWA sur trois parcelles espagnoles sont plus fortes avec des valeurs comprises entre 16 et 20  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  (Sabaté et al., 2002). En 2100, leurs simulations prévoient une augmentation très forte de ce stockage jusqu'à 35  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ . Les simulations réalisées avec CASTANEA sur Puéchabon (Davi et al., 2006), donnent des valeurs intermédiaires avec une PPB de 16  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  et un stockage de carbone de 5  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ . Dans ces simulations par contre, le stockage ne devrait que faiblement augmenter.

En Israël, le stockage de carbone d'une forêt en zone aride est estimé à 1.5  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ . Sur Pin d'Alep, les estimations de PPB obtenues avec le modèle GOTILWA sur deux parcelles sont de 10.6 et 13.8  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  (Sabaté et al., 2002) avec un doublement de ses valeurs en 2100. Une augmentation de 14% à 55% de la productivité du Pin d'Alep d'ici 2100 est aussi simulée dans le sud de la France à partir de modèles statistiques (Rathgeber et al., 2000). Cette augmentation serait due à un réchauffement hivernal et à l'effet fertilisant du  $CO_2$  (Grünzweig et al., 2003). Sur une forêt mélangée de Pin d'Alep avec un sous-étage de Chêne vert à Font-blanche, la PPB est estimée à 15.47  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  et le stockage de carbone à 6.85  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ . Sur le même site, le modèle No-TG simule un stockage de carbone de 5.5  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  aujourd'hui, mais suite à la hausse des respirations, ce stockage deviendrait presque nul dans le futur.

#### **2.4.2 Étage supraméditerranéen**

Dans une approche de modélisation, des auteurs (Demarteau et al., 2007) ont montré, que le Cèdre supporterait mal l'accentuation de la sécheresse et l'augmentation des températures en Afrique du Nord. Il ne serait plus présent que sur une infime partie de son aire naturelle, dans le Moyen Atlas (1), dans le Massif de l'Aurès (2) et dans les Monts de Belezma (3) et ce, avec des productivités extrêmement faibles. Par contre, il pourrait atteindre dans le nord (Ardenne et Allemagne ou en zone de Montagne dans l'aire méditerranéenne) des PPN avoisinant les 10  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ . Néanmoins, ces résultats sont à prendre avec précaution, car ils n'intègrent pas les risques de gelée tardive.

#### **2.4.3 Étage montagnard**

Sur Hêtre, à Collelongo en Italie, le stockage de carbone est estimé par mesure à flux à 6.8 et 7.8  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  en 1996 et 1997, ce qui est supérieur à l'estimation faite dans le nord-est de la France à Hesse (nord-est de la France) de 3.86  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  (Granier et al., 2008). Par modélisation avec le modèle CASTANEA, pour Hesse et à Fontainebleau, le stockage de carbone est estimé en moyenne de 4.5 à 8  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  entre 1990 à 2100 (Davi et al., 2006). L'estimation de PPB obtenue avec le modèle GOTILWA est de 20  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  (Sabaté et al., 2002) avec une augmentation à 24  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  d'ici 2100, ce qui est très largement supérieure à celle obtenue par CASTANEA de 15 et 16  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  en 1990 et 18 et 20.5  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  en 2100 respectivement à Fontainebleau et Hesse. Les mesures faites à Hesse sont aussi dans ces gammes de valeur : 14  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$  en moyenne entre 1996 et 2005 (entre 11.2 et 16.3  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ ). Sur le Ventoux, la PPB simulée entre 2000 et 2006 est comprise en moyenne entre 10.5 et 12.5  $t_C \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ , ce qui est cohérent avec la faible croissance des largeurs de cernes qui y est mesurée (entre 0.58 et 0.72  $mm \cdot an^{-1}$ ) (Cailleret et Davi, 2011), par comparaison avec celle des Hêtraies de Fontainebleau ou Hesse (2.90  $mm \cdot an^{-1}$ ). En zone méditerranéenne, il est possible que dans les zones à forte productivité, le stockage de carbone y soit plus fort que dans le nord-est mais beaucoup plus faible sur des sols superficiels (cas du Ventoux).

### **3. Discussion et conclusions**

Nous avons recensé une série de conséquences observées et/ou attendues des changements climatiques. Mais comme le climat futur risque rapidement de sortir des gammes de température et de

sécheresse auxquelles les espèces sont aujourd'hui soumises, il est probable que de multiples phénomènes inattendus se produiront. Par exemple, après un hiver rigoureux, un arbre peut être sujet au rougissement physiologique qui se manifeste en cas de brusque radoucissement, entraînant une forte transpiration alors que le sol est encore gelé. Par ailleurs, il existe encore de nombreuses incertitudes quant à l'interaction entre fertilisation azotée, effet fertilisant du CO<sub>2</sub>, et changements climatiques. Les modèles ont souvent été trop optimistes quant à ces effets fertilisants. Il est possible que des points de rupture soient franchis et que des mortalités massives se produisant transformant les forêts en source de carbone et augmentant le risque incendie (Allen, 2007).

Néanmoins, certaines conclusions peuvent être tirées de cette revue de la littérature. D'abord, il est probable que les espèces adaptées à la sécheresse comme le Pin d'Alep et le Chêne vert soient moins touchées, tout du moins en France où elles sont au nord de leur aire de répartition. Ces espèces présenteront néanmoins des baisses de croissance et une dégradation de leur état sanitaire, ce qui peut affecter les services rendus par la forêt. Dans une certaine mesure, si les changements climatiques sont limités, les espèces de l'étage montagnard devraient profiter du changement climatique à haute altitude avec une élévation de la limite forestière (Lenoir et al., 2008). Les zones les plus vulnérables sont donc les zones intermédiaires : les espèces de l'étage supra méditerranéen et le bas de l'étage montagnard où la production des forêts diminuera et des dépérissements massifs se produiront.

Enfin de récents travaux montrent qu'en zone karstique, toutes ces espèces puisent de l'eau dans les nappes profondes (Barbeta et al., 2015). Ceci peut dans un premier temps limiter l'effet de l'augmentation des sécheresses. Mais si ces sécheresses se succèdent, le niveau des nappes peut lui aussi diminuer, et les forêts peuvent massivement dépérir. Par ailleurs, les forêts entrent alors en compétition avec l'agriculture pour l'exploitation des réserves en eau, ce qui a des implications sur la gestion de l'eau.

### Références bibliographiques

- Allard V., Ourcival J.M., Rambal S., Joffre R., Rocheteau A., 2008. Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Glob. Change Biol.* 14, 714–725.
- Allen C.D., 2007. Interactions Across Spatial Scales among Forest Dieback, Fire, and Erosion in Northern New Mexico Landscapes. *Ecosystems* 10, 797–808.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. (Ted) et al., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684.
- Archetti M., Richardson A.D., O'Keefe J., Delpierre N., 2013. Predicting Climate Change Impacts on the Amount and Duration of Autumn Colors in a New England Forest. *PLoS ONE* 8, e57373.
- Aussenac G., 1973. Étude des gelées tardives en relation avec les problèmes de reboisement. *Ann. Sci. For.* 30, 141–155.
- Barbeta A., Mejía-Chang M., Ogaya R., Voltas J., Dawson T.E., Peñuelas J., 2015. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Glob. Change Biol.* 21, 1213–1225.
- Bigler C., Bugmann H., 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Can. J. For. Res.* 33, 210–221.
- Bigler C., Bräker O.U., Bugmann H., Dobbertin M., Rigling A., 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9, 330–343.

- Cáceres M.D., Martínez-Vilalta J., Coll L., Llorens P., Casals P., Poyatos R., Pausas J.G., Brotons L., 2015. Coupling a water balance model with forest inventory data to predict drought stress: the role of forest structural changes vs. climate changes. *Agric. For. Meteorol.* 213, 77–90.
- Cailleret M., 2011. Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence (Aix Marseille 3).
- Cailleret M., Davi H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees - Struct. Funct.* 25, 265–276.
- Cailleret M., Nourtier M., Amm A., Durand-Gillmann M., Davi H., 2013. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Ann. For. Sci.* 71, 643–657.
- Carnicer J., Coll M., Ninyerola M., Pons X., Sánchez G., Peñuelas J., 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 1474–1478.
- Charru M., 2012. La productivité forestière dans un environnement changeant: caractérisation multi-échelle de ses variations récentes à partir des données de l'Inventaire Forestier National (IFN) et interprétation environnementale (AgroParisTech, Nancy, France).
- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogée J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., et al., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529–533.
- Croisé L., Lieutier F., 1993. Effects of drought on the induced defence reaction of Scots pine to bark beetle-associated fungi. *Annales Des Sciences Forestières*, (EDP Sciences), pp. 91–97.
- Davi H., Dufrêne E., Francois C., Le Maire G., Loustau D., Bosc A., Rambal S., Granier A., Moors E., 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 141, 35–56.
- Davi H., Gillmann M., Ibanez T., Cailleret M., Bontemps A., Fady B., Lefèvre F., 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agric. For. Meteorol.* 151, 1504–1513.
- Delaporte A., Bazot S., Damesin C., 2015. Reduced stem growth, but no reserve depletion or hydraulic impairment in beech suffering from long-term decline. *Trees* 1-15. DOI 10.1007/s00468-015-1299-8
- Demarteau M., François L., Cheddadi R., Roche E., 2007. Réponses de *Cedrus atlantica* aux changements climatiques passés et futurs. *Geo-Eco-Trop Rev. Int. Géologie Géographie Ecol. Trop.*
- Dittmar C., Zech W., Elling W., 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *For. Ecol. Manag.* 173, 63–78.
- Durand-Gillmann M., Cailleret M., Boivin T., Nageleisen L.-M., Davi, H., 2014. Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. *Ann. For. Sci.* 71, 659-673.
- Ferrio J.P., Florit A., Vega A., Serrano L., Voltas J., 2003.  $\Delta^{13}C$  and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 137, 512–518.
- Girard F., Vennetier M., Ouarmim S., Caraglio Y., Misson L., 2010. Polycyclism, a fundamental tree growth process, decline with recent climate change: the example of *Pinus halepensis* Mill. in Mediterranean France. *Trees* 25, 311–322.
- Girard F., Vennetier M., Guibal F., Corona C., Ouarmim S., Herrero A., 2011. *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *Eur. J. For. Res.* 131, 919–931.
- Granier A., Bréda N., Longdoz B., Gross P., Ngao J., 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Ann. For. Sci.* 65, 704–704.
- Grünzweig J.M., Lin T., Rotenberg E., Schwartz A., Yakir D., 2003. Carbon sequestration in arid-land forest. *Glob. Change Biol.* 9, 791–799.

- Hereş A.-M., Martínez-Vilalta J., López B.C., 2011. Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees* 26, 621–630.
- Jump A.S., Hunt J.M., Peñuelas J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Change Biol.* 12, 2163–2174.
- Keenan T.F., Hollinger D.Y., Bohrer G., Dragoni D., Munger J.W., Schmid H.P., Richardson A.D., 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 499, 324–327.
- Ladjal M., Huc R., Ducrey M., 2005. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiol.* 25, 1109–1117.
- Lempereur M., Martin-StPaul N.K., Damesin C., Joffre R., Ourcival J.-M., Rocheteau A., Rambal S., 2015. Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change. *New Phytol.* 207, 579–590.
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., Ruffray P. de, Brisse H., 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320, 1768–1771.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rocheteau A., Joffre R., Rodriguez-Cortina R., 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Glob. Change Biol.* 15, 2163–2175.
- Linares J.C., Camarero J.J., 2012. Growth patterns and sensitivity to climate predict silver fir decline in the Spanish Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131, 1001–1012.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., et al., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 259, 698–709.
- Manion P.D., 1981. *Tree disease concepts*. xv + 399 pp.
- Mariotti A., Pan Y., Zeng N., Alessandri A., 2015. Long-term climate change in the Mediterranean region in the midst of decadal variability. *Clim. Dyn.* 44, 1437–1456.
- Martin-StPaul N.K., Limousin J.-M., Vogt-Schilb H., Rodríguez-Calcerrada J., Rambal S., Longepierre D., Misson L., 2013. The temporal response to drought in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Glob. Change Biol.* 19, 2413–2426.
- Maseyk K., Hemming D., Angert A., Leavitt S.W., Yakir D., 2011. Increase in water-use efficiency and underlying processes in pine forests across a precipitation gradient in the dry Mediterranean region over the past 30 years. *Oecologia* 167, 573–585.
- McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G., et al., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178, 719–739.
- Metzger M.J., Rounsevell M.D.A., Acosta-Michlik L., Leemans R., Schröter D., 2006. The vulnerability of ecosystem services to land use change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114, 69–85.
- Misson L., Rathgeber C., Guiot J., 2004. Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. *Can. J. For. Res.* 34, 888–898.
- Morin X., Chuine I., 2014. Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology? *Can. J. For. Res.* 44, 1555–1565.
- Morin X., Améglio T., Ahas R., Kurz-Besson C., Lanta V., Lebourgeois F., Miglietta F., Chuine I., 2007. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiol.* 27, 817–825.
- Morin X., Roy J., Sonié L., Chuine I., 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytol.* 186, 900–910.

- Moriondo M., Good P., Durao R., Bindi M., Giannakopoulos C., CorteReal J., 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Clim. Res.* 31, 85–95.
- Myneni R.B., Keeling C.D., Tucker C.J., Asrar G., Nemani R.R., 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386, 698–702.
- Nicault A., Alleaume S., Brewer S., Carrer M., Nola P., Guiot J., 2008. Mediterranean drought fluctuation during the last 500 years based on tree-ring data. *Clim. Dyn.* 31, 227–245.
- Norby R.J., Zak D.R., 2011. Ecological Lessons from Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE) Experiments. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42, 181–203.
- Nourtier M., Chanzy A., Cailleret M., Yingge X., Huc R., Davi H., 2014. Transpiration of silver Fir (*Abies alba* mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Ann. For. Sci.* 71, 683–695.
- Oddou-Muratorio S., Davi H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evol. Appl.* 7, 453–467.
- Oliva J., Colinas C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manag.* 252, 84–97.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A., Lewis S.L., Canadell J.G., et al., 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333, 988–993.
- Phoenix G.K., Hicks W.K., Cinderby S., Kuylenstierna J.C.I., Stock W.D., Dentener F.J., Giller K.E., Austin A.T., Lefroy R.D.B., Gimeno B.S., et al., 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Glob. Change Biol.* 12, 470–476.
- Piao S., Ciais P., Friedlingstein P., Peylin P., Reichstein M., Luyssaert S., Margolis H., Fang J., Barr A., Chen A., et al., 2008. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature* 451, 49–52.
- Quinn Thomas R., Canham C.D., Weathers K.C., Goodale C.L., 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nat. Geosci.* 3, 13–17.
- Rathgeber C., Nicault A., Guiot J., Keller T., Guibal F., Roche P., 2000. Simulated responses of *Pinus halepensis* forest productivity to climatic change and CO<sub>2</sub> increase using a statistical model. *Glob. Planet. Change* 26, 405–421.
- Richardson A.D., Black T.A., Ciais P., Delbart N., Friedl M.A., Gobron N., Hollinger D.Y., Kutsch W.L., Longdoz B., Luyssaert S., et al., 2010. Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 3227–3246.
- Rivas-Ubach A., Gargallo-Garriga A., Sardans J., Oravec M., Mateu-Castell L., Pérez-Trujillo M., Parella T., Ogaya R., Urban O., Peñuelas J., 2014. Drought enhances folivory by shifting foliar metabolomes in *Quercus ilex* trees. *New Phytol.* 202, 874–885.
- Sabaté S., Gracia C.A., Sánchez A., 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *For. Ecol. Manag.* 162, 23–37.
- Sangüesa-Barreda G., Linares J.C., Camarero J.J., 2015. Reduced growth sensitivity to climate in bark-beetle infested Aleppo pines: Connecting climatic and biotic drivers of forest dieback. *For. Ecol. Manag.* 357, 126–137.
- Sarris D., Christodoulakis D., Körner C., 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Glob. Change Biol.* 13, 1187–1200.
- Thompson R., Clark R.M., 2008. Is spring starting earlier? *The Holocene* 18, 95–104.
- Vila B., Vennetier M., Ripert C., Chandrioux O., Liang E., Guibal F., Torre F., 2008. Has global change induced divergent trends in radial growth of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis* at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France). *Ann. For. Sci.* 65, 709–709.
- Vitasse Y., Basler D., 2013. What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *Eur. J. For. Res.* 132, 1–8.

Vitasse Y., Porté A.J., Kremer A., Michalet R., Delzon S., 2009. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia* 161, 187–198.

Weber P., Bugmann H., Rigling A., 2007. Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *J. Veg. Sci.* 18, 777–792.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## Impact de scénarios de changement climatique sur la distribution des espèces à l'échelle de petits massifs forestiers

Dreyfus P. <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Office National des Forêts, Pôle Recherche-Développement-Innovation, 1175, chemin du Lavarin, F-84000 Avignon

**Correspondance:** philippe.dreyfus@onf.fr

### Résumé

Les effets des changements climatiques sont manifestes dans divers types de formations forestières, et gestionnaires et chercheurs s'interrogent sur le degré d'adaptation des espèces à des conditions stationnelles évolutives. En montagne, la répartition des espèces varie sur de courtes distances ; les incertitudes sur leur aire future compliquent donc les décisions de gestion à l'échelle locale (forêt, petit massif), qui engagent pourtant sur le long terme. Notre étude concerne une partie de l'arrière-pays méditerranéen et l'évolution des aires potentielles des essences en place. Elle s'appuie sur des travaux antérieurs : étagement bioclimatique, tranche altitudinale pour chaque espèce. Par une analogie classique entre évolution climatique et décalage altitudinal, des aires potentielles futures sont simulées pour trois scénarios du GIEC. Les résultats confirment l'ampleur des évolutions à envisager, ainsi que leur variabilité. Cette méthode simple, critiquable sur de nombreux points, ne vise pas à prévoir des évolutions précises ou à fixer des préconisations, dans une situation climatique dont l'incertitude est de toute façon irrémédiablement irréductible : notre objectif est de sensibiliser, d'indiquer le type de données et connaissances disponibles, ou manquantes, d'envisager certaines lignes directrices pour une adaptation progressive de la gestion, ainsi que des idées d'articulation avec des actions de recherche.

**Mots-clés :** Changement climatique, Gestion forestière, Adaptation, Incertitude, Simulation, Aire de distribution.

### **Abstract: Impact of climate change scenarios on tree species distribution at the scale of a forest: a challenge for adapting management**

Climate change clearly affects various types of forest, and managers and researchers are questioning the degree of adaptation of tree species to new site conditions. In mountain areas, species distribution varies over short distances, and uncertainty about their future complicates management decisions at local scale (forest, small massif), while these decisions commit on the long term. Our study concerns a part of the Mediterranean hinterland and the evolution of potential areas of species in place. It builds on previous work: bioclimatic zonation, altitudinal range for each species. Using a conventional analogy between climate change and altitudinal shift, future potential areas are simulated for three IPCC scenarios. Our results confirmed the extent of changes to consider, and their variability. This simple method is questionable in many respects, but is not intended to predict future distribution or define recommendations, because the uncertainties on climate change seem irremediably irreducible: our goal is only to raise awareness, to indicate the type of data and knowledge available or missing, and to consider some guidelines for a gradual adaptation of the management together with some ideas about joint research activities.

**Keywords:** Climate, Forest management, Adaptation, Uncertainty, Simulation, Species distribution

## 1. Introduction et contexte

### 1.1 Climat en évolution, conséquences incertaines, décisions risquées

Il est maintenant admis que le contexte climatique est en évolution significative, avec une tendance globale de réchauffement et des évolutions moins nettes et plus variables des précipitations. L'ampleur et la vitesse de ces changements dans le futur sont inconnues et font l'objet de diverses hypothèses liées aux évolutions socio-économiques, techniques et démographiques. Le GIEC a ainsi défini des scénarios d'émission et concentration en gaz à effet de serre, ou de forçage radiatif (les SRES : B1, A1T, B2, A1B, A2, A1FI ; puis les RCP : 2.6, 4.5, 6.0, 8.5). Les climatologues en déduisent, par modélisation, des évolutions climatiques ; divers spécialistes s'en servent ensuite pour ajuster des modèles d'impact sur les systèmes, sur les activités humaines, dans tous les domaines. Chaque analyse, chaque modèle a ses imperfections : on évoque parfois une « cascade d'incertitudes », partant de l'incertitude en amont correspondant à la gamme des SRES/RCP, et s'élargissant en aval à chaque niveau de modélisation. Difficile, par conséquent, de décider en réelle connaissance de cause. La gestion forestière est l'un des domaines dans lesquels les décisions engagent sur le long terme (c'est aussi le cas pour l'urbanisme, les infrastructures lourdes, etc. mais sans doute moins en agriculture où les cycles courts permettent de changer de culture et de techniques plus rapidement).

### 1.2 Impacts forestiers, cartes climatiques et modèles de distribution

De nombreux modèles tentent de représenter l'aire actuelle et future des espèces d'arbres forestiers (et parfois leur croissance, leur production) en fonction des variables climatiques. Pour le climat futur, ils s'appuient généralement sur des cartes climatiques déduites de simulations à l'échelle du globe (Modèles Atmosphériques de Circulation Générale, GCMs, à maille de 250 km ou plus) grâce à diverses méthodes de « régionalisation » permettant d'atteindre une résolution de l'ordre de 10 km (8 km pour les données que nous avons utilisées). Cette résolution reste relativement grossière : les cartes à large échelle (régionale, nationale) indiquent des enveloppes vastes qui englobent et gommant des plages où l'espèce est absente, plages qui peuvent être d'une surface de l'ordre de celle d'une forêt ou d'une partie de forêt ; c'est notamment le cas en montagne, où des variations climatiques à courte distance (quelques hectomètres) dues au gradient thermique altitudinal déterminent des conditions dans lesquelles l'espèce cartographiée à large échelle n'est pas du tout adaptée, alors que d'autres espèces sont bien en place. Or, même pour le climat présent (ou passé récent), il ne semble pas exister (tout au moins, en France, hormis quelques zones ayant fait l'objet d'études spécifiques, ponctuelles) de modèles climatiques - et, encore moins, de cartes - donnant une distribution des variables climatiques avec une résolution de l'ordre d'une centaine de mètres. Pour avoir une idée de la répartition potentielle future des espèces, on en est ainsi réduit à combiner des évolutions climatiques prédites à l'échelle régionale avec un décalage local, à une échelle infra-forêt ou infra-massif, décalage obtenu par une analogie - grossière, mais couramment utilisée dans divers travaux scientifiques- entre évolution climatique et décalage altitudinal.

## 2. Méthode - Informations disponibles

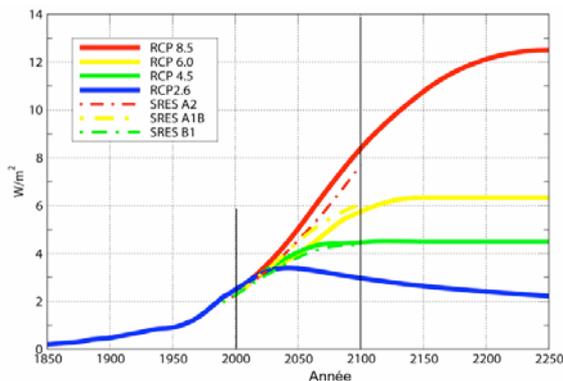
### 2.1. Zone d'étude

Notre étude a porté sur une partie de l'arrière-pays méditerranéen et des départements du Vaucluse (84) et des Alpes-de-Haute-Provence (04), avec des zooms sur quelques petits massifs : mont Ventoux, Montagne de Lure, versants de la vallée de l'Issole, Haut-Verdon. Ce choix est motivé par la disponibilité d'une étude antérieure (Ladier, 2004) portant à la fois sur l'étagement bioclimatique et sur les tranches d'altitude qui conviennent aux principales espèces présentes. Limites d'étages et limites d'espèces sont définies selon la même grandeur : une altitude compensée par l'exposition, au nord, qui « accentue » l'altitude, ou au sud, qui la « réduit ». En fait, l'étude en question a porté sur la région dite des « Préalpes sèches », qui ne couvre qu'une partie des Alpes-de-Haute-Provence (et le sud-ouest

des Hautes-Alpes) ; les résultats sont cependant extrapolables à la majeure partie de ce département, et au massif du Ventoux dans le Vaucluse. Au-delà (totalité de chaque département, altitudes inférieures à 500 ou 600 m), l'extrapolation n'est *a priori* plus valide mais reste compatible avec l'objectif de la présente étude, qui vise surtout à sensibiliser, à illustrer à la fois l'ampleur et l'incertitude des changements à envisager.

## 2.2. Scénarios et simulations climatiques utilisés

On a utilisé les 3 scénarios SRES B1, A1B et A2, plutôt que les scénarios RCP plus récents : la raison en est que le site « Drias - Les futurs du climat » (<http://www.drias-climat.fr>), source des données climatiques que nous avons utilisées, ne fournit de simulation que sur les RCP 2.6, 4.5 et 8.5, et pas sur le RCP 6.0, pourtant en position « moyenne » et à peu près en correspondance avec le SRES A1B (Figure 1), qui est le plus utilisé (avec A2) dans les études d'aires futures, en matière forestière.



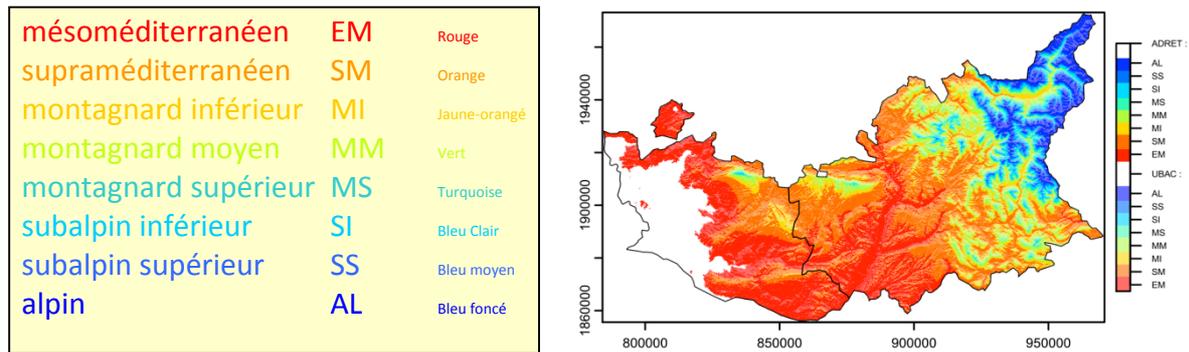
**Figure 1** : Scénarios SRES (tirets) et RCP (traits pleins).

Le scénario RCP 8.5 est un peu plus pessimiste que le scénario SRES A2, le RCP 6 est proche du SRES A1B, tandis que le RCP 4.5 est proche du SRES B1. Le seul scénario sans équivalent SRES est le RCP 2.6 qui intègre les effets d'une politique de réduction des émissions susceptible de limiter le réchauffement planétaire à 2°C en 2100. Source : site internet « Drias - Les futurs du climat » (<http://www.drias-climat.fr>)

## 2.3. Étages bioclimatiques actuels

La répartition des espèces végétales fait apparaître des seuils d'altitude, différents selon les expositions, qui déterminent des compartiments bioclimatiques, notion voisine de celle d'« étage de végétation ». Les limites d'étage sont observées *in situ* (échantillonnage selon des gradients d'altitude en versants nord et sud, dans la région des Préalpes sèches, cf. Ladier, 2004) en examinant la composition floristique sous des peuplements forestiers matures (on évite les phases pionnières, et les plantations résineuses, où la flore est influencée par des conditions de lumière différentes), en l'occurrence sous peuplements de Chêne pubescent ou Hêtre. On peut ensuite représenter les limites de ces étages par des relations linéaires dont l'ordonnée à l'origine indique en quelque sorte l'altitude moyenne de la limite, et dont la pente traduit un décalage altitudinal par rapport à cette moyenne, fonction du rayonnement, lié à l'exposition (opposition ubac/adret, mais aussi variation sur chaque versant selon que l'exposition est plus ou moins franchement nord, ou sud).

Ces relations linéaires, combinées avec un Modèle Numérique de Terrain et avec un indice de rayonnement (indice de rayonnement direct de Becker, 1982, fonction de la latitude, de la pente et de l'exposition) estimé en chaque point sur SIG (à partir du relief quantifié par le MNT, en faisant abstraction de toute couverture nuageuse), permettent de cartographier (Figure 2) les étages bioclimatiques en 2000 (date des relevés floristiques ayant servi à identifier les limites d'étage). Pour les étages subalpins et alpins, il s'agit simplement de limites en altitude topographique, car on manque de données permettant d'estimer un effet de l'exposition sur la végétation.



**Figure 2** : Étages bioclimatiques sur la zone d'étude, en 2000. D'après les limites établies pour les Préalpes sèches (Ladier, 2004). En blanc, partie ouest du Vaucluse : zones où l'altitude compensée est négative et où l'extrapolation des limites des Préalpes sèches n'est pas faite.

#### 2.4. Distribution altitudinale actuelle des essences

Dans le cadre de l'étude citée précédemment (Ladier, 2004) et de l'élaboration d'autres catalogues de stations ou d'études de l'autécologie des principales essences forestières dans l'arrière-pays méditerranéen, la gamme des altitudes qui conviennent à chacune d'elles a pu être déterminée. Comme pour les étages bioclimatiques, ces limites sont influencées par l'exposition, le rayonnement : plutôt que l'altitude seule, on considère à nouveau l'altitude compensée (par l'exposition), calculée à partir de l'altitude topographique et de l'indice de rayonnement direct de Becker (1982).

Les valeurs limites d'altitude compensée, inférieure et supérieure, en 2000, retenues pour les espèces considérées dans la présente étude, sont les suivantes : Chêne pubescent : 400 - 1100 m ; Pin noir : 500 - 1400 m ; Pin sylvestre : 500 - 1800 m ; Hêtre : 800 - 1700 m ; Sapin pectiné : 1000 - 2100 m ; Pin à crochets : 1100 - 2400 m ; et pour deux autres espèces, très communes naturellement en contexte franchement méditerranéen : Chêne vert : 0 - 500 m et Pin d'Alep : 0 - 600 m.

Il est important de noter que ces valeurs indiquent une aire potentielle et que l'espèce peut être absente d'une partie de son aire potentielle, pour diverses raisons écologiques ou anthropiques : l'aire réelle peut être différente localement à cause de facteurs pédologiques ou de relief (confinement, masque), défavorables à l'espèce (sol superficiel, crête très exposée), ou qui lui permettent au contraire de subsister un peu au-delà de ses limites climatiques (sol profond à forte réserve maximale en eau, vallon) ; les choix de gestion forestière façonnent en partie l'aire effective ; et dans le contexte de changement climatique que nous considérons ici, rien ne dit qu'une espèce ait des capacités de migration suffisantes pour « suivre » le décalage de son aire potentielle induit par l'évolution climatique, ni que la gestion forestière puisse faciliter cette migration (hormis par plantation), si tant est que cela paraisse souhaitable selon les autres essences-objectifs candidates et selon les objectifs (production de bois et autres services écosystémiques).

#### 2.5. Méthode de « traduction » des évolutions climatiques en décalage altitudinal

Pour imparfaite et simplificatrice qu'elle soit, cette analogie est couramment utilisée dans de nombreux travaux scientifiques (voir par ex. Zimmermann et Kienast, 1999 ; Hodkinson, 2005 ; Anthelme et al., 2014). Elle se fonde sur l'existence bien connue de gradients thermiques altitudinaux. Dans notre étude, les relations linéaires définissant les limites d'étages en terme d'altitude compensée permettent d'estimer ces limites à d'autres dates si on peut attribuer à chaque point de la carte, non plus son altitude topographique réelle, mais une altitude fictive intégrant un décalage déduit de l'évolution climatique simulée.

Pour 2000, année de référence, les limites d'étages et d'espèces que nous avons utilisées sont quantifiées en altitude compensée par l'exposition, mais pas explicitement par des variables climatiques. Par conséquent, pour pouvoir simuler l'évolution des étages et des limites d'espèces à partir des scénarios d'évolution climatique, on a d'abord dû établir (sur les 223 points Drias, correspondant aux deux départements étudiés) une relation statistique entre l'altitude (pour chaque point, Drias fournit l'altitude considérée par le modèle climatique) et les variables climatiques pour 2000, date de référence à laquelle ont été déterminées ces limites sur le terrain. On a en fait établi deux relations : une à partir des points Drias situés en adret (exposition sud) et une à partir des points Drias situés en ubac (exposition nord), exposition déduite du MNT IGN à 50 m.

Pour le futur, à l'aide de ces deux relations, on a simulé sur chaque point Drias un décalage altitudinal pour chaque scénario d'évolution climatique, à partir des valeurs climatiques futures simulées par le modèle ARPEGE-Climat<sup>1</sup> de Météo France (et fournies par Drias<sup>2</sup>, pour les scénarios SRES B1, A1B, A2). Une fois les décalages calculés sur les 223 points, positionnés selon une maille de 8 km, on a interpolé ces valeurs sur une grille de résolution 50 m (interpolation simple avec pondération par l'inverse de la distance). Par sommation avec l'altitude réelle (MNT de l'IGN, à résolution de 50 m), on obtient une carte d'« altitude future », pour chaque scénario d'évolution des variables climatiques, et à chaque date choisie (2025, 2050, 2075, 2095).

## 2.6. Méthode de simulation de l'évolution de l'aire potentielle des espèces

Il s'agit de donner une idée de l'adaptation de chaque espèce aux nouvelles conditions bioclimatiques simulées selon les scénarios du GIEC. Plutôt qu'une simple réponse binaire - essence adaptée ou pas selon que le point considéré se situe à l'intérieur ou hors de la tranche altitudinale qui lui convient - on a évalué l'écart par rapport à une altitude « optimale » de l'espèce.

Pour la position géographique considérée, et pour chaque espèce, on calcule à la date souhaitée, l'écart en altitude (compensée par l'exposition) par rapport à l'optimum de l'espèce, pour l'année 2000. Si la tranche altitudinale qui convient à l'espèce est [*altINF*, *altSUP*], on considère arbitrairement que son « optimum » est à mi-chemin :  $altMédiane = (altINF + altSUP) / 2$ .

Pour un point géographique dont la nouvelle altitude compensée, à la date considérée, est *AltiComp*, on calcule l'écart relatif suivant :  $Écart = |AltiComp - altMédiane| / (altSUP - altINF)$

Entre *altINF* et *altSUP*, cet écart varie de manière continue entre 0 et 0.5 (0 pour *AltiComp* = *altMédiane*, 0.5 pour *AltiComp* = *altINF* ou *altSUP*). Si *AltiComp* est au-dessus de *altSUP* ou au-dessous de *altINF*, l'espèce est, à la date considérée, hors de la tranche altitudinale qui lui convient.

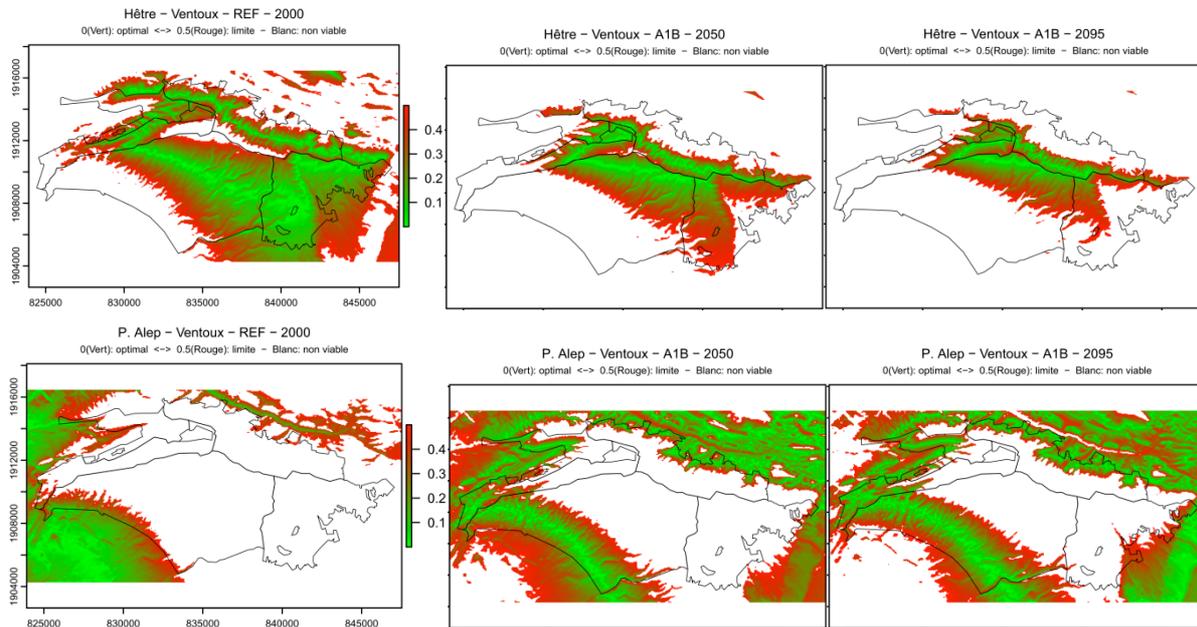
La Figure 3 présente des exemples de cartes d'un double gradient d'adaptation (de part et d'autre d'un optimum médian) entre les limites basse et haute de la tranche altitudinale (altitude compensée) de l'espèce.

On peut alors simuler, sur la zone étudiée, une carte indiquant en chaque point (pixel du MNT à 50 m) l'essence ayant l'écart le plus faible par rapport à son altitude compensée « optimale » (*altMédiane*). Les essences ainsi cartographiées sont le Chêne pubescent, les Pins noir, sylvestre, et à crochets, le Hêtre et le Sapin pectiné, ainsi que le Chêne vert, le Pin d'Alep. À noter que si une telle carte ne

<sup>1</sup> Les simulations utilisées se retrouvent sur le site *Drias - Les futurs du climat* sous l'identifiant ARPEGE-RETIC, utilisées dans les expériences dites SCRATCH08, permettant une régionalisation à une résolution de 8 km, maille des points utilisés pour notre étude.

<sup>2</sup> Les données climatiques du site Drias étant journalières, on a calculé des valeurs mensuelles de cumul de précipitations, de température minimale et maximale. De plus, les données Drias utilisées simulent une variabilité inter-annuelle et les données d'une année peuvent donc s'écarter notablement de valeurs « normales » moyennées sur 10 ans (par exemple) ; pour 2000, nous avons utilisé les moyennes des valeurs données par Drias sur la période 1991-2000 (car à partir de 2001, les scénarios futurs entrent en jeu) ; pour les dates 2025, 2050, 2075 et 2095, on a moyenné les valeurs sur la date choisie, les 5 années qui précèdent et les 4 qui suivent (10 années).

représente qu'une espèce en chaque point, deux ou plusieurs essences peuvent en fait être assez proches en terme d'écart à leur « optimum », et pourraient être considérées comme aussi bien adaptées, du point de vue climatique.



**Figure 3 :** Mont Ventoux : gradients d'adaptation bioclimatique pour 2 espèces (Hêtre en haut, Pin d'Alep en bas). Optimum : 0 (vert vif) ; Limites (haute ou basse) : 0.5 (rouge vif). En blanc : non viable, hormis compensation pédologique, topographique.

### 3. Résultats

Les résultats présentés ici portent essentiellement sur le mont Ventoux (84) et la montagne de Lure (04) ; quelques autres concernent l'ensemble des deux départements.

#### 3.1. Évolutions envisageables des étages bioclimatiques

**3.1.1 Pour le Ventoux**, par rapport à la situation de référence en 2000 (Figure 4a), on note :

- Une disparition du subalpin (inférieur) dès 2025 (Figure 4b pour A1B), même avec B1 ;
- Une disparition du montagnard supérieur dès 2050, sauf pour B1 (il subsiste en 2075, pas en 2095) ;
- Avec A2, même le montagnard moyen a quasiment disparu en 2095 (Figure 4c) ;
- En 2050, de premières altitudes compensées négatives<sup>3</sup> (en blanc sur la carte) sont apparues à l'aval du Ventoux pour A1B (Figure 4b) et A2 (mais seulement en 2095 pour B1) ;
- En 2095 (Figure 4c), elles apparaissent dans la zone du Ventoux (450-500 m d'altitude réelle) pour A2.

**3.1.2 Pour la montagne de Lure**, les tendances sont assez semblables, mais, par rapport au mont Ventoux, la zone considérée sur Lure est plus « ramassée » en altitude :

<sup>3</sup> : Une altitude compensée négative n'a pas de signification biologique ou écologique particulière ; ici, elle nous sert simplement de repère pour visualiser les évolutions présentées.

- Les altitudes maximales sont moins élevées (sommets presque 100 m plus bas que celui du Ventoux) et dès 2025, non seulement le subalpin (inférieur) a disparu comme au Ventoux, mais également le montagnard supérieur (hormis une toute petite zone avec le scénario B1) ;
- Le bas de la zone est 300 à 400 m plus haut que le bas de la zone Ventoux, et de premières altitudes compensées négatives ne sont visibles que pour 2095 avec le scénario le plus sévère (A2).

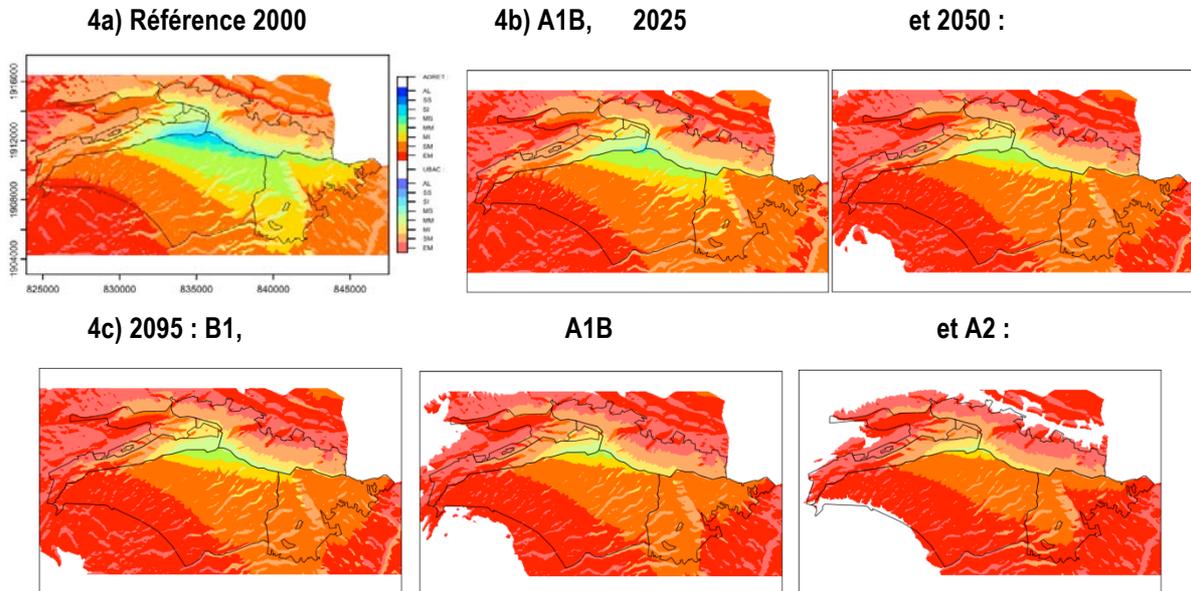


Figure 4 : Mont Ventoux : évolutions possibles des étages bioclimatiques

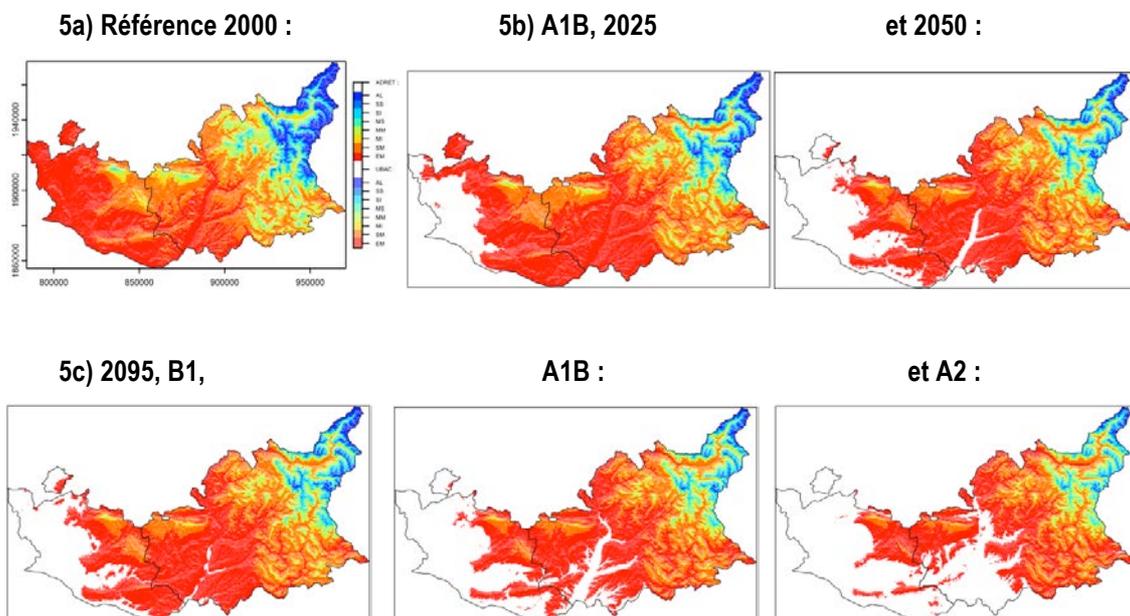


Figure 5 : Ensemble de la zone étudiée : évolutions possibles des étages bioclimatiques

### 3.1.3 Sur l'ensemble de la zone, Vaucluse et Alpes-de-Haute-Provence, on note :

- Globalement, une extension des étages les plus chauds avec maintien d'une différence nette entre les deux départements (Vaucluse plus méditerranéenne, Alpes-de-HP plus montagnardes) ;

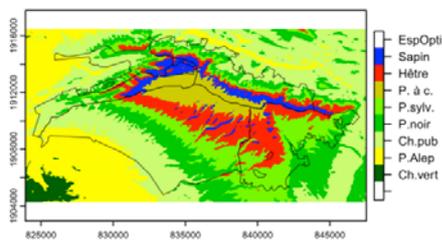
- Pour 2095, avec A2 (Figure 5c), l'étage alpin n'est pratiquement plus présent que sur les crêtes qui bordent la vallée de l'Ubaye dans l'extrême nord-est des Alpes-de-Haute-Provence ;
- De premières altitudes compensées négatives sont visibles dès 2025 sur une grande partie du Vaucluse, quel que soit le scénario ;
- Elles apparaissent dès 2050 dans les Alpes-de-HP, dans les vallées de la Durance et de l'Asse, avec A1B (Figure 5b) et A2 ; en 2095 (Figure 5c), elles y restent rares avec B1, couvrent environ un quart des Alpes-de-HP avec A2, avec une situation intermédiaire pour A1B.

### 3.2. Évolutions envisageables en terme d'essences les mieux adaptées

#### 3.2.1 Pour le Ventoux, par rapport à la situation de référence en 2000 (Figure 6a), on note :

- Une très nette évolution dès 2025, de plus en plus prononcée en 2050 (Figure 6b) et 2095 (Figure 6c) ;
- Avec une régression de l'aire potentielle du Pin à crochets, du Sapin, du Hêtre, des Pins sylvestre et noir, espèces dont les optimums se situent aux étages subalpin, montagnard ou dans la partie supérieure du supra-méditerranéen ;
- Une augmentation ou une relative stabilité en surface, mais avec un décalage vers le haut, de la zone où le Chêne pubescent est l'essence la mieux adaptée ;
- La zone où le Chêne vert est l'espèce la mieux adaptée « repousse » d'abord celle du Pin d'Alep, mais régresse ensuite à sa marge basse, avec l'apparition d'altitudes compensées négatives, pour lesquelles on ne sait pas quel est son degré d'adaptation.

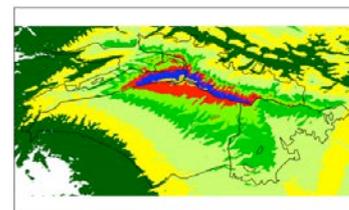
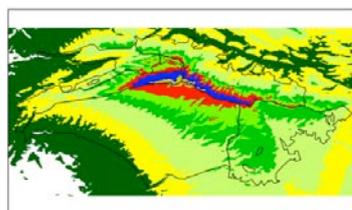
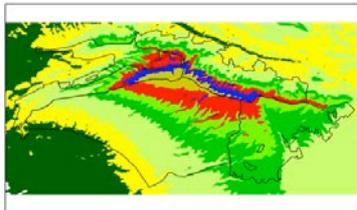
#### 6a) Référence 2000 :



#### 6b) 2050, B1,

#### A1B :

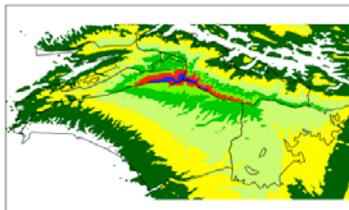
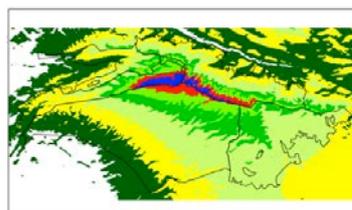
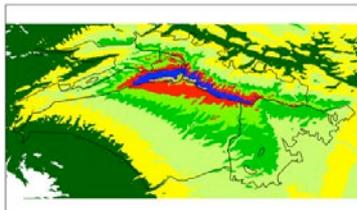
#### et A2 :



#### 6c) 2095, B1,

#### A1B :

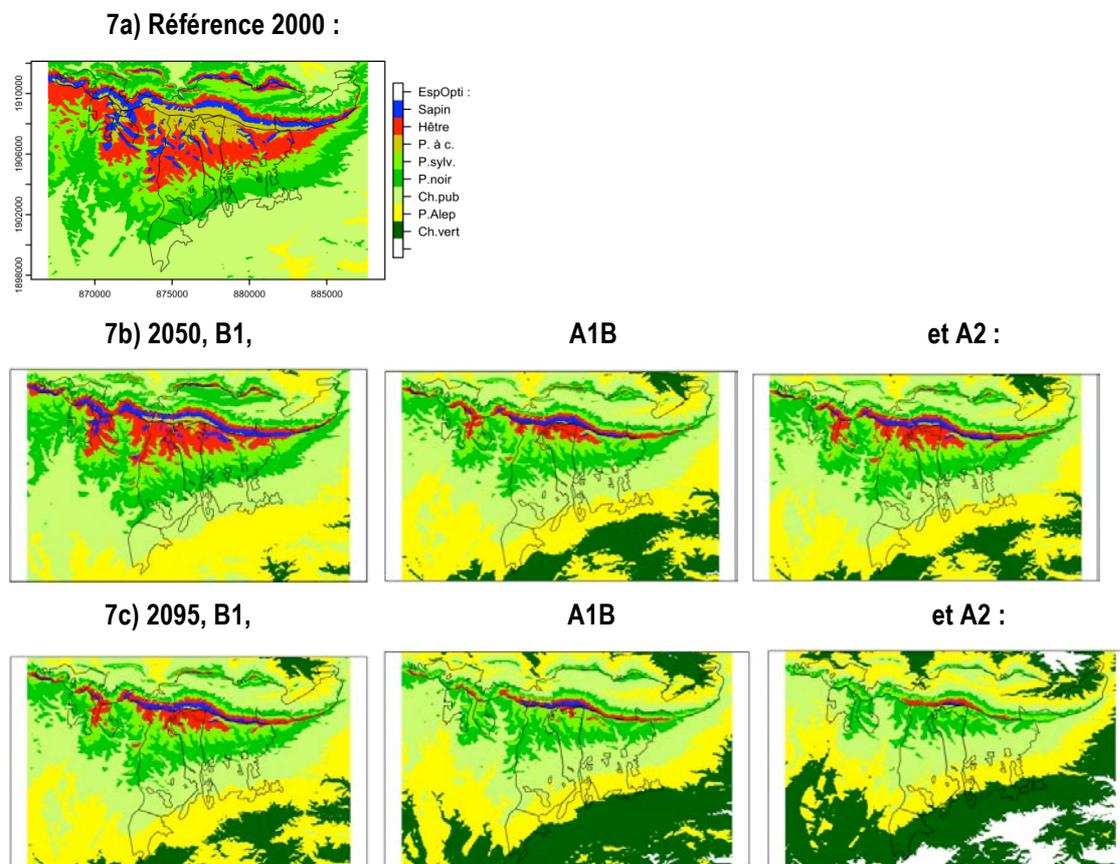
#### et A2 :



**Figure 6** : Mont Ventoux : évolutions possibles de la répartition potentielle des espèces, selon leur classement en terme d'adaptation aux conditions bioclimatiques.

**3.2.2 Pour la montagne de Lure** (Figure 7) les simulations conduisent à des observations assez semblables, avec deux particularités notables :

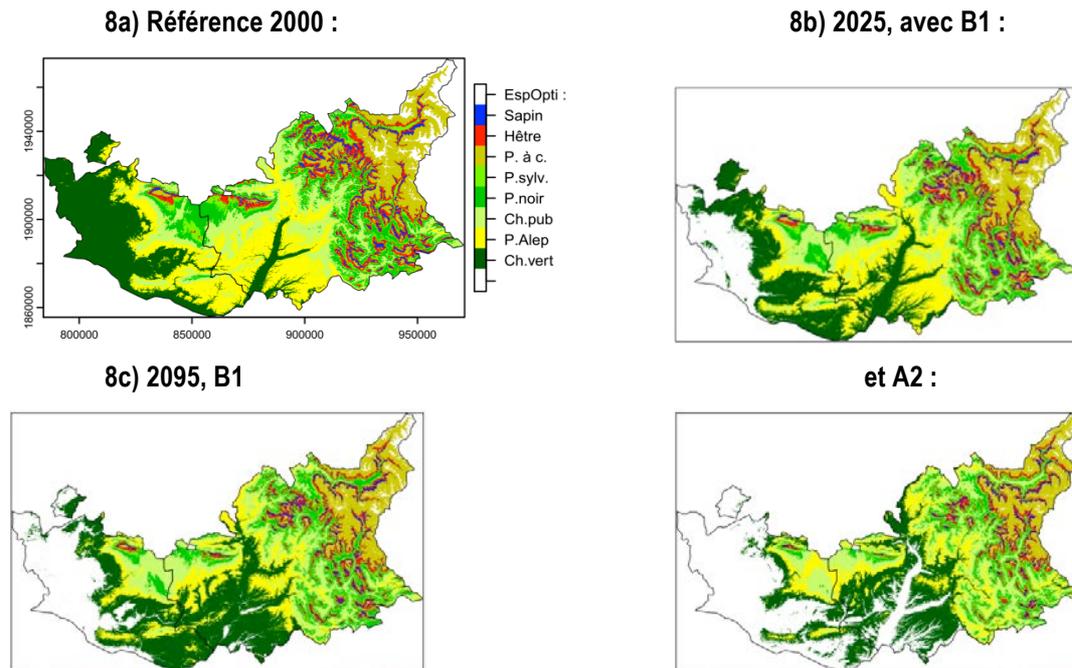
- Pour 2050, le scénario A1B induirait une régression des aires des espèces montagnardes plus forte qu'avec le scénario A2 pourtant un peu plus sévère en moyenne : ceci montre que la traduction climatique, régionalisée, des différents scénarios comporte une certaine variabilité spatiale et en tendance temporelle ; ici, le scénario A2, selon la traduction climatique utilisée, plus sévère que A1B en général, apparaît au contraire moins contraignant que A1B sur Lure à l'échéance 2050 ... mais « redevient » plus sévère à la fin du siècle (ces observations valent aussi pour l'évolution des étages bioclimatiques) ;
- La régression des aires des espèces les plus montagnardes est plus forte qu'au Ventoux, du fait d'une altitude maximale plus faible, offrant moins de surfaces de « refuge ».



**Figure 7 :** Montagne de Lure : évolutions possibles de la répartition potentielle des espèces, selon leur classement en terme d'adaptation aux conditions bioclimatiques.

**3.2.3 Sur l'ensemble de la zone, Vaucluse et Alpes-de-Haute-Provence,** on notera simplement que :

- L'évolution est déjà sensible dès 2025, même avec le scénario le moins sévère (B1, Figure 8b) ;
- À l'échéance de la fin du siècle, les deux tendances majeures, de recul des aires des montagnardes et de « méditerranéisation » par une progression potentielle du Pin d'Alep et du Chêne vert, s'expriment avec une ampleur bien différente selon les scénarios (Figure 8c)



**Figure 8** : Ensemble de la zone étudiée : évolutions possibles de la répartition potentielle des espèces, selon leur classement en terme d'adaptation aux conditions bioclimatiques

## 4. Discussion et conclusion

### 4.1. Les limites de la simulation de la répartition des espèces

Ces limites sont nombreuses, de diverses natures et d'importances variées. En voici quelques-unes :

(1) Les modèles d'aire de distribution potentielle, même ceux qui sont de nature plus mécaniste que statistique, s'appuient sur les aires actuelles, dont les limites ne sont pas uniquement le résultat d'influences climatiques, ni même stationnelles (incluant substrat géologique, sol, topographie locale) : ces limites peuvent être liées aux possibilités de migration de l'espèce (éloignement des peuplements sources, vitesse de recolonisation post-glaciaire), aux limitations d'ordre sanitaire (ravageurs, maladies, grands herbivores), aux exclusions compétitives (une espèce mieux adaptée localement ou plus vigoureuse peut en éliminer une autre), aux actions anthropiques (plantations, gestion forestière privilégiant l'espèce offrant les meilleures croissance, survie, capacités de régénération naturelle, ou correspondant mieux aux attentes en termes de services écosystémiques, notamment de bois produits).

(2) La méthode utilisée dans notre étude s'appuie sur certaines hypothèses discutables :

- Les limites bioclimatiques utilisées peuvent être entachées des mêmes faiblesses que celles listées pour les modèles d'aire potentielle à l'échelle régionale ou nationale, avec un déterminisme qui ne serait pas exclusivement climatique ;
- L'analogie « évolution climatique - décalage altitudinale » a ses limites, notamment parce que le lien entre précipitations et relief est beaucoup moins net que les gradients thermiques altitudinaux ; or, nous avons relié statistiquement l'altitude à diverses variables climatiques, dont les précipitations ; en outre, il n'est pas certain que ce lien statistique reste cohérent avec les conditions futures.

(3) Quant à l'aire de distribution réelle, elle dépendra de bien d'autres facteurs : autres facteurs stationnels (sol, notamment, voir, par ex. Bertrand et al., 2012) ; capacité de migration ; marge d'adaptation génétique au fil de la sélection par les contraintes climatiques et fonction des modes de gestion, plus ou moins favorables au renouvellement rapide des générations et au brassage génétique

qu'il permet ; interactions avec les pathogènes, ravageurs, grands herbivores, eux-mêmes influencés par les changements climatiques. Nous avons mentionné, et considéré dans notre étude, uniquement l'évolution climatique tendancielle, en faisant abstraction de la variabilité inter-annuelle : on peut penser que les modèles d'aire actuelle ou les limites bioclimatiques que nous avons utilisées intègrent d'une certaine manière l'effet de ces fluctuations dans le passé récent, puisque ces approches prennent en compte la distribution actuelle réelle des espèces, mais on doit être prudent sur les tentatives de prévision en fonction de climats futurs présentant une augmentation de fréquence des événements extrêmes (fortes sécheresses, par ex.) et/ou une sévérité plus grande de ces événements.

#### 4.2. Des pistes pour l'adaptation de la gestion et le lien avec la recherche

Malgré ces limites et les incertitudes climatiques, on peut considérer les éléments suivants :

- La tendance au réchauffement est tangible et sans doute durable ; potentiellement, les essences à caractère plus méditerranéen devraient donc progresser vers l'amont au détriment des espèces à caractère plus montagnard, dans une grande partie de l'arrière-pays méditerranéen, et ceci plus ou moins rapidement selon le climat, leur capacité de dissémination et de colonisation, et selon l'aide, ou au contraire la gêne, que pourront induire les décisions d'aménagement forestier et les choix sylvicoles.
- Pour anticiper cette évolution inéluctable, il est important, dans la partie haute de leur répartition actuelle sur chaque forêt ou petit massif, de préserver et de favoriser les espèces que l'on souhaite voir migrer vers l'amont : la station, en évolution, peut leur convenir davantage dans les décennies à venir, en terme de viabilité, de régénération et de production potentielle, par une levée de la limitation par le froid, ou du fait du recul d'espèces concurrentes montagnardes, de moins en moins bien adaptées ; ces peuplements en avant d'un front de colonisation peuvent être de précieuses sources de graines, et de gènes.
- Il paraît utile d'élargir le panel d'essences par une migration assistée d'essences en place (plantations plus en amont), et par l'introduction de nouvelles espèces (ou de nouvelles provenances d'espèces déjà introduites) *a priori* mieux adaptées aux conditions climatiques futures, sur la base d'informations sur les conditions climatiques de leur aire d'origine, ou de modélisation d'aires climatiques potentielles sur un ensemble géographique rassemblant aire d'origine et aire d'introduction (ex. modèle IKS, de H. Le Bouler, en cours de finalisation à l'ONF). Ces nouvelles introductions pourraient faire l'objet de programmes d'expérimentation conjoints des organismes de recherche et de R&D ; le suivi associé, fin et rigoureux, limiterait cependant l'ampleur d'un tel réseau en termes d'essences prises en compte et de situations stationnelles échantillonnées.
- Une autre option consisterait à réaliser des plantations d'espèces candidates dans un cadre de gestion opérationnelle, en y consacrant des moyens significatifs, sans suivi scientifique (mais avec localisation précise, et consignation des opérations : espèces, provenances, techniques et conditions de plantation) ; on pourrait ainsi démultiplier ces tests dans des conditions diversifiées. L'articulation avec les programmes de recherche pourrait comporter deux éléments : (1) la fourniture par les équipes de recherche ou de R&D de listes d'espèces candidates déclinées par grands contextes stationnels (par ex., montagnes sèches méditerranéennes, climat à forte influence océanique, ou continentale, combinaisons avec les grands types de substrat, calcaire, cristallin ...) ; (2) la possibilité pour les chercheurs d'étudier certains de ces sites, choisis en fonction de leurs résultats (constatés *de visu* par les gestionnaires, sans mesures, hormis les comptages habituels destinés à évaluer le succès de toute plantation), afin d'affiner les modèles. Cette option rappelle les reboisements de Restauration des Terrains en Montagne (RTM) (fin du 19<sup>e</sup> siècle, début du 20<sup>e</sup>) : les archives montrent que de nombreuses espèces ont été essayées au départ, et que celles qui ont été plantées par la suite, et que l'on voit encore aujourd'hui, sont celles qui n'ont pas été éliminées

par les conditions stationnelles. De nos jours, on a l'avantage de pouvoir s'appuyer sur des modèles d'aires de distribution potentielles (à décliner selon la gamme des scénarios du GIEC) et sur les connaissances acquises depuis l'époque RTM.

### **Conclusion : un outil pédagogique, incitatif, plus que prédictif**

La méthode mise au point pour cette étude permet d'estimer des aires potentielles pour les espèces d'arbres forestiers dans un contexte montagnard, où leur répartition varie sur des distances qui sont courtes par rapport à la résolution des modèles d'aire de distribution régionale ou nationale. Cette estimation à échelle plus fine répond davantage aux questions des gestionnaires en charge des plans d'aménagement et du choix d'essences objectifs, au sein d'une forêt ou d'un petit massif.

Cette approche se heurte cependant aux mêmes limites que les modèles régionaux : la difficulté de relier les limites actuelles des espèces à des paramètres climatiques explicites, et, surtout, une incertitude sur l'évolution climatique en cours, qui conditionne fortement les aires futures et ne permet pas d'utiliser les modèles de manière réellement prédictive. Les simulations aident cependant à entrevoir l'ampleur et la variabilité des changements à envisager, et à dégager quelques lignes de conduite pour une adaptation de la gestion. Compte tenu des incertitudes climatiques, elles devraient également inciter à des tests de grande ampleur, dans le cadre de la gestion, en lien avec la recherche.

### **Références bibliographiques**

Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O., 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5, 387

Becker M., 1982. Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à féтуque (*Festuca silvatica* Vill.) dans les Vosges alsaciennes, *Ann. Sci. For.* 39, 1-31

Bertrand R., Perez V., Gégout J.-C., 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology* 18, 2648-2660.

Hodkinson I.D., 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80, 489-513.

Ladier J., 2004. *Les stations forestières des Préalpes sèches ; définition, répartition, dynamique, fertilité*. Office National des Forêts, DT Méditerranée, Cellule Régionale d'Appui Technique, 124 p. Document accessible sur le site de l'Inventaire forestier national (IGN) à <http://inventaire-forestier.ign.fr>, Activités thématiques, Typologie des stations forestières.

Zimmermann N.E., Kienast F., 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. *J. Veg. Sci.* 10, 469-482.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## **Impact du changement climatique sur les risques en forêt : le cas de l'incendie et de ses interactions avec la sécheresse et les pullulations d'insectes.**

**Dupuy J.L.<sup>1</sup>, Boivin T.<sup>1</sup>, Duché Y.<sup>2</sup>, Martin-StPaul N.<sup>1</sup>, Pimont F.<sup>1</sup>, Rigolot E.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> INRA, UR629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), 228 route de l'aérodrome, Domaine de Saint-Paul, Site Agroparc, CS 40509, F-84914 Avignon Cedex 9

<sup>2</sup> ONF, service DFCI Méditerranée, 46 avenue Paul Cézanne, CS80411, F-13098 Aix-en-Provence Cedex 2.

**Correspondance** : jean-luc.dupuy@paca.inra.fr

### **Résumé**

Le changement climatique devrait, en Europe, conduire à une aggravation des risques naturels encourus par les forêts. Pour les régions méditerranéennes, les risques connus les plus importants sont la sécheresse, les incendies de forêt et les attaques d'insectes. Les projections du danger d'incendie de forêt indiquent que les feux seront plus fréquents et plus intenses en région méditerranéenne et que l'aire géographique soumise à ce risque s'étendra vers le nord de l'Europe. Ces projections à grande échelle reposent sur des relations empiriques établies entre le climat et un indicateur du danger d'incendie. Pour affiner ces projections et les appliquer aux échelles de la gestion forestière, dans un contexte de changement climatique, les processus biophysiques du fonctionnement des couverts forestiers qui déterminent l'état du combustible sont à considérer. Ces processus sont impactés par la sécheresse, et les pullulations d'insectes peuvent aussi modifier brutalement et fortement le combustible. Une fois le combustible connu, la prédiction de l'intensité et de l'impact des feux est possible grâce aux modèles physiques de propagation, y compris dans des conditions nouvelles de végétation. Dans cet article, nous rapportons les projections du danger d'incendie en Europe et discutons leurs limites, nous illustrons les interactions possibles entre pullulations d'insectes et incendies, et nous présentons nos travaux de modélisation du feu et du combustible forestier basée sur les processus qui relient le climat, la végétation et le feu.

**Mots-Clés** : Forêt, Europe, Méditerranée, Changement climatique, Risque, Incendie, Sécheresse, Insectes, Combustible

**Abstract:** Climate change impacts on natural risks in forests: the case of wildfire and its interactions with drought and insect outbreaks.

In Europe, climate change is expected to exacerbate natural risks in forests. For the Mediterranean regions, the most important known risks are drought, wildfires and insect attacks. The projections of forest fire danger indicate that fires will be more frequent and more intense in Mediterranean region and that the geographical area subjected to this risk will extend towards the north of Europe. These large-scale projections rest on empirical relations linking climate variables and fire danger indices. To refine these projections and apply them to forest management scales, in a context of climate change, the biophysical processes of forest functioning that determine fuel moisture and fuel amount are to be considered. Drought impacts these processes, but insect outbreaks may also change fuels fast and strongly. Once fuel is known, fire intensity and impacts may be predicted thanks to physics-based models for fire behaviour, including in new fuel conditions. In this article, we report the projections of forest fire danger for Europe and discuss their limits, we illustrate the possible interactions between insect outbreaks and wildfires, and we describe our fuel and fire modelling approaches, which are based on processes linking climate, vegetation and fire.

**Keywords:** Forest, Europe, Mediterranean, Climate change, Risk, Wildfire, Drought, Insects, Fuel

## Introduction

Les forêts sont menacées par de nombreux risques dits naturels, qui sont aussi vus par les écologues comme des perturbations de l'écosystème. En Europe, les tempêtes, les scolytes et les incendies représentent les menaces les plus importantes, sont fortement sensibles au climat et pourraient compromettre le stockage de carbone par les forêts (Seidl et al., 2011, 2014). Au cours du demi-siècle précédent, les pertes de volume de bois causées par les tempêtes, les incendies et les agents biotiques en Europe sont estimées à 53%, 16% et 16 % des dommages toutes perturbations confondues (35 millions de m<sup>3</sup> par an, Schelhaas et al., 2003). Les scolytes, essentiellement présents en Europe centrale, représentent la moitié des dommages causés par les risques abiotiques. Les incendies de forêt sont concentrés pour plus de 90% des surfaces parcourues dans les régions méditerranéennes de l'Europe (hors Russie et Ukraine, source EFFIS, European Forest Fire Information System). Dans ces régions, les incendies représentent, avec la sécheresse et les attaques d'insectes, la menace la plus importante pour les forêts (Lindner et al., 2010).

Selon les projections du climat en Europe réalisées pour le 4<sup>ème</sup> rapport d'évaluation du GIEC, les régions méditerranéennes devraient connaître, dans les décennies à venir, le plus fort réchauffement en Europe, une baisse des précipitations et des événements extrêmes plus fréquents (Christensen et al., 2007). Ces changements indiquent que les menaces devraient augmenter pour les forêts méditerranéennes (Lindner et al., 2010). Le réchauffement climatique devrait aussi conduire à une extension depuis la Méditerranée vers le nord de l'Europe, des aires géographiques favorables aux incendies de forêt à la fin du siècle (Moriondo et al., 2006). Cette projection est à mettre en parallèle avec l'extension prévue de l'aire potentielle de répartition des espèces méditerranéennes (Figure 1). Les projections de climat plus récentes, réalisées selon les nouveaux scénarios du GIEC (Rogelj et al., 2012), confirment ces tendances (Lindner et al., 2014).

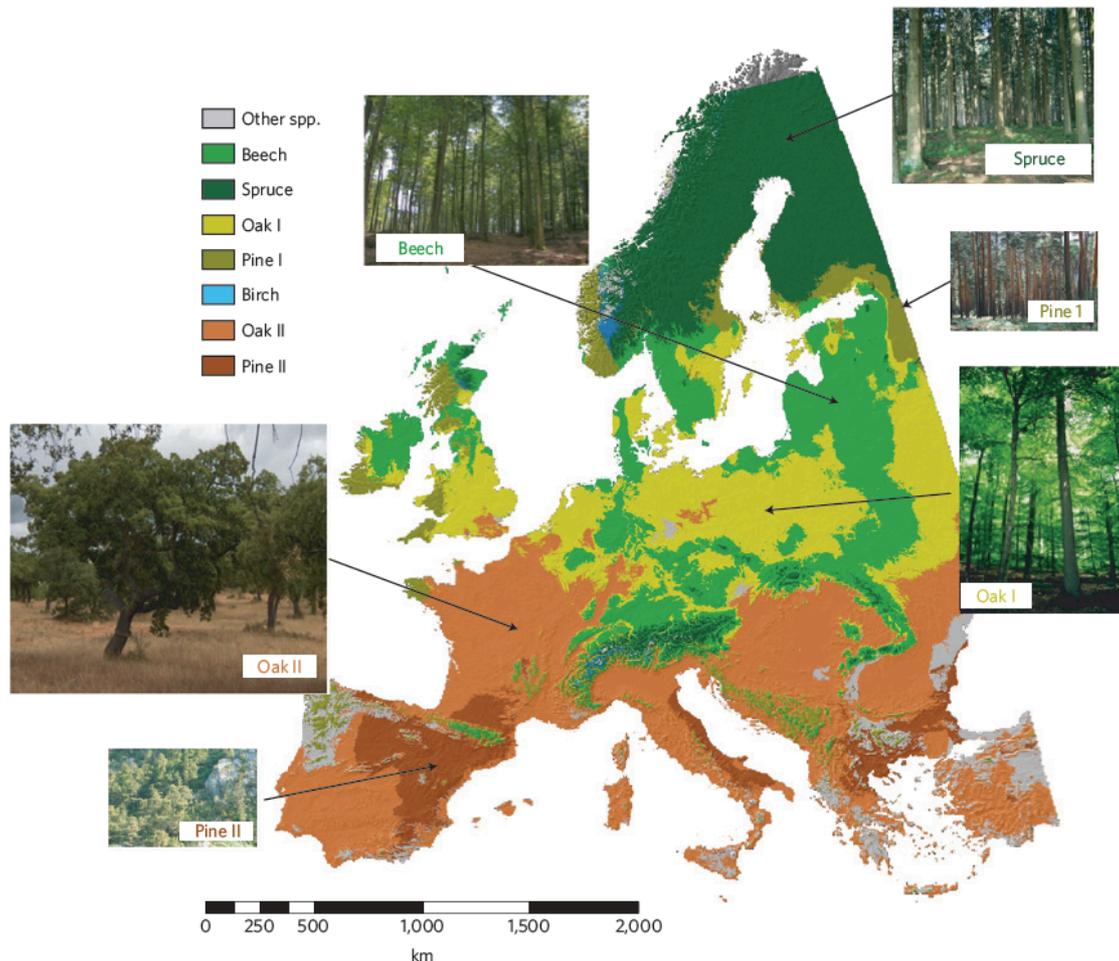
Pour la France, c'est l'essentiel du territoire national qui connaîtrait un danger d'incendie significatif, avec notamment un fort accroissement dans un grand quart nord-ouest de la France (Chatry et al., 2010).

Dans ce contexte, les incendies pourraient, avec d'autres perturbations comme les pullulations d'insectes, devenir un processus indirect, mais majeur, de l'impact du changement climatique sur les forêts européennes, comme cela semble démontré pour d'autres continents (Vose et al., 2012).

L'unité d'Ecologie des Forêts Méditerranéennes de l'INRA d'Avignon conduit des recherches en écophysiologie, en entomologie forestière et sur les feux de forêts depuis plusieurs décennies. Dans cet exposé sur les impacts du changement climatique sur les risques en forêt, nous avons choisi de nous focaliser sur le cas des incendies de forêt et de ses interactions avec la sécheresse et les pullulations d'insectes. Ces interactions passent par le combustible forestier, c'est à dire la biomasse disponible pour le feu. Le niveau de sécheresse impacte, via le fonctionnement du couvert végétal, la disponibilité en combustible des forêts (teneur en eau, production de matériel mort). Les sécheresses extrêmes et les pullulations d'insectes induisent des dépérissements qui modifient fortement l'état du combustible par rapport à un fonctionnement sans perturbation.

Cet article a pour objectifs de proposer un état des lieux des projections de l'impact du changement climatique sur le risque d'incendie de forêt, d'illustrer les conséquences possibles de l'interaction entre incendies et pullulations d'insectes, et de montrer en quoi les recherches de l'INRA contribuent à améliorer la connaissance et la prédiction des interactions entre climat, végétation et feu, et ainsi l'évaluation du risque d'incendie. Dans la section 1, nous présentons l'incendie de forêt à la fois sous l'angle d'une perturbation écologique ou d'un risque, ainsi que les données qui permettent de caractériser le phénomène. La section 2 rappelle les déterminants du danger ou aléa d'incendie en insistant sur ses liens avec le climat. Dans la section 3, nous décrivons l'exemple des attaques de scolytes en Amérique du Nord, qui fait l'objet d'un débat scientifique sur l'interaction entre incendies et pullulations d'insectes depuis une décennie environ. Dans la section 4, nous proposons un état des

lieux des projections de l'aléa d'incendie sous l'effet du changement climatique pour l'Europe et la section 5 discute les limites de ces projections. La section 6 présente les avancées récentes de l'INRA et de ses collaborateurs dans la modélisation physique de la propagation des feux. L'intérêt de cette approche basée sur les processus est illustré à travers la simulation de situations complètement nouvelles, i.e. des forêts impactées par des attaques de scolytes. Enfin, la section 7 présente des travaux en cours à l'INRA et leurs perspectives, qui visent à mieux rendre compte des variations des caractéristiques du combustible sur la base de processus biophysiques.



**Figure 1:** Aires potentielles de distribution des espèces ligneuses majeures à l'horizon 2070-2100, sous un scénario de réchauffement modéré (Hanewinkel et al., 2012). Oak II représente les chênes méditerranéens, Pine II les pins méditerranéens.

## 1. L'incendie de forêt, perturbation écologique et risque

Le feu est une perturbation de nombreux écosystèmes terrestres, en particulier forestiers, qui a contribué fortement à les façonner et régule leur composition, leur structure et leur fonctionnement (Bond et Keeley, 2005). C'est le cas des forêts méditerranéennes qui présentent, en général, une bonne résilience au feu. De ce point de vue, le feu est bénéfique car il constitue sur le long terme un agent de stabilité. Il peut à ce titre être utilisé par l'homme pour gérer les écosystèmes.

La résilience au feu des écosystèmes méditerranéens repose sur différents traits selon les plantes, arborées ou non, qui peuvent résulter d'adaptations au feu (Keeley et al., 2012). Certaines sont résistantes : leur taux de mortalité après passage du feu est faible (espèces arborées comme le pin pignon ou le chêne liège). D'autres possèdent des traits reproductifs qui assurent une bonne

régénération après incendie (e.g. pin d'Alep). Ces "stratégies" ne sont cependant efficaces que dans les limites d'un régime de feu particulier.

Le régime de feu est caractérisé par la fréquence du feu, la saisonnalité, la distribution de surfaces brûlées, le type de feu (e.g. feu courant au sol ou feu de cimes) et l'intensité (Gill, 1973). C'est un concept qui caractérise les feux de végétation sur le long terme. Un changement du régime des feux peut rendre certaines "stratégies" inopérantes et aboutir à un changement durable de la composition de l'écosystème. Ce changement peut être perçu comme un risque si l'enjeu est de conserver la forêt dans son état.

En région méditerranéenne particulièrement, l'incendie peut être suivi d'épisodes de fortes précipitations avant qu'une couverture végétale ait pu se mettre en place. En zone de collines ou de montagne, les sols sont alors menacés par une érosion brutale. On peut aussi assister à un glissement de terrain. C'est un autre cas où l'écosystème n'est pas forcément résilient.

L'incendie de forêt est plutôt perçu comme un risque par les populations humaines. Il constitue en effet une menace, un danger, pour les vies humaines, pour la santé (fumées), pour l'habitat humain et les infrastructures, pour les biens et services offerts par les forêts qui leur confèrent une certaine valeur (e.g. valeur paysagère).

Dans le domaine des risques environnementaux, le risque est défini comme la probabilité qu'un événement dangereux survienne et produise des conséquences négatives sur des enjeux en diminuant leur valeur, qu'elle soit marchande ou non (Smith, 2013). Les conséquences seront d'autant plus négatives que le danger est fort, que l'enjeu est vulnérable - peu résistant ou peu résilient - à ce danger, et que l'exposition de l'enjeu au danger et la valeur accordée à cet enjeu sont élevées. Le risque est souvent évalué par le produit d'un aléa et des impacts sur les enjeux qui y sont exposés. L'aléa est la probabilité d'un danger d'un certain niveau, il est souvent estimé par la fréquence d'un événement d'une intensité donnée. L'impact mesure une perte de valeur associée à un niveau de danger, il est le plus souvent corrélé positivement à l'intensité de l'évènement.

L'incendie de forêt est un événement qui débute par une éclosion de feu puis se propage dans la végétation et s'arrête lorsque les conditions de propagation deviennent défavorables ou qu'une intervention humaine l'éteint. Pour l'incendie de forêt, l'aléa est caractérisé par la fréquence d'éclosion, la surface parcourue ou brûlée par le feu, et l'intensité du feu, dont la mesure la plus adaptée est une grandeur physique, la puissance. Les dommages observés sur le sol et la végétation, qui caractérisent en fait l'impact des feux sur l'écosystème et non l'aléa, peuvent aussi servir d'indicateurs de l'intensité.

La fréquence des feux est estimée par le nombre de départs de feux dans un territoire donné et sur une période de temps donnée. On peut aussi estimer le nombre de passages du feu en un point du territoire par unité de temps, on parle alors plutôt d'occurrence de feu. L'occurrence du feu dépend à la fois de la fréquence des éclosions et de la surface parcourue. Lorsqu'il s'agit de cartographier l'aléa d'incendie, la définition la plus adaptée de l'aléa est le produit de la probabilité d'occurrence et de la puissance du feu. L'occurrence apparaît aussi souvent sous le terme synonyme d'activité (comme l'activité volcanique).

Le terme de risque est souvent employé de manière abusive pour désigner en fait l'aléa d'incendie. L'analyse ou l'évaluation du risque sont en fait contraintes par les données disponibles. Les données collectées sur le terrain sont plutôt rares et ne sont pas enregistrées systématiquement concernant l'intensité et l'impact des feux. Les données satellitaires constituent une autre source de données permettant d'évaluer un niveau d'intensité et d'impact à l'aide d'indices (e.g. NDVI, dNBR).

La surface brûlée par un feu peut être un indicateur de son impact, i.e. plus un feu est grand, plus il a un impact élevé sur la végétation et le milieu physique toute chose égale par ailleurs. Les feux les plus grands, en Europe méditerranéenne, se produisent en été et ont le plus souvent un impact très élevé sur le paysage et la végétation.

En Europe, des données de départs de feu et de surfaces brûlées sont disponibles sur une profondeur historique de plusieurs décennies. Depuis 1980 au moins, ces données sont recueillies systématiquement dans les pays méditerranéens de l'Union européenne (Espagne, France, Grèce, Italie et Portugal). Les observations satellitaires constituent une autre source de données de plus en plus pertinente pour l'estimation systématique des surfaces brûlées (Giglio et al., 2006).

Les incendies parcourent annuellement une superficie de l'ordre de 500 000 hectares en Europe (hors Ukraine et Russie), forêts et landes incluses. Pour les pays méditerranéens, la surface brûlée annuelle est de 460 000 hectares (Espagne, France, Grèce, Italie et Portugal, 1983-2012), et semble avoir diminué depuis la période 1990-1995 dans les cinq pays considérés, excepté au Portugal (d'après les données EFFIS, European Forest Fire Information System).

Au moins pour la France, où la diminution de la surface brûlée en région méditerranéenne est nette depuis 1990, la politique de prévention et de lutte mise en place pour contenir les feux et ainsi diminuer les surfaces brûlées a été un succès et ce malgré un nombre de départs de feu enregistrés plutôt stable (Chatry et al., 2010). L'intervention humaine peut ainsi contribuer à réduire l'aléa mais aussi à favoriser la fermeture des milieux, conduisant à une végétation plus continue et accumulant davantage de combustible.

## **2. Les déterminants de l'aléa d'incendie**

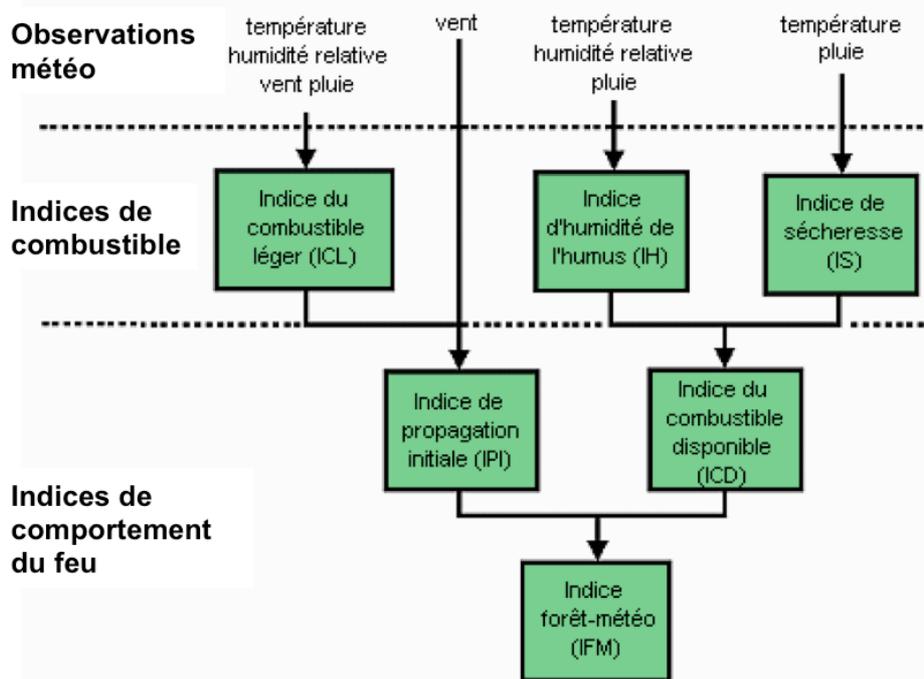
En Europe, la durée d'un incendie est de quelques heures à quelques jours et son échelle spatiale dépasse rarement quelques milliers d'hectares. A cette échelle de temps, les déterminants biophysiques du feu sont les conditions météorologiques (vent, température, humidité relative de l'air, foudre), le combustible (quantité, structure et teneur en eau de la biomasse et de la nécro-masse disponibles pour la combustion), et la topographie. Le vent agit directement sur la propagation du feu en la favorisant, mais la température et l'humidité de l'air conditionnent la teneur en eau des éléments morts les plus fins. La teneur en eau joue un rôle important pour les bilans thermiques et a un fort effet sur la vitesse et la puissance du feu. Elle est aussi un déterminant biophysique de l'éclosion des feux. Aux échelles temporelles de la décade à la saison, les conditions atmosphériques (rayonnement, températures, précipitations) conditionnent la teneur en eau de la biomasse et des éléments morts plus grossiers et modulent la quantité de biomasse et de nécro-masse. Ces quantités affectent la propagation mais aussi la puissance du feu. Enfin, les conditions atmosphériques déterminent, avec les conditions de relief et de sol et les contraintes liées aux processus biologiques, le type de végétation et l'accumulation de biomasse aux échelles de temps plus longues.

Le climat est par conséquent un déterminant primordial de l'aléa d'incendie (et du régime des feux). Ses variations se traduisent avant tout par des variations de combustible, en première approche de la quantité disponible et de la teneur en eau, les processus biologiques régulant ces variations dans certaines limites. L'indice forêt-météo canadien (IFM) est un indice opérationnel de danger de feu (Encadré) très utilisé et calculé à partir de variables climatiques seulement. La littérature offre de nombreuses preuves du rôle primordial du climat (e.g. Moritz et al., 2012 ; Hernandez, 2015).

Les processus qui déterminent l'aléa d'incendie sont cependant plus complexes. Climat, relief et sols interagissent avec les processus biologiques et les facteurs anthropiques pour déterminer la composition et la structure de la végétation. En Europe en particulier, les activités humaines impactent l'usage des terres, la composition et la structure des forêts à travers la gestion et le nombre de départs d'incendie. La continuité et la quantité de combustible sur un territoire sont sur le long terme affectées par l'homme et peuvent moduler la relation entre climat et feu (Pausas et Fernandes-Munoz, 2012 ; Pausas et Paula, 2012). La défoliation ou la mort des arbres ou d'arbustes résultant d'attaques d'insectes peuvent aussi être vues comme des processus déterminant les caractéristiques du combustible forestier.

### L'indice forêt-météo (IFM)

L'IFM est un indice de danger qui rend compte d'un niveau d'intensité de feu attendu. Il est calculé à partir des données quotidiennes de température maximale, d'humidité relative de l'air et de vent de la saison. Il résulte en fait du calcul de six indices, dont trois rendent compte de l'influence des conditions météorologiques sur la teneur en eau du combustible (i.e. trois temps de réponse différents pour le combustible). L'IFM a été élaboré au Canada sur des bases essentiellement empiriques (Van Wagner, 1987). Diverses études ont montré qu'il est raisonnablement adapté aux conditions méditerranéennes (Camia et Amatulli, 2009). Plusieurs études montrent une corrélation de l'indice de sécheresse avec la teneur en eau de certaines espèces méditerranéennes (Castro et al., 2003 ; Ceccato et al., 2003 ; Pellizzaro et al., 2007 ; Viegas et al., 2001). Il a été adopté à l'échelle de l'Union européenne comme indicateur du danger d'incendie.



### 3. Pullulations d'insectes et incendies: un exemple venu de l'Amérique du Nord

Les incendies et les pullulations d'insectes sont des perturbations de l'écosystème concomitantes ou séquentielles. La manière dont leurs interactions évoluent dans le cadre du changement climatique reste méconnue (Turner, 2010). A l'échelle de l'Europe ou de l'Europe méditerranéenne, les insectes sont la première perturbation biotique des forêts. S'il est difficile de prévoir sur le long terme les pullulations d'insectes compte tenu de la complexité des processus en jeu, elles peuvent être un facteur favorisant la survenue d'incendies plus intenses.

Dans l'ouest des Etats-Unis, les mortalités massives d'arbres liées au Dendroctone du pin Ponderosa, une espèce de scolyte (insecte coléoptère), et l'accroissement de la fréquence et de l'intensité des incendies depuis le début du 21<sup>ème</sup> siècle sont des exemples qui nourrissent particulièrement le débat scientifique avec des enjeux de gestion (Hicke et al., 2012). Le Dendroctone se nourrit du cambium (ou bois vivant) des arbres, ce qui interfère directement avec la physiologie de l'arbre attaqué, qui peut résister ou mourir. Lorsque les populations de cet insecte atteignent brutalement des niveaux très élevés (pullulations), on observe des mortalités massives d'arbres qui remodelent des paysages entiers et qui ont de graves incidences économiques, environnementales et sociétales. Si les mécanismes qui contribuent aux pullulations de scolytes sont complexes et difficilement prédictibles, la hausse des températures hivernales et estivales tend typiquement à favoriser la démographie des insectes en

réduisant la mortalité et en accélérant la vitesse de développement, tandis que l'accroissement de la fréquence des stress hydriques défavorise la croissance et altère les mécanismes de défense des arbres contre ces parasites. Dans l'ouest des Etats-Unis, entre les années 2000 et 2013, des conditions climatiques de plus en plus chaudes et sèches couplées à une forte abondance de pins *Ponderosa* vulnérables a conduit à des pullulations de scolytes qui ont détruit près de 71 000 km<sup>2</sup> de forêts de pins. Les mortalités d'arbres induites par les scolytes peuvent influencer le comportement des feux de forêts en modifiant l'inflammabilité, la continuité et la structure des combustibles (Jenkins et al., 2008 ; Simard et al., 2011). En effet, peu après la mort de l'arbre, les aiguilles s'assèchent et roussissent, ce qui accroît la combustibilité des cimes (stade « rouge »). Après quelques mois ou années, les aiguilles desséchées et les brindilles chutent au sol, ce qui augmente la quantité de combustible de surface (stade « gris »). Une analyse rétrospective à l'échelle de l'ouest des Etats-Unis montre que, pour des années de sécheresse extrême et de forte activité d'incendies, les attaques massives de scolytes n'affectent pas les surfaces brûlées (Hart et al., 2015). L'impact des dépérissements liés aux scolytes sur les surfaces brûlées pourrait cependant être différent dans des conditions climatiques moins sévères. Dans tous les cas, ces dépérissements peuvent modifier la qualité et la quantité des combustibles et donc affecter l'intensité et l'impact des feux à l'échelle des massifs forestiers.

Il est donc important de continuer d'explorer les mécanismes à l'œuvre dans les interactions entre feux et épidémies d'insectes. Nous montrerons en quoi les modèles de feu basés sur des processus peuvent contribuer à l'avancement des connaissances dans ce domaine (section 6).

#### 4. Etat des lieux des projections du risque d'incendie

La plupart des projections de l'impact du changement climatique sur le risque d'incendie utilisent des indices d'activité ou d'intensité des feux calculés sur la base de variables climatiques exclusivement. Ces variables sont calculées par des modèles globaux de circulation atmosphérique (GCM), ou des modèles régionaux de circulation atmosphérique (RCM) forcés par des modèles globaux, sous les scénarios d'émissions établis par le GIEC.

Les projections d'impact sur le risque d'incendie sont donc en fait des projections de l'aléa réalisées sur la base de relations entre climat et feu. Quelques modélisations incorporent aussi des variables biologiques (e.g. types fonctionnels, Scholze et al., 2006). Des modélisations plus complexes, qui rendent compte des interactions entre climat, végétation et feu, font l'objet de recherches mais elles sont limitées actuellement à la reconstitution de données historiques (e.g. Thonicke et al., 2010).

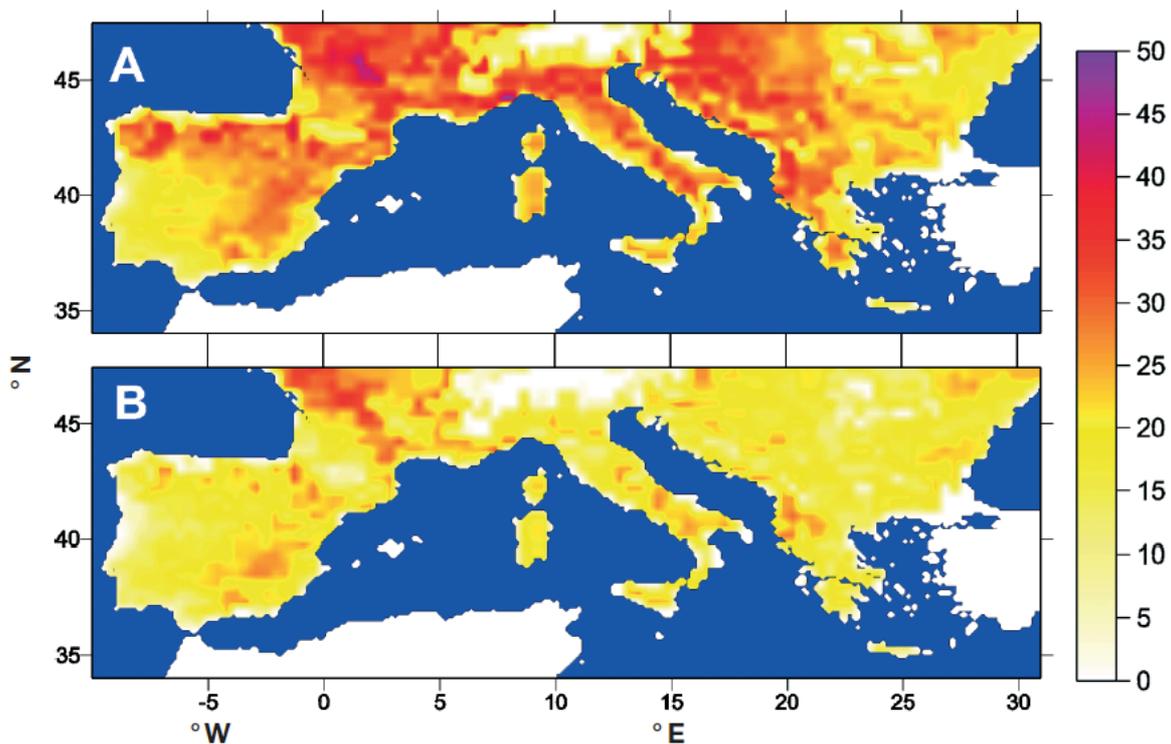
Dans un contexte d'augmentation des surfaces forestières d'une part, d'extension des aires péri-urbaines d'autre part, les enjeux exposés au risque d'incendie ne devraient pas diminuer à l'échelle de l'Europe ou d'un pays. La projection de l'aléa donne donc un éclairage pertinent sur le devenir du risque d'incendie à ces échelles.

Les projections à l'échelle globale informent sur les grandes aires géographiques et sur les biomes susceptibles de connaître un changement de l'activité des feux. Ainsi, à l'horizon 2070-2099 et sous le scénario d'émissions A2, un accroissement de l'activité des feux est vraisemblable ou très vraisemblable sur la majeure partie des surfaces occupées par les forêts boréales et tempérées ; il est assez vraisemblable pour les forêts et landes méditerranéennes (Moritz et al., 2012). Ces projections à l'horizon 2070-2099 sont réalisées à partir de variables climatiques seulement, mais elles sont en bon accord avec une étude antérieure de Scholze et al. (2006) qui prenait aussi en compte les processus biologiques à travers des types fonctionnels de végétation. Cependant, les prédictions des GCM ne sont pas adaptées pour évaluer l'impact du changement climatique à des échelles telles que l'Europe méditerranéenne ou la France.

Pour considérer les impacts du changement climatique à l'échelle de l'Europe méditerranéenne, Moriondo et al. (2006) ont utilisé le RCM HadRM3 avec une résolution spatiale de l'ordre de 50 x 50 km.

Les simulations de climat ont été utilisées pour projeter à l'horizon 2071-2100, sous les scénarios d'émissions A2 et B2, l'indice forêt-météo (IFM) canadien de danger de feu. L'IFM a été conçu pour indiquer un niveau d'intensité des feux, mais il serait également corrélé positivement au nombre de feux et permettrait de définir des seuils, i.e. un seuil bas (IFM=15) indiquant le début et la fin de la saison favorable au feu et un seuil haut (IFM=45) indiquant un danger extrême (Hanson et Palukitof, 2005). L'IFM traduit donc les deux composantes de l'aléa que sont la fréquence et l'intensité des feux mais permet aussi de calculer une longueur de la saison de feux et la fréquence d'évènements extrêmes.

Les projections de Moriondo et al. (2006) ont montré que l'IFM moyen saisonnier (i.e. IFM moyenné sur la saison de feu) augmente pour toute l'Europe méditerranéenne (Figure 2) de 16 % sous le scénario B2 et de 23 % sous le scénario A2. La Figure 2 montre que la zone d'étude n'est pas strictement limitée à la région méditerranéenne actuelle, elle englobe par exemple la moitié sud de la France. Le plus fort accroissement de l'IFM moyen est observé en France (21 et 29 % respectivement) et pour les zones d'altitude modérée (300 à 900 m). Croisé avec la carte de végétation forestière, cela montre que la partie centrale de la France et les zones de moyenne montagne de l'Europe méditerranéenne devraient être fortement affectées. La durée de la saison de feu augmente également de 30 à 40 jours pour l'ensemble de la zone considérée selon le scénario considéré. En France, elle passerait de 50 à 80 jours environ. Le nombre de jours de danger extrême passerait de 20 à plus de 30 pour l'ensemble de la zone, avec l'augmentation la plus forte en France (de 15 à 30 jours en scénario B2 et 35 jours en A2).



**Figure 2:** Changement en pourcentage de l'indice forêt-météo (IFM) moyen saisonnier pour les scénarios (A) A2 et (B) B2 à l'horizon 2071-2100 (Moriondo et al., 2006).

Plus récemment, Amatulli et al. (2013) ont également réalisé des projections d'impact du changement climatique sur l'aléa d'incendie en Europe méditerranéenne à l'horizon 2100, avec un RCM (HIRAM, résolution de 50 x 50 km dans l'étude) et sous les scénarios d'émissions A2 et B2. Les variables projetées sont un indice dérivé de l'IFM et les surfaces brûlées, pour cinq pays méditerranéens de l'Union européenne (EU-Med) : Espagne, France (France-Med, région méditerranéenne seulement), Grèce, Italie et Portugal. L'indice dérivé (SR) traduit la difficulté à lutter contre l'incendie et ses moyennes mensuelle (MSR) et saisonnière (SSR) ont été calculées pour chaque pays. En utilisant la base de données EFFIS, Amatulli et al. (2013) ont développé plusieurs modèles statistiques prédisant

la surface brûlée en fonction de deux variables sélectionnées parmi les composantes de l'IFM ou le MSR, les prédicteurs sélectionnés changeant d'un pays à l'autre et pour l'ensemble de l'Europe méditerranéenne. La variance d'un jeu de données de validation expliquée par le modèle jugé le meilleur est de 74 %, variant de 43 % (Portugal) à 77% (Italie) selon le pays considéré (49% pour la France méditerranéenne). Le SSR augmente de 25% et 38 % pour EU-Med, avec de fortes disparités d'un pays à l'autre, pour les scénarios B2 et A2 respectivement. Pour France-Med, le SSR augmente de 31% en scénario B2 et de 49% en scénario A2, le plus fort taux après le Portugal (51%). Ces prédictions ne sont pas directement comparables à celles de Moriondo et al. (2006), mais indiquent également une augmentation de l'aléa, dans des proportions qui sont plus élevées. Cela peut aussi simplement provenir de l'indice choisi (SR versus IFM) et de son "comportement" lorsqu'il est moyenné dans le temps (saison) et l'espace (aire géographique).

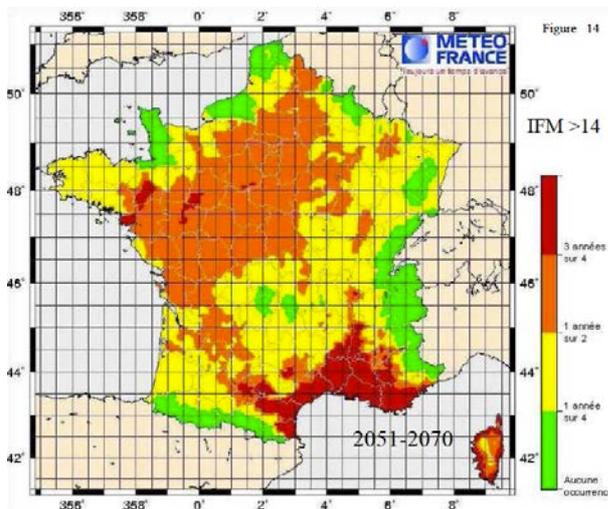
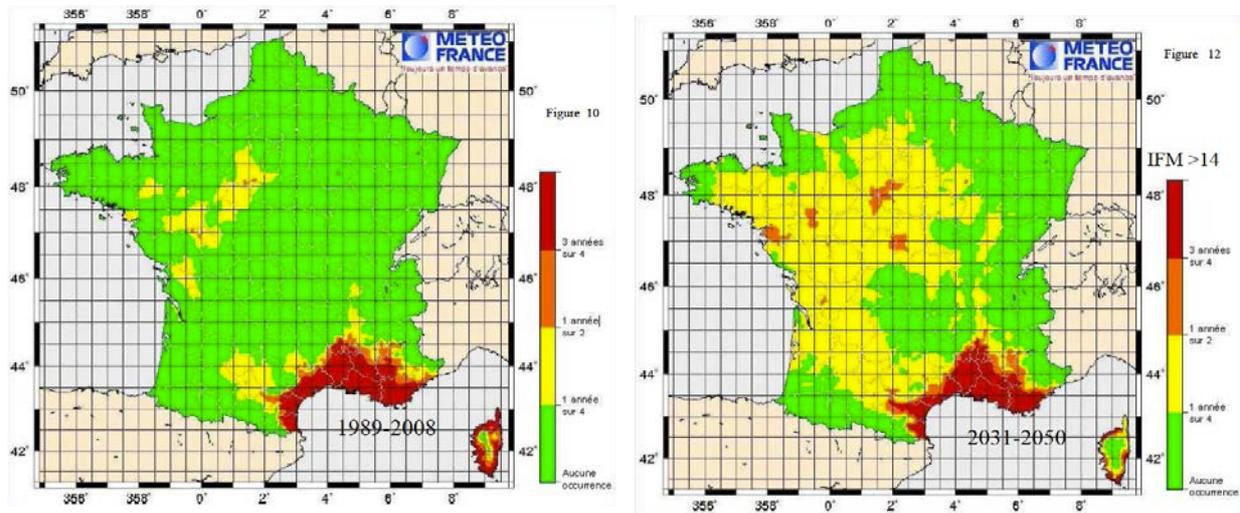
Le point le plus nouveau dans les projections de Amatulli et al. (2013) concerne les surfaces brûlées. Elles augmenteraient de 66 % et 140 % pour EU-Med pour les scénarios B2 et A2 respectivement, de 75% et 129 % pour France Med et de 504% et 839 % pour l'Espagne. Si ces chiffres sont pour la plupart comparables aux augmentations trouvées dans d'autres régions du monde, ceux de l'Espagne sont jugés irréalistes. L'explication la plus convaincante dans le cas de l'Espagne est que l'un des indices prédicteurs considérés, l'indice de sécheresse, n'est pas borné et perd sa signification sous le climat extrême projeté en Espagne (i.e. le combustible sec ne peut pas sécher davantage et si tout le combustible est sec, la disponibilité en combustible ne peut plus augmenter). Il se pose aussi le problème du changement de végétation qu'on peut attendre sous ce climat extrême, qui n'est pas pris en compte dans cette modélisation, et pourrait conduire à une disponibilité plus faible et une structure discontinue de la biomasse combustible.

Pour la France, une projection de l'IFM a été réalisée par Météo-France dans le cadre d'une mission interministérielle sur le changement climatique et l'extension des zones sensibles au feu (Chatry et al., 2010). Le climat a été simulé avec le modèle Arpège-Climat (résolution de 50 x 50 km) pour les scénarios d'émissions A1B, A2 et B2 à trois horizons et les données projetées sur une grille de 8 x 8 km par une technique de descente d'échelle. Les résultats sont présentés pour deux horizons (2031-2050, 2051-2070) et le scénario A2 (les trois scénarios produisent, à ces horizons, des tendances climatiques similaires).

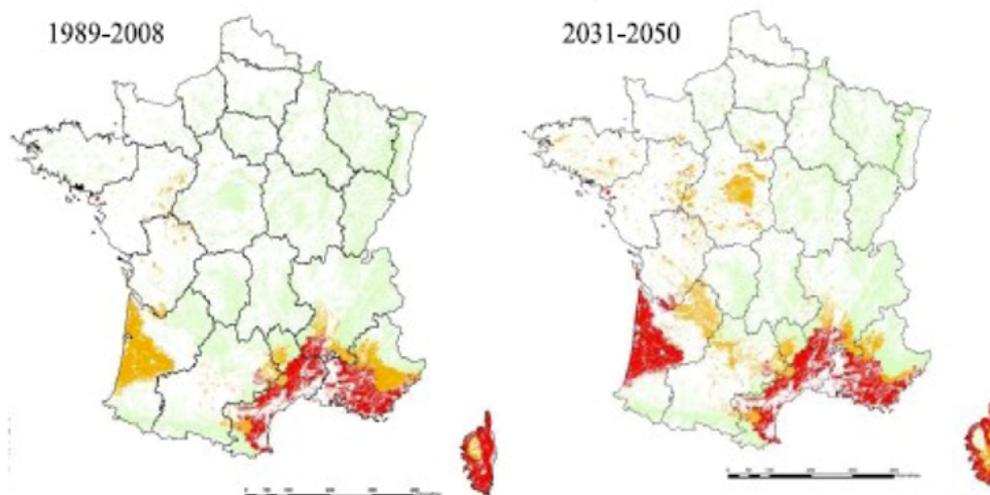
Pour évaluer l'extension des zones géographiques présentant un niveau de danger élevé, le pourcentage de jours dans l'année (restreint à la période du 15 mai au 15 octobre) où l'IFM est supérieur à 14 est calculé et le niveau de danger est représenté en quatre classes que nous nommerons faible, moyen, élevé et très élevé (Figure 3). Le niveau de danger très élevé progresse sur les marges de la région méditerranéenne actuelle, donc en particulier vers les zones de moyenne montagne. Les régions de l'ouest et du centre de la France passent d'un niveau faible à moyen à l'horizon 2031-2050, à un niveau élevé qui couvre un grand quart nord-ouest à l'horizon 2051-2070. A cet horizon, la quasi-totalité du territoire national passe en niveau moyen à l'exception des zones de haute montagne et des zones côtières du Nord-Ouest. On notera que l'indicateur utilisé montre un niveau de danger faible pour la période de référence dans le massif des landes, qui connaît pourtant un nombre très élevé de départs de feu par an (la Gironde est le département qui a le nombre de départs de feux le plus élevé).

Ces résultats portent sur un danger purement climatique qui ne tient pas compte de l'occupation du sol. Pour produire un résultat plus réaliste en terme de danger pour les forêts, l'indicateur climatique a été croisé avec un niveau de sensibilité au feu des types forestiers (i.e. propension à propager le feu, indépendamment du climat) estimé à dire d'experts (ONF) et sur la base des données d'inventaire (IFN). Il en résulte un indice combiné de sensibilité aux incendies exprimé en trois classes. La projection de cet indice combiné ne concerne alors que l'horizon 2031-2050 considérant qu'à cet horizon, la couverture forestière et sa composition ne pourront pas évoluer significativement (Figure 4). Seuls les

massifs de plus de 100 ha sont représentés. Les landes de Gascogne apparaissent alors comme des zones de danger moyen dans la période de référence et élevé à l'horizon 2031-2050.



**Figure 3:** Niveaux de danger calculés sur la proportion de jours dans la saison (15 mai-15 octobre) d'IFM > 14, pour la période de référence et les horizons 2040 et 2060 (Chatry et al., 2010).



**Figure 4:** Indice de sensibilité au feu des massifs forestiers (>100 ha) en trois classes (faible, moyen, élevé), pour la période de référence et à l'horizon 2040.

## 5. Les limitations des projections actuelles de risque d'incendie

La qualité des projections d'activité et d'intensité du feu est conditionnée par la qualité des projections climatiques et la pertinence des modèles reliant les variables climatiques aux variables décrivant le feu.

L'évaluation des incertitudes des projections climatiques (e.g. Hawkins et Sutton, 2009) fait l'objet de recherches qui dépassent très largement le cadre du présent document, mais il convient d'exposer quelques notions pour replacer les projections précédentes dans ce contexte d'incertitude. A l'échelle de quelques décennies (< 40 ans), l'incertitude des projections est dominée par la variabilité intrinsèque du climat ; en revanche les scénarios d'émissions apportent peu de variabilité. A l'échelle approchant le siècle et au-delà, ce comportement est inversé, les scénarios d'émissions (dont la réalisation est par définition incertaine) conduisent à des tendances divergentes, suffisamment fortes pour que la variabilité intrinsèque ne masque pas la tendance. Les projections sur un horizon proche sont donc à prendre avec précaution si elles sont fondées sur une seule simulation, c'est à notre connaissance le cas des projections à l'échelle de la France présentées plus haut. A ces incertitudes s'ajoute la composante liée aux modèles climatiques utilisés. L'approche employée aujourd'hui consiste à réaliser un ensemble de simulations avec un ensemble de modèles, ce qui permet d'évaluer cette composante de l'incertitude. Les projections à l'échelle de l'Europe et de la France présentées plus haut ont été réalisées avec un seul modèle. En revanche, les simulations à échelle globale (Scholze et al., 2006 ; Moritz et al., 2012) ont utilisé un ensemble de modèles permettant de donner un niveau de vraisemblance aux résultats produits.

Les projections à l'échelle de l'Europe et de la France rapportées plus haut ne fournissent donc pas de mesure de l'incertitude. Des projections de climat plus récentes, basées sur un ensemble de simulations et de modèles (qui s'améliorent notamment en résolution), indiquent cependant des niveaux de hausse de température comparables, avec sans surprise une tendance à la hausse plus marquée en scénario A2 que B2 à l'horizon de la fin de siècle. L'IFM est surtout sensible à la température (et à l'humidité relative de l'air), dont les projections sont assez certaines, il est peu sensible au vent et aux précipitations, dont les projections sont incertaines. Des projections d'activité et d'intensité de feu basées sur ces simulations climatiques récentes devraient donc aller dans le même sens pour cet indicateur moyenné à l'échelle de la saison que les projections antérieures.

Les modèles reliant le climat et le feu utilisés pour les projections présentées plus haut sont de nature empirique (e.g. IFM) ou statistique (e.g. surfaces brûlées) et ne tiennent pas compte explicitement des paramètres de végétation. Si nous reprenons l'exemple de l'IFM, cet indice a été construit de manière à restituer l'effet du climat sur la disponibilité au feu du combustible et la teneur en eau des éléments fins dans les forêts du Canada. En toute rigueur, l'IFM ne devrait être appliqué qu'à des forêts similaires exposées à un climat similaire, mais il capture certaines tendances dans une certaine gamme de variations climatiques, tendances qui reflètent les processus biophysiques déterminant l'état du combustible et les processus physiques favorables à l'inflammation ou à la propagation. Ceci justifie son emploi plus large et quelques études (Encadré) ont aussi montré que cet indice a un comportement pertinent dans les conditions méditerranéennes.

L'utilisation de l'IFM nous semble donc justifiée lorsqu'on s'intéresse à de grandes échelles spatiales sans chercher à différencier les types de végétation, comme dans les projections présentées plus haut, et tant qu'on ne sort pas de son domaine climatique de référence. Ceci ne peut toutefois pas être le cas sous climat méditerranéen et sous une tendance vers un climat plus chaud.

Améliorer les projections (qualité et résolution spatiale) passe selon nous par la recherche d'indicateurs qui rendent compte des processus liant le climat au combustible et le combustible au feu.

Les projections concernent essentiellement le danger climatique d'incendie et sont limitées à de grandes échelles spatiales, sans distinguer les types forestiers ou au mieux en les distinguant par des critères empiriques de sensibilité (Chatry et al., 2010) ou de vulnérabilité (Lindner et al., 2010). Le

risque d'incendie n'est évalué qu'à travers la fréquence, éventuellement les surfaces parcourues, et un niveau d'intensité indiqué par un indice (IFM). Les dommages ne sont pas évalués ou au mieux, une note de vulnérabilité par essence est utilisée.

Pour faire face à l'augmentation prévue de l'aléa d'incendie, il convient d'évaluer les composantes du risque (aléa, impacts et vulnérabilité) aux échelles de la gestion forestière et de la gestion du risque d'incendie (massif forestier). Cela implique pour les forêts méditerranéennes, mais aussi pour des forêts tempérées ou de montagne, qui aujourd'hui sont très peu affectées par le feu, d'évaluer leur combustible sous différents scénarios climatiques. Les conditions climatiques attendues sont différentes des conditions d'aujourd'hui, cette évaluation ne peut donc pas se faire sur une base seulement empirique. Elle implique de progresser dans la compréhension des liens entre sécheresse et combustible par des approches basées sur les processus biophysiques et de modéliser ces liens pour produire des simulations. Des sécheresses extrêmes sont à l'origine de dépérissements déjà observés dans des peuplements forestiers de l'arrière-pays méditerranéen (e.g. pin sylvestre, Allen et al., 2010 ; chêne pubescent, Berger, 2013).

## **6. Evaluation du risque d'incendie: les apports d'une modélisation du feu basée sur les processus physiques**

HIGRAD-FIRETEC est un modèle physique couplé feu-atmosphère (Linn et Cunningham, 2005), initialement développé au Los Alamos National Laboratory et co-développé avec l'INRA depuis 2004. Ce modèle, plus communément appelé FIRETEC, est le résultat d'un couplage entre un code de calcul d'écoulements atmosphériques compressibles capable de calculer les écoulements sur un petit paysage (HIGRAD) et d'un modèle de physique du feu qui prend en compte la végétation de manière explicite (notamment, quantité de matière, surface exposée et teneur en eau). Outre les processus atmosphériques de la couche limite de surface, FIRETEC prend en compte la combustion, les transferts radiatifs et convectifs, la traînée et modélise la turbulence de sous-maille. La résolution spatiale est en général voisine de 2 m, à la fois pour les variables d'état du modèle et pour les grandeurs caractéristiques du combustible. Avec WFDS (Mell et al., 2007), ce sont les seuls modèles tridimensionnels qui prennent en compte les mécanismes essentiels de la physique du feu. Les autres modèles disponibles sont complètement empiriques, ou résultent de la combinaison de lois physiques et empiriques.

Bien que les données disponibles pour l'évaluation de FIRETEC soient assez peu nombreuses, le modèle a fait l'objet d'un important travail de validation durant les dernières années. Les calculs d'écoulement ont été validés à partir de mesures de vent réalisées en peuplement et en soufflerie (Pimont et al., 2009). FIRETEC a été utilisé pour reproduire des feux historiques (Bossert et al., 2000, Bradley, 2002) et des feux expérimentaux en prairie ou de garrigue (Linn et Cunningham, 2005 ; Dupuy et al., 2011 ; Dupuy et al., 2014) ou dans des peuplements (Pimont et al., 2011 ; Hoffman et al., 2015). Plus spécifiquement, Marino et al. (2012) ont montré que la sensibilité du modèle à la teneur en eau de la végétation était conforme aux lois empiriques tirées de données expérimentales de laboratoire. Grâce à certaines expériences bien instrumentées, nous avons aussi pu montrer que les températures et les vitesses d'écoulement (Dupuy et al., 2014) et les flux radiatifs (Pimont et al., 2014) prédits par le modèle étaient conformes aux données expérimentales.

Parmi les nombreuses applications du modèle, on notera son utilisation pour l'évaluation des pratiques de brûlage dirigé dans le Parc Naturel Régional du Lubéron avec notamment des calculs de fréquences de retour efficaces de débroussaillage (Cassagne et al., 2010), mais aussi des simulations de contre-feu (Dupuy et al., 2011). Il s'agit d'une pratique de lutte consistant à allumer un second foyer en aval de la direction de propagation du front de feu principal afin d'en diminuer l'intensité en réduisant le combustible disponible pour ce dernier. L'étude a permis de mieux comprendre les mécanismes associés à la propagation du front de feu secondaire. Une autre étude a permis d'évaluer les flux

thermiques sur des zones débroussaillées en fonction de la longueur de la zone débroussaillée, avec des applications en matière de sécurité du personnel de lutte, mais aussi des éventuels bâtiments présents dans la zone débroussaillée. Le modèle permet aussi d'explorer des phénomènes complexes mettant en jeu les interactions du vent avec la topographie et le feu (Pimont et al., 2012). FIRETEC est donc un outil d'analyse du risque aux échelles spatiales de la gestion et adapté aux situations complexes.

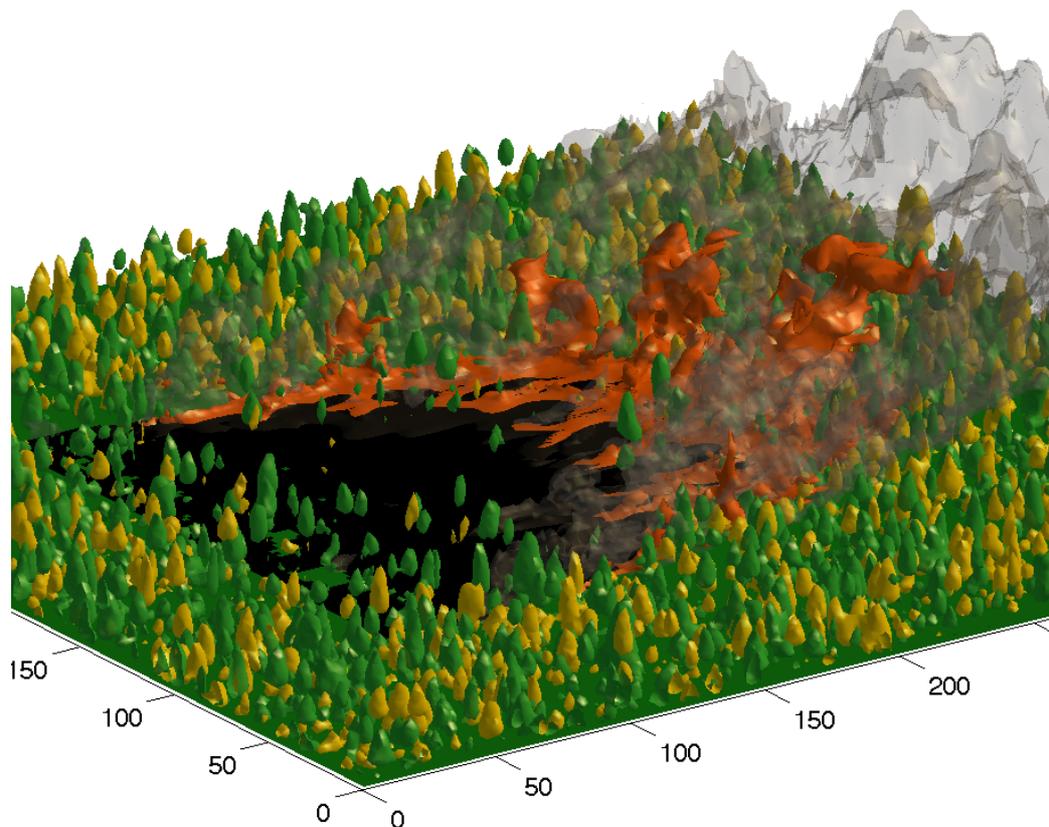
Nous rapportons maintenant des résultats en cours de publication avec des chercheurs des services forestiers américains (USDA Forest Service) et du LANL, qui illustrent la capacité du modèle à simuler des situations complètement nouvelles. Le contexte de ces travaux a été exposé dans la section 3. Le pin Ponderosa est un conifère largement présent dans le nord-ouest des Etats-Unis. Il a récemment subi d'importantes vagues de mortalité consécutives à des attaques de scolytes. Dans cette région du monde où les incendies déclenchés par la foudre sont très fréquents, les interactions entre la présence de scolytes et l'incendie sont encore mal connues. Les individus attaqués par les scolytes meurent, puis évoluent en deux phases, les stades « rouges » et « gris », décrits dans la section 3. Les peuplements attaqués se traduisent par une mosaïque d'arbres sains et d'arbres morts, les arbres morts représentant typiquement 60 % du peuplement ou plus.

En tant que combustible, les propriétés de l'arbre varient considérablement selon que l'arbre est sain, « rouge » ou « gris ». Lorsqu'il est sain, les aiguilles sont présentes dans le houppier avec une teneur en eau élevée (en général supérieure à 50 %). Au stade « rouge », les aiguilles sont toujours présentes, mais avec des teneurs en eau qui peuvent devenir très faibles en fonction des conditions météorologiques (5 %), donc beaucoup plus inflammables. Enfin, au stade « gris », le combustible se retrouve transféré des cimes vers le sol par la chute des aiguilles, tout en conservant une teneur en eau très basse. C'est typiquement dans ce type de milieu présentant une forte hétérogénéité spatiale qu'un modèle physique tridimensionnel comme FIRETEC exprime tout son potentiel. Dans notre étude, nous avons réalisé des simulations avec le modèle pour trois niveaux de vent (faible, moyen et fort) et pour sept états sanitaires du peuplement : un pour l'état sain, trois niveaux d'attaque pour le stade « rouge » et trois niveaux d'attaque pour le stade « gris ». Un exemple de simulation est présenté sur la Figure 5. Il s'agit d'un peuplement dans lequel 58 % des pins Ponderosa ont été attaqués et se trouvent au stade « rouge », les arbres sains étant les autres pins Ponderosa et les feuillus. Les simulations ont été analysées en terme de comportement du feu (vitesse de propagation, intensité), mais aussi en terme d'impact ou de sévérité (consommation de combustible).

La présence d'arbres morts au stade « rouge » se traduit par une augmentation importante de la vitesse de propagation et de l'intensité du feu et ce d'autant plus que le taux d'attaque est élevé. Lorsque ce taux atteint 100 % (dans ce cas, les seuls arbres sains sont les feuillus), l'augmentation de la combustibilité atteint près de 90 %, ce qui est considérable. En revanche, la présence d'individus dans l'état « gris » se traduit plutôt par une diminution de la combustibilité du milieu qui peut atteindre 80 % lorsque l'ensemble des pins Ponderosa est atteint. Bien que desséché, le transfert du combustible des cimes vers le sol induit donc des feux moins intenses, avec une réduction de l'activité en cimes.

En écologie, deux perturbations successives peuvent être indépendantes, synergiques ou antagonistes, selon que les dégâts causés par la seconde perturbation sur les individus qui ont survécu à la première perturbation, sont égaux, supérieurs ou inférieurs à ceux qu'exerce la seconde perturbation sur un peuplement sain. L'application d'un modèle physique permet de quantifier un certain nombre de variables clés pour le devenir des arbres après incendie, comme les températures et les flux subis par les arbres, mais aussi la quantité de combustible consommée par le feu. Le traitement différencié par le modèle des arbres sains et infectés permet de calculer des indices de consommation de combustible et d'évaluer le degré de synergie entre la perturbation insecte et la perturbation feu. Ces indices sont présentés dans le Tableau 1. Lorsque le peuplement est au stade rouge, les deux perturbations sont soit synergiques dans les cas de vent faible et de niveau d'attaque important, soit indépendantes, quand le vent est fort ou que le niveau d'attaque est faible. Le caractère synergique apparaît quand la

présence des arbres morts est suffisante pour que la sévérité du feu sur les arbres sains soit accentuée, mais que le feu n'est pas trop sévère (vent faible à modéré). En effet, quand le vent est fort, on est en présence d'un feu de cime et la sévérité du feu sur les arbres sains n'est pas accrue par la présence des arbres morts. Au stade « gris », les deux perturbations sont en général antagonistes, ce qui veut dire que les arbres survivants sont moins sévèrement atteints que les arbres du peuplement sain. L'antagonisme est d'autant plus marqué qu'un grand nombre de pins Ponderosa est atteint, car le transfert du combustible vers le sol limite la propagation du feu en cimes, ce qui contribue à épargner les pins Ponderosa sains et les feuillus. On observe cependant que lorsque le taux d'attaque et le vent sont faibles, les deux perturbations peuvent être synergiques. L'augmentation de la sévérité du feu sur les arbres survivants s'explique par une augmentation du vent dans le peuplement, induite par la chute des aiguilles des pins Ponderosa touchés, qui n'est pas compensée par la baisse du combustible présent en cime.



**Figure 5:** Simulation de la propagation d'un feu dans un peuplement où 58 % des pins Ponderosa sont au stade « rouge » suite à une attaque de scolytes. Les individus au stade « rouge » sont représentés en jaune, alors que les individus sains sont en vert. La zone noire correspond à la surface déjà brûlée par l'incendie. Les "flammes" (orange) correspondent à une isotherme de température de l'air.

Cet exemple illustre parfaitement comment les travaux de recherche réalisés avec des modèles physiques permettent de répondre à des questions qui concernent à la fois la lutte contre les incendies, au travers de la prédiction du comportement du feu dans des contextes nouveaux, mais aussi l'écologie en permettant de comprendre comment des perturbations interagissent entre elles. FIRETEC ne produit pas seulement une évaluation d'une composante de l'aléa (intensité), il calcule des variables qui permettront à terme de déduire les impacts sur la végétation et sur le sol. A ce jour, l'impact est seulement mesuré en terme de consommation de combustible, mais le modèle est suffisamment abouti pour envisager des prédictions pertinentes des impacts sur le feuillage des arbres (roussissement) qui sont un indicateur de la mortalité attendue. Les impacts sur les troncs (cambium) et sur le sol sont plus complexes à évaluer.

**Tableau 1:** Indice de synergie entre la perturbation « insecte » (selon le stade « rouge » ou « gris » et le taux d'attaque) et la perturbation « feu » (selon le niveau de vent).

	Vent faible	Vent moyen	Vent fort
« Rouge », 20 %	2 % (NS)	3 % (NS)	1 % (NS)
« Rouge », 58 %	53 % (+++)	10 % (+)	2 % (NS)
« Rouge », 100 %	89 % (+++)	12 % (+)	2 % (NS)
« Gris », 20 %	16 % (+)	-15 % (-)	-3 % (NS)
« Gris », 58 %	13 % (-)	-19 % (--)	-9 % (-)
« Gris », 100 %	-15 % (-)	-24 % (--)	-24 % (--)

Selon que l'indice est positif ou négatif, les perturbations sont synergiques ou antagonistes. Lorsque l'indice est proche de zéro, les perturbations sont indépendantes, ce qui veut dire que la sévérité du feu sur les arbres sains est voisine de celle d'un feu se propageant dans un peuplement totalement sain.

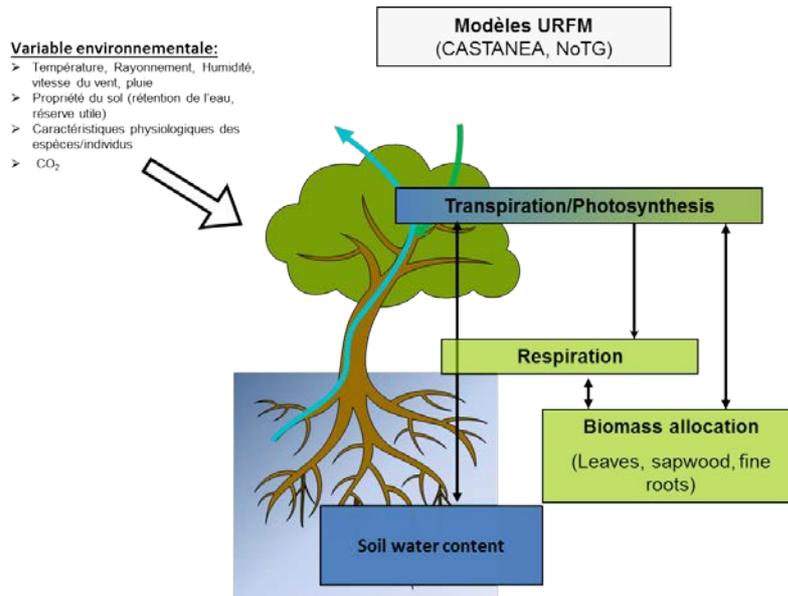
## 7. Evaluation du risque d'incendie: les perspectives d'une modélisation du combustible basée sur les processus biophysiques

Ces dernières années ont connu un fort développement des modèles mécanistes de fonctionnement hydrique et carboné de la végétation. Ces modèles offrent des perspectives intéressantes pour anticiper l'effet des changements climatiques sur le risque d'incendie de forêt, car ils simulent l'effet du climat sur l'état du combustible (quantité, structure et teneur en eau). Ils peuvent ainsi être « forcés » par des simulations de modèles climatiques sous différents scénarios de changement et appliqués à un domaine spatial étendu, pour prédire l'évolution de l'état du combustible.

L'utilisation de ces modèles de végétation dans des études « opérationnelles » est encore à ses prémices, car ces modèles ont initialement été conçus pour analyser des cas concrets ponctuels (spatialement et temporellement) dans le cadre de recherches fondamentales et requièrent donc des étapes de validation. Toutefois, la disponibilité croissante en données empiriques permet aujourd'hui de les confronter à la réalité à grande échelle, rendant ainsi possible leur utilisation à des fins appliquées. L'intérêt de l'approche mécaniste, par rapport aux approches statistiques plus classiques, est qu'elle pourrait fournir des résultats plus robustes en dehors des conditions de validation (e.g. en conditions futures).

A l'INRA d'Avignon, nous développons deux modèles mécanistes de fonctionnement des arbres et des peuplements forestiers méditerranéens. Des travaux ont récemment débuté pour utiliser ces modèles afin de mieux prédire l'état du combustible et ainsi le risque d'incendie de forêt. Le modèle CASTANEA (Dufrêne et al., 2005) (Figure 6) est à ce jour le plus adapté pour réaliser nos objectifs. Il permet de calculer le bilan d'eau et d'énergie d'une parcelle forestière ainsi que la photosynthèse, la respiration et l'accumulation de biomasse dans les différents compartiments des peuplements (feuilles, tiges, troncs, racines). Il est possible d'en déduire les variables d'intérêt pour le feu (état du combustible).

Ce type de modèle peut produire des indicateurs fonctionnels de l'état hydrique de la végétation à large échelle spatiale et au cours de la saison. Il peut aussi être couplé à un modèle de propagation du feu tel que FIRETEC pour tester des scénarios de l'impact du climat sur le risque d'incendie (intensités, impacts). A ce jour, nous travaillons à ces deux projets : le premier vise à prédire les variations saisonnières de l'état hydrique de la végétation à grande échelle (i.e. cartographie pour une région), le second vise à comprendre comment des changements de structure de la végétation (e.g. disponibilité en biomasse, stratification, densité, mortalité de tiges) affectent la propagation et les impacts du feu.



**Figure 6:** Schéma simplifié des modèles de fonctionnement développés à l'INRA d'Avignon.

### 7.1 Modélisation de la teneur en eau de la végétation

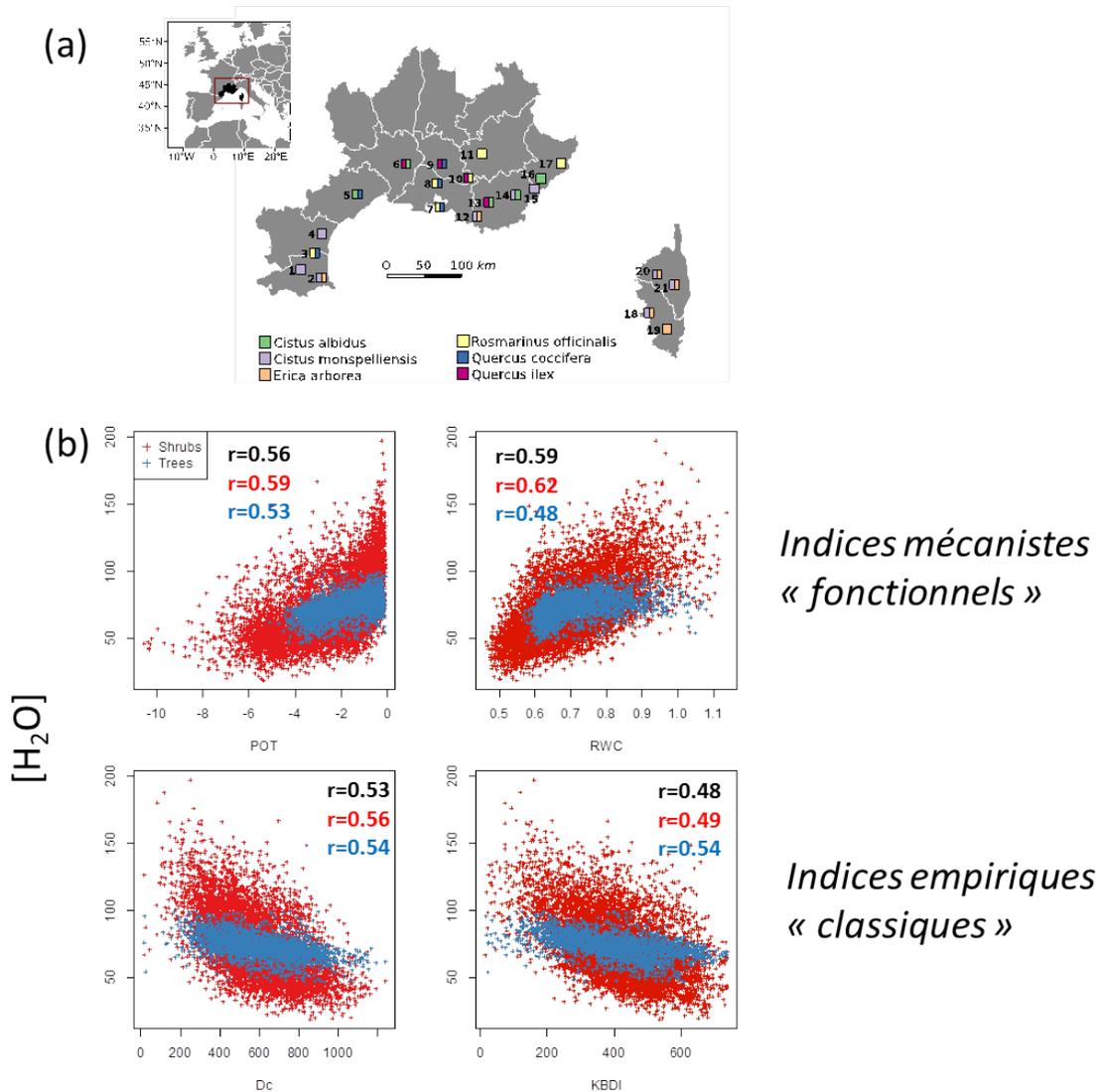
La teneur en eau de la végétation est une variable qui peut être déterminante dans l'éclosion et la propagation des feux. Cette variable évolue saisonnièrement avec le climat et différemment selon les espèces, et peut atteindre des seuils critiques d'inflammabilité mesurables au laboratoire (Valette, 1993). Jusqu'à présent, la communauté scientifique travaillant sur les feux de forêt simule cette variable à partir de relations empiriques (e.g. Van Wagner, 1987 ; Castro et al., 2003). Notre objectif est de prédire la teneur en eau de la végétation en nous basant sur la modélisation mécaniste du bilan hydrique que nous pensons plus performante et plus généralisable que les approches empiriques classiques. Nous avons utilisé des modèles basés sur les processus tel que le modèle CASTANEA, des techniques de descente d'échelle du climat (résolution de l'ordre de 100 m) prenant en compte l'effet du relief, sur différents sites pour lesquels nous possédons des données de teneur en eau. Ces données proviennent des campagnes de mesure réalisées par l'ONF chaque été depuis 1996 dans le cadre du réseau hydrique (<http://www.reseau-hydrique.org/>) sur plusieurs sites et pour différentes espèces méditerranéennes (Figure 7a). Dans une première phase, les propriétés du sol ont été maintenues constantes dans nos simulations, quel que soit le site, à la valeur moyenne des textures rencontrées dans les sols karstiques méditerranéens (Ruffault et al., 2013). Le modèle a été paramétré pour deux groupes fonctionnels différents : les arbres caractérisés par un enracinement profond et les arbustes caractérisés par un enracinement superficiel (Vilagrosa et al., 2014).

Nos résultats préliminaires indiquent que les indices mécanistes sont légèrement plus performants que les indices empiriques, en particulier pour les arbustes, mais aussi lorsque tous les groupes fonctionnels sont confondus (Figure 7b). Il est possible que les indices empiriques présentent des coefficients de corrélation légèrement inférieurs, car ils ont été développés et calibrés pour des arbres, dans des zones tempérées et boréales d'Amérique du Nord, où les niveaux de sécheresse sont probablement inférieurs à ceux rencontrés pour des arbustes du bassin méditerranéen.

Nous pensons que nos résultats pourront être améliorés en tenant mieux compte des variations interspécifiques, ce qui implique l'acquisition de paramètres spécifiques de fonctionnement, et des variations de la texture du sol en nous appuyant sur les bases de données élaborées par l'IFN ou l'INRA.

Les changements de relations entre les espèces ou les groupes fonctionnels sont vraisemblablement liés aux stratégies physiologiques d'utilisation de l'eau des espèces (Vilagrosa et al., 2014). Dans la

continuité de ce travail nous développons un modèle de transport hydrique plus détaillé permettant de représenter les différentes stratégies d'utilisation de l'eau. Ce modèle sera couplé au modèle CASTANEA, ce qui permettra d'affiner nos prédictions et d'estimer les probabilités de mortalité des espèces en réponse à des sécheresses extrêmes.

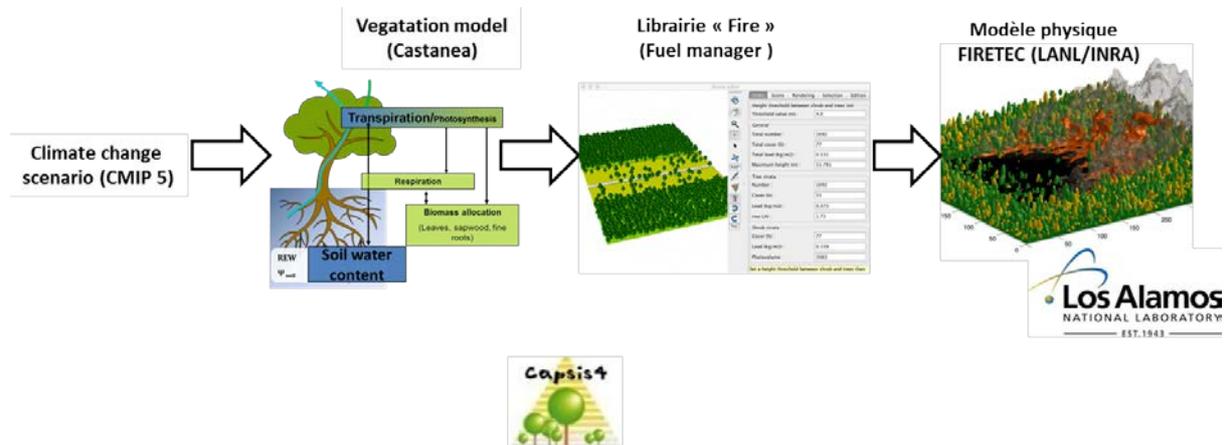


**Figure 7:** (a) sites et espèces retenus pour l'analyse (b) relations entre la teneur en eau mesurée sur le terrain et des indicateurs de sécheresse (tous les sites ont été regroupés et les espèces séparées en deux types fonctionnels). POT est le potentiel hydrique du sol (MPa); RWC est le contenu en eau relatif du sol, DC est le *Drought Code* (Indice de sécheresse de l'IFM) et KBDI est le *Kitch-Byram Drought Index*. Les corrélations de *Pearson* (valeur absolue) sont indiquées pour les deux groupes fonctionnels et pour l'ensemble du jeu de données.

### 7.2 Interactions à long terme entre la structure de la végétation et le feu

A des échelles de temps longues (plusieurs années), l'augmentation attendue de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse pourra modifier la structure des peuplements forestiers. Ces changements se matérialisent par des diminutions de la surface foliaire du peuplement (Martin-StPaul et al., 2013), de sa productivité (Lempereur et al., 2015), ou par le dépérissement d'individus (Barbeta et al., 2013). De tels changements peuvent induire des comportements de feu différents et cette réponse au climat peut être modélisée par un couplage de modèles tels que CASTANEA et FIRETEC.

Afin d'anticiper les risques associés à ces changements structuraux, nous mettons en place une chaîne de modélisation entre CASTANEA et FIRETEC (Figure 8).



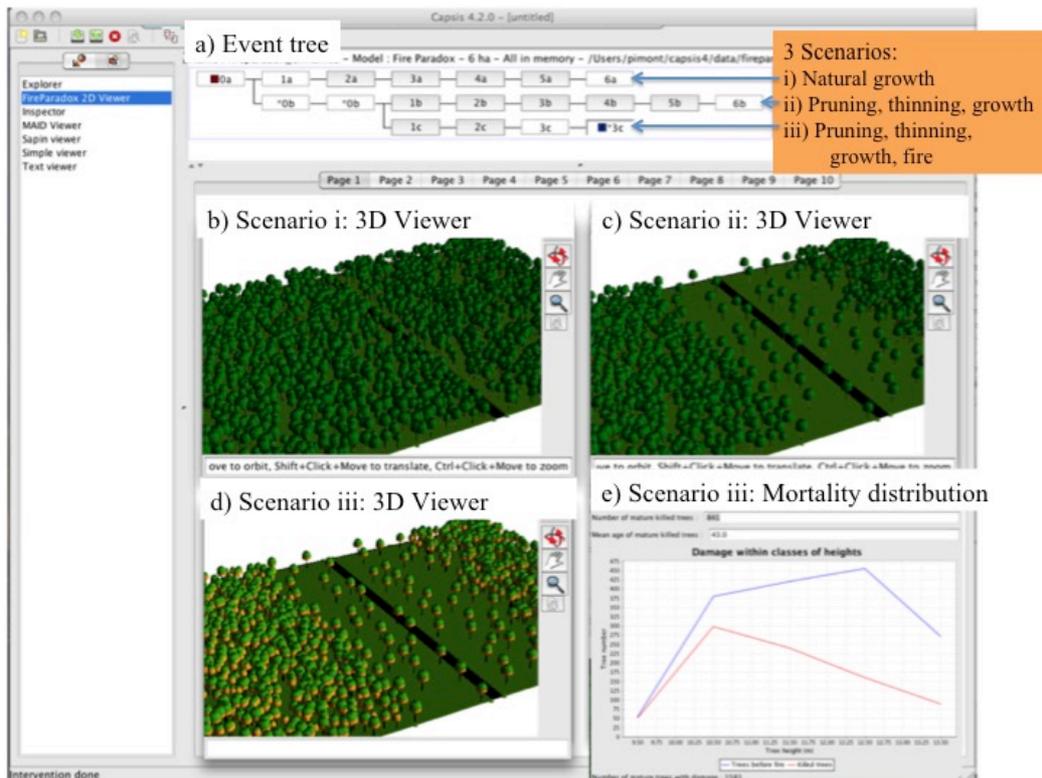
**Figure 8:** Chaîne de modélisation permettant d'évaluer les effets du changement climatique sur le risque d'incendie.

Il s'agit d'utiliser les sorties du modèle de végétation pour paramétrer le combustible dans le modèle physique. Cette chaîne de modélisation sera mise en œuvre dans la plateforme de modélisation CAPSIS<sup>1</sup> (Dufour-Kowalski et al., 2012). CAPSIS est un projet collaboratif libre, destiné à héberger une large catégorie de modèles forestiers. Cette plateforme fournit un certain nombre de fonctions collectives, d'outils de visualisation et de librairie partagée. FuelManager<sup>2</sup> est un module de cette plateforme destiné à paramétrer le combustible des modèles physiques 3D comme FIRETEC ou WFDS (Pimont et al., 2015). Il permet de simuler des végétations combustibles, de les faire évoluer dans le temps et de réaliser des traitements sylvicoles ou DFCI (Figure 9). Cette modélisation du combustible est réalisée à partir de modèles empiriques ajustés sur ces données réelles, mais contemporaines du combustible. Elle ne permet donc pas d'envisager l'évolution dans le temps dans le contexte du changement climatique.

Le modèle CASTANEA est implémenté dans CAPSIS, alors que les « objets » combustibles du FuelManager font partie d'une librairie (« Fire »). Nous envisageons donc d'utiliser CASTANEA pour paramétrer le combustible, via cette librairie (Figure 8). Ce travail permettra de simuler l'effet de différents scénarios de changement climatique sur l'évolution du combustible. Il s'agira d'une valorisation très intéressante de l'implémentation de modèles de natures différentes dans une plateforme unique sous forme de librairies partagées. Les résultats de cette modélisation seront ensuite utilisés pour paramétrer FIRETEC. Cette démarche permettra ainsi d'évaluer l'évolution du comportement du feu et de sa sévérité dans des faciès type de la région méditerranéenne. La démarche est aussi applicable à des forêts tempérées ou de montagne pour lesquelles on attend une augmentation du danger d'incendie liée au climat.

<sup>1</sup> <http://www.inra.fr/capsis>

<sup>2</sup> <http://capsis.cirad.fr/capsis/help/fireparadox>



**Figure 9:** Structures de végétation obtenues avec le module Fuel Manager de la plateforme CAPSIS en croissance "naturelle" (a), puis sous l'effet de traitements sylvicoles (c), puis après passage d'un feu (d). (e) distributions de hauteur des arbres avant feu (bleu) et de hauteur des arbres morts après feu (rouge).

### Références bibliographiques

- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Amatulli G., Camia A., San-Miguel-Ayans J., 2013. Estimating future burned areas under changing climate in the EU-Mediterranean countries. *Science of Total Environment* 450-451, 209-222.
- Barbeta A., Ogaya R., Peñuelas J., 2013. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global Change Biology* 19, 3133–3144. doi:10.1111/gcb.12269
- Berger C., 2015. Détermination de la sensibilité au changement climatique du Chêne pubescent en région PACA. Ecole Nationale Supérieure des Sciences Agronomiques de Bordeaux Aquitaine. Mémoire de fin d'études, 34 p + annexes.
- Bond W.J., Keeley J.E., 2005. Fire as a global "herbivore": the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 387-394.
- Bossert J.E., Linn R.R., Reisner J.M., Winterkamp J.L., Dennison P., Roberts D., 2000. Coupled atmosphere-fire behavior model sensitivity to spatial fuels characterization. In *Proceedings of the Third Symposium on Fire and Forest Meteorology*. pp 21-26
- Bradley M., 2002. This model can take the heat. *Science and Technology Review*. <http://www.lnl.gov/str/November02/Bradley.html> [Accessed 19 June 2015]
- Camia A., Amatulli G., 2009. Weather factors and fire danger in the Mediterranean. In: Chuvecio E. (Ed.). *Earth observations of wildland fires in Mediterranean ecosystems*. Berlin Heidelberg: Springer; 2009. pp 71-82.

- Cassagne N., Pimont F., Dupuy J-L., Linn R.R., Marrels A., Olivieri C, Rigolot E., 2011. Using a fire propagation model to assess the efficiency of prescribed burning in reducing the fire hazard. *Ecological Modelling* 222, 1502–1514.
- Castro F.X., Tudela A., Sebastià M.T., 2003. Modeling moisture content in shrubs to predict fire risk in Catalonia (Spain). *Agricultural Forest Meteorology* 116, 49–59.
- Ceccato P., Leblon B., Chuvieco E., Flasse S., Carlson J.D., 2003. Estimation of live fuel moisture content. In: Chuvieco E., (Ed.). *Wildland fire danger estimation and mapping. The role of remote sensing data*. Singapore: World Scientific Publishing. pp. 63–90.
- Chatry C., Le Quentrec M., Laurens D., Le Gallou J-Y., Lafitte J-J., Creuchet B., 2010. Rapport de la mission interministérielle 'Changement climatique et extension des zones sensibles aux feux de forêts. CGAER- CGEDD-IGA, juillet 2010. 89 p + annexes.
- Christensen J.H., Hewitson B., Busuioc A., Chen A., Gao X., Held I., Jones R., Kolli R.K., Kwon W.-T., Laprise R., Rueda V.M., Mearns L., Menendez C.G., Raisanen J., Rinke A., Sarr A., Whetton P., 2007. Regional climate projections. In: Solomon, S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L. (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp 847-940.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., de Coligny F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modeling. *Annals of Forest Sciences* 69 (2), 221-233.
- Dufrêne E., Davi H., Francois C., le Maire G., Le Dantec V., Granier A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* 185, 407–436.
- Dupuy J-L., Linn R.R., Konovalov V., Pimont F., Vega J.A., Jimenez E., 2011. Exploring coupled fire-atmosphere interactions downwind of wind-driven surface fires and their influence on backfiring using the HIGRAD-FIRETEC model. *International Journal of Wildland Fire* 20, 734-750.
- Dupuy J-L, Pimont F., Linn R.R., 2014. FIRETEC evaluation against the FireFlux experiment: preliminary results. In *Advances in Forest Fire Research* (Ed DX Viegas), Chapter 1 - Fire Behaviour and Modelling, pp 261-274. doi:10.14195/978-989-26-0884-6\_28.
- Giglio L., van der Werf G.R., Randerson J.T., Collatz G.J., Kasibhatla P., 2006. Global estimation of burned area using MODIS active fire observations. *Atmospheric Chemistry and Physics* 6, 957-974.
- Gill A.M., 1973. Effects of fire on Australia's natural vegetation. Annual report, CSIRO, Division of Plant Industry, Canberra, pp.41-46.
- Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.-T., Nabuurs G.-J., Zimmermann N.E., 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3, 203-207.
- Hanson C.E., Palutikof J.P., 2005. Final report of Modelling the Impacts of Climate extremes (MICE) Project. Project number: EVK2-CT-2001-00118.
- Hart S.J., Schoennagel T., Veblen T.T., Chapman T.B., 2015. Area burned in the western United States is unaffected by recent mountain pine beetle outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(14), 4375-4380.
- Hawkins E., Sutton R., 2009. The potential to narrow uncertainty in regional climate predictions. *Bulletin of the American Meteorological Society* 90, 1095-1107.
- Hernandez C., 2015. Wildfires in the Euro-Mediterranean region: links with meteorological processes. PhD Dissertation. Ecole Polytechnique, Université de Paris-Saclay, 97p.
- Hicke J.A., Johnson M.C., Hayes J.L., Presiler H.K., 2012. Effects of bark beetle-caused tree mortality on wildfire. *Forest Ecology and Management* 271, 81-90.
- Hoffman C.M., Canfield J., Linn R.R., Mell W., Sieg C.H., Pimont F., Ziegler J., 2015. Evaluating crown fire rate of spread predictions from physics-based models. *Fire Technology* doi:10.1007/s10694-015-0500-3

- Jenkins M.J., Hebertson E., Page W., Jorgensen C.A., 2008. Bark beetles, fuels, fires and implications for forest management in the Intermountain West. *Forest Ecology and Management* 254, 16-34.
- Keeley J.E., Bond W.J., Bradstock R.A., Pausas J.G., Rundel P.W., 2012. *Fire in Mediterranean ecosystems*. Cambridge University Press, New York. 515 p.
- Lempereur M., Martin-StPaul N.K., Damesin C., Joffre R., Ourcival J.-M., Rocheteau A., Rambal S., 2015. Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change. *New Phytologist* 207, 579–590. doi:10.1111/nph.13400
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolstrom M., Lexer M.J., Marchetti M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259, 698-709.
- Lindner M., Fitzgerald J.B., Zimmermann N.E., Reyer C., Delzon S., van der Maaten E., Schelhaas M.-J., Lasch P., Eggers J., van der Maaten-Theunissen M., Suckow F., Psomas A., Poulter B., Hanewinkel M., 2014. Climate change and European forests: what do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management. *Journal of Environmental Management* 146, 69-83.
- Linn R.R., Cunningham P., 2005. Numerical simulations of grass fires using a coupled atmosphere–fire model: basic fire behavior and dependence on wind speed. *Journal of Geophysical Research. D: Atmosphere*. (1984–2012): 110 (D13).
- Marino E., Dupuy J.-L., Pimont F., Guijarro M., Hernando C., Linn R.R., 2012. Fuel bulk density and fuel moisture content effects on fire rate of spread: a comparison between FIRETEC model predictions and experimental results in shrub fuels. *Journal of Fire Sciences* 30 (4), 277-299.
- Mell W., Jenkins M.A., Gould J., Cheney P., 2007. A physics-based approach to modelling grassland fires. *International Journal of Wildland Fire* 16, 1-22.
- Martin-Stpaul N.K., Limousin J.-M., Vogt-Schilb H., Rodríguez-Calcerrada J., Rambal S., Longepierre D., Misson L., 2013. The temporal response to drought in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology* 19, 2413–26. doi:10.1111/gcb.12215
- Moriondo M., Good P., Durao R., Bindi M., Giannakopoulos C., Corte-Real J., 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research* 31, 85-95.
- Moritz M.A., Parisien M.-A., Batllori E., Krawchuk M.A., Van Dorn J., Ganz D.J., Hayhoe K., 2012. Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere* 3(6), Article 49.
- Pausas J.G., Paula S., 2012. Fuel shapes the fire-climate relationship: evidence from Mediterranean ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1074-1082.
- Pausas J.G., Fernandez-Munoz S., 2012. Fire regimes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climate Change* 110, 215-226.
- Pellizzaro G., Cesaraccio C., Duce P., Ventura A., Zara P., 2007. Relationships between seasonal patterns of live fuel moisture and meteorological drought indices for Mediterranean shrubland species. *International Journal of Wildland Fire* 16, 232–41.
- Pimont F., Dupuy J.-L., Linn R.R., Dupont S., 2009. Validation of FIRETEC wind-flows over a canopy and a fuel-break. *International Journal of Wildland Fire* 18, 775–790.
- Pimont F., Dupuy J.-L., Linn R.R., Dupont S., 2011. Impact of tree canopy structure on wind-flows and fire propagation simulated with FIRETEC. *Annals of Forest Science* 68(3), 523-530.
- Pimont F., Dupuy J.-L., Linn R.R., 2012. Coupled slope and wind effects on fire spread with influences of fire size: a numerical study using FIRETEC. *International Journal of Wildland Fire* 21, 828-842.
- Pimont F., Dupuy J.-L., Linn R.R., 2014. Fire effects on the physical environment in the WUI using FIRETEC. In *Advances in Forest Fire Research* (Ed DX Viegas), Chapter 3 - Fire Management, 749-757. doi:10.14195/978-989-26-0884-6\_83.
- Pimont F., Rigolot E., Parsons R., de Coligny R., Dupuy J.-L., Dreyfus P., Linn R.R., 2015. Modeling fuels and fire effects in 3D: model description and applications. Submitted to *Environmental Modelling and Software*.

- Rogelj J., Meinshausen M., Knutti R., 2012. Global warming under old and new scenarios using IPCC climate sensitivity range estimates. *Nature Climate Change* 2, 248-253.
- Ruffault J., Martin-StPaul N.K., Rambal S., Mouillot F., 2013. Differential regional responses in drought length, intensity and timing to recent climate changes in a Mediterranean forested ecosystem. *Climatic Change* 117, 103-117.
- Schelhaas M-J., Nabuurs G-J., Schuck A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology* 9, 1620-1633.
- Scholze M., Knorr W., Arnell N.W., Prentice C., 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(35), 13116-13120
- Seidl R., Schelhaas M-J., Lexer M., 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology* 17, 2842-2852.
- Seidl R., Schelhaas M-J., Rammer W., Verek P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on storage. *Nature Climate Change* 4, 806-810.
- Simard M., Romme W.H., Griffin J.M., Turner M.G., 2011. Do mountain pine beetle outbreaks change the probability of active crown fire in lodgepole pine forests? *Ecological Monographs* 81(1), 3–24.
- Smith K., 2013. *Environmental Hazards. Assessing risks and reducing disasters*. 6th Edition. Routledge, 478 p.
- Thonicke K., Spessa A., Prentice I.C., Harrison S.P., Dong L., Carmona-Moreno C., 2010. The influence of vegetation, fire spread and fire behaviour on biomass burning and trace gas emissions: results from a process-based model. *Biogeosciences* 7, 1991–2011.
- Turner M.G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91(10), 2833–2849.
- Valette J-C., 1993. Flammability of Mediterranean Species: INRA's Methodology. INRA. Document interne PIF9328, 14 p.
- Van Wagner C.E., 1987. Development and structure of the Canadian Forest Fire Weather Index System. Canadian Forestry Service, Forestry Technical Report 35. Ottawa, Canada, 37 p.
- Viegas D.X., Pinol J., Viegas M.T., Ogaya R., 2001. Estimating live fine fuels moisture content using meteorologically-based indices. *International Journal of Wildland Fire* 10, 223-40.
- Vilagrosa A., Hernández E.I., Luis V.C., Cochard H., Pausas J.G., 2014. Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist* 201, 1277-1288. doi:10.1111/nph.12584
- Vose J.M., Peterson D.L., Patel-Weynand T., 2012. Effects of climatic variability and change on forest ecosystems: a comprehensive science synthesis for the US forest sector. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, General Technical Report PNW-GTR-870, December 2012, 265p.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL)

## **Modéliser le stockage de carbone à long terme d'une forêt mélangée en réponse au changement climatique : une approche par méta-modélisation.**

**Simioni G.<sup>1</sup>, Marie G.<sup>1,2</sup>, Huc R.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Ecologie des Forêts Méditerranéennes, INRA - URFM, Domaine Saint Paul, site Agroparc, F-84914, Avignon cedex 9.

<sup>2</sup> Ecologie, Systématique et Evolution (ESE), Bât. 360 et 362, Campus Orsay-Vallée, Voie de la faculté, F-91405 Orsay cedex

**Correspondance** : guillaume.simioni@avignon.inra.fr

### **Résumé**

Les modèles intégrant les processus physiologiques et biogéochimiques sont les plus adaptés pour prédire les effets du changement climatique sur le stockage de carbone. Mais leur complexité les rend inadaptés à des applications à des échelles larges. Ce problème est exacerbé dans le cas des forêts méditerranéennes, qui se présentent souvent sous forme de mélange d'espèces, ou de couverts hétérogènes, et qui sont donc plus difficiles à modéliser que des forêts mono-spécifiques uniformes.

Nous avons mis en œuvre une méthode de changement d'échelle qui consiste à créer un émulateur statistique d'un modèle, un méta-modèle, qui est beaucoup plus rapide tout en conservant le niveau de détail du modèle original. Nous avons ainsi pu méta-modéliser NOTG (Not Only Tree/Grass), un modèle de forêt spatialement explicite, auparavant limité à des simulations de quelques années. Grâce au méta-modèle, nous avons pu faire des simulations à l'échelle du siècle pour la forêt mélangée de Font-Blanche (Bouches-du-Rhône). Les résultats suggèrent que le changement climatique pourrait, malgré une baisse de la pluviométrie, stimuler la production et le stockage de carbone.

**Mots-clés** : Changement d'échelle, Climat méditerranéen, Cycle du carbone, Production, Sécheresse

### **Abstract: Modelling the long term carbon storage of a mixed forest under climate change: a meta-modelling approach.**

Models that describe physiological and biogeochemical processes are the most appropriate for predicting climate change impacts on forest carbon storage. However, their complexity prevents their application at large scales. This is particularly true in the case of Mediterranean forests, which are often composed of several tree species, or present an heterogeneous structure, both features being difficult to account for in models.

This paper describes an up-scaling approach based on the creation of a statistical emulator of a model, a meta-model, which runs much faster while maintaining the same level of details than the original model. We thus produced a meta-model of NOTG (Not Only Tree/Grass), a forest model limited to simulations of a few years. With the meta-model it was possible to run century scale simulations for the Font-Blanche forest (Bouches-du-Rhône, France). Results suggested that despite a decrease in rainfall, climate change could stimulate productivity and carbon storage.

**Keywords**: Carbon cycle, Drought, Font-Blanche, Mediterranean climate, Productivity, Up-scaling

## 1. Modéliser les effets des changements climatiques sur les forêts : problèmes d'échelles et solutions possibles

### 1.1 Spécificités des forêts méditerranéennes

Le biome méditerranéen représente actuellement 2% de la surface du globe, mais possède 20% de la biodiversité des plantes vasculaires (Cowling et al., 1996). De plus, la surface occupée par le biome méditerranéen pourrait s'agrandir considérablement dans le siècle prochain (Klausmeyer et Shaw, 2009). Il est très probable qu'au cours du XXI<sup>ème</sup> siècle, la température moyenne augmentera, et que les précipitations au printemps et en été diminueront en région méditerranéenne (Giorgi et Lionello, 2008). Mais quantifier la réponse au changement climatique des différents écosystèmes qui composent ce biome reste un défi (Reichstein et al., 2002).

Pour observer la réponse des forêts méditerranéennes à la diminution des précipitations, des expériences d'exclusion des pluies sont en cours sur plusieurs sites (Cinnirella et al., 2002 ; Martínez-Vilalta et al., 2003 ; Limousin et al., 2008). Les changements dans les processus physiologiques et écologiques des espèces permettent de comprendre la dynamique d'expansion des forêts méditerranéennes. De surcroît, ces connaissances permettent de quantifier plus précisément la nature et l'amplitude de la rétroaction biosphère/climat. Sur des forêts homogènes monospécifiques par exemple, on constate une réduction significative de la transpiration foliaire à long terme due à la réduction de la surface foliaire (Limousin et al., 2008) mais, pour observer une réponse à plus long terme de l'écosystème au changement climatique, ces expériences doivent être menées sur des dizaines d'années. En parallèle, des études de modélisation sur le climat futur ont permis de mettre en évidence une diminution de la production nette de l'écosystème méditerranéen (Davi et al., 2006 ; Reichstein et al., 2002). Des sécheresses plus sévères peuvent également entraîner une diminution de la respiration de l'écosystème et de la production primaire nette.

Cependant, ces conclusions concernent essentiellement des forêts homogènes. Or, il est possible que les effets du changement climatique sur des forêts hétérogènes soient différents. Par exemple, dans des forêts mélangées de pins et de chênes, l'exploitation de l'eau de différents horizons du sol par chacune des espèces permettrait une augmentation de la productivité de l'ordre de 50% par rapport à des peuplements purs (Jucker et al., 2014). Toutefois, ces effets semblent limités lorsque les fortes sécheresses diminuent l'asymétrie de la compétition (Jucker et al., 2014), ainsi que dans des zones à faible réserve utile du sol, où l'exploitation d'horizons profonds est limitée (Grossiord et al., 2014). Par ailleurs, les forêts méditerranéennes présentent fréquemment une structure spatiale hétérogène. Or, il a été montré que la structure spatiale peut influencer la compétition pour la lumière et l'eau (Simioni et al., 2003). Cela a été confirmé par des travaux de simulations dans la forêt de Font-Blanche, dans le sud-est de la France (Simioni et al., 2013, 2015). Ces caractéristiques compliquent notablement l'étude des effets des changements climatiques sur les forêts méditerranéennes, car soit les outils de simulations ne les incorporent pas, soit ces outils nécessitent des temps de calculs qui les limitent à des prédictions à court terme.

### 1.2 Contradiction entre précision et échelle d'application

Les modèles mécanistes sont des outils essentiels pour étudier la réponse des écosystèmes au changement climatique ou d'utilisation des sols, aux événements climatiques extrêmes, ou aux perturbations. Ces modèles permettent de prendre en compte les interactions et rétroactions inhérentes aux processus écologiques. Cependant, leur complexité a une contrepartie en termes de temps de calcul et de mémoire informatique. Il y a donc un antagonisme entre le niveau de détail requis pour représenter les processus écologiques (organismes, populations, espèces, ...) et les limites des moyens informatiques lorsqu'on cherche à faire des simulations sur de grandes surfaces ou pour de longues périodes. De plus, la plupart des mesures sur les écosystèmes sont faites à des échelles fines (plante, parcelle, sol), rendant difficile le paramétrage et l'évaluation des modèles à échelles larges (Coutts et

Yokomizo, 2014). Ainsi, tenir compte des processus fins à de larges échelles représente un défi majeur en écologie.

Différentes stratégies ont été tentées pour translater une information d'une échelle fine à une échelle plus large. Celle dite de la « force brute » consiste à profiter de l'augmentation de la puissance des ordinateurs pour étendre le champ d'application d'un modèle. Cela permet de repousser les limites, mais sans toutefois résoudre le fond du problème. Dériver un modèle agrégé à partir d'un modèle complexe est une approche intéressante, en s'appuyant sur des équations différentielles (Auger et al., 2000 ; Tiejn et Huth, 2006) ou sur la simplification (Boulain et al., 2007). Le modèle agrégé sera plus efficace informatiquement, mais cela se fera au prix d'une moindre résolution ou d'une perte de détail dans la description des processus (Moorcroft et al., 2001 ; Urban, 2005 ; Lischke et al., 2007). Cette dégradation lors du changement d'échelle risque de compromettre la pertinence du modèle agrégé.

Pour changer d'échelle sans pénaliser le niveau de détails, il est nécessaire d'augmenter l'efficacité informatique d'un modèle. Une solution consiste à construire un émulateur statistique d'un modèle, qu'on dénomme méta-modèle.

### 1.3 Changer d'échelle grâce à la méta-modélisation

Dans la littérature, on trouve plusieurs définitions du terme méta-modèle. Pour Urban et al. (1999) et Moorcroft et al. (2001), cela recouvre n'importe quel modèle construit à partir d'un autre modèle, alors que pour Kleijnen (1975) et Simpson et al. (2001), il ne peut s'agir que d'un émulateur statistique. Dans cet article, nous utiliserons la deuxième définition, qui peut s'écrire sous la forme  $g(x) \approx f(x) = y$ , où  $g(x)$  est l'approximation statistique des données de sortie du modèle  $f(x) = y$ , et qui utilise les mêmes données d'entrée  $x$ . *Stricto sensu*, un méta-modèle ne décrit pas les relations causales du modèle d'origine, mais les émule. Sa précision est donc avant tout déterminée par les données utilisées pour le construire.

Le recours aux méta-modèles est courant en ingénierie, et différentes méthodes ont été proposées (Barton, 1994 ; Simpson et al., 2001) et comparées (Pineros Garcet et al., 2006). Les méta-modèles ne sont pas utiles qu'au changement d'échelles, mais dès qu'il y a avantage à pouvoir faire plus de simulations pour comprendre le comportement d'un modèle (Friedman, 1984 ; Chen et al., 2011), optimiser la paramétrage (Barton, 2009), ou faire de l'analyse de sensibilité (Busby, 2009). Cependant, les méta-modèles restent peu utilisés en écologie (voir tout de même Britz et Leip, 2009 ; Kwon et Hudson, 2010 ; Villa-Vialaneix et al., 2012 ; Luo et al., 2013).

Cet article décrit une méthode de méta-modélisation adaptée aux écologues, ainsi que son application pour fournir des prédictions à l'échelle du siècle des effets de différents scénarios climatiques sur la production et le stockage de carbone d'une forêt mélangée méditerranéenne. La méthode elle-même a été présentée en détails dans Marie et Simioni (2014). Elle ne se limite pas à notre cas d'étude, mais est transposable à d'autres types de modèles en écologie. Elle consiste en cinq étapes (Tableau 1).

La première consiste à définir si c'est le modèle entier qu'il convient de méta-modéliser, ou seulement une partie ; la seconde à optimiser le nombre d'entrées et sorties pour le méta-modèle afin d'éviter de possibles redondances et en fonction du niveau de généralité recherché ; la troisième à mettre en place un plan de simulations pour créer le jeu de données qui servira à construire le méta-modèle ; la quatrième à construire plusieurs méta-modèles en utilisant différentes approches, et choisir le meilleur ; et la cinquième à tester le méta-modèle sélectionné.

Nous avons appliqué cette méthode au modèle NOTG (Simioni et al., 2015). C'est un modèle spécifiquement développé pour tenir compte de la structure spatiale de la végétation et qui est donc particulièrement pertinent pour des forêts multi-spécifiques ou dont la structure spatiale est hétérogène. NOTG est particulièrement exigeant en ressources informatiques et n'est à l'origine pas adapté pour faire des simulations couvrant des périodes de plus de cinq ans.

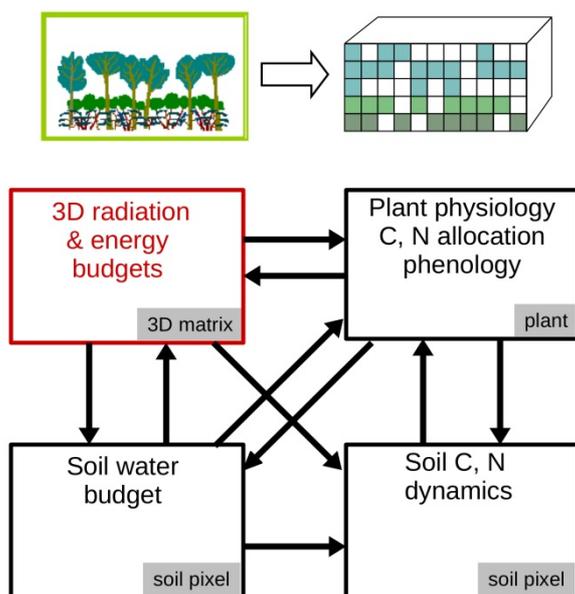
**Tableau 1** : Etapes pour la construction d'un méta-modèle. A chaque étape correspondent différentes options à choisir en fonction du type de modèle et de l'objectif recherché. Les données d'entrée peuvent être des paramètres ou des variables d'état, de forçage, ou d'initialisation. Les relations entrées/sorties (E/S) se réfèrent au type de relation (linéaire, monotonique, non linéaire, niveau d'interaction etc).

Etapes	Options	Critères
1. Définition d'une stratégie	Globale Fragmentée Locale	Structure du modèle Profil du besoin informatique
2. Identification des E/S	Exhaustives Sélectives Agrégées	Domaine d'utilisation visé Précision recherchée
3. Création d'un jeu de données	Complet Factoriel « Space filling »	Nombre d'entrées Temps de calcul du modèle
4. Calibration de(s) méta-modèle(s)	Linéaire Polynomial Réseau de neurones	Temps de calcul du méta-modèle Précision recherchée type de relations E/S
5. Test de(s) méta-modèle(s)	Global Multi-échelle	Erreur de propagation Précision recherchée Nombre de sorties

## 2. Méta-modélisation du modèle NOTG

### 2.1 Le modèle NOTG

Inspiré du modèle TREEGRASS (Simioni et al., 2000), initialement conçu pour étudier l'importance de la structure spatiale de la végétation sur les flux de carbone et d'eau (Simioni et al., 2003), NOTG est un modèle mécaniste 3D et individu-centré. Il prend en compte l'ensemble des processus biophysiques impliqués dans les cycles du carbone et de l'eau (transfert radiatif, photosynthèse, transpiration, allocation du carbone entre les différents compartiments de l'arbre, stress hydrique, phénologie, décomposition de la matière organique...), avec un pas de temps journalier, pour des périodes de une à quelques années. La Figure 1 résume les grandes catégories de processus pris en compte.



**Figure 1** : Représentation spatiale de la végétation et catégories de processus pris en compte dans le modèle NOTG. Chaque arbre est représenté dans une matrice tridimensionnelle composée de voxels de feuillage ou de sol. Différents processus sont modélisés à l'échelle de chaque voxel de feuillage ou de sol, ou de l'arbre. Les flèches indiquent des interactions ou des flux de matière entre ces processus. En rouge est indiquée la partie du modèle qui a été méta-modélisée.

Ce modèle est particulièrement pertinent dans le cas de forêts pluri-spécifiques et/ou spatialement hétérogènes, et peut donc couvrir la diversité des typologies forestières méditerranéennes. NOTG a permis de montrer l'importance de la structure spatiale sur la compétition entre arbres pour la lumière et l'eau dans la forêt mélangée de Font-Blanche (Simioni et al., 2013, 2015). Il est codé en C++. Une simulation sur une parcelle de 25 x 25 mètres, pour une période de cinq ans, nécessite environ 12h de temps de calcul.

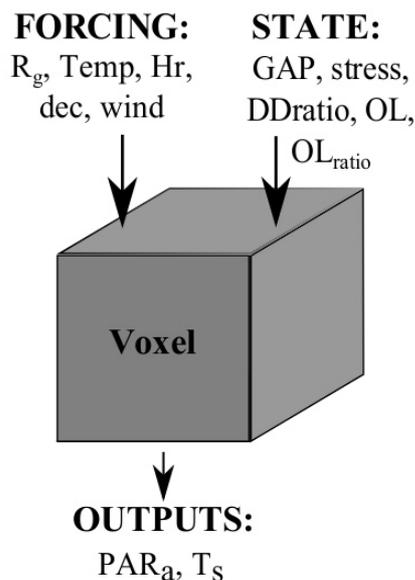
## 2.2 Le site expérimental de Font-Blanche

NOTG a été paramétré pour la forêt de Font-Blanche (5°40'45" E/43°14'27" N, 420 m d'altitude, 625 mm de précipitations annuelles moyennes). Il s'agit d'une forêt Méditerranéenne typique composée d'une strate supérieure de pins d'Alep atteignant 13 m, d'une strate intermédiaire de chênes verts atteignant 6 m, et d'une strate de sous-bois. Les deux espèces dominantes présentent de fortes différences (feuillus/conifères, réponse à la sécheresse...). De plus, chaque strate présente des trouées, permettant à la lumière d'atteindre les strates inférieures. Un dispositif expérimental y a été installé, et les premières mesures ont commencé en 2007. Les principales mesures incluent météorologie, eddy covariance (échange net de CO<sub>2</sub> et d'eau entre la forêt et l'atmosphère), flux de sève, croissance, indice foliaire, potentiels hydriques foliaires, chutes de litière, respiration du sol, et humidité du sol. Par ailleurs, des traitements d'exclusion de pluie et d'irrigation y ont cours. Le site expérimental de Font-Blanche fait partie des réseaux ICOS (Integrated Carbon Observation System), et SOERE F-ORE-T (Système d'Observation et d'Expérimentation sur le long terme pour la Recherche en Environnement).

## 2.3 Construction des méta-modèles

Dans NOTG, 98 % du temps de calcul est consacré à la simulation de l'absorption du rayonnement par le feuillage et du bilan d'énergie (comment le rayonnement absorbé est converti en transpiration, rayonnement thermique, ou chaleur). Nous avons donc choisi de ne méta-modéliser que cette partie (option « stratégie locale » dans l'étape 1), indiquée en rouge dans la Figure 2. Méta-modéliser l'ensemble du modèle représenterait un travail beaucoup plus conséquent, pour un gain marginal.

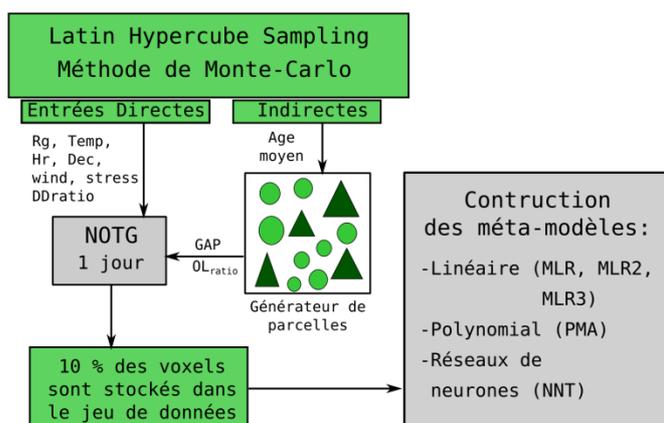
Le travail de méta-modélisation s'est donc focalisé, pour chaque voxel (contraction de « volume » et « pixel », soit un pixel en trois dimensions) de feuillage, sur le calcul du rayonnement absorbé, et de la température de surface des feuilles. Les variables d'entrée et sortie (étape 2) dans ces calculs sont résumées dans la Figure 2.



**Figure 2 :** Variables d'entrées et de sorties entre lesquelles on cherchera des relations. Les variables de sorties sont le rayonnement absorbé ( $PAR_a$ ) et la température de surface des feuilles ou du sol ( $T_s$ ). Les variables d'entrée sont le rayonnement incident ( $R_g$ ), la température (Temp) et l'humidité (Hr) de l'air, la position du soleil (dec), la vitesse du vent (wind), l'indice de trouée (GAP), le stress hydrique de l'arbre (stress), et le ratio des rayonnements diffus et direct (défini par OL et  $OL_{ratio}$ ).

En plus de ces variables, il faut tenir compte de l'espèce. Par exemple, les feuilles de chêne n'absorbent pas la lumière de la même manière que les aiguilles de pin. Il faudra donc construire des méta-modèles pour chaque espèce, ainsi que pour la température de surface du sol.

Une fois ces variables d'entrée et sorties définies, l'étape suivante (étape 3) consiste à obtenir un jeu de données permettant de rechercher des relations entre ces entrées et sorties. Pour cela, nous avons utilisé un plan de simulations en hypercubes latins (LHS), qui permet de couvrir les gammes de valeurs des variables d'entrée avec un nombre de simulations bien moindre qu'un plan complet (Helton et Davis, 2003). Le principe de ce plan de simulations est indiqué en Figure 3. Il fait appel à un générateur de parcelles virtuelles de 15 x 15 m, grâce auquel on peut tenir compte d'une large gamme de structure du couvert. Chacune des 100 simulations d'une journée correspond à une parcelle différente, ainsi qu'à différentes valeurs de variables d'entrée. Les valeurs sont tirées dans une distribution uniforme, exponentielle, ou beta, selon chaque variable.



**Figure 3** : Plan de simulations en hypercubes latins pour obtenir le jeu de données nécessaire à la construction des méta-modèles. L'âge moyen du peuplement est un paramètre utilisé pour générer des parcelles virtuelles.

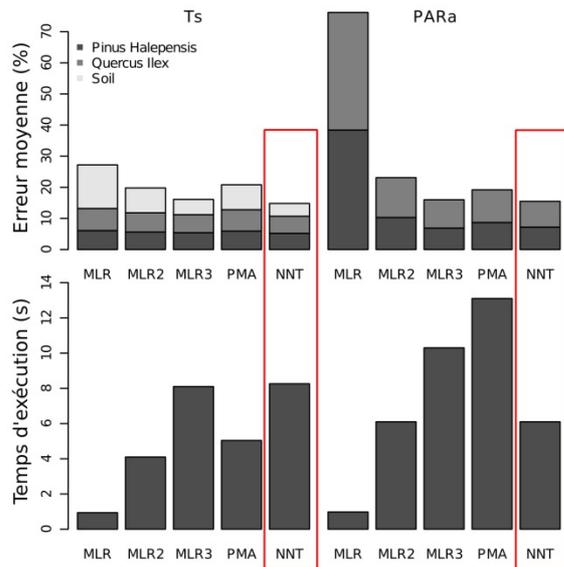
Du fait du nombre très important de données issues de ces 100 simulations, seuls 10 % des voxels furent retenus aléatoirement. Cela représente un total d'environ 12000 voxels, un échantillon suffisamment large pour couvrir la gamme de variabilité des entrées/sorties, tout en permettant de réduire la quantité de calculs pour construire les méta-modèles. Pour cette construction (étape 4), différentes méthodes statistiques peuvent être utilisées. Les régressions linéaires permettent d'étudier la nature des relations entrées/sorties, mais peuvent être inadaptées dans le cas de relations complexes (Simpson et al., 2001). A l'opposé, les réseaux de neurones peuvent donner de bons résultats dans le cas de relations complexes, mais produisent des boîtes noires difficiles à interpréter. En nous basant sur Villa-Vialaneix et al. (2012), nous avons comparé trois méthodes : les régressions linéaires multivariées sans (MLR) ou avec deux (MLR2) ou trois (MLR3) degrés d'interactions, les régressions polynomiales (PMA), et les réseaux de neurones (NNT).

Des méta-modèles ont été construits pour chaque sortie, pour chaque type de surface (pin, chêne, sol), et pour chaque méthode (MLR, MLR2, MLR3, PMA, NNT), avec le logiciel R (R Development Core Team, 2008). Le package « popspline » a été utilisé pour les régressions polynomiales. La fonction « pcaNNet » du package « Caret » a été utilisée pour les réseaux de neurones.

#### 2.4 Sélection et tests des méta-modèles

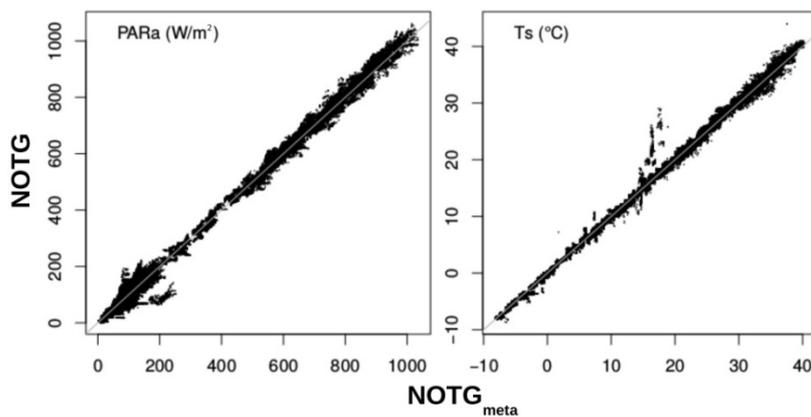
Pour sélectionner les meilleurs méta-modèles, un deuxième LHS a été utilisé. Les réseaux de neurones et les régressions multilinéaires MLR3 donnèrent les meilleurs résultats en termes de précision (Figure 4). Les méta-modèles obtenus par réseaux de neurones affichent néanmoins des temps d'exécution plus courts et ont donc été sélectionnés. Les fonctions R correspondantes aux méta-modèles sélectionnés ont été intégrées comme une option de simulation dans NOTG, en utilisant la librairie C++

« Rinside ». Dans la suite du texte, lorsque NOTG est utilisé avec cette option, il sera dénommé « NOTG<sub>meta</sub> ».



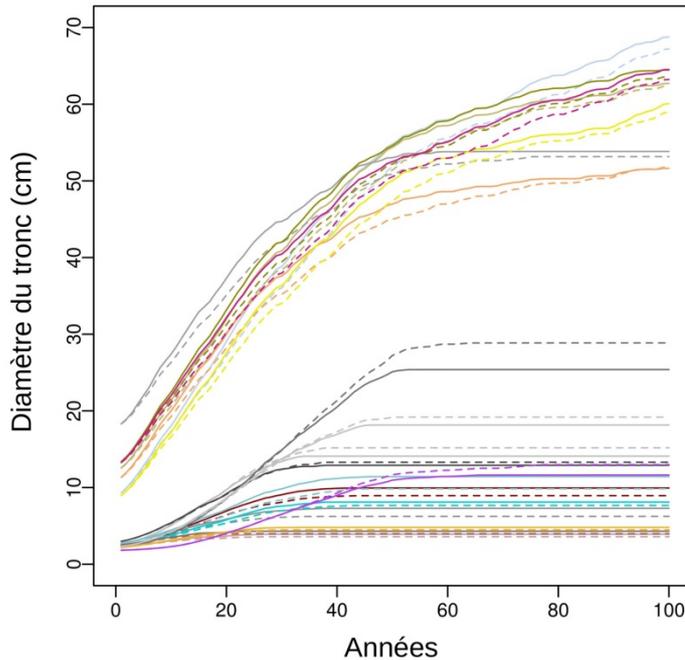
**Figure 4** : Erreurs de prédiction et temps d'exécution des méta-modèles construits suivant des régression linéaires multivariées avec différents degrés d'interaction (MLR, MLR2 et MLR3), des régressions polynomiales (PMA,) et des réseaux de neurones (NNT). En rouge apparaissent les méta-modèles sélectionnés.

Lors de tout changement d'échelle, il est important d'évaluer la propagation d'erreur qui pourrait résulter de l'utilisation d'un méta-modèle. Les effets mémoire sont courants en écologie : par exemple, une erreur de l'absorption de la lumière peut entraîner une erreur de la production de feuilles, qui amplifiera encore l'erreur d'absorption de lumière par la suite. Il convient donc de vérifier si de petites erreurs en début de simulation ne risquent pas de produire des écarts importants par la suite, et de mettre à jour les limites d'utilisation d'un méta-modèle (étape 5). Nous avons donc examiné la fidélité des sorties de NOTG<sub>meta</sub> par rapport à NOTG à différents niveaux d'organisation (voxel, arbre, forêt), et différentes échelles de temps (jour, année, et jusqu'à plusieurs décennies). L'analyse d'erreur s'est basée sur des simulations d'un jour, de 50 ans et de 100 ans.



**Figure 5** : Précision des prédictions du rayonnement absorbé (PARa) et de la température de surface (Ts) à l'échelle des voxels par les méta-modèles construits par réseau de neurones, pins et chênes confondus. Chaque point représente un voxel d'une simulation d'un jour. La droite 1:1 est représentée en gris.

Cette analyse a montré que la précision de NOTG<sub>meta</sub> était élevée à excellente (Figure 5) en fonction de de l'échelle et de la variable considérée. A l'échelle de plusieurs décennies, l'erreur moyenne de NOTG<sub>meta</sub> pour le diamètre des troncs était inférieure à +/- 5 % (Figure 6). Ces taux d'erreur sont comparables à ceux obtenus dans d'autres tentatives de changement d'échelle (Boulain et al., 2007 ; Seidl et al., 2012).



**Figure 6 :** Comparaison des diamètres de troncs prédits pour chaque arbre par NOTG (lignes en tireté) et NOTG<sub>meta</sub> (lignes pleines) pour une simulation d'un siècle. Chaque couleur correspond à un individu. Le groupe d'arbres de petits diamètres correspond aux chênes verts, l'autre groupe aux pins d'Alep.

Le gain en temps de calcul est important, NOTG<sub>meta</sub> étant plus de 60 fois plus rapide que NOTG. La méthode proposée a donc permis d'étendre le domaine d'application de NOTG sans sacrifier le niveau de précision dans la description des processus. Plus de détails sur cette méthode et sur les avantages et limites par rapport à d'autres approches de changement d'échelle sont fournis dans Marie et Simioni (2014).

### 3. Prédiction sur un siècle du bilan de carbone d'une forêt mélangée méditerranéenne

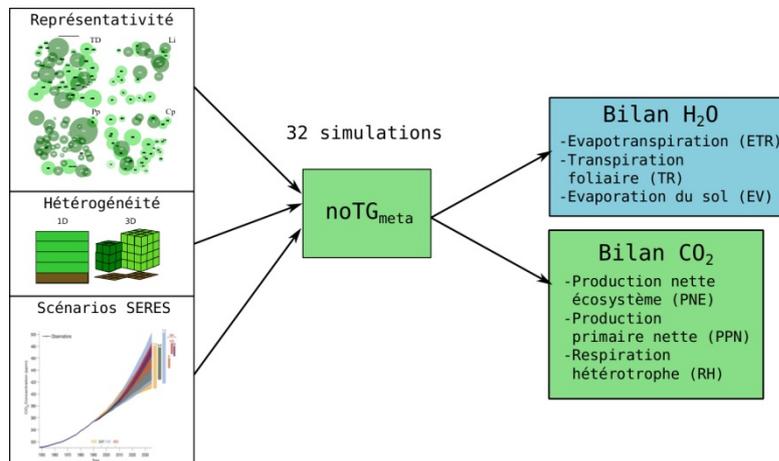
Pour comprendre les influences que pourraient exercer le climat, la composition, et la structure du couvert sur la productivité et le stockage de carbone, nous avons réalisé une analyse de sensibilité avec NOTG<sub>meta</sub>, en nous intéressant à deux facteurs : l'intensité du changement climatique, et la représentation spatiale de la canopée pour différentes placettes forestières.

#### 3.1 Détails des simulations

Quatre parcelles de 24 x 24 m ont été reconstituées à partir des données de cartographie et d'inventaire des arbres du site de Font-Blanche. Elles correspondent à différents ratios d'abondance entre pins d'Alep et chênes verts, et sont collectivement plus à même de représenter la forêt, qu'une seule parcelle, qui risquerait de ne pas être suffisamment représentative.

Quatre scénarios climatiques ont été utilisés : un scénario de référence (sans changement climatique), et trois scénarios de changement climatique correspondant aux scénarios B1, A1B, et A2 préconisés par le GIEC (Groupe Intergouvernemental d'Experts sur le Climat). Le fichier climatique du scénario de référence a été constitué à partir d'observations sur 19 ans faites à Font-Blanche et dans cinq stations météo situées à proximité. Les 100 années du fichier ont été tirées aléatoirement parmi les 19 disponibles, et la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique a été fixée à 369.5 ppm, ce qui correspond à la valeur mesurée en 2000, date de départ des simulations. Pour chaque scénario de changement climatique, les changements de température, d'humidité, de précipitation, et de CO<sub>2</sub>, tels que prédits par les modèles climatiques, ont été superposés au scénario de référence.

Afin de mettre en évidence l'importance de la structure spatiale de la végétation, les simulations ont été faites en utilisant la représentation tridimensionnelle (3D) ou non (1D). En 3D, chaque voxel mesure un mètre de long, un mètre de large et deux mètres de hauteur. En 1D, tous les arbres occupent un unique pixel de 24 x 24 m, mais la structure en strates verticales de deux mètres est conservée. Le plan de simulation est résumé dans la Figure 7. Au total, ce sont donc 32 simulations de 100 ans qui ont été réalisées.



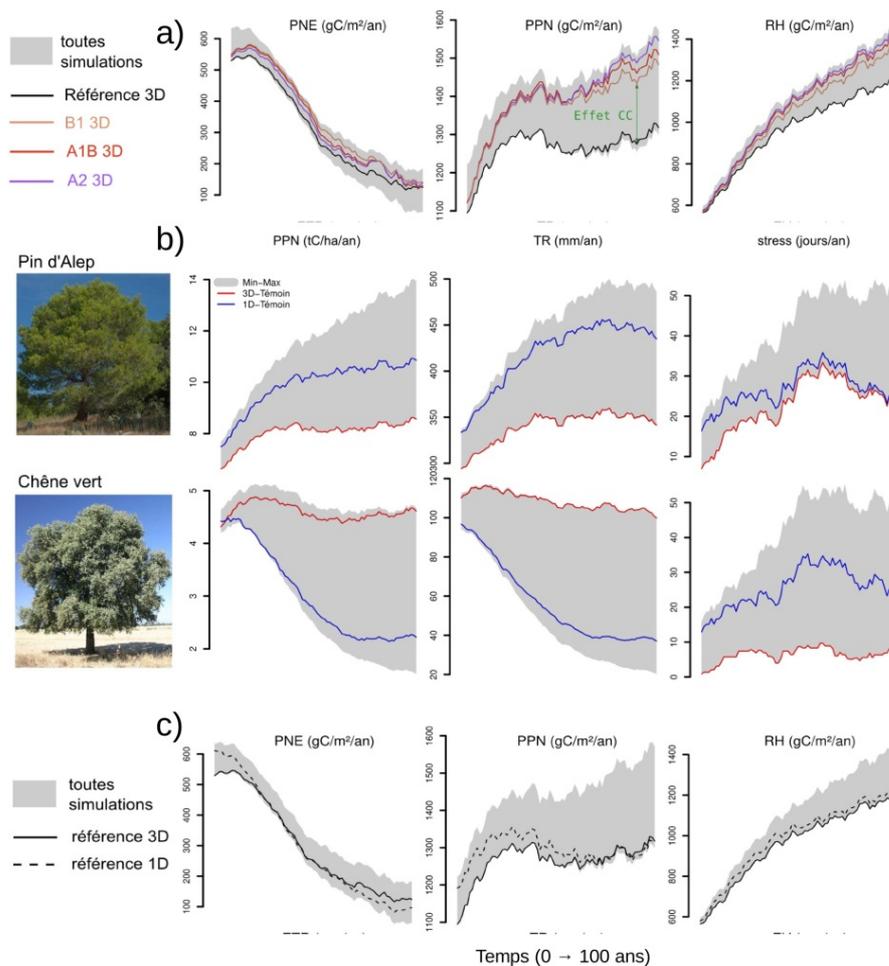
**Figure 7** : Plan de simulations pour estimer la réponse de la forêt de Font-Blanche au changement climatique en utilisant la version méta-modélisée de NOTG. Les facteurs pris en compte sont le type de parcelle, l'hétérogénéité spatiale du couvert, et les scénarios climatiques.

### 3.2 Effets du changement climatique et de la structure spatiale

La Figure 8 résume les principaux résultats de ces simulations. La production nette de l'écosystème (PNE, soit le stockage de carbone) diminue au cours du temps (Figure 8a), tous scénarios climatiques confondus. C'est un reflet de la maturation de la forêt qui, au départ des simulations est encore à un stade relativement jeune. En effet, la production primaire nette (PPN) augmente surtout au cours des premières décennies, et beaucoup moins ensuite. En revanche, la respiration hétérotrophe (RH) augmente tout au long des simulations. La différence entre PPN et RH, soit la PNE, se réduit donc avec le temps. Le changement climatique a un effet positif sur toutes ces variables, mais pas dans les mêmes proportions (Figure 8a). La PPN est plus stimulée que la RH, ce qui explique l'effet positif sur la PNE. Les simulations prédisent donc que le changement climatique aurait un effet positif sur le stockage de carbone de la forêt.

C'est dans la répartition de la PPN et de la transpiration (TR) entre chênes et pins qu'il y a le plus de variabilité, principalement due à la structure spatiale (Figure 8b). La PPN et la TR des pins sont plus élevées dans les simulations 1D que 3D, et c'est l'effet inverse pour la PPN et la TR des chênes. A l'échelle de la forêt, ces effets se compensent largement, et les différences entre simulations 1D et 3D sont plus modestes (Figure 8c).

Le nombre de jours où les arbres subissent un stress hydrique intense tend à augmenter avec le temps, sous l'effet de l'augmentation du couvert et de l'augmentation de la sécheresse dans le cas des scénarios avec changement climatique. La PPN des arbres augmente donc en dépit de l'augmentation du stress hydrique. Cela peut être le reflet de deux mécanismes. D'une part, l'allongement de la saison de croissance avec l'augmentation des températures, et d'autre part l'effet stimulant de l'augmentation du CO<sub>2</sub> sur la photosynthèse. Ce dernier effet a déjà été constaté par des observations (Keenan et al., 2013) et prédit lors de différents travaux de modélisation (Simioni et al., 2009 ; Qian et al., 2010).



**Figure 8** : Prédications sur un siècle (2000-2100) de a) l'effet du scénario climatique sur la production nette de l'écosystème (PNE), la production primaire nette (PPN), et la respiration hétérotrophe (RH) à l'échelle de la parcelle ; b) de l'effet de la structure spatiale sur la PPN, la transpiration (TR), et le nombre de jours de stress hydrique intense de chaque espèce ; et c) de l'effet de la structure spatiale sur la PNE, la PPN, et la RH à l'échelle de la parcelle. Les surfaces en gris représentent l'ensemble résultats des 32 simulations. Les courbes en a) représentent les moyennes des simulations 3D sous chaque scénario climatique (référence, B1, A1B, et A2). Les courbes en b) et c) représentent les moyennes des simulations 3D et 1D sous climat de référence.

Il convient néanmoins de rester prudent dans l'interprétation de ces résultats. Le modèle n'inclut pas la mortalité des arbres, qui pourrait résulter, lors de sécheresses intenses, de la cavitation dans les tissus du xylème, ou d'une diminution des réserves carbonées à la suite d'une baisse de la photosynthèse (McDowell et al., 2008). Par ailleurs, il est établi que la durée de vie maximale des pins d'Alep est de l'ordre de 160 ans (Prévosto, 2013). Or, la majorité des pins de la forêt de Font-Blanche, à partir desquels les simulations ont été initialisées ont environ 60 ans. Donc il est probable que les pins devraient avoir subi de la mortalité au cours des 100 ans de simulations.

### Conclusion : intérêt de la méta-modélisation

Avec ce travail, nous avons pu démontrer qu'il était possible d'utiliser la méta-modélisation dans un cas d'étude typique de la complexité des systèmes écologiques. Nous avons produit un méta-modèle fidèle au modèle original. Cela laisse présager de nombreuses applications dans le domaine de l'écologie.

Dans le contexte des forêts méditerranéennes, cela nous a permis d'estimer la réponse d'une forêt mélangée hétérogène à différents scénarios de changements climatiques, en tenant compte de caractéristiques très répandues en milieu méditerranéen : une structure spatiale hétérogène du couvert, et une coexistence entre plusieurs espèces. Cet effort doit être poursuivi, en particulier en intégrant les processus démographiques qui sont susceptibles de modifier la composition et la structure du couvert au cours du temps.

## Références bibliographiques

- Auger P., Charles S., Viala M., Poggiale J., 2000. Aggregation and emergence in ecological modelling: integration of ecological levels. *Ecological Modelling* 127, 11–20.
- Barton R.R., 1994. Metamodeling: a state of the art review. *Proceedings of the 26th conference on Winter simulation*, Society for Computer Simulation International, pp. 237–244.
- Barton R.R., 2009. Simulation optimization using metamodels. *Winter Simulation Conference*, pp. 230–238.
- Boulain N., Simioni G., Gignoux J., 2007. Changing scale in ecological modelling: a bottom up approach with an individual based vegetation model. *Ecological Modelling* 203, 257–269.
- Britz W., Leip A., 2009. Development of marginal emission factors for N losses from agricultural soils with the DNDC–CAPRI meta-model. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133, 267–279.
- Busby D., 2009. Hierarchical adaptive experimental design for Gaussian process emulators. *Reliability Engineering & System Safety* 94, 1183–1193.
- Chen T., Hadinoto K., Yan W., Ma Y., 2011. Efficient meta-modelling of complex process simulations with time–space-dependent outputs. *Computers & Chemical Engineering* 35, 502–509.
- Cinnirella S., Magnani F., Saracino A., Borghetti M., 2002. Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought. *Tree Physiology* 22, 21–30.
- Coutts S.R., Yokomizo H., 2014. Meta-models as a straightforward approach to the sensitivity analysis of complex models. *Population Ecology* 56, 7–19.
- Cowling R.M., Rundel P.W., Lamont B.B., Kalin Arroyo M., Arianoutsou M., 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 362–366.
- Davi H., Dufrêne E., Francois C., Le Maire G., Lousteau D., Bosc A., Rambal S., Granier A., Moors E., 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 141, 35–56.
- Friedman L.W., 1984. Establishing functional relationships in multiple response simulation: the multivariate general linear metamodel. *Proceedings of the 1984 Winter Simulation Conference*, pp. 285–289.
- Giorgi F., Lionello P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63, 90–104.
- Grossiord C., Granier A., Ratcliffe S., Bouriaud O., Bruelheide H., Češko E., Forrester D.I., Dawud S.M., Finér L., Pollastrini M., Scherer-Lorenzen M., Valladares F., Bonal D., Gessler A., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Science* 111, 14812–14815.
- Helton J., Davis F., 2003. Latin hypercube sampling and the propagation of uncertainty in analyses of complex systems. *Reliability Engineering & System Safety* 81, 23–69.
- Jucker T., Bouriaud O., Avacaritei D., Dănilă J., Duduman G., Valladares F., Coomes D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. *Journal of Ecology* 102, 1202–1213.

- Keenan T.F., Hollinger D.Y., Bohrer G., Dragoni D., Munger J.W., Schmid H.P., Richardson A.D., 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 499, 324-327.
- Klausmeyer K.R., Shaw M.R., 2009. Climate change, habitat loss, protected areas and the climate adaptation potential of species in Mediterranean ecosystems worldwide. *PLoS One* 4, e6392.
- Kleijnen J.P., 1975. A comment on Blanning's "metamodel for sensitivity analysis: the regression metamodel in simulation". *Interfaces* 5, 21-23.
- Kleijnen J., Sargent R., 2000. A methodology for fitting and validating meta-models in simulation. *European Journal of Operational Research* 120, 14-29.
- Kwon H.Y., Hudson R.J., 2010. Quantifying management-driven changes in organic matter turnover in an agricultural soil: an inverse modeling approach using historical data and a surrogate century-type model. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 2241-2253.
- Limousin J.-M., Rambal S., Ourcival J.-M., Joffre R., 2008. Modelling rainfall interception in a Mediterranean *Quercus ilex* ecosystem: Lesson from a throughfall exclusion experiment. *Journal of Hydrology* 357, 57-66.
- Lischke H., Löffler T.J., Thornton P.E., Zimmermann N.E., 2007. Model up-scaling in landscape research. In: Kienast F., Wildi O., Ghosh S. (Eds.). *A changing world - challenges for landscape research*, Springer Landscape Series vol. 8. Springer, Dordrecht, The Netherland, pp. 249-272.
- Luo Z., Wang E., Bryan B.A., King D., Zhao G., Pan X., Bende-Michl U., 2013. Meta-modeling soil organic carbon sequestration potential and its application at regional scale. *Ecological Applications* 23, 408-420.
- Marie G., Simioni G., 2014. Data from: Extending the use of ecological models without sacrificing details: a generic and parsimonious metamodeling approach. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 934-943.
- Martínez-Vilalta J., Mangirón M., Ogaya R., Sauret M., Serrano L., Peñuelas J., Piñol J., 2003. Sap flow of three co-occurring Mediterranean woody species under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiology* 23, 747-758.
- McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., Breashears D.D., Cobb N., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G., Yezzer E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719-739.
- Moorcroft P., Hurtt G., Pacala S., 2001. A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecological Monographs* 71, 557-585.
- Pineros Garcet J., Ordonez A., Roosen J., Vanclooster M., 2006. Metamodeling: theory, concepts and application to nitrate leaching modelling. *Ecological Modelling* 193, 629-644.
- Qian H., Joseph R., Zeng N., 2010. Enhanced terrestrial carbon uptake in the Northern High Latitudes in the 21st century from the Coupled Carbon Cycle Climate Model Intercomparison Project. *Global Change Biology* 16, 641-656.
- R Development Core Team, 2008. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reichstein M., Tenhunen J.D., Rouspard O., Ourcival J.-M., Rambal S., Miglietta F., Peressotti A., Pecchiari M., Tirone G., Valentini R., 2002. Severe drought effects on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8, 999-1017.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A., 2012. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. *Ecological Modelling* 231, 87-100.
- Simioni G., Le Roux X., Gignoux J., Sinoquet H., 2000. Treegrass: a 3D, process-based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. *Ecological Modelling* 131, 47-63.
- Simioni G., Durand-Gillmann M., Huc R., 2013. Asymmetric competition increases leaf inclination effect on light absorption in mixed canopies. *Annals of Forest Science* 70, 123-131.

Simioni G., Gignoux J., Le Roux X., 2003. Tree layer spatial structure can affect savanna production and water budget: Results of a 3D model. *Ecology* 84, 1879-1894.

Simioni G., Marie G., Huc R., 2015. Influence of vegetation spatial structure on growth and water fluxes of a mixed forest: results from the NOTG 3D model. *Ecological Modelling*, sous presse.

Simioni G., Ritson P., Kirschbaum M.U.F., McGrath J., Dumbrell I., Copeland B., 2009. The carbon budget of *Pinus radiata* plantations in south-western Australia under four climate change scenarios. *Tree Physiology* 29, 1081-1093.

Simpson T., Peplinski J., Koch P., Allen J., 2001. Metamodels for computer based engineering design: survey and recommendations. *Engineering with Computers* 17, 129–150.

Tietjen B., Huth A., 2006. Modelling dynamics of managed tropical rainforests - an aggregated approach. *Ecological Modelling* 199, 421–432.

Urban D., 2005. Modeling ecological processes across scales. *Ecology* 86, 1996-2006.

Urban D.L., Acevedo M.F., Garman S.L., 1999. Scaling fine-scale processes to large-scale patterns using models derived from models: meta-models. In: Mladenoff, D.J., Baker W.L. (Eds.) *Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp.70–98.

Villa-Vialaneix N., Follador M., Ratto M., Leip A., 2012. A comparison of eight metamodeling techniques for the simulation of N<sub>2</sub>O fluxes and n leaching from corn crops. *Environmental Modelling & Software* 34, 51–66.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique

Lefèvre F.<sup>1</sup>, Fady B.<sup>1</sup>, Jean F.<sup>1</sup>, Davi H.<sup>1</sup>, Pichot C.<sup>1</sup>, Oddou-Muratorio S.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR629, Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), site Agroparc, F-84914 Avignon

**Correspondance** : francois.lefevre@avignon.inra.fr

### Résumé

Les aléas liés au changement climatique ont non seulement des impacts à court-terme sur les arbres forestiers en place mais aussi à plus long-terme sur le potentiel évolutif des peuplements. Il existe une grande diversité génétique adaptative entre espèces forestières, entre origines géographiques d'une même espèce et au sein même de chaque peuplement. Par ailleurs, selon les caractères considérés, chaque arbre réagit plus ou moins fortement aux fluctuations climatiques. Les arbres, individuellement, et les forêts, globalement, ont donc un potentiel de réponse non négligeable à court-terme et à long-terme. Mais ce potentiel reste limité et ne permettra peut-être pas de répondre spontanément à tous les effets du changement climatique. En décrivant les processus d'adaptation et de plasticité phénotypique, ainsi que leurs interactions, nous proposons ici une approche dynamique de la caractérisation et de la gestion des « ressources génétiques ». Nous suggérons que cette approche dynamique basée sur les processus, intégrant court-terme et long-terme, est utile pour raisonner l'adaptation des forêts et des pratiques au changement climatique.

**Mots-clés**: Ressources génétiques, Risque, Evolution, Expérimentation, Modèle

### Abstract: Biological processes that trees can use to respond to climate change: adaptation and phenotypic plasticity

Climate change related hazards not only impact existing forest trees in the short-term but also impact the evolutionary potential of forest stands in the long-term. Forest trees show a huge adaptive genetic diversity not only among species, but also within species among populations of different geographic origins and among individual trees within each forest stand. Furthermore, the response of individual trees to climatic fluctuations varies depending on the traits considered. Thus, trees, individually, and forests, globally, have an inherent response potential to climate change both in the short-term and in the long-term. But this potential remains limited and might not be sufficient to ensure spontaneous persistence of the forests facing climate change. Based on a description of the processes of adaptation and phenotypic plasticity, as well as their interactions, we propose a dynamic approach for the characterization and the management of so-called "genetic resources". We argue that this dynamic and process-based approach, which integrates short-term and long-term issues, can help reason the adaptation of forests to climate change.

**Keywords**: Genetic resources, Risk, Evolution, Experimentation, Modelling

### Introduction

Du fait de la longévité des arbres forestiers, ce sont les aléas et les extrêmes, plus que l'évolution des tendances moyennes des variables climatiques, qui impacteront les forêts par leur intensité, leur fréquence et leurs interactions. Les impacts des aléas climatiques seront directs (tempêtes, sécheresse, inondations) ou liés à d'autres facteurs (incendies, parasites). Le changement climatique n'est pas

simplement la substitution d'un climat par un autre. Plus qu'un changement d'état, le changement climatique est un état de changement dans lequel la fréquence et l'intensité des aléas évoluent en continu tout au long de la durée de vie des arbres et des peuplements forestiers. Les réponses des arbres et des forêts à ces aléas, instantanés mais multiples, se feront dans la durée.

On peut distinguer les réponses à « court-terme », à l'échelle de l'année ou de quelques décennies qui conduisent à une modification du fonctionnement des forêts en place, des réponses à « long-terme », à l'échelle de la décennie ou du siècle, voire plus, qui conduisent à une évolution de la composition génétique des peuplements. Bien évidemment, les processus de réponse à court-terme conditionnent les processus à long-terme. Il peut également arriver que les réponses à court-terme obèrent l'avenir à long-terme. Ainsi, l'absence de régénération après de multiples passages d'incendies à forte fréquence peut conduire à la transformation d'un couvert forestier en une garrigue sans arbre ou presque, comme c'est souvent le cas en région méditerranéenne. Le gestionnaire forestier doit savoir que ses propres choix à court terme peuvent aussi avoir une incidence sur les réponses à long terme des peuplements forestiers. Ainsi, le recours à des matériels forestiers de reproduction ne résistant pas au froid lors d'opérations de reboisement en pin d'Alep dans le sud de la France dans les années 1975-1980 a conduit à des mortalités massives suite aux froids hivernaux intenses de l'hiver 1984-1985. Du fait de ces mêmes froids hivernaux intenses, des reboisements en pin maritime dans les Landes utilisant des matériels forestiers de reproduction portugais, sensibles au froid, ont conduit à des mortalités encore plus massives (30 000 ha) et des pertes économiques considérables.

L'adaptation et la plasticité phénotypique sont deux processus de réponse naturelle que les arbres et les forêts ont à leur disposition pour faire face au changement climatique. La réponse à court-terme des forêts s'appuiera sur la plasticité phénotypique et l'exploitation de la diversité adaptative existante alors que la réponse à long-terme reposera sur l'évolution génétique des caractères adaptatifs par sélection. Face à l'ampleur et à la rapidité du changement climatique, la plasticité phénotypique et le potentiel évolutif seront-ils suffisants ? Les processus adaptatifs seront-ils assez rapides ? Nous dressons ici un état des connaissances permettant d'apporter des éléments de réponse à ces deux questions.

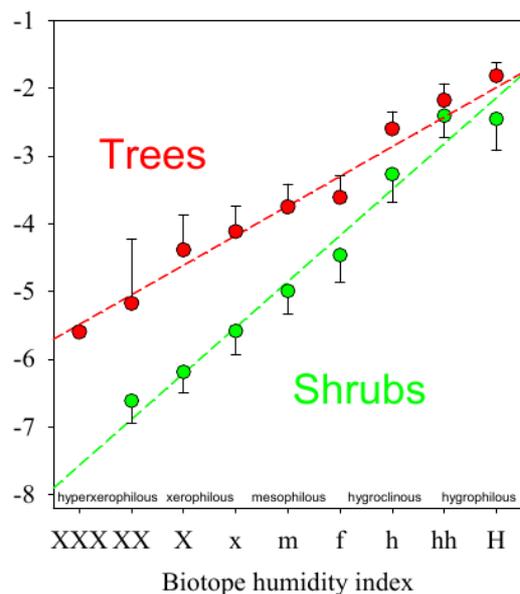
## 1. L'adaptation et la réponse à la sélection

On peut d'abord définir l'adaptation (au sens génétique du terme) comme un état, caractérisant la capacité des arbres à vivre et se reproduire dans un environnement donné : les forêts boréales, méditerranéennes, tropicales sont adaptées à leurs environnements respectifs. On utilise aussi le terme d'adaptation pour caractériser l'état d'un caractère : la modalité « précoce » du caractère « date de formation des bourgeons à la fin de la saison de végétation » est une adaptation au froid. Parce que l'environnement change, il est aussi intéressant de concevoir l'adaptation comme processus de réponse permettant à l'individu ou à la population de rester en adéquation avec les exigences écologiques de son environnement : processus de plasticité phénotypique au niveau d'un génotype (Miner et al, 2005), processus d'évolution génétique des caractères (y compris évolution de la plasticité) au niveau d'une population.

### *1.1 Une très grande diversité génétique inter- et intra-spécifique chez les arbres*

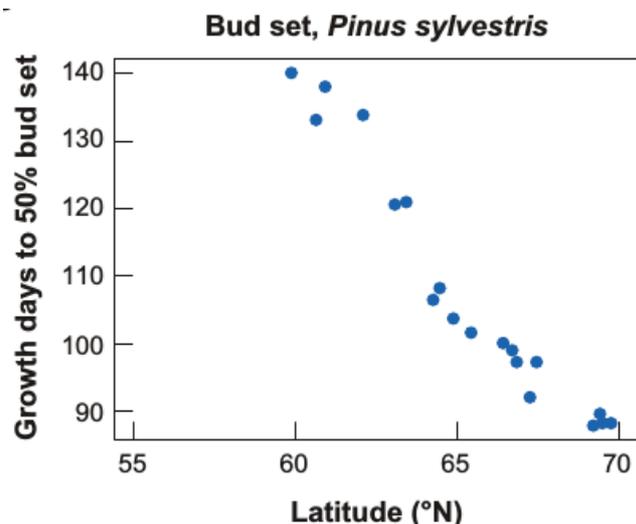
La diversité des adaptations est très grande chez les arbres. Comme chez tous les organismes vivants, cette diversité a une composante génétique et une composante environnementale (on verra au paragraphe 3 comment on peut les évaluer séparément). Le premier niveau de diversité génétique auquel on pense est celui des espèces. Ainsi, les espèces ligneuses de milieux secs ont en moyenne une plus grande résistance à la cavitation que les espèces venant d'habitats plus humides (Brendel et Cochard, 2011) (Figure 1). Néanmoins, au sein même du biome méditerranéen, il existe une grande

diversité de ce caractère entre espèces (Maherali et al. (2004) et voir Aussenac (2002) pour le cas particulier des sapins).



**Figure 1 :** Corrélation entre la vulnérabilité du xylème à la cavitation d'une certaine d'espèces ligneuses de la flore française, estimée par la pression du xylème provoquant 50 % de cavitation (P50, MPa), et l'index d'humidité de leur habitat, tiré de la Flore Forestière Française de Rameau. (D'après Brendel et Cochard, 2011).

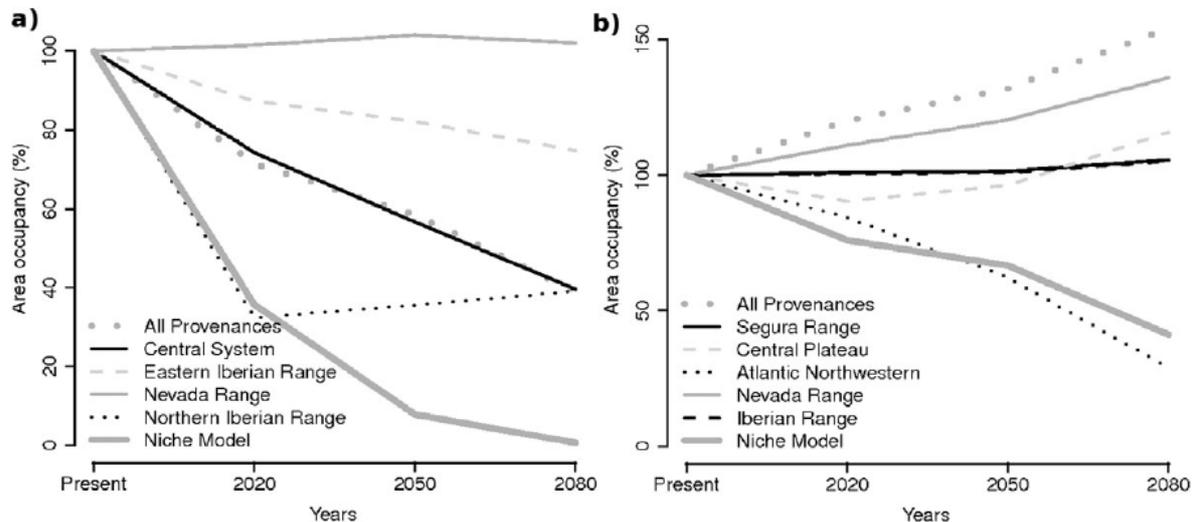
Bien que l'on ne puisse pas l'observer spontanément et directement en forêt, la diversité génétique adaptative au sein des espèces est aussi importante que la diversité entre espèces. Par exemple, si l'on considère des espèces à large aire de répartition, comme le pin sylvestre que l'on rencontre du cercle polaire (au nord) à l'Espagne (au sud), leurs populations présentent des adaptations locales marquées qui se traduisent par une corrélation entre les caractéristiques génétiques moyennes des populations et les caractéristiques environnementales de leur site d'origine : l'exemple de la corrélation entre phénologie d'arrêt de croissance et latitude d'origine des populations est particulièrement marquant (Figure 2).



**Figure 2 :** Corrélation entre la latitude d'origine de populations de pin sylvestre de Scandinavie et le nombre de jours de croissance avant formation de 50% des bourgeons en conditions contrôlées. (D'après Mikola, 1982).

Malgré l'existence d'une différenciation adaptative marquée entre populations à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce, attestant l'existence d'une adaptation locale pour de nombreux caractères adaptatifs importants pour la survie, la croissance et la reproduction des arbres, de nombreuses études montrent que pour ces caractères adaptatifs, la plus grande part de la diversité génétique se situe entre individus d'une même population (Alberto et al., 2013). Si notre œil peut aisément identifier différentes espèces en forêt, il est bien moins aisé de détecter cette diversité adaptative *in-situ* sans

expérimentation appropriée. Prendre en compte toutes les dimensions de la diversité génétique est néanmoins indispensable pour établir des scénarios futurs robustes (Benito-Garzon et al., 2013) (Figure 3) et, bien sûr, pour faire des choix de gestion.

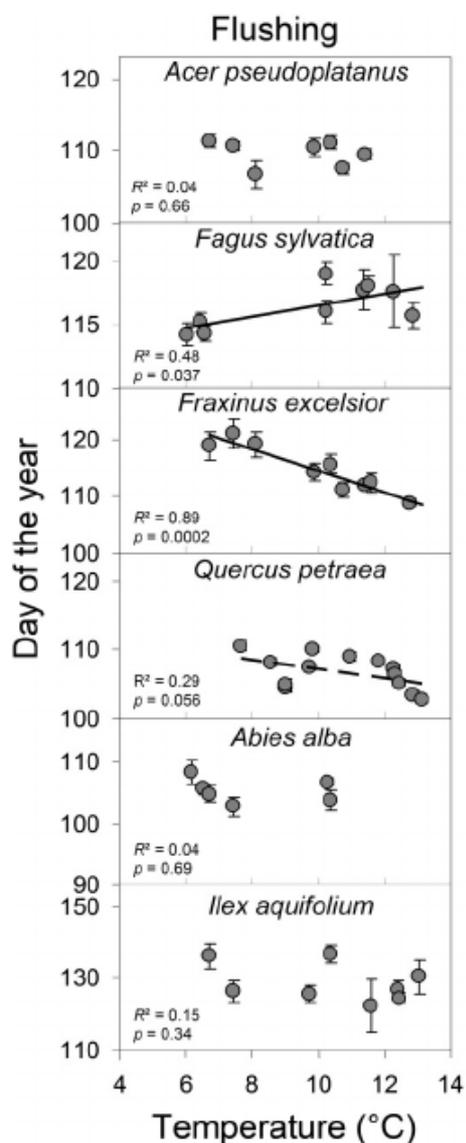


**Figure 3** : Aires potentielles de distribution du pin sylvestre (a) et du pin maritime (b) en Espagne, exprimées en pourcentage de leur aire actuelle, prédites à l'horizon 2080 sous le scénario climatique A2 HadCM3 par un modèle de niche classique (présence/absence) et des modèles intégrant une probabilité de survie estimée indistinctement pour l'ensemble des provenances, ou spécifiquement estimée pour chaque groupe de provenance. Le scénario climatique A2 HadCM3 est un des scénarios médians, ni très optimiste, ni trop pessimiste, proposé par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) en 2007. Noter la grande divergence des prédictions et notamment l'effet de la prise en compte de la diversité entre provenances. (D'après Benito-Garzon et al., 2011).

L'existence d'une forte diversité génétique adaptative intra-peuplement peut sembler en contradiction avec la différenciation adaptative inter-peuplement. Cette contradiction apparente s'explique par quatre raisons principales. Tout d'abord, la diversité génétique adaptative observée à un instant donné n'est pas un optimum parfaitement abouti mais résulte du rapport dynamique entre des forces d'érosion (sélection, dérive aléatoire) et des forces génératrices de diversité (recombinaison, flux de gènes). La seconde raison est la diversité environnementale qui peut être suffisamment importante intra-peuplement pour générer des adaptations « micro-locales » (Audigeos et al., 2013). Les deux autres raisons du maintien d'une grande diversité adaptative intra-peuplement tiennent à la double contingence de la valeur adaptative d'un caractère : contingence aux conditions environnementales et contingence aux autres caractères. En effet, les conditions du milieu varient dans le temps, pour certaines au sein même du cycle de vie d'un arbre, et donc la valeur adaptative d'un caractère n'est pas constante.

Par ailleurs, l'adaptation à une condition environnementale particulière est généralement obtenue par une combinaison cohérente de plusieurs caractères plutôt que par un seul caractère, on parle alors de syndrome, ce qui relâche ainsi la pression de sélection sur chacun des caractères. Ainsi, l'adaptation locale sur les gradients altitudinaux révèle des stratégies différentes en terme de phénologie du débournement chez le hêtre, le chêne et une série d'autres espèces : en conditions de test en environnement commun, chez le hêtre, les populations originaires d'altitude débourrent plus précocement que les populations de plaine mais la tendance inverse est observée chez les chênes (Vitasse et al., 2009) (Figure 4). D'autres résultats, toujours chez le hêtre, suggèrent qu'il peut

également y avoir une diversité des stratégies adaptatives au sein d'un même peuplement, contribuant ainsi au maintien de la diversité de chaque caractère (Bontemps, 2012).



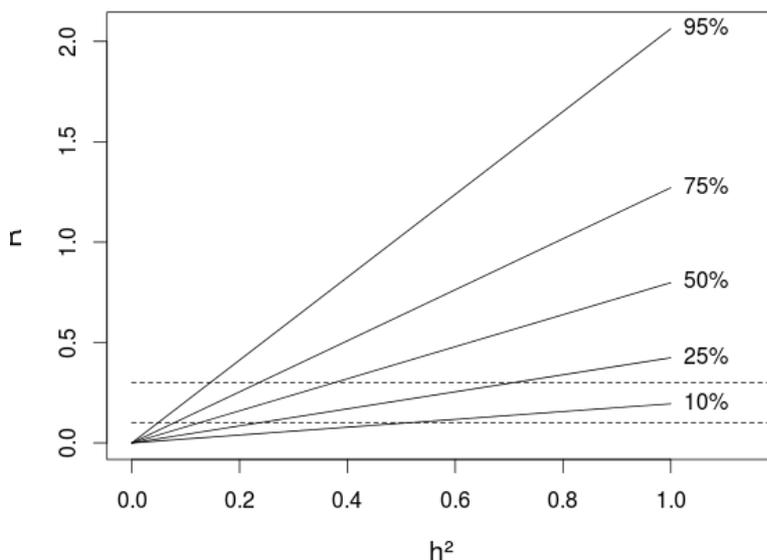
**Figure 4** : Date de débourrement végétatif de différentes populations de six espèces échantillonnées sur un gradient d'altitude pyrénéen en fonction de la température moyenne annuelle de leur altitude d'origine (les populations sont testées en jardin commun à basse altitude). Noter également la variabilité intra-population de certaines populations de hêtre (*Fagus sylvatica*) et de houx (*Ilex aquifolium*). (D'après Vitasse et al., 2009).

### 1.2 L'adaptation comme processus : les mécanismes et leurs conséquences

La diversité génétique adaptative actuelle résulte de la combinaison de trois processus opérant à différentes échelles de temps. Elle résulte d'abord d'un héritage phylogénétique aux temps géologiques : ainsi, au sein des conifères, les espèces de la famille des Cupressacées ont vraisemblablement hérité leur plus grande résistance à la cavitation d'un ancêtre commun (Maherali et al., 2004). Par ailleurs, la diversité génétique des arbres, qu'elle soit neutre ou adaptative<sup>1</sup>, est encore marquée par l'histoire récente des processus de recolonisation post-glaciaire (seulement quelques dizaines de générations d'arbres). Enfin, la diversité adaptative actuelle résulte des processus de sélection récents dans l'environnement actuel des populations. Il faut noter que les deux premiers processus sont indépendants de l'environnement actuel des populations.

<sup>1</sup> On appelle couramment diversité neutre la diversité des gènes sans effet sur la valeur sélective des individus, et diversité adaptative celle des autres gènes.

La sélection naturelle est un processus en deux étapes qui modifie la valeur moyenne d'un caractère adaptatif dans une population au fil des générations : il y a d'abord tri à la génération  $n$  des individus qui vont survivre et se reproduire, la valeur moyenne du caractère des individus triés étant alors différente de la moyenne de la population initiale (c'est ce qu'on appelle le différentiel de sélection), puis il y a inter-croisement de ces individus triés pour former la nouvelle génération  $n+1$ . La moyenne de la nouvelle génération sera différente de celle des individus triés, généralement plus proche de la moyenne initiale. Pour les espèces à générations chevauchantes comme les arbres (ou les humains), le schéma est un peu plus complexe mais le principe reste le même. Au final, la réponse à la sélection, définie comme la différence de moyenne entre deux générations, dépend de trois termes : (1) la variance dans la population initiale et (2) l'intensité de la sélection, qui déterminent conjointement le différentiel de sélection, et (3) l'héritabilité du caractère, qui détermine la différence entre la moyenne des parents sélectionnés et celle de leur descendance. Un caractère ne peut pas évoluer génétiquement s'il n'est pas variable dans la population et si sa variation n'est pas liée à un différentiel de survie ou de reproduction. L'ampleur de l'évolution entre générations est d'autant plus grande que l'intensité de la sélection est forte et que le caractère est héritable : pour un caractère fortement héritable directement sélectionné (par exemple un caractère de phénologie), le gain par génération peut atteindre plus de la moitié de l'écart-type observé entre les arbres d'une forêt, ce qui, compte-tenu de la grande diversité en forêt, peut être une évolution très significative (Figure 5).



**Figure 5 :** Taux d'évolution théorique ( $R'$ , ayant pour unité l'écart-type observé dans la population) attendu en une génération pour un caractère phénotypique de distribution gaussienne soumis à la sélection, selon l'héritabilité du caractère ( $h^2$ ) et le pourcentage d'individus éliminés par sélection. Les évaluations empiriques de taux d'évolution en populations naturelles, sans intervention de l'homme, varient entre 0,1 et 0,3 unités d'écart-type (lignes pointillées). (D'après Lefèvre et al., 2014).

Chez les arbres forestiers en particulier, mais c'est aussi vrai en général chez les organismes supérieurs, la diversité génétique des caractères adaptatifs est le plus souvent déterminée par un ensemble de gènes polymorphes. On parle de caractères polygéniques. Les travaux théoriques montrent alors que la sélection commence par retenir les bonnes combinaisons multigéniques, avant même d'éliminer les formes alléliques défavorables sur chacun des gènes individuellement (Le Corre et Kremer, 2003). Chez les organismes à long temps de génération comme les arbres, la sélection opère ainsi principalement par le tri des meilleures combinaisons multigéniques sans que suffisamment de temps ne s'écoule pour que le polymorphisme des gènes contrôlant la diversité adaptative soit perdu. Il ne faut donc pas voir la sélection comme un simple tri : la recombinaison génétique lors de chaque événement de reproduction sexuée joue ici un rôle essentiel en générant de nouveaux génotypes originaux sur la base des parents sélectionnés. De plus, les interactions fonctionnelles entre caractères (syndromes, mentionnés précédemment) contribuent également à générer une nouvelle diversité adaptative lors de ces réarrangements. La complexité du processus est encore renforcée par

l'existence d'interactions génétiques entre gènes (épistasie) ou entre formes alléliques d'un même gène (dominance), ou bien par l'effet multiple d'un même gène sur différents caractères (pléiotropie).

### 1.3 Notion de potentiel adaptatif et limites de l'évolution génétique

Ainsi, les mécanismes mêmes de la sélection, alternant des phases de tri qui érodent en partie la diversité et des phases de réarrangement génétique et fonctionnel qui génèrent une diversité nouvelle, expliquent pourquoi la réponse à la sélection, classiquement observée en forêt sur les gradients adaptatifs notamment altitudinaux ou latitudinaux, ne s'accompagne pas nécessairement d'une érosion rapide de la diversité. Bien évidemment, une sélection très forte éliminant d'un coup une grande part de la population peut réduire drastiquement la diversité génétique, obérant ainsi les capacités de réarrangement. Théoriquement, en absence d'apport de diversité nouvelle (par flux de gènes ou mutation), une sélection constante sur un grand nombre de générations, même modérée, finira également par éroder la diversité génétique ; mais l'expérience des programmes de sélection à long terme en amélioration des plantes cultivées montre que des progrès génétiques continuent d'être possibles même après de très nombreuses générations de sélection (Moose et al., 2004).

On est alors tenté d'évaluer ce que pourrait être le potentiel adaptatif d'un peuplement, d'une forêt : une mesure qui nous renseignerait sur sa capacité d'évolution à court et à long terme pour répondre à des chocs environnementaux, à des aléas climatiques ou à leurs effets induits. Les processus décrits précédemment montrent la complexité d'une telle notion. Tout d'abord, et comme on vient de le voir, le potentiel adaptatif dépend de l'intensité des pressions subies. Dans le contexte du changement climatique, ces pressions peuvent faire intervenir des interactions complexes entre facteurs biotiques et abiotiques (par exemple entre sécheresse, insectes et feu) dont l'impact final est difficilement prévisible. Ainsi, l'effet du climat de l'année 2003 n'a pas été le même sur l'évolution des dégâts de scolytes sur pin, sapin et épicéa (Rouault et al., 2006).

Face à une pression donnée, la première composante intrinsèque du potentiel adaptatif est l'existence d'une diversité génétique de la réponse à cette pression. Si la plupart des grands peuplements forestiers renferment une grande diversité génétique, c'est sans doute moins vrai pour au moins une partie des petites populations marginales aux limites des aires de distribution des espèces. Une seconde composante est la corrélation de cette diversité avec la capacité de survie ou de reproduction : en absence de sélection différentielle, le peuplement n'évolue pas et Kuparinen et al. (2010) ont montré que l'évolution génétique des peuplements forestiers peut être plus limitée par une faible mortalité différentielle que par un manque de diversité. La troisième composante intrinsèque du potentiel adaptatif est l'intensité des réarrangements génétiques, ou système de reproduction au sens large, incluant à la fois le brassage génétique entre les différents reproducteurs du peuplement et les flux de gènes venant de l'extérieur.

Au-delà de ce potentiel évolutif, il existe bien évidemment des limites à l'adaptation de chaque population. Ces limites relèvent de différents processus (Futuyma, 2010). Il y a des contraintes biologiques intrinsèques à chaque espèce : des contraintes de corrélations génétiques, associations de gènes héritées d'un passé plus ou moins lointain et longues à recombinaison ou effets pléiotropiques indépassables, et des contraintes physiologiques de développement, liées à des compromis entre différents caractères, qui font que le phénotype « optimal » retenu par la sélection n'est pas nécessairement la combinaison de toutes les valeurs optimales de chacun des caractères. Il y a aussi des limites à l'adaptation liées au contexte de chacune des populations, comme un manque de diversité génétique lié à l'histoire de la population, ou un effectif si faible qu'il puisse conduire à une extinction aléatoire de la population par défaut de reproduction.

Par ailleurs, du fait de facteurs démographiques et du système de reproduction, les processus d'évolution aléatoire (dérive génétique) peuvent limiter l'effet directionnel de la sélection et ralentir ainsi l'adaptation. Pour les populations situées aux marges de l'aire de distribution, les flux de gènes reçus par pollen ou par graines sont dits asymétriques (par exemple la population la plus septentrionale ne

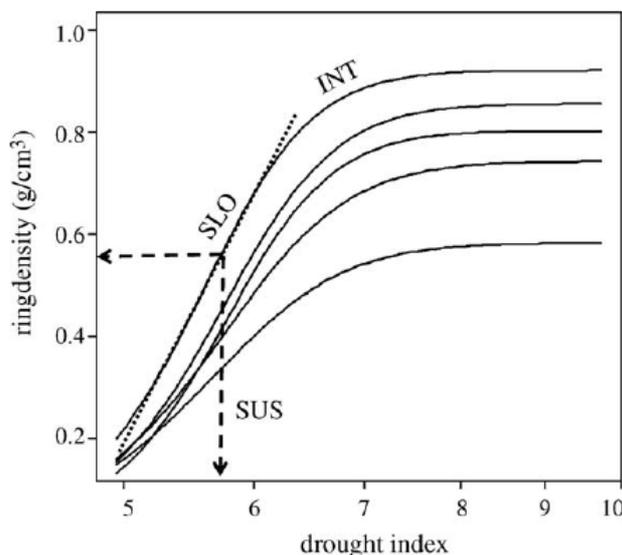
recevra que des flux de gènes venant du Sud), ce qui freine également leur adaptation locale. Rappelons également ici l'effet limitant d'une trop faible mortalité différentielle. Sans le « carburant » que représente la sélection naturelle sous la forme de mortalité différentielle en fonction de la valeur adaptative des individus, le « moteur » de l'évolution ne peut pas se mettre en marche.

## 2. La plasticité phénotypique

Le terme de plasticité phénotypique est communément employé dans les domaines de l'écologie fonctionnelle et de la biologie évolutive, deux sciences qui étudient la réponse des individus et des populations aux changements environnementaux, mais avec parfois différentes acceptions qui peuvent prêter à confusion. Il est donc important de bien définir cette notion.

### 2.1 Définition de la plasticité phénotypique

Pour un caractère donné, le phénotype observé d'un individu peut varier en fonction de certains paramètres environnementaux. On appelle plasticité phénotypique la variation d'un caractère en réponse à une variation de l'environnement pour un génotype donné. La plasticité phénotypique est généralement décrite par une fonction, appelée fonction de réponse ou norme de réaction. La plasticité n'est pas définie de façon globale pour un génotype : un génotype peut être plastique pour un caractère et non plastique pour un autre. De même, la plasticité d'un caractère est définie pour une gamme de variations environnementales donnée : dès que la fonction de réponse n'est pas strictement linéaire, la plasticité varie selon l'environnement (Figure 6). La plasticité phénotypique est donc la propriété d'un caractère, pour un génotype donné, dans une gamme d'environnements donnée. Il peut arriver que la plasticité varie d'un génotype à l'autre. Il ne faut pas confondre la plasticité *per se* (effet de l'environnement sur le caractère) et la variation génétique de plasticité (effet d'interaction génotype x environnement).



**Figure 6 :** Fonctions de réponse de la microdensité du bois à la sécheresse climatique chez cinq clones de douglas (*Pseudotsuga menziesii*). La microdensité est une propriété de densité du bois qui se mesure par rayons X sur chaque cerne de croissance annuelle. SLO, INT et SUS sont les trois paramètres qui définissent chaque fonction de réponse. Pour un indice de sécheresse inférieur à 7 le caractère est plastique, il ne l'est plus au-delà de cette valeur. (D'après Martinez-Meier et al., 2009).

D'autres notions, moins usitées, méritent d'être précisées pour clarifier le propos. Par exemple, dire qu'« en réponse au changement climatique il faut plus de plasticité » n'a pas de sens. C'est à la fois vrai et faux et, en tous cas, imprécis. Le terme d'homéostasie représente la capacité d'un génotype à maintenir un caractère stable (généralement fonctionnel) lorsque l'environnement varie : c'est en quelque sorte l'inverse de la plasticité. L'homéostasie est également définie pour un caractère, chez un génotype dans une gamme de variation environnementale donnée. Quand on cherche plus de tolérance au stress, par exemple en terme de stabilité du rendement, on cherche donc plus d'homéostasie et moins de plasticité pour le caractère d'intérêt, mais l'homéostasie du caractère

d'intérêt peut passer par une plasticité d'autres caractéristiques fonctionnelles sous-jacentes qui s'ajustent à l'environnement. Dans le cas d'une variation de la plasticité, on utilise aussi le terme d'écovalence définie comme la contribution d'un génotype à l'interaction génotype x environnement (voir par exemple Fady (1988) pour l'écovalence chez le sapin de Céphalonie, *Abies cephalonica*).

Les arbres en place subissent des changements environnementaux au cours de leur vie : la plasticité phénotypique de différents caractères sera donc un élément majeur de leur réponse au changement climatique. Mais la plasticité phénotypique est elle-même un caractère potentiellement variable, donc susceptible d'évolution génétique au fil des générations. Pour la croissance ou la production de biomasse, les résultats des plantations comparatives multi-sites montrent qu'il existe généralement une diversité génétique de la plasticité entre provenances au sein de chaque espèce. Un patron de diversité fréquemment observé différencie des provenances plastiques capables de valoriser une ressource environnementale disponible mais plus sensibles à l'absence de cette ressource (température, disponibilité en eau), et des provenances peu plastiques, plus tolérantes au stress mais moins performantes en conditions favorables.

Chez le pin maritime, De la Mata et al. (2012) ont mis en évidence un gradient de la diversité génétique de plasticité, plus forte pour les génotypes originaires des régions côtières que ceux de l'intérieur du pays. Dans la cédraie du Luberon, Fallour-Rubio et al. (2009) ont mis en évidence une diversité génétique intra-peuplement et une augmentation sur trois générations de la plasticité de croissance radiale en réponse à la pluviométrie estivale.

## *2.2 Plasticité adaptative ou maladaptative, interaction entre plasticité et sélection*

La plasticité phénotypique est donc la réponse que les arbres en place peuvent apporter « à court-terme » aux modifications de leur environnement. Celle-ci va cependant également entrer en interaction avec le processus de sélection décrit précédemment et ainsi interférer avec la réponse évolutive « à long terme » (intergénérationnelle) des peuplements. Nous avons donc vu qu'il y a trois situations possibles pour un caractère, chez un génotype, dans une gamme d'environnements : absence de plasticité (pas d'effet de l'environnement), plasticité non variable génétiquement (effet de l'environnement), plasticité variable génétiquement (interaction génotype x environnement).

Du point de vue de l'interaction entre plasticité et sélection, il faut en outre distinguer deux types de plasticité : on dit que la plasticité phénotypique est adaptative quand le signal environnemental tend à faire varier le caractère plastique dans le sens qui correspond à celui de la sélection naturelle (par exemple la phénologie du débourrement est généralement retardée par des températures printanières froides, évitant ainsi le risque de dégâts de gels tardifs) ; quand l'effet de l'environnement va dans le sens opposé de celui de la sélection on parle de plasticité maladaptative (par exemple perte d'homéostasie due à un stress environnemental). Selon les situations, on attend différents effets complexes de la plasticité phénotypique sur la réponse à long terme des populations à des changements temporels de leur environnement (Tableau 1).

**Tableau 1** : Effets théoriques de l'interaction entre une plasticité adaptative et la sélection sur l'évolution d'une population soumise à un changement temporel de son environnement, sous l'hypothèse d'une fonction de réponse linéaire. (D'après Chevin et al., 2013).

<b>Variabilité du caractère et de sa plasticité dans la population</b>	<b>Effets attendus de l'interaction entre sélection et plasticité sur le devenir de la population</b>
Caractère et plasticité phénotypique invariables	Si la plasticité phénotypique est forte, les fluctuations de l'environnement peuvent induire des phénotypes extrêmes, voire de la mortalité et conduire à l'extinction de la population

Caractère variable et évolutif, plasticité phénotypique invariable	Dans le cas d'un changement continu de l'environnement, la plasticité contribue à la réponse de la population mais ralentit l'évolution adaptative. Si le changement environnemental est trop rapide, au-delà d'un seuil critique, ce ralentissement de l'évolution génétique peut conduire à l'extinction de la population.
Caractère et plasticité phénotypique variables et évolutifs	Du fait de la variation de la plasticité, tous les génotypes n'ont pas la même fonction de réponse. Si les changements environnementaux vont dans le sens d'une plus grande variance génétique du caractère, alors cela peut accélérer la réponse à la sélection et renforcer la persistance de la population. Dans ce cas la plasticité favorise la sélection.

### 2.3 Plasticité de l'expression du génome : les processus épigénétiques

En interférence avec le processus de sélection, des mécanismes épigénétiques peuvent également contribuer à l'adaptation. Les mécanismes épigénétiques sont des mécanismes moléculaires qui modulent l'expression des gènes en réponse à un signal environnemental. Il y en a de différents types et, dans certains cas, la modification de l'expression d'un gène peut être transmise à la génération suivante. On peut parler de plasticité de l'expression du génome. Pour les arbres, de tels mécanismes transmissibles ont été mis en évidence chez l'épicéa par Johnsen et al. (2005) qui ont réalisé des croisements contrôlés à partir de copies clonales des mêmes parents élevées dans différentes conditions : selon les conditions de culture des ramets (les copies clonales) utilisés pour la maturation des graines post-fécondation, la performance génétique des graines produites (testées dans un environnement commun) est différente. Yakovlev et al. (2010) ont montré que cette plasticité du génome de l'épicéa était elle-même variable d'un génotype (parent) à l'autre. Ce mécanisme est supposé avoir contribué à l'adaptation rapide au froid observée en une génération chez cette espèce, avec une différence de près de trois semaines de la date de formation des bourgeons entre la première génération de génotypes introduits en Norvège depuis l'Allemagne ou l'Autriche (pour y installer des vergers à graines) et leurs descendants (Skrøppa et al., 2010).

## 3. Comment mesure-t-on l'adaptation génétique et la plasticité ?

### 3.1 Évaluation de la diversité génétique et de la plasticité

Un des outils les plus classiques de mesure de la diversité génétique de caractères adaptatifs et de leur plasticité est la plantation comparative, encore appelée jardin commun. Il s'agit de comparer les performances de génotypes connus plantés dans un environnement commun (le jardin commun) dont les variations micro-locales sont prises en compte dans un modèle statistique. Ces génotypes peuvent être des clones, des descendants d'arbres identifiés (des familles) ou des descendants d'individus mélangés issus d'une même forêt d'origine géographique connue (des provenances). Ces dispositifs sont à la base des avancées de la génétique quantitative et de la création variétale depuis des décennies (Lacaze et Arbez, 1971) et demeurent d'une grande efficacité. Pour les forestiers, ils ont permis la sélection des provenances les plus performantes. Ces dispositifs peuvent être installés en conditions très bien contrôlées, en pépinière, sous serre ou en chambre de culture, pour étudier très finement des caractères exprimés au stade juvénile.

De façon complémentaire, les plantations comparatives en forêt permettent d'étudier des caractères à des âges plus avancés, dans des conditions moins contrôlées mais « forestières ». Ces tests en forêt sont lourds à installer, nécessitent un fort investissement scientifique et technique pour la collecte des génotypes, leur élevage en pépinière, leur installation et leur suivi dans le temps (entretien des sites,

interventions sylvicoles et mesures). Malgré leur grand intérêt, ils sont actuellement difficiles à financer, tout particulièrement dans le cas des arbres forestiers, très longévifs. Les caractères d'intérêt le plus souvent mesurés sur ces tests en forêt sont la survie, la croissance, la qualité du bois, la résistance à la sécheresse, la longueur de la saison de végétation (débourrement, chute des feuilles). La quantité de graines produites chaque année et leur cyclicité sont plus rarement mesurées, alors que c'est un caractère déterminant dans la capacité des populations à se maintenir, à évoluer et à migrer, dans le temps, sous changement climatique.

Les jardins communs permettent notamment de tester l'existence de différences génétiques entre génotypes. Les variations de l'environnement étant contrôlées dans un jardin commun, les différences observées dans l'expression d'un caractère donné (le phénotype) sont dues à la variabilité génétique qui existe entre les différents génotypes comparés. Certains caractères phénotypiques sont très bien différenciés entre provenances différentes (on dit qu'il y a une forte différenciation) alors que d'autres présentent peu de différences. Une différenciation forte pour un caractère peut révéler la signature de l'adaptation (Figure 2, et voir le chapitre 1). Lorsque les individus comparés ont des relations de parenté connues (par exemple, s'ils ont la même mère), les parts respectives de l'effet de l'environnement et de l'hérédité dans l'expression d'un caractère peuvent être mesurées. On peut ainsi démontrer que certains caractères sont très héréditaires (par exemple, la phénologie du débourrement chez les feuillus) alors que d'autres le sont peu (par exemple, l'allongement annuel). Il est à noter que l'héritabilité d'un caractère, qui est le rapport entre la variance génétique et la variance phénotypique totale (génétique + environnementale), dépend à la fois des conditions environnementales et de la population considérée.

Utiliser non plus un seul jardin commun mais un réseau de jardins communs, installés dans des environnements contrastés, permet de tester le niveau de plasticité des génotypes comparés pour les caractères phénotypiques mesurés. Lorsqu'un génotype présente des modifications dans l'expression d'un caractère donné dans les différents jardins communs, c'est une preuve de l'existence d'une plasticité phénotypique dans cette gamme d'environnements. Au contraire, une absence de variation d'un environnement à l'autre démontre une absence de plasticité phénotypique pour le caractère phénotypique considéré. Si tous les génotypes réagissent de la même façon aux différentes conditions environnementales, la plasticité est invariable. Si les génotypes ne réagissent pas tous de la même façon, il y a variabilité de la plasticité, et aussi donc possibilité d'évolution de la plasticité. Dans la Figure 6, tous les clones de douglas n'ont pas exactement la même fonction de réponse de la microdensité du bois à la sécheresse.

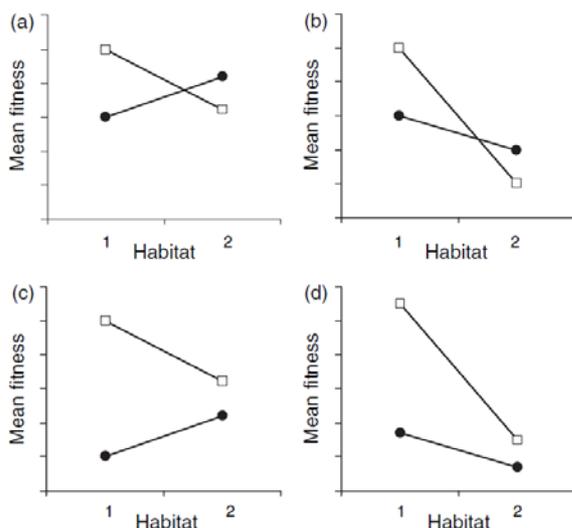
Depuis quelques années, de nouvelles approches expérimentales pour estimer la diversité génétique *in-situ* à l'intérieur d'une population commencent à se développer. L'enjeu est toujours de distinguer la part environnementale de la part génétique dans la variation observée entre deux génotypes. Les tests en jardin commun permettent de séparer ces deux composantes de la variation par le jeu des répétitions de chaque génotype dans un environnement plus ou moins contrôlé. Cela se fait donc au prix d'une expérimentation plus ou moins lourde, dans des conditions non naturelles, réservée à des stades plus ou moins juvéniles. L'alternative consiste à remplacer les répétitions « strictes » de chaque génotype par une exploration des « redondances génétiques partielles » qui peuvent exister naturellement en forêt, c'est-à-dire les différents niveaux d'apparement possibles évalués pour chaque paire d'individus à l'aide des outils moléculaires (pour revue, voir Coltman, 2005). De même, avec une approche de ce type consistant à évaluer le degré de parenté de jeunes semis d'une régénération avec l'ensemble des reproducteurs potentiels, on peut estimer une valeur qui s'approche du vrai succès reproducteur de ces derniers, c'est-à-dire de leur valeur sélective (Oddou-Muratorio et al., 2005).

### 3.2 Test de l'existence d'une adaptation locale

Pour formellement démontrer l'existence d'une adaptation locale, il faut recourir à un genre particulier de jardin commun, la transplantation réciproque. Ce type de dispositif consiste à comparer la valeur

adaptative (on parle aussi de valeur sélective ou de fitness) d'un génotype local (par exemple une provenance) avec celle de génotypes exotiques, provenant d'autres endroits dans l'aire de répartition de l'espèce, dans un jardin commun correspondant à son environnement d'origine (habitat local). Et de faire la même chose avec tous les génotypes comparés pour chacun de leur environnement d'origine, d'où le nom de transplantation réciproque (voir Figure 7 pour deux génotypes et deux habitats).

La valeur adaptative correspond à la capacité d'un génotype à survivre, se reproduire et avoir des descendants qui vont eux-mêmes survivre et se reproduire. C'est une notion centrale en écologie évolutive (voir article sur la dispersion dans ce même numéro). Difficile à mesurer formellement en particulier chez les arbres, on utilise des approximations comme les caractères de performance (survie, croissance, fécondité) pour la décrire. Un caractère phénotypique sera dit adaptatif s'il contribue à la valeur adaptative d'un génotype dans un environnement donné. La différenciation que l'on observe sur des caractères mesurés dans un jardin commun peut être une conséquence de processus de sélection passés et donc une signature de l'adaptation locale, mais elle peut avoir d'autres causes non liées à la sélection (par exemple différenciation aléatoire par isolement géographique). Ainsi, les caractères phénotypiques divers et variés que l'on peut mesurer dans un jardin commun pour comparer différents génotypes d'intérêt ne pourront être considérés comme adaptatifs que s'ils contribuent à la valeur sélective. C'est en pratique difficile à tester et, par abus de langage, un caractère phénotypique lié à la performance est souvent considéré comme adaptatif.



**Figure 7** : Variation de la valeur adaptative de deux génotypes placés réciproquement dans leur habitat d'origine et dans celui de l'autre. Les cas a) et b) offrent une démonstration formelle de l'existence d'une adaptation locale, alors que c) et d) au contraire montrent que le génotype « carré-blanc » est systématiquement supérieur quelque soit son lieu de test. Dans tous les cas, les génotypes réagissent différemment à la différence de fertilité de l'habitat : il y a variabilité de la plasticité phénotypique. (D'après Kawecki et Ebert, 2004).

Avec l'avènement de la génomique, il est devenu possible de travailler en conditions naturelles sans passer par l'utilisation de jardins communs pour tenter de détecter des traces de la sélection et de l'adaptation locale. En utilisant des gradients écologiques finement caractérisés du point de vue des variations de l'environnement (qui reste un des points d'achoppement majeurs de ces méthodes *in natura*), la comparaison de la diversité moléculaire, observée sur un très grand nombre de sites du génome, permet de chercher à distinguer les marqueurs neutres, dont la diversité est soumise aux seuls effets démographiques et aux flux de gènes mais non à la sélection, des gènes qui seraient soumis à la sélection, en plus des effets démographiques et des flux de gènes. Cela nous renseigne sur l'existence potentielle d'une adaptation locale à diverses contraintes de l'environnement qu'il sera possible d'identifier.

Les progrès fulgurants de la génomique ces dix dernières années et leurs conséquences pour le monde des arbres forestiers sont bien décrites par Plomion et al. (2015). Les défis qui restent à couvrir pour les prochaines années sont nombreux. Outre la caractérisation de l'environnement (i.e. d'un environnement qui a un effet sur la valeur sélective des génotypes d'intérêt) et la nécessité de prendre en compte toute

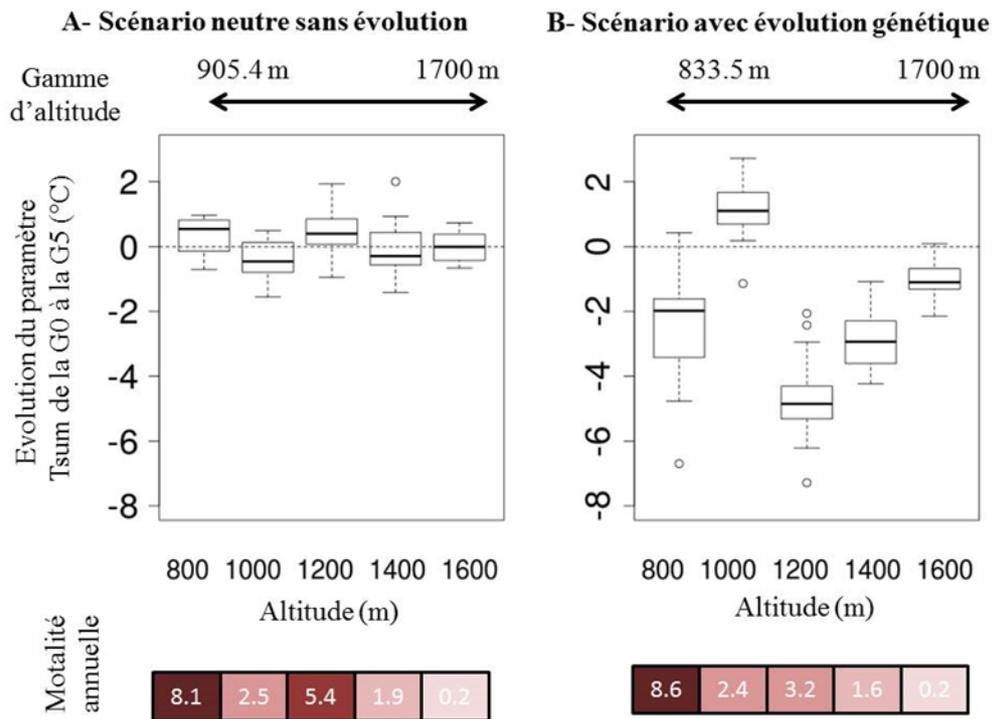
la gamme des possibles en matière de variabilité environnementale pour traiter correctement toute la gamme des possibles en matière d'adaptation et de plasticité phénotypique, on peut mentionner la difficulté d'établir un lien entre diversité génétique moléculaire et expression du phénotype, qui ne peut se faire sans un dispositif expérimental de type jardin commun. On voit ainsi que le jardin commun, même à l'heure de la génomique, demeure un outil incontournable pour la caractérisation des processus et des conséquences de la sélection naturelle.

#### **4. De nouveaux modèles couplant ces processus pour élaborer des scénarios d'évolution des arbres et des forêts.**

L'expérimentation permet de quantifier la diversité génétique ou la plasticité phénotypique, de mesurer des niveaux de différenciation et ainsi de tester des hypothèses de scénarios évolutifs passés ou de mieux comprendre chacun des mécanismes adaptatifs. Mais pour tester tous les possibles, tenter d'élaborer des règles générales et construire des scénarios sur les futures évolutions des arbres et des forêts, on doit passer par la modélisation et la simulation. Les approches expérimentales et la modélisation sont complémentaires. La modélisation s'appuie sur les données expérimentales. Un des enjeux scientifiques actuels est de mieux comprendre les interactions entre les différents mécanismes adaptatifs évoqués ci-dessus, interactions insuffisamment étudiées car chacun de ces mécanismes est l'objet de différentes sous-disciplines de l'écologie. Un enjeu économique est de proposer des outils de simulation d'aide à la décision permettant sur certains cas concrets de tester différents scénarios adaptatifs. Or, les modèles purement théoriques actuellement développés par la communauté des théoriciens de l'évolution ne sont pas utilisables pour répondre à des cas concrets.

Nous avons vu précédemment l'importance de prendre en compte les différents niveaux de diversité génétique dans les modèles (Figure 3). Une approche dynamique de l'adaptation consiste à caractériser aussi précisément que possible les mécanismes impliqués dans l'adaptation puis à coupler les processus précédemment décrits dans un modèle. Au sein de la plateforme de modélisation CAPSIS (Dufour-Kowalski et al., 2012), Oddou-Muratorio et Davi (2014) ont développé un modèle couplant (i) un modèle simulant la réponse des arbres aux contraintes environnementales basé sur la physique des relations sol-plante-atmosphère et la physiologie des plantes, (ii) un modèle de dynamique prenant en compte les mécanismes de dispersion et de recrutement (iii) un modèle de génétique pour estimer l'évolution génétique des traits adaptatifs au sein des populations. Ce modèle est générique au sens où il peut être utilisé pour différentes espèces d'arbres, dans différentes conditions et pour différents traits phénotypiques. La composante dynamique du modèle peut également intégrer les traitements sylvicoles.

Les auteurs ont appliqué ce modèle pour étudier l'interaction entre les différents mécanismes impliqués dans l'adaptation de la date de débourrement d'une population de hêtres le long d'un gradient altitudinal. Ils ont montré que (i) la sélection pouvait conduire à une différenciation génétique entre les populations en moins de cinq générations, (ii) la mortalité plus que la reproduction est responsable des différences adaptatives dans le processus de sélection naturelle, (iii) l'impact de l'évolution génétique sur la variabilité phénotypique est quantitativement plus faible que celui de la plasticité phénotypique mais l'évolution génétique a des effets démographiques non négligeables, (iv) les patrons obtenus en termes d'optimum pour la date de débourrement sont non linéaires sur le gradient altitudinal (Figure 8), ce qui reflète bien ce qu'on observe expérimentalement.



**Figure 8:** Résultats de simulations utilisant un modèle couplant les processus physiologiques, démographiques et génétiques : évolution génétique sur six générations (G0-G5) d'un caractère déterminant la date de débourrement (Tsum) entre des populations situées à cinq niveaux altitudinaux le long d'un gradient altitudinal. Les paramètres environnementaux du modèle correspondent à la situation du hêtre sur le Mont Ventoux. On voit qu'un scénario avec évolution génétique conduit à une différenciation non linéaire entre les cinq niveaux altitudinaux. (D'après Oddou-Muratorio et Davi, 2014).

### Conclusion : adaptation génétique et plasticité, une assurance contre les aléas du futur ?

Les arbres forestiers présentent différentes formes de plasticité phénotypique dont certaines pourront les aider à faire face à des aléas climatiques. Par ailleurs, si les différences génétiques entre espèces sont importantes, la plupart des espèces forestières possède une grande diversité génétique intra-spécifique, non seulement entre populations mais aussi au sein même de chaque population entre individus, y compris pour des caractères adaptatifs très contraints localement comme la phénologie du débourrement ou de la formation des bourgeons. Cette diversité confère aux arbres forestiers un potentiel de réponse certain à la sélection, qu'il ne faut en aucun cas négliger.

Il n'en reste pas moins que l'on peut s'attendre à une augmentation sévère de l'intensité et de la fréquence des aléas liés au climat, qui pourrait largement surpasser le potentiel de réponse des peuplements actuellement en place. Quels sont les seuils climatiques critiques au-delà desquels les arbres et les forêts ne pourront plus répondre ? Il est certes vraisemblable qu'un scénario à +4°C s'accompagne d'aléas tellement forts qu'ils laisseront peu de chances aux forêts dans de nombreuses régions, mais où se situe le seuil de basculement ? Comment ce seuil climatique « supportable » varie-t-il entre forêts, entre régions ? Nous devons admettre qu'il reste des incertitudes et qu'il est nécessaire les aborder en tant que telles. Du fait de ces multiples incertitudes sur l'état futur des forêts, il convient de raisonner sur leurs trajectoires et sur les mécanismes de leur évolution à court et à long terme.

La diversité génétique des forêts n'est pas une caractéristique figée pour chaque espèce : elle varie selon les caractères, selon les populations et selon les environnements considérés et peut évoluer dans le temps, à court et long terme. C'est ce qu'indique le terme de ressources génétiques, qui contient

l'idée de l'existence d'une diversité génétique actuelle mais aussi d'un potentiel évolutif non encore exprimé, potentiellement d'intérêt pour les sociétés humaines, notamment via la conservation et l'utilisation dans des programmes d'amélioration et de sélection variétale (Fady et al., 2015). Une approche dynamique de la diversité est utile et nécessaire pour aborder les enjeux du changement climatique en tenant compte des incertitudes (Lefèvre, 2012).

Connaître les processus évolutifs permet d'évaluer les impacts à court et à long terme des pratiques de gestion actuelles ou des pratiques innovantes envisagées (Lefèvre et al., 2014). Ainsi les pratiques destinées à diminuer la vulnérabilité des peuplements en place ne doit pas brider leur évolution. Inversement, l'installation d'un nouveau type de peuplement supposé adapté aux conditions futures ne doit pas augmenter le risque immédiat. Aborder la question des incertitudes c'est raisonner en terme de bénéfices et risques sur le court et le long terme. Éviter les interventions à risque et diversifier les options, dans une stratégie adaptative, sont deux principes qui doivent guider les décisions.

Adaptation génétique et plasticité sont des processus biologiques que le gestionnaire doit intégrer dans sa réflexion sur les pratiques de sylvicultures adaptatives, visant plutôt l'anticipation que la réaction. Combinées à l'expertise des gestionnaires, les recherches sur les processus de réponse et leurs couplages permettent d'évaluer de plus en plus finement les stratégies de conservation et de valorisation des ressources génétiques forestières (Fady et al., 2015).

Sur la question de la diversité génétique, il reste des enjeux importants de caractérisation des ressources génétiques : par exemple sur le rôle que pourraient jouer certaines populations marginales comme ressources clefs pour des opérations de reboisement ou de renforcement génétique, ainsi que sur les menaces qui pèsent actuellement sur ces populations. Sur la question des processus d'adaptation et de plasticité, un premier axe de recherche actuel vise à mieux connaître les déterminants de l'expression du génotype sous forme du phénotype. De même que les outils de la biologie moléculaire à haut débit permettent d'avoir une approche globale du génome, il est nécessaire de développer les approches des approches également globales du phénotype intégrant un ensemble coordonné de caractères plutôt que chacun des caractères individuellement. Parallèlement, en complément des conditions contrôlées qui commencent à passer en « haut débit », les approches *in-situ* tendent à se développer tant au niveau des outils technologiques que des méthodes d'analyse. Un autre axe de recherche à poursuivre concerne la modélisation et, plus précisément, les modèles couplant différents processus opérant à diverses échelles spatiales et temporelles.

Plus que jamais, il est nécessaire de raisonner les espèces comme des entités qui évoluent, dont la diversité génétique est une source immense d'innovations pour adapter les forêts au changement climatique. Adaptation génétique et plasticité sont deux processus biologiques que le gestionnaire peut utiliser dans sa pratique de sylviculture adaptative.

### Références bibliographiques

- Alberto F., Aitken S., Alia R., González-Martínez S., Hanninen H., Kremer A., Lefèvre F., Lenormand T., Yeaman S., Whetten R., Savolainen O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. *Global Change Biology* 19, 1645-1661.
- Audigeos D., Brousseau L., Traissac S., Scotti-Saintagne C., Scotti I., 2013. Molecular divergence in tropical tree populations occupying environmental mosaics. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 529-544.
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* 59 (8), 823-832.
- Benito-Garzon M., Alia R., Robson T.M., Zavala M.A., 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20, 766-778.

- Bontemps A., 2012. Potentiel évolutif d'une population de hêtre commun sur le Mont Ventoux. Thèse de Doctorat, Université Paul Cézanne, Aix-Marseille III, Aix en Provence, 220p.
- Brendel O., Cochard H., 2011. Comment les espèces végétales s'adaptent au stress hydrique. In : Birot Y., Gracia C., Palahi M. (Eds). L'eau pour les forêts et les hommes en région Méditerranéenne. European Forest Institute, Joensuu, Finlande, coll. What Science Tell Us N°1, 84-89.
- Chevin L.M., Collins S., Lefèvre F., 2013. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology* 27, 966-979.
- Coltman D.W., 2005. Testing marker-based estimates of heritability in the wild. *Molecular Ecology* 14, 2593-2599.
- De La Mata R., Voltas J., Zas R., 2012. Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic maritime pine breeding population. *Annals of Forest Science* 69, 477-487.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., de Coligny F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science* 69, 221-233.
- Fady B., 1988. Croissance du sapin de Grèce : variabilité inter-provenances dans trois stations méditerranéennes françaises. *Ann. Sci. Forest.* 45(3), 239-245.
- Fady B., Cottrell J., Ackzell L., Alía R., Muys B., Prada A., González-Martínez S.C., 2014. Forests and global change: what can genetics contribute to the major forest management and policy challenges of the twenty-first century? *Regional Environmental Change* 15, On line first. doi: 10.1007/s10113-015-0843-9.
- Fallour-Rubio D., Guibal F., Klein E.K., Bariteau M., Lefèvre F., 2009. Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 553-563.
- Futuyma D.J., 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution* 64, 1865-84.
- Johnsen Ø., Dæhlen O.G., Østregg G., Skråppa T., 2005. Daylength and temperature during seed production interactively affect adaptive performance of *Picea abies* progenies. *New Phytologist* 168, 589-596.
- Kawecki T.J., Ebert D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225-1241.
- Kuparinen A., Savolainen O., Schurr F.M., 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *Forest Ecology and Management* 259, 1003-1008.
- Lacaze J.F., Arbez M., 1971. Variabilité infraspécifique de l'Épicéa (*Picea abies* Karst., partie septentrionale de l'aire française). Héritabilité et corrélations génétiques de quelques caractères au stade juvénile. *Annales des Sciences Forestières* 28, 141-183.
- Le Corre V., Kremer A., 2003. Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. *Genetics* 164, 1205-1219.
- Lefèvre F., 2012. Les ressources génétiques, un réservoir pour les services de production et une dynamique pour la gestion des incertitudes. *Revue Forestière Française*, LXIV, 235-242.
- Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A., Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M.J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot S., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71, 723-739.
- Maherali H., Pockman W.T., Jackson R.B., 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85, 2184-2199.
- Martinez-Meier A., Sanchez L., Dalla-Salda G., Gallo L., Pastorino M., Rozenberg P., 2009. Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 258, 860-867.
- Mikola J., 1982. Bud-set phenology as an indicator of climatic adaptation of Scots pine in Finland. *Silva Fennica* 16, 178-184.
- Miner B.G., Sultan S.E., Morgan S.G., Padilla D.K., Relyea R.A., 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 685-692.

Moose S.P., Dudley J.W., Rocheford T.R., 2004. Maize selection passes the century mark: a unique resource for 21st century genomics. *Trends in Plant Science* 9, 358-364.

Oddou-Muratorio S., Klein E.K., Austerlitz F., 2005. Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Molecular Ecology* 14, 4441– 4452.

Oddou-Muratorio S., Davi H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evolutionary Applications* 7, 453-467.

Plomion C., Bastien C., Bogeat-Triboulot M.-B., Bouffier L., Déjardin A., Duplessis S., Fady B., Heuertz M., Le Gac A.-L., Le Provost G., Legué V., Lelu-Walter M.-A., Leplé J.-C., Maury S., Morel A., Oddou-Muratorio S., Pilate G., Sanchez L., Scotti I., Scotti-Saintagne C., Segura V., Trontin J.-F., Vacher V., 2015. Forest tree genomics: 10 achievements from the past 10 years and future prospects. *Annals of Forest Science*. On line first. doi:10.1007/s13595-015-0488-3.

Rouault G., Candau J.N., Lieutier F., Nageleisen L.M., Martin J.C., Warzée N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* 63, 613-624.

Savolainen O., Pyhäjärvi T., Knürr T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38, 595–619.

Skrøppa T., Tollefsrud M., Sperisen C., Johnsen Ø., 2010. Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies* - Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genetics & Genome* 6, 93–99.

Vitasse Y., Delzon S., Bresson C.C., Michalet R., Kremer A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 1259-1269.

Yakovlev I.A., Fossdal C.G., Johnsen Ø., 2010. MicroRNAs, the epigenetic memory and climatic adaptation in Norway spruce. *New Phytologist* 187, 1154-1169.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## Migration, dispersion des pollens et des graines : interaction de processus démographiques et génétiques

Klein E.K.<sup>1,2</sup>, Fady B.<sup>1</sup>, Gaüzère J.<sup>1</sup>, Lefèvre F.<sup>1</sup>, Oddou-Muratorio S.<sup>1</sup>, Pichot C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR 629 Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM), F-84000 Avignon

<sup>2</sup> INRA, UR 546 Unité Biostatistique et Processus Spatiaux (BioSP), F-84000 Avignon

**Correspondance:** etienne.klein@avignon.inra.fr

### Résumé

Le réchauffement climatique engendre un déplacement spatial des enveloppes bioclimatiques des différentes espèces d'arbres. Parce que la dispersion des graines et du pollen est le processus biologique qui permet aux plantes de se déplacer ou de déplacer leurs gènes dans l'espace, celui-ci sera impliqué dans la réponse des populations à ce changement global. Cet article synthétise quelques résultats majeurs récents sur la dispersion des plantes en couvrant trois sujets principaux : (i) la dispersion des graines et sa capacité à engendrer des fronts de colonisation en marge avant des aires de répartition, (ii) la dispersion du pollen à longue distance et son interaction avec les patrons d'adaptation locale le long de gradients environnementaux, (iii) la dispersion du pollen au sein des populations, qui engendre une diversité inter-individuelle et inter-populationnelle des paramètres du régime de reproduction. Sur ces trois sujets, on montre l'importance de l'interaction entre distribution spatiale, processus de dispersion *stricto sensu* et processus démographiques ainsi que le rôle de la modélisation pour comprendre cette interaction.

**Mots-clés :** Noyau de dispersion, Front de colonisation, Flux de gènes, Régime de reproduction, Dispersion à longue distance

### **Abstract: Migration, dispersal of pollen and seeds: interaction between demographic and genetic processes**

The ongoing climate change generates a spatial shift of the bioclimatic ranges of the different tree species. Since seed and pollen dispersal is the biological process by which plant species can move or disseminate their genes in space, it will play a major role in the plant population response to global warming. In this paper, we synthesized some major recent results about plant dispersal. We tackled three different topics: (i) seed dispersal and the ability to generate colonisation fronts on the leading edge of a species range, (ii) long distance pollen dispersal interacting with local adaptation along environmental gradients, (iii) pollen dispersal within populations and the large inter-individual and inter-population variabilities of mating system parameters. For these three topics, we showed the importance of the interaction of spatial distribution, dispersal processes *stricto sensu* and demographic processes. Modelling largely contributed to better understand this interaction over the last years.

**Keywords:** Dispersal kernel, Colonisation front, Gene flow, Mating system, Long-distance dispersal

### Introduction

Dans le cadre du réchauffement et des changements climatiques, de nombreux modèles, purement statistiques ou basés sur les mécanismes physiologiques, prévoient le déplacement dans l'espace des

aires bioclimatiques des différentes espèces (Dormann et al., 2012). La relation entre le réchauffement mesuré en nombre de °C par année et la vitesse de déplacement, en m/an, qui permettrait de suivre ce réchauffement a été extensivement étudiée par Loarie et al. (2009) pour les différents biomes. On peut retenir que pour le scénario A1B du GIEC (2007), le scénario le plus en phase avec l'économie mondiale actuelle, la vitesse moyenne globale pour 14 biomes est de 420 m/an, alors que des vitesses de 350 m/an, 260 m/an et 110 m/an seront nécessaires pour les forêts tempérées décidues, les forêts méditerranéennes et les forêts tempérées de conifères. Ces vitesses sont-elles compatibles avec les capacités de migration des espèces d'arbres forestiers ?

Les premières prédictions concernant le devenir des espèces dans ce cadre reposaient soit sur l'hypothèse d'une absence de capacité de déplacement des populations de plantes soit sur l'hypothèse d'une dispersion illimitée permettant de suivre parfaitement l'aire bioclimatique (Thuillier et al., 2008). En écologie de la dispersion (ou écologie du mouvement), ces deux hypothèses sont grossières et la question est plutôt de savoir comment les processus de dispersion vont permettre d'accompagner le déplacement des aires bioclimatiques ? La dispersion et les processus démographiques permettent-ils à eux seuls d'atteindre des vitesses de migration suffisantes pour les populations d'arbres ? Les processus génétiques et évolutifs qui peuvent accompagner la migration seront-ils une aide ou un frein au déplacement ? Les interactions entre migration et adaptation génétique jouent-elles le même rôle à l'échelle globale (aire de l'espèce) et à l'échelle locale (de la région au peuplement) ? La sélection génétique et les processus démographiques peuvent-ils suffire pour s'adapter sans migrer ?

La dispersion joue de fait deux rôles majeurs dans les réponses possibles au changement climatique. D'une part, en marge avant de l'aire, là où de nouveaux habitats deviennent favorables à l'espèce, la dispersion des graines permet d'installer des individus au-delà des zones déjà occupées et donc de faire avancer le front de colonisation. Un enjeu scientifique consiste à savoir prévoir la vitesse d'avancée de ce front en fonction des connaissances sur la biologie de l'espèce. D'autre part, entre différentes populations déjà installées dans l'aire de répartition la dispersion du pollen, et dans une bien moindre mesure la dispersion des graines, créent des flux de gènes qui peuvent (i) favoriser ou empêcher l'établissement de patrons d'adaptation locale (Kawecki et Ebert, 2006 ; Lefèvre et al., 2015) et (ii) importer des gènes pré-adaptés à un nouvel environnement et ainsi accélérer l'adaptation. L'enjeu scientifique ici est de mettre en évidence l'existence de différences génétiques spatialement distribuées, de vérifier si ces différences correspondent à un état d'adaptation locale, de mesurer les flux de gènes actuels entre localisations et de vérifier si ces flux accélèrent effectivement le processus d'adaptation.

Pour répondre à ces questions, et notamment pour faire des prédictions dans le cadre d'un changement climatique anticipé, il est maintenant clair que l'interaction entre dispersion et démographie (Jongejans et al., 2008 ; Travis et al., 2011), ainsi que l'interaction entre démographie et génétique doivent être étudiées en détail. Cela passe en particulier par la construction et l'utilisation de modèles intégrateurs de mécanismes élémentaires. La plateforme CAPSIS (Dufour-Kowalski et al., 2002) figure parmi les outils précurseurs pour mettre en œuvre ces approches qui se sont largement développées ces dernières années (e.g. Bocedi et al., 2014)

## 1. Dispersion des graines et patrons de colonisation

La mesure et la quantification de la dispersion des graines sont un sujet qui a connu des développements importants depuis les années 1990. Par la conception de nouveaux dispositifs expérimentaux (pièges à graines, cartographie de semis installés, analyses génétiques de descendants...), par l'élargissement des échelles spatiales couvertes dans les dispositifs d'observation, et par le développement de méthodes statistiques d'analyse des données collectées, les connaissances empiriques sur le processus de dispersion des graines, et sur les patrons spatiaux en résultant, ont largement progressé (Bullock et al., 2006 ; Ashley, 2010 ; Nathan et al., 2012).

Ces études plus nombreuses et à plus grande échelle ont notamment montré que des distances extrêmes de dispersion effective<sup>1</sup> de plusieurs centaines de mètres à quelques kilomètres étaient possibles pour plusieurs espèces d'arbres dispersées par le vent ou les animaux (Ashley, 2010 ; Kremer et al., 2012). Les travaux sur ces événements rares montrent qu'ils sont souvent le fait de modes de dispersion atypiques (Nathan et al., 2008), difficilement modélisables et difficilement prédictibles.

Au-delà des seuls événements extrêmes, quand on s'intéresse plus globalement à la distribution des distances parcourues par les graines (qualifiée de noyau de dispersion), la très large majorité des études démontrent un déficit de distances intermédiaires (par rapport à une distribution standard comme la loi de Gauss) (Nathan et al., 2012). On parle de noyau à queue lourde ou de noyau leptokurtique, insistant sur un excès de « rares » événements de dispersion à longue distance. On oublie souvent que cela signifie aussi un excès de dispersion à très courtes distances, avec en particulier des effets importants en matière de mortalité par compétition dans les tous premiers stades semis et juvéniles.

Si des connaissances précises se sont accumulées sur le processus de dispersion, la relation entre la distance de dispersion et la vitesse de colonisation est longtemps restée essentiellement qualitative, basée sur des modèles théoriques généraux (Shigesada et al., 1996). Plus récemment, le développement de modèles de simulations mécanistes a ouvert la voie à des quantifications plus fines de la vitesse de migration pouvant s'adapter à des espèces particulières dans des environnements particuliers.

### 1.1 Résultats qualitatifs sur la colonisation – modèles théoriques

Le premier résultat majeur sur la vitesse d'avancée d'un front de colonisation date de 1937 (Fisher, 1937 ; Skellam, 1951) pour un modèle de réaction-diffusion à 3 paramètres (le coefficient de diffusion  $D$  pour la dispersion, le taux de reproduction  $r$  en absence de densité dépendance et la capacité de charge  $K$ ). La vitesse de migration atteinte vaut  $2\sqrt{rD}$  (Roques, 2013). Au-delà de la formule mathématique, ce résultat indique que la vitesse d'expansion d'une population dépend autant de la fécondité que de la distance de dispersion. Autrement dit, remplir l'espace localement est aussi important que d'investir de nouveaux territoires. Mais ce modèle de réaction-diffusion ne considère qu'une dispersion diffusive, donc purement locale et ne reproduit pas les événements de dispersion à longue distance mentionnés ci-dessus.

Le deuxième résultat majeur porte justement sur les effets de la dispersion à longue distance (LDD pour *long-distance dispersal*). En présence de LDD (en particulier quand le noyau de dispersion a une queue plus lourde qu'une fonction exponentielle), ce sont uniquement les rares événements à longue distance qui vont piloter la vitesse d'avancée du front (Neubert et Caswell, 2000), phénomène nommé « Invasion by Extremes » dans Clark et al. (2001). Des comportements de colonisation différents peuvent alors se produire comme (i) l'accélération progressive de l'avancée du front, (ii) la répartition des individus en taches (aussi appelés foyers secondaires ou populations satellites) ou (iii) l'occurrence d'événements de leap-frogging quand un individu du cœur de la population disperse un descendant en avant du front en « sautant » par-dessus celui-ci.

En fait, des développements récents ont permis de distinguer deux types de fronts de colonisation : les **fronts tirés** et les **fronts poussés**. Schématiquement, quand les individus qui contribuent à la création du front de la génération  $n+1$  sont ceux qui sont à l'avant du front de la génération  $n$ , le front est tiré. Dans le cas où les contributeurs majoritaires sont en arrière du front dans une zone plus dense du cœur de la population, le front est poussé. Les conséquences sont importantes en matière de maintien de la

<sup>1</sup> On parle de **dispersion effective** pour des événements de dispersion de propagules qui ont conservé leur viabilité à leur arrivée, en opposition à la **dispersion basique** qui ne considère que la dispersion de la particule sans information sur sa capacité à produire un nouvel individu ou à transmettre ses gènes.

diversité au cours de l'avancée du front : celle-ci est conservée dans les fronts poussés et vite érodée dans les fronts tirés (Roques et al., 2012) (Figure 1). Parmi les mécanismes qui conduisent à un front poussé, on trouve l'existence de dispersion à longue distance, l'existence d'une phase juvénile importante et la présence d'un effet Allee<sup>2</sup> (Bonnefon et al., 2014). Les deux premiers mécanismes étant démontrés chez la plupart des arbres, il est donc probable que les fronts poussés y soient la norme.

### 1.2 Résultats quantitatifs - Approche mécaniste

Pour des espèces à durée de vie longue, avec des individus qui participent à plusieurs épisodes de dispersion au cours de leur vie, les nombreux paramètres démographiques et de dispersion vont interagir pour déterminer la vitesse exacte de colonisation. Comprendre quels paramètres ont les effets les plus sensibles permet de mieux réfléchir aux stratégies de gestion favorisant le déplacement des espèces (Jongejans et al., 2008). A cette fin, plusieurs modèles mécanistes ont été utilisés pour des analyses de sensibilité, dans la lignée de Neubert et Caswell (2000). Un résultat général à souligner est que la structure en classe d'âges (ou en classe de tailles selon l'espèce) d'une population a un effet sur la vitesse d'avancée du front de colonisation. C'est le cas parce que les individus des différentes classes d'âges présentent des différences de fécondité et/ou de dispersion (Neubert et Caswell, 2000). En conséquence, les paramètres qui gouvernent la structure en classes d'âges (taux de transition d'une classe vers une autre, taux de mortalité/fécondité des différentes classes) affectent indirectement la vitesse de migration (Travis et al., 2011).

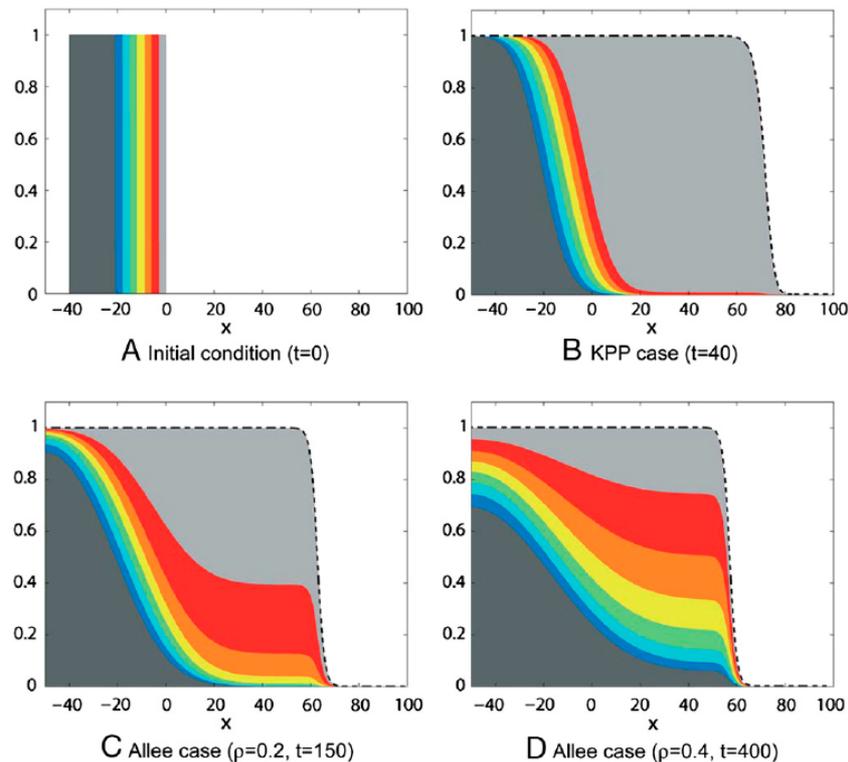
Une étude spécifiquement centrée sur les arbres dispersés par le vent (Nathan et al., 2011) a confirmé ce résultat général en montrant que l'âge de maturité (début de l'émission des graines) et le taux de survie post-dispersion étaient les deux paramètres les plus influents sur la vitesse d'expansion. Ces deux paramètres démographiques arrivent devant la vitesse terminale des graines ou la vitesse du vent, qui sont directement liées à la capacité de dispersion. Il faut quand même noter que dans ce travail l'influence du taux de survie post-dispersion provient aussi de sa très grande variabilité dans les simulations car c'est un paramètre très mal connu (malgré son fort effet sur les distances extrêmes réalisées, cf. Clark et al., 2001).

Ces modèles plus mécanistes ont également produit des vitesses de migration estimées à partir de valeurs réalistes pour la dispersion et la fécondité (Nathan et al., 2011 ; Boulant et al., 2009), y compris en incluant des informations sur l'hétérogénéité de l'environnement colonisable (Travis et al., 2011 ; Schurr et al., 2008). Leurs résultats convergent progressivement vers l'idée que seule une faible minorité d'espèces seraient capables d'atteindre les vitesses de migration nécessaires pour suivre la rapidité du déplacement des aires bioclimatiques calculée par Loarie et al. (2009) (Corlett et Westcott, 2013). Par exemple, pour 12 espèces Nord-Américaines dispersées par le vent, seulement 3 pourraient dépasser 100 m/an, et seulement dans des conditions de très forte survie post-dispersion (ce paramètre restant très incertain). Cette difficulté à suivre les aires bioclimatiques sera accentuée par les effets de l'hétérogénéité environnementale et les interactions biotiques (Corlett et Westcott, 2013).

Des résultats sur les populations de sapin du Mont Ventoux, à partir d'un modèle CAPSIS spécifiquement développé et paramétré pour cette situation vont dans le même sens, montrant que « le sapin migre au maximum de plusieurs centaines de mètres en 100 ans (en distance réelle sur une pente de 25°) pour une augmentation de 2°C, 3.5°C ou 6°C, alors que le déplacement du climat est 1 km pour une augmentation de la température de 3.5 °C ou de 2 km pour une augmentation de 6 °C » (cité de Amm, 2011).

---

<sup>2</sup> On parle d'**effet Allee** quand le taux de reproduction diminue pour les faibles densités d'individus. Ajouté à la traditionnelle densité-dépendance, cela signifie donc que la reproduction est maximale pour une densité intermédiaire.



**Figure 1 :** Transport de la diversité génétique dans un front de colonisation : fronts tirés et fronts poussés. Différentes composantes de la population sont définies à une date initiale  $t=0$  (A). Pour un front tiré (ici, en absence d'effet Allee), une composante particulière (grise claire) domine la population après un certain temps (B). Pour un front poussé (ici, en présence d'effet Allee) l'ensemble des composantes restent présentes quand le front de colonisation progresse (C, D). (Figures tirées de Roques et al., 2012).

La migration à longue distance a longtemps été considérée comme l'atout majeur dans le cadre du changement climatique, du fait des résultats de la paléocécologie. Les pollens fossiles prélevés dans les tourbières et datés au carbone 14 ont longtemps donné à penser que des vitesses de l'ordre de 500 m/an avaient été la norme lors de la colonisation Holocène en Europe et Amérique du Nord. Cette rapidité de la recolonisation post-glaciaire, nommée paradoxe de Reid car inexplicable par des mécanismes simples de diffusion, ne pouvait être expliquée que par la dispersion à longue distance (Clark et al., 1998). Récemment, de nouvelles données paléocécologiques ont révélé l'existence probable de refuges cryptiques, en avant du front de recolonisation post-glaciaire. Dans ces conditions, une dispersion de type diffusion sans longue distance avec des vitesses de dispersion de l'ordre de quelques dizaines de m/an, peut très bien conduire à la répartition actuelle des forêts de l'hémisphère nord (McLachlan et al., 2005 ; Roques et al., 2010).

## 2. Dispersion des pollens, flux de gènes et adaptation locale

Au sein de l'aire de répartition actuelle d'une espèce, le maintien des populations dépendra essentiellement de leur capacité à s'adapter aux conditions environnementales futures. L'émergence de patrons d'adaptation locale dépend de l'équilibre entre deux forces évolutives que sont la sélection et la dispersion. Ainsi, en environnement constant et spatialement hétérogène, la dispersion des gènes entre populations adaptées localement est supposée avoir un effet balancé sur le maintien de ces patrons. A l'inverse, dans le cas d'un changement temporel de l'environnement, les flux de gènes sont supposés favoriser les capacités d'adaptation des populations (Davis et Shaw, 2001 ; Savolainen et al., 2007). De

nombreux modèles théoriques ont exploré ces questions (Pease et al., 1989 ; Kirkpatrick et Barton, 1997). Cependant, chez les espèces à cycle de vie long, comme les arbres, pour lesquelles la manipulation expérimentale est difficile (e.g. croisements contrôlés), peu d'études empiriques ont testé ces attendus théoriques.

Chez les arbres, les flux de gènes par pollen sont supposés fortement affecter l'adaptation locale des populations. En effet, ces espèces présentent généralement de forts taux d'immigration de gènes, principalement engendrés par la dispersion pollinique : dans une revue couvrant 41 études sur 36 espèces (dont 17 pollinisées par le vent) Ashley (2010) rapporte un taux d'immigration pollinique de 44 % en moyenne chez les espèces anémophiles et un taux comparable chez les espèces dispersées par les insectes. De plus, la dispersion par le pollen se fait généralement sur de très longues distances : chez les espèces anémophiles les distances de migration peuvent facilement atteindre la centaine de mètres et de rares événements de dispersion ont été observés sur une dizaine de kilomètres chez certaines espèces (Petit et Hampe, 2006 ; Ashley, 2010). En outre, l'importance des événements de dispersion sur de très longues distances pourrait avoir été largement sous-évaluée du fait de la difficulté d'observer ou mesurer ces événements (Savolainen et al., 2007). Les distances couvertes par le pollen sont donc d'un à deux ordres de grandeur supérieures à celles parcourues par les graines (Kremer et al., 2012).

### 2.1 Conditions de mise en place de patrons d'adaptation locale

Dans un environnement spatialement hétérogène qui ne varie pas dans le temps, on s'attend à ce que, dans chaque population, la sélection fasse évoluer les caractères adaptatifs vers des valeurs qui augmentent la valeur adaptative moyenne de la population dans son environnement local. Idéalement, ce processus, piloté par la sélection divergente, devrait conduire à un patron d'adaptation locale, tel que des lignées locales ont de meilleures performances dans leur habitat d'origine que des individus issus d'autres localités (Kawecki et Ebert, 2004). Les modèles théoriques de génétique quantitative permettent notamment de déterminer les conditions d'existence de patrons d'adaptation locale en présence de flux de gènes dans un habitat hétérogène (Bridle et Vines, 2007).

Dans ce cadre, les flux de gènes entre populations ont deux effets antagonistes (Lenormand, 2002 ; Kremer et al., 2012).

D'une part, un effet négatif puisque les flux issus d'environnements différents apportent des gènes mal-adaptés, conduisant à un fardeau de migration qui ralentit l'adaptation (Bridle et Vines, 2007). Ce phénomène peut être particulièrement aigu dans les populations en marge de l'aire, de plus faible effectif, recevant des flux de gènes asymétriques importants issus du centre de l'aire : Kirkpatrick et Barton (1997) ont montré que ce phénomène pouvait même suffire à bloquer l'expansion des marges si la dispersion est forte et le phénotype optimal change rapidement dans l'espace. Dans deux études à très grande échelle impliquant 118 populations de *Pinus contorta* et 110 populations de *Pinus sylvestris*, Rehfeld et al. (1999, 2002) montrent ainsi que les populations des latitudes les plus nordiques sont plus éloignées de leur optimum climatique que celles du cœur de l'aire. Cependant, de nombreuses études, en jardins communs, montrent des patrons de différenciation adaptative significative le long de gradients altitudinaux ou latitudinaux (e.g. Vitasse et al., 2009 ; Savolainen et al., 2007) et attestent que l'effet homogénéisant des flux de gènes n'est pas assez fort dans les populations d'arbres pour empêcher la sélection divergente d'agir. Des niveaux de flux de gènes intermédiaires peuvent ainsi empêcher d'atteindre un état d'adaptation locale complet (i.e. chaque population est à l'optimum sélectif pour son propre environnement) tout en permettant néanmoins la mise en place d'une différenciation génétique adaptative (i.e. placée dans un environnement commun les populations montrent une différence phénotypique d'origine génétique) (Lefèvre et al., 2015).

D'autre part, un effet positif est attendu, puisque les flux de gènes apportent la diversité génétique, « carburant » de la sélection génétique (Bridle et Vines, 2007). Le modèle théorique de Barton (2001) a permis de montrer que cette augmentation des variances génétiques est attendue comme d'autant plus

forte que les populations connectées par les flux de gènes sont différenciées génétiquement. Au sein des populations d'arbres, la forte intensité des flux de gènes est d'ailleurs avancée pour expliquer les forts taux de diversité génétique mesurés (Hamrick et Godt, 1996). En réanalysant les 142 populations de *Pinus contorta* de Rehfeld et al. (1999), Yeaman et Jarvis (2006) ont démontré que l'hétérogénéité régionale des conditions climatiques expliquait les niveaux de variance génétique mesurés au sein des populations, suggestion indirecte que des flux de gènes issus de populations localement adaptées à des environnements plus variables apportent plus de variabilité adaptative.

Les modèles montrent que l'existence et l'importance de l'adaptation locale dépendent principalement de la dispersion des gènes, la variance génétique additive et l'intensité de la sélection en chaque point de l'espace, mais aussi du déterminisme génétique des caractères et des processus démographiques (une forte mortalité juvénile pourrait en particulier avoir des effets sélectifs importants).

## 2.2 Rôle potentiel des flux de gènes pour accélérer l'adaptation en environnement changeant

Quand un environnement spatialement hétérogène se modifie dans le temps, un fardeau temporel va s'ajouter au fardeau de migration pour réduire la valeur sélective d'une population par rapport à l'optimum (Pease et al., 1989 ; Kremer et al., 2012). Un troisième effet des flux de gènes est alors attendu dans une population donnée : l'immigration de gènes issus de populations subissant déjà les conditions nouvelles permettrait d'accélérer l'adaptation. Ce scénario a été exploré par des modèles mécanistes sur deux espèces forestières, *Pinus sylvestris* et *Betula pendula*, par Kuperinen et al. (2010). Comme pour les études sur la vitesse de migration, le résultat à retenir de cet article est que le facteur ayant le plus fort effet sur la vitesse d'adaptation était le taux de mortalité : une mortalité accrue permettant d'accélérer l'adaptation par un remplacement plus rapide de vieux arbres mal adaptés par des juvéniles sélectionnés dans les conditions nouvelles. La capacité de dispersion et l'âge de maturité apparaissent comme des facteurs moins influents. Les paramètres démographiques apparaissent donc plus importants que les paramètres de dispersion pour contrôler l'immigration efficace et la réponse à la sélection. Même si le modèle utilisé dans Kuperinen et al. (2010) n'a pas été approfondi pour fournir des prédictions quantitatives fines, dans les simulations réalisées sur 100 ans d'évolution aucune des deux espèces n'a été capable de couvrir plus de 45% de l'évolution génétique nécessaire pour rester localement adaptée à son nouvel environnement le long du gradient latitudinal.

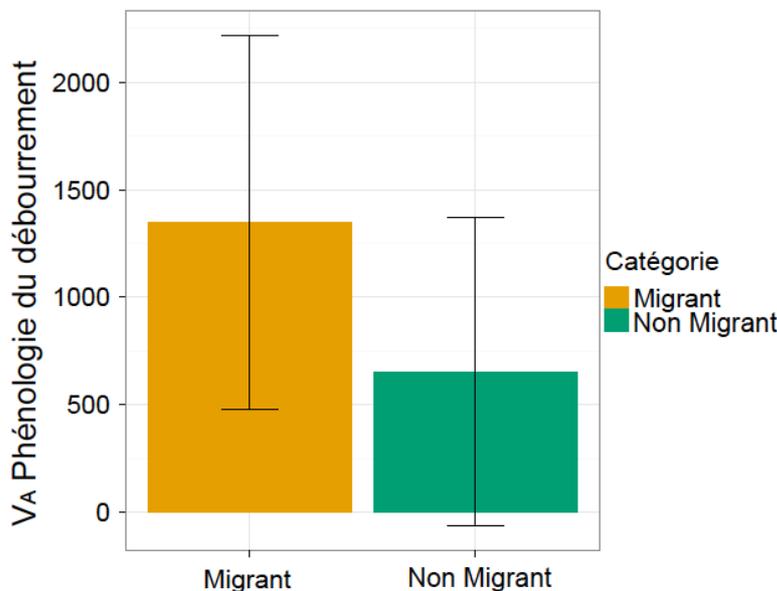
En parallèle des modèles, rares sont les études expérimentales qui ont montré de manière directe que la dispersion pollinique à longue distance pouvait modifier la distribution des valeurs génétiques de caractères adaptatifs dans des populations d'arbres. Sur *Pinus sylvestris*, Nilsson (1995) a étudié la date de formation du bourgeon à la fin de la saison de croissance à l'échelle de la Scandinavie, caractère fortement différencié le long de ce gradient latitudinal. Ils ont trouvé que les descendants récoltés après un événement de reproduction présentaient des moyennes génétiques décalées par rapport à la moyenne de leurs mères. Ces différences de moyennes génétiques ont permis de conclure à une immigration pollinique asymétrique provenant majoritairement de populations de plus hautes latitudes.

A plus faible échelle spatiale, dans le cas d'un gradient altitudinal de hêtre sur le versant nord du Mont-Ventoux (couvrant ~1km et ~400m d'altitude), Gaüzère (2014) a montré (i) en jardin commun l'existence d'une différenciation génétique d'origine adaptative pour 8 parmi 13 caractères phénologiques (date de débourrement, date de sénescence des feuilles) et physiologiques (croissance en diamètre, croissance en hauteur, biomasse, contenu en carbone des feuilles) (Ovaskainen et al., 2011) et (ii) par des analyses de marqueurs génétiques neutres (analyse de paternité), l'existence d'un taux d'immigration pollinique proche de 50% dans les trois populations étudiées (Gaüzère et al., 2013) (Figure 2). La comparaison des moyennes des valeurs génétiques et des variances génétiques entre les descendants issus de pollens migrants et de pollens non-migrants permet de démontrer l'existence (respectivement) de flux de pollen asymétriques le long du gradient et d'apport de diversité adaptative par les flux

polliniques. Pour l'accroissement en diamètre, seul trait pour lequel une différence de moyennes entre migrants et non-migrants est trouvée significative, le patron observé contredit cependant l'attendu de flux asymétriques du bas vers le haut du versant. Cet attendu justifié par la protogynie de l'espèce et la floraison plus précoce en bas du versant était consistant avec les taux d'immigration polliniques estimés : 48%, 55% et 65% d'immigration pollinique ont été mesurés en bas (1020 m), au milieu (1140 m) et en haut du gradient (1340 m). Pour la phénologie du débourrement, la différence de variances entre migrants et non-migrants est trouvée significative et indique que les flux de gènes permettent d'accroître la variance génétique disponible pour la sélection (Figure 2).

### 2.3 Flux de gènes et adaptation en marge arrière

A noter que ce troisième mécanisme ne pourra pas être à l'œuvre dans les populations en marge arrière de l'aire actuelle pour lesquelles le défi évolutif est encore différent : s'adapter à des conditions dans lesquelles aucune population de l'espèce ne se trouve actuellement (Hampe et Petit, 2005). Pour ces populations, les flux de gènes peuvent (i) contraindre l'adaptation par l'apport de gènes mal-adaptés issus du cœur de l'aire (effet renforcé par des flux asymétriques entre cœur et marges, Kirkpatrick et Barton, 1997) et (ii) avoir un effet positif par apport de diversité génétique.



**Figure 2 :** Estimations de la variance génétique  $V_A$  dans les graines issues de pollen immigrant et dans les graines de pollen non-migrant dans la population intermédiaire (altitude=1140m). Un modèle mixte montre que la différence entre ces deux variances génétiques est significative. (Figure tirée de Gaüzère, 2014).

### 3. Dispersion du pollen et régime de reproduction : quand le local détermine le global

Si le taux d'immigration et la capacité à engendrer de nombreuses recombinaisons (i.e. à se croiser avec de nombreux individus différents) contribuent à accélérer l'adaptation (Kremer et al., 2012 ; Lefèvre et al., 2015), la question de connaître les mécanismes qui facilitent l'un et l'autre dans une population est donc importante (Lefèvre et al., 2014). Cette question se rapporte alors à la caractérisation du régime de reproduction et de ses déterminants à l'échelle des populations et/ou à l'échelle des individus à l'intérieur des populations (Sork et al., 1999). Le régime de reproduction caractérise finement les patrons d'appariements entre arbres (Sork et al., 1999). S'appuyant généralement sur l'étude de descendance maternelles, notamment par l'analyse de marqueurs moléculaires neutres, ce régime de reproduction est principalement décrit par le taux d'autofécondation (pour les espèces hermaphrodites ou monoïques), le nombre de pères efficaces dans une descendance (ou la probabilité des copaternités), le taux d'immigration observé (ou les différentes fréquences de contributions paternelles au-delà de distances seuils). Il peut être complété par des

mesures plus spécifiques pour mesurer aussi les croisements entre apparentés (biparental inbreeding) ou les excès d'autofécondation (corrélation d'autofécondation) (Ritland et al., 2002).

Ces dernières années, les études sur le régime de reproduction ont mis l'accent sur la prise en compte explicite de la spatialisation des individus et donc sur les effets de la dispersion du pollen dans l'espace sur la composition des nuages polliniques<sup>3</sup> échantillonnés par les arbres produisant des graines (Smouse et Sork, 2006). Si les deux sections précédentes ont mis en avant les effets de la dispersion à longue distance, il est ici principalement question de dispersion entre arbres d'une même population, et même entre voisins proches. Mais un faisceau de résultats montre que c'est aussi cet environnement proche qui détermine l'immigration efficace de pollen depuis les longues distances.

### 3.1 Loi d'action de masse

Du point de vue de la modélisation, le modèle qui s'est imposé comme le plus explicatif et le plus opérationnel pour décrire la composition d'un nuage pollinique est la loi d'action de masse (Holsinger et al. 1991), ou autrement dit, une loi de dilution (Oddou-Muratorio et al., 2005 ; Robledo-Arnuncio et al., 2004 ; Nathan et al., 2012). Suivant cette loi, la contribution relative d'un arbre  $p$  dans le nuage pollinique d'un arbre  $m$  est calculée comme dans l'équation suivante (Eq. 1) :

$$\pi_{mp} = \frac{F_p K(d_{mp})}{\sum_{\text{tous les } q} F_q K(d_{mq})}$$

où  $d_{mp}$  est la distance entre les arbres  $m$  et  $p$ ,  $F_p$  est la fécondité mâle de l'arbre  $p$  (quantité de pollen émise) et  $K$  est le noyau de dispersion qui décrit la distribution des distances parcourues par les grains de pollen. Ce modèle repose en fait sur l'hypothèse que la quantité de pollen n'est pas limitante pour la fécondation des ovules. Le dénominateur de cette équation décrit alors la quantité totale de pollen reçue par l'arbre  $m$ , égale à la somme de toutes les contributions de tous les arbres produisant du pollen.

Un résultat important obtenu de ce modèle dit que cette quantité totale de pollen est souvent constituée d'un petit nombre d'arbres « proches » qui contribuent chacun pour une part importante, et d'un grand nombre d'arbres plus lointains dont chacun apporte une quantité très faible mais dont le grand nombre permet de finalement représenter une part importante. La première contribution est à l'origine des faibles nombres efficaces de pères souvent rapportés dans les données sur les régimes de reproduction d'arbres (synthétisées par exemple dans Smouse et Sork, 2004). La deuxième contribution inclut typiquement le pollen immigrant dans une population : pouvant souvent représenter plus de 50% d'un nuage pollinique (Ashley, 2010), il est la somme des contributions d'un grand nombre d'arbres extérieurs différents.

Ce patron est d'autant plus marqué que le noyau de dispersion du pollen  $K$  est à queue lourde (ou leptokurtique) puisque dans ce cas les événements de dispersion à très courtes distances et longue distance sont bien plus fréquents, au détriment des événements de dispersion à des distances intermédiaires (Meagher et Vassiliadis, 2003). Et justement, la très large majorité des études qui ont ajusté des noyaux de dispersion sur des données *in situ*, que ce soit par des analyses de paternité, ou en utilisant les méthodes indirectes TwoGener et Kindist<sup>4</sup>, ont conclu à des noyaux de dispersion à

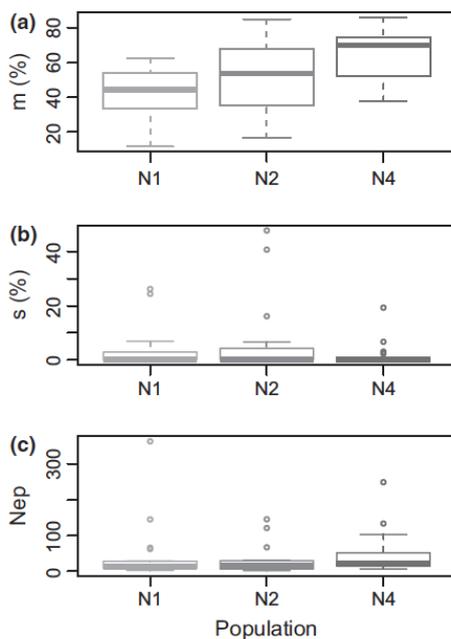
<sup>3</sup> On parle de nuage pollinique pour décrire l'ensemble des grains de pollen viables dans lequel un arbre « échantillonne » au moment de féconder ses ovules. On décrit la composition d'un nuage pollinique (i) quand on quantifie les apports relatifs des arbres d'origine qui ont produit ces pollens ou (ii) quand on quantifie les fréquences de différents allèles ou génotypes portés par ces grains de pollen.

<sup>4</sup> Ces deux méthodes proposées par Smouse, Austerlitz et Robledo-Arnuncio utilisent la différenciation génétique entre paires de nuages polliniques à différentes distances géographiques pour estimer des noyaux de dispersion à grande échelle spatiale, avec un investissement expérimental raisonnable (Robledo-Arnuncio et al., 2006).

queue lourde : le modèle exponentiel-puissance est souvent bien adapté aux données, avec des puissances faibles (souvent  $\leq 0.5$ ) signes que même les fonctions exponentielles longtemps utilisées sous-estiment la dispersion à longue distance (Oddou-Muratorio et al., 2005 ; Restoux, 2009).

### 3.2 Arbres isolés et taux de migration efficaces

Le deuxième résultat marquant des analyses de régimes de reproduction montre que l'on trouve généralement une variabilité très importante entre populations et surtout entre arbres d'une même population (e.g. Restoux et al., 2008 ; Gaüzère et al., 2013) (Figure 3). Puisque quelques arbres émetteurs de pollen jouent un rôle majeur dans la composition du nuage pollinique, ce résultat n'est pas surprenant. Et cette variabilité est d'autant plus marquée que la densité locale est faible et que la population est distribuée de manière irrégulière et/ou agrégée (Restoux et al., 2008 ; Meagher et Vassiliadis, 2003).



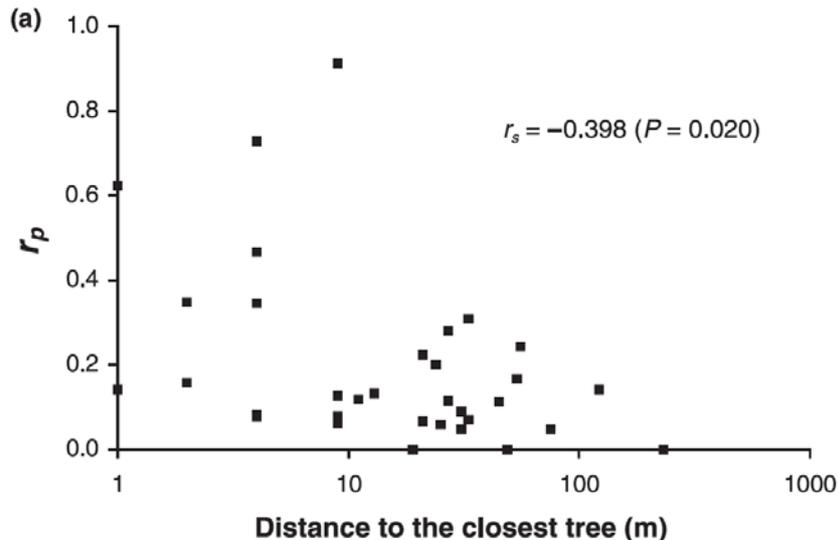
**Figure 3 :** Variabilité des paramètres du régime de reproduction entre individus de hêtre au sein de trois populations le long du versant nord du Mont Ventoux. Pour le taux d'immigration  $m$ , le taux d'autofécondation  $s$ , et le nombre efficace de pères  $Nep$ , la taille des intervalles au sein de chaque population et la présence d'individus « outliers » (pour  $s$  et  $Nep$ ) dénote d'une forte variabilité inter-individuelle. (Figure tirée de Gaüzère et al., 2013).

Si on s'intéresse à la variabilité inter-individuelle en particulier, le modèle de loi d'action de masse prévoit qu'un individu peut produire une plus grande quantité de graines issues de pollen immigrant si (i) la quantité de pollen reçue de longues distances augmente (le numérateur de Eq. 1 croit) ou bien si (ii) la quantité de pollen reçue des conspécifiques de son voisinage diminue (le dénominateur de Eq. 1 décroît). Cette réduction de la quantité de pollen local peut effectivement être importante dans des populations peu denses quand les plus proches voisins conspécifiques se trouvent à une distance plus éloignée. Ce résultat a été clairement illustré empiriquement sur *Pinus sylvestris* en montrant que le nombre efficace de pères dans la descendance augmente nettement avec la distance au plus proche voisin (Robledo-Arnuncio et al., 2004) (Figure 4). L'isolement reproductif avec ses voisins peut-être le résultat d'un éloignement physique, mais aussi d'un éloignement reproductif (e.g. Lagache et al., 2013 pour deux espèces de chêne) ou phénologique (e.g. Gaüzère et al., 2013).

L'augmentation de la quantité de pollen reçue de longues distances (point (i) ci-dessus), si elle ne peut résulter d'une configuration spatiale particulière, peut néanmoins apparaître du fait d'une plus grande proximité phénologique d'un arbre-mère avec les émetteurs de pollen des populations éloignées, pour des arbres particulièrement précoces ou tardifs dans leur population (Gaüzère et al., 2013 ; Soularue et Kremer, 2012).

Dans les deux cas cités ci-dessus, la forte variabilité inter-individuelle conduit donc à ce que des arbres « atypiques » pour leur localisation ou leur phénologie montrent des paramètres de reproduction « atypiques » avec des taux importants d'immigration (Gaüzère et al., 2013), des taux importants

d'hybridation (Lagache et al., 2013) ou une plus forte variabilité génétique dans leur descendance. A contrario, pour des espèces au régime de reproduction mixte qui peuvent pratiquer l'autofécondation et l'allofécondation, ces individus atypiques présentent généralement des taux d'autofécondation également augmentés, accompagnés de possibles effets négatifs dus à la dépression de consanguinité (Restoux et al., 2008). Dans le cas particulier du sapin dans le Mont Ventoux, les effets négatifs de l'isolement et de l'autofécondation sont purgés au stade graine par l'élimination des graines autofécondées, peu viables, et les semis issus des graines pleines montrent une vigueur et une survie comparables, voire meilleure, à celle de descendants issus de semenciers non-isolés poussant en situation de peuplement dense.



**Figure 4** : Relation entre la probabilité de copaternité  $r_p$  (inversement proportionnelle au nombre efficace de pères) dans la descendance d'un arbre-mère de *Pinus sylvestris* et la distance de cet arbre-mère au plus proche voisin conspécifique. (Figure tirée de Robledo-Arnuncio et al., 2004).

## Conclusions

Intrinsèquement liée à la spatialisation, la connaissance des processus de dispersion et de migration a largement bénéficié des (et contribué aux) développements récents en écologie spatiale (Tilman et Kareiva, 1997), en écologie et en génétique du paysage (Balkenhol et al., 2015). Les avancées de l'écologie de la dispersion et de l'écologie du mouvement permettent d'aborder les questions liées aux conséquences des flux d'individus et de gènes avec des approches beaucoup plus mécanistes, liant la dispersion *stricto sensu*, la démographie, la distribution spatiale des individus et des environnements, mais aussi la génétique et les capacités d'évolution (Clobert et al., 2012).

L'idée que la migration seule pourra permettre aux espèces d'arbres de suivre le déplacement de leur enveloppe bioclimatique le long de gradients altitudinaux ou latitudinaux est de plus en plus mise en défaut (Corlett et Westcott, 2013). Au delà de l'alternative controversée qui consiste à renforcer la dispersion par migration assistée, une autre question qui focalise beaucoup d'attention est donc de savoir si la dispersion et les flux de gènes, en interaction avec la sélection génétique et la plasticité phénotypique, permettront aux espèces de répondre suffisamment vite aux changements environnementaux, en marge avant, au cœur de l'aire et en marge arrière. Les capacités de flux de gènes efficace à longue distance, la diversité génétique importante et l'existence fréquente de différenciation adaptative entre environnements contrastés sont des propriétés générales chez les arbres qui devraient contrebalancer leur longue durée de génération (Kremer et al., 2012). Ces constats plaident pour la généralisation des approches démo-génétiques, ou éco-évolutives (Bocedi et al., 2014), où on considère conjointement les effets démographiques et les effets génétiques (en matière de maintien de la diversité et de capacité d'évolution future) des processus biologiques et des options de gestion. De nombreux mécanismes restent bien sûr à approfondir, comme les possibles modifications

ou évolutions génétiques futures des capacités de dispersion ou les effets des hétérogénéités environnementales à différentes échelles sur les dynamiques spatio-temporelles. Mais les résultats rapportés dans cet article montrent le rôle récurrent des structures démographiques et spatiales intra-population, très largement modifiables par la sylviculture : ceci laisse présager un impact potentiellement important des options de gestion en agissant localement sur la structure en tailles ou en âges du peuplement, en structurant le peuplement pour infléchir le régime de reproduction, ou en choisissant des semenciers particuliers en fonction de leur voisinage immédiat.

Dans cette démarche d'intégration des mécanismes, la place de la modélisation est grandissante et de nombreuses avancées de la connaissance rapportées dans cet article sont le résultat d'une analyse conjointe de modèles et de données. Que ce soit pour analyser finement des données, isoler la mécanique de certains processus majeurs, hiérarchiser des effets selon leur importance relative sur la vitesse de colonisation ou la vitesse d'adaptation, ou avancer des prédictions quantitatives pour une espèce donnée dans un environnement particulier, les différentes composantes de la modélisation (statistique, théorique, intégrative et prédictive) sont mobilisées aujourd'hui sur la question de la réponse spatiale des populations au changement climatique. Dans les années à venir, le rôle des plateformes de modélisation comme CAPSIS devrait aller grandissant pour mener plus avant l'intégration des processus à différentes échelles et généraliser les capacités de prédiction pour des espèces et des environnements divers (Oddou-Muratorio et al., 2014 ; Bocedi et al., 2014).

### Références bibliographiques

- Amm A., 2011. Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Etude des capacités de migration du sapin pectiné (*Abies alba* Mill) sur le Mont Ventoux. Thèse de doctorat, U. Marseille, France.
- Ashley M.V., 2010. Plant Parentage, Pollination, and Dispersal: How DNA Microsatellites Have Altered the Landscape? *Crit. Rev. Plant Sci.* 29, 148–161.
- Balkenhol N., Cushman S., Storfer A., Waits L., 2015. *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*, Wiley-Blackwell.
- Barton N., 2001. Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context: Adaptation at the edge of a species range. Blackwell Science, New York. pp. 365-392.
- Bell G., Gonzalez A., 2009. Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecology Letters* 12, 942-948.
- Bocedi G., Palmer S.C.F., Pe'er G., Heikkinen R.K., Matsinos Y.G., Watts K., Travis J.M.J., 2014. RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 388–396.
- Bonnefon O., Coville J., Garnier J., Hamel F., Roques L., 2014. The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. *Ecol. Complex.* 20, 282–292.
- Boulant N., Garnier A., Curt T., Lepart J., 2009. Disentangling the effects of land use, shrub cover and climate on the invasion speed of native and introduced pines in grasslands. *Divers. Distrib.* 15, 1047–1059.
- Bridle J.R., Vines T.H., 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends Ecol. Evol.* 22, 140–147.
- Bullock J.M., Shea K., Skarpaas O., 2006. Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecol.* 186, 217–234.
- Clark J.S., 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *Am. Nat.* 152, 204–224.
- Clark J.S., Lewis M., Horvath L., 2001. Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. *Am. Nat.* 157, 537–554.

- Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M., Ducatez S., 2012. Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press.
- Corlett R.T., Westcott D.A., 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends Ecol. Evol.* 28, 482–488.
- Davis M.B., Shaw R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292, 673–679.
- Dormann C.F., Schymanski S.J., Cabral J., Chuine I., Graham C., Hartig F., Kearney M., Morin X., Römermann C., Schröder B., Singer A. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography* 39, 2119–2131.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., de Coligny F., 2011. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Sciences* 69, 221–233.
- Fisher R.A., 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7, 335–369.
- Gaüzère J., Klein E.K., Oddou-Muratorio S., 2013. Ecological determinants of mating system within and between three *Fagus sylvatica* populations along an elevational gradient. *Mol. Ecol.* 22, 5001–5015.
- Gaüzère J., 2014. Effets de la dispersion du pollen à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de Hêtre commun le long d'un gradient altitudinal. Thèse de Doctorat, U. Montpellier II, Montpellier, France, 268 p.
- Hampe A., Petit R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.* 8, 461–467.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W., 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351, 1291–1298.
- Jongejans E., Skarpaas O., Shea K., 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 153–170.
- Kawecki T. J., Ebert D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225–1241.
- Kirkpatrick M., Barton N.H. 1997. Evolution of a species' range. *American Naturalist* 150, 1–23.
- Kremer A., Ronce O., Robledo-Arnuncio J.J., Guillaume F., Bohrer G., Nathan R., Bridle J.R., Gomulkiewicz R., Klein E.K., Ritland K., Kuparinen A., Gerber S., Schueler S., 2012. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 15, 378–392.
- Kuparinen A., Savolainen O., Schurr F.M., 2010. Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *For. Ecol. Manage.* 259, 1003–1008.
- Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A., Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M.-J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot C., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Ann. For. Sci.* 71, 723–739.
- Lefèvre F., Fady B., Jean F., Davi H., Pichot C., Oddou-Muratorio S., 2015. Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques* 47, 63–79.
- Lagache L., Klein E.K., Guichoux E., Petit R.J., 2013. Fine-scale environmental control of hybridization in oaks. *Mol. Ecol.* 22, 423–436.
- Lenormand T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 17, 183–189.
- Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D., 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462, 1052–1055.
- Mclachlan J.S., Clark J.S., Manos P.S., 2008. Molecular Indicators of Tree Migration Capacity under Rapid Climate Change. *Ecology* 86, 2088–2098.
- Meagher T.R., Vassiliadis C., 2003. Spatial geometry determines gene flow in plant populations. In: Hails R.S., Beringer J.E., Godfray H.C.J. (Eds.), *Genes in the Environment*, British Ecological Society, Oxford, pp. 76–90

- Nathan R., Schurr F.M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A., 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 23, 638–47.
- Nathan R., Horvitz N., He Y., Kuparinen A., Schurr F.M., Katul G.G., 2011. Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecol. Lett.* 14, 211–219.
- Nathan R., Klein E., Robledo-Arnuncio J.J., Revilla E., 2012. Dispersal kernels: review. In: Clobert J., Baguette M., Benton T., Bullock J.M. (Eds.). *Dispersal and Spatial Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, pp. 187–210.
- Neubert M.G., Caswell H., 2000. Demography and Dispersal: Calculation and Sensitivity Analysis of Invasion Speed for Structured Populations. *Ecology* 81, 1613–1628.
- Nilsson J.E., 1995. Genetic variation in the natural pollen cloud of *Pinus sylvestris* - a study based on progeny testing. *Scand. J. For. Res.* 10, 140–148.
- Oddou-Muratorio S., Klein E.K., Austerlitz F., 2005. Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Mol. Ecol.* 14, 4441–4452.
- Oddou-Muratorio S., Davi H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evolutionary Applications* 7, 453–467.
- Ovaskainen O., Karhunen M., Zheng C., Arias J.M.C., Merilä J., 2011. A new method to uncover signatures of divergent and stabilizing selection in quantitative traits. *Genetics* 189, 621–632.
- Pease C.M., Lande R., Bull J.J., 1989. A Model of Population-Growth, Dispersal and Evolution in A Changing Environment. *Ecology* 70, 1657–1664.
- Petit R.J., Hampe A., 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 187–214.
- Rehfeldt G.E., Ying C.C., Spittlehouse D.L., Hamilton D.A.J., 1999. Genetic Responses to Climate in *Pinus contorta*: Niche Breadth, Climate Change, and Reforestation. *Ecol. Monogr.* 69, 375–407.
- Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Y.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Glob. Chang. Biol.* 8, 912–929.
- Restoux G., Silva D.E., Sagnard F., Torre F., Klein E., Fady B., 2008. Life at the margin: the mating system of Mediterranean conifers. *Web Ecol.* 8, 94–102.
- Restoux G., 2009. Variabilité spatio-temporelle de la reproduction chez une espèce pérenne monoïque: Le cas du sapin pectiné, *Abies alba* Miller, en limite sud de son aire de répartition. Thèse de doctorat, U. Marseille, France.
- Ritland K., 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci. *Heredity* 88, 221–228.
- Robledo-Arnuncio J.J., Alía R., Gil L., 2004. Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Mol. Ecol.* 13, 2567–2577.
- Robledo-Arnuncio J.J., Austerlitz F., Smouse P.E., 2006. A new method of estimating the pollen dispersal curve independently of effective density. *Genetics* 173, 1033–1045.
- Roques L., Hamel F., Fayard J., Fady B., Klein E.K., 2010. Recolonisation by diffusion can generate increasing rates of spread. *Theor. Popul. Biol.* 77, 205–12.
- Roques L., Garnier J., Hamel F., Klein E.K., 2012. Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 8828–8833.
- Roques L., 2013. *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale*. Editions Quae. Paris.
- Shigesada N., Kawasaki K., 1997. *Biological invasions: Theory and practice*. In: *Oxford Series in Ecology and Evolution*, Oxford University Press, Oxford.
- Soularue J., Kremer A., 2012. Assortative mating and gene flow generate clinal phenological variation in trees. *BMC Evol. Biol.* 12, 79.
- Schurr F.M., Steinitz O., Nathan R., 2008. Plant fecundity and seed dispersal in spatially heterogeneous environments: models, mechanisms and estimation. *J. Ecol.* 96, 628–641.

- Savolainen O., Pyhäjärvi T., Knürr T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 595–619.
- Skellam J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38, 196-218.
- Smouse P.E., Sork V.L., 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *For. Ecol. Manage.* 197, 21–38.
- Sork V.L., Nason J., Campbell D., Fernandez J., 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends Ecol. Evol.* 14, 219–224.
- Sork V.L., Smouse P.E., 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landsc. Ecol.* 21, 821–836.
- Tilman D., Kareiva P.M., 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions* (Vol. 30). Princeton University Press.
- Thuiller W., Albert C., Araújo M.B., Berry P.M., Cabeza M., Guisan A., Hickler T., Midgley G.F., Paterson J., Schurr F.M., Sykes M.T., Zimmermann N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 137–152.
- Travis J.M.J., Harris C.M., Park K.J., Bullock J.M., 2011. Improving prediction and management of range expansions by combining analytical and individual-based modelling approaches. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 477–488.
- Vitasse Y., Delzon S., Bresson C.C., Michalet R., Kremer A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 1259-1269.
- Yeaman S., Jarvis A., 2006. Regional heterogeneity and gene flow maintain variance in a quantitative trait within populations of lodgepole pine. *Proc. Biol. Sci.* 273, 1587–1593.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## Rôle des interactions plante-plante dans la réponse des forêts au changement climatique : l'exemple des forêts de chêne sessile et de hêtre dans les Pyrénées Occidentales

Michalet R.<sup>1</sup>, Vitasse Y.<sup>2,3</sup>, Delzon S.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> UMR CNRS 5805 EPOC, Université of Bordeaux, Talence, France

<sup>2</sup> University of Neuchatel, Institute of Geography, Neuchatel, Switzerland

<sup>3</sup> WSL Institute for Snow and Avalanche Research SLF, Group Mountain Ecosystems, Davos, Switzerland

<sup>4</sup> INRA, UMR1202 BIOGECO, 33610 Cestas, France

**Correspondance:** r.michalet@ecologie.u-bordeaux1.fr

### Résumé

Les recherches concernant l'impact du changement climatique sur les forêts, telles que les modèles d'enveloppes climatiques et les modèles phénologiques, ignorent les interactions biotiques. Notre objectif est l'étude du rôle médiateur des interactions chêne-hêtre dans leur réponse au changement climatique dans les Pyrénées Occidentales. Des études préliminaires suggèrent que des différences importantes de sensibilité phénologique à la température entre ces espèces pourraient expliquer leur répartition altitudinale actuelle et l'évolution de leur balance compétitive avec le changement climatique. Nous présentons ici les résultats d'une expérimentation réalisée *in situ* et ayant pour but de quantifier les variations d'interactions entre des plantules de ces deux espèces et les arbres adultes le long d'un gradient altitudinal. Les résultats pour la survie des plantules montrent une augmentation importante de la compétition en altitude pour le chêne seulement. C'est le manque de chaleur à l'ombre du hêtre à haute altitude qui limite actuellement la longueur de la saison de végétation du chêne et sa progression en altitude. Le réchauffement climatique devrait diminuer la compétition subie par le chêne relativement au hêtre de par sa plus grande sensibilité phénologique à la température et ainsi exacerber les effets du changement climatique sur la migration altitudinale de ces deux espèces.

**Mots-clés :** Changement climatique, Compétition, Facilitation, Gradient altitudinal, Phénologie, Quantité de chaleur, Ressource

### Abstract: The role of plant-plant interactions in forest response to climate change

Researches on climate change effects in forests, including species distribution and phenological models, ignore plant-plant interactions. The goal of this paper is to assess the mediating role of plant-plant interactions in the response of sessile oak and common beech to climate change in the western Pyrenees (France). Preliminary studies suggested that important differences in phenological sensitivity to warming among the two species might explain their current altitudinal distribution and alter their competitive balance under climate change. We present here the results of an *in situ* experiment which aims at quantifying variation in interactions between seedlings of the two species and adult trees along an altitudinal gradient. Results for survival showed that competition strongly increased with increasing elevation, but for oak only. The lack of heat below the shaded canopy of the high elevation beech forests currently limits the length of the growing season for oak, impeding its dominance at high elevation. Climate warming should decrease competition for oak as compared to beech considering the higher phenological sensitivity to warming of oak. This competitive release should exacerbate climate change effects on the altitudinal migration of the two species.

**Keywords:** Altitudinal gradient, Climate change, Competition, Facilitation, Growing degree days, Heat resource, Phenology

## Introduction

Les modèles climatiques prévoient d'importantes modifications des températures et des précipitations sous l'effet du changement climatique (IPCC 2013) et, selon les systèmes écologiques, les lieux et les espèces, les conditions environnementales déterminant les performances des organismes vivants, notamment des plantes, devraient soit s'améliorer ou se dégrader (Lavergne et al., 2010 ; McCluney et al., 2012). Par exemple, aux hautes latitudes et en climat humide, tel que dans les climats boréaux et arctiques de l'hémisphère nord, l'élévation des températures moyennes devrait certainement permettre une amélioration des performances végétales pour les espèces les plus exigeantes (Chapin et Shaver, 1985), avec cependant le risque d'extinction pour les espèces inféodées à ces climats (Thuillier et al., 2005). Ce serait également le cas en altitude des montagnes humides de plus basses latitudes, tel qu'aux étages montagnards, subalpins et alpins où les écosystèmes forestiers et herbacés sont actuellement contraints thermiquement (Grabherr et al., 1994 ; Lenoir et al., 2008). Inversement, à plus basse latitude dans les climats secs méditerranéens, continentaux et intertropicaux, le stress hydrique devrait s'accroître, étant donné l'augmentation des températures et la baisse des précipitations estivales (Anthelme et Cavieres, 2014). Par exemple dans le cas du Bassin Méditerranéen, les scénarios climatiques prédisent à la fois une diminution des précipitations pendant la saison de croissance végétale et une augmentation de la fréquence des événements extrêmes (IPCC 2013). Ces changements devraient très probablement entraîner une augmentation de l'aridité dans une région déjà très contrainte par la sécheresse estivale et ainsi une baisse de la survie et de la croissance des espèces (Sala et al., 2000). Cette augmentation du stress hydrique devrait également se faire sentir à basse altitude en climats tempéré et subméditerranéen faiblement arrosés, tels que dans les montagnes méridionales de l'Europe (Saccone et al., 2009).

La plupart des études sur la réponse des espèces et des communautés végétales au changement climatique sont basées sur des approches corrélatives transposant dans le futur les relations existant actuellement entre la distribution spatiale des espèces et les facteurs climatiques. Ces méthodes, dites de modélisation des enveloppes climatiques, ont l'avantage de permettre d'établir des scénarios de grande échelle (au sens anglais du terme, i.e. sur de grandes surfaces) simultanément pour un nombre élevé d'espèces (Thomas et al., 2004 ; Thuillier et al., 2005). Cependant, leur inconvénient majeur est la non prise en compte de plusieurs facteurs écologiques essentiels de la distribution géographique des espèces, tels que leurs potentialités de dispersion, d'adaptation génétique et leurs interactions biotiques, même si les chercheurs utilisant ces méthodes sont de plus en plus conscients de ces limitations (Lavergne et al., 2010 ; Wisz et al., 2013). L'objectif majeur de notre article est de montrer l'importance des interactions biotiques dans la réponse des plantes au changement climatique et en particulier celles des interactions plante-plante dans les écosystèmes forestiers.

Une des erreurs importantes des approches de modélisation des enveloppes climatiques est l'hypothèse faite que la niche réalisée des espèces est similaire à leur niche fondamentale ou plus exactement que le décalage existant entre les deux niches est stable dans l'espace écologique (et donc géographique) et donc que celui-ci devrait être conservé dans le climat futur. Or, cette simplification n'est possible que si les interactions biotiques (compétition et facilitation) sont stables dans l'espace écologique, ce qui est loin d'être le cas (Davis et al., 1998a ; Vetaas, 2002 ; Brooker, 2006). Une étude sur la répartition des arbres en relation avec le climat dans les montagnes de Nouvelle Zélande a clairement démontré l'inverse. Leathwick et Austin (2001) ont comparé par modélisation le long de gradients altitudinaux les niches de plusieurs espèces arborescentes de Nouvelle Zélande dans des massifs montagneux où les *Nothofagus*, espèces de hêtres austraux connus comme très compétitifs, sont présents (i.e. niche réalisée) et dans des massifs de climat équivalent où ces espèces compétitrices sont absentes (i.e. niche fondamentale) pour des raisons historiques liées à la migration des espèces. Ils ont montré, pour toutes les espèces étudiées, que la présence de *Nothofagus* modifiait très fortement celle de ces espèces le long du gradient altitudinal. Ils ont observé en particulier que l'écart entre les niches fondamentales, sans *Nothofagus*, et réalisées, avec *Nothofagus*, augmentait

quand les conditions environnementales devenaient de plus en plus favorables en descendant en altitude. C'est l'augmentation de la compétition avec le réchauffement à basse altitude qui explique l'augmentation de cet écart entre les deux niches, conformément au modèle de Grime (1973) prévoyant une diminution de la compétition avec le stress.

De nombreux auteurs ont en effet proposé que, conformément au modèle de Grime (1973), la compétition devrait augmenter et ainsi exacerber les effets du changement climatique, dans le cas où celui-ci entraînerait une amélioration des conditions environnementales pour les espèces végétales (e.g. Michalet et al., 2014a). Inversement, dans le cas où le changement climatique entraînerait une péjoration des conditions environnementales, l'augmentation de la facilitation en conditions de stress, conformément au modèle de Bertness et Callaway (1994), devrait diminuer les effets négatifs du changement climatique. Cet effet médiateur positif a été démontré par Wipf et al. (2006) pour *Empetrum nigrum* en climat arctique ; l'effet négatif de la fonte précoce de la neige pour la disponibilité en eau de cette espèce et ainsi sa survie n'est pas observé sous la canopée de ses voisins dont la facilitation diminue ainsi l'effet négatif indirect de l'augmentation des températures. De même, Saccone et al. (2009) ont montré que pendant la canicule de l'été 2003 la canopée des forêts montagnardes des adrets de Moyenne Maurienne (Savoie) a permis la survie de jeunes sapins plantés sous couvert, alors que ceux des milieux ouverts ont péri de par l'intensité de la sécheresse de l'air. La facilitation peut donc avoir un effet médiateur positif dans la réponse des espèces à l'augmentation de l'aridité avec le changement climatique dans les climats secs (Brooker, 2006).

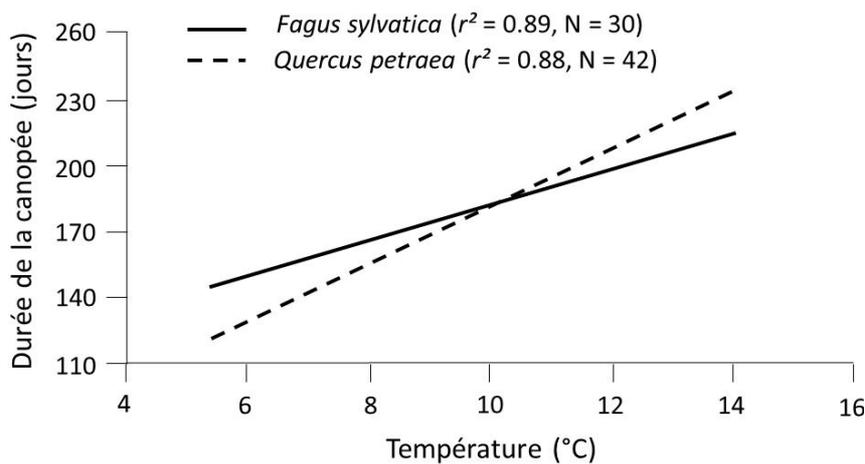
Une difficulté majeure pour prédire l'effet médiateur des interactions biotiques dans la réponse des espèces au changement climatique est l'absence de consensus dans la littérature sur les variations de direction des interactions biotiques le long des gradients de contraintes environnementales et donc leur apparente idiosyncrasie. En effet, l'augmentation de la facilitation avec le stress prédit par le modèle de Bertness et Callaway (1994) n'est certainement pas une loi générale, en particulier le long de gradients de ressource hydrique où la compétition augmente généralement lorsque le stress s'accroît (Davis et al., 1998b ; Tielborger et Kadmon, 2000 ; Maestre et Cortina, 2004). En conséquence, Mc Cluney et al. (2012) ont proposé que la facilitation puisse diminuer avec le changement climatique en cas d'augmentation du stress hydrique, inversement donc à la prédiction classique issue du modèle de Bertness et Callaway (1994). Ce résultat fut observé par Saccone et al. (2009) lors de la canicule de 2003 pour les plantules d'érable sycomore et d'épicéa dont la survie fut négativement affectée par la canopée forestière en condition de très forts stress hydriques, dus à l'augmentation de la compétition pour l'eau du sol.

De plus en plus d'auteurs s'accordent ainsi pour considérer que la facilitation doit diminuer (et la compétition augmenter, conformément aux modèles de Mc Arthur et Wilson (1967) et de Tilman (1982)), lorsque le stress augmente dans le cas où la contrainte de stress est une ressource (telle que l'eau ou les nutriments) mais inversement augmenter avec le stress, conformément au modèle de Bertness et Callaway (1994), lorsque la contrainte environnementale est un facteur direct comme l'humidité de l'air ou la température (Michalet, 2007 ; Maestre et al., 2009 ; Saccone et al., 2009 ; Michalet et al., 2014b). Enfin, en situation de contrainte extrême, il est fort probable que les interactions biotiques disparaissent complètement, par le collapse de tout effet biotique, positif ou négatif (Michalet et al., 2006 ; Kéfi et al., 2007 ; Le Bagousse-Pinguet et al., 2014a), conformément aux résultats de nombreuses expérimentations (Kitzberger et al., 2000 ; Forey et al., 2010 ; Maalouf et al., 2012 ; Le Bagousse-Pinguet et al., 2014b ; Michalet et al., 2015 ; Noumi et al., 2015a et b). Ces cas de disparition de la facilitation avec l'augmentation du stress suggèrent donc que les interactions biotiques peuvent également exacerber les effets négatifs du changement climatique lorsque celui-ci entraîne une péjoration des conditions environnementales pour les espèces végétales (Mc Cluney et al., 2012 ; Michalet et al., 2014a).

La phénologie du débourrement (i.e. de l'initiation de la période de croissance des feuilles) est un trait fonctionnel des végétaux particulièrement sensible aux variations de températures, et donc au

changement climatique (Menzel, 2002 ; Zhang et al., 2004 ; Chen et al., 2005). La réponse phénologique des plantes est très variable selon les espèces (Kramer 1995 ; Chuine et al., 2000 ; Linkosalo et al., 2000 ; Vitasse et al., 2009a et b) et la plasticité de ce caractère semble être un avantage adaptatif pour le futur (Jacques et al., 2015). L'importance de la variabilité interspécifique de la réponse phénologique des espèces suite à une augmentation de la température laisse supposer que ce trait fonctionnel devrait fortement affecter leur balance compétitive sous changement climatique et ainsi leur répartition.

L'objectif de cet article est d'étudier les conséquences des variations de la réponse phénologique de *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* au changement de température sur leurs interactions et leur distribution altitudinale dans le contexte du changement climatique. Vitasse et al. (2009c) ont étudié la phénologie du débourrement et de la sénescence foliaire (coloration et chute des feuilles) de *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* à cinq niveaux altitudinaux dans les Pyrénées Occidentales très océaniques (Figure 1). Les deux espèces ont des réponses phénologiques très contrastées aux variations de température qui conditionnent des évolutions très différentes de la durée de la saison de croissance avec l'altitude. Le chêne a une plus forte sensibilité phénologique à la température que le hêtre qui lui confère une saison de croissance plus longue en dessous de 800 m, approximativement (Figure 1).



**Figure 1:** Relation entre la durée de la canopée et la température moyenne annuelle de l'air pour *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica*. Les mesures phénologiques ont été effectuées entre 100 et 1600m d'altitude dans les Pyrénées occidentales de 2005 à 2007 (Vitasse et al., 2009c modifié).

Cependant cet avantage s'inverse au-dessus de 800 m où le hêtre a une durée de saison de croissance supérieure au chêne. L'altitude de cette inversion des durées de canopée forestière et ainsi de saison de croissance correspond de manière très frappante à la limite altitudinale entre les étages de végétation collinéen et montagnard dans les ombrières de ces massifs Pyrénéens très océaniques et donc à la dominance respective du chêne et du hêtre dans les communautés forestières. Vitasse et al. (2009c) ont ainsi proposé que ces importantes différences phénologiques entre les deux espèces pourraient expliquer leur balance compétitive le long du gradient altitudinal et son évolution potentielle avec le changement climatique. En effet, il est probable que le réchauffement climatique déplace cet équilibre de saison de végétation entre les deux espèces vers des plus hautes altitudes, soit de 400m environ en cas d'élévation des températures de 2°C si on considère que la température décroît d'environ 0,5°C tous les 100 m de dénivelé (Ozenda, 1985). Si la balance compétitive des deux espèces est sous la dépendance de la durée de leur saison de croissance, alors on peut prédire que le chêne sessile devrait remplacer le hêtre commun de 800 à 1200 m environ dans les ombrières si le climat se réchauffe de 2°C. Néanmoins, cette hypothèse implique que la compétition subie actuellement par le chêne augmente avec l'altitude, ce qui est tout à fait en opposition avec le modèle de Grime (1973) et celui de Bertness et Callaway (1994) et les résultats d'expérimentations sur les interactions biotiques le long des gradients altitudinaux dans les montagnes humides qui ont montré que la compétition diminuait en altitude lorsque le stress augmentait (Choler et al., 2001 ; Callaway et al., 2002 ; Michalet et al., 2014a). Par contre, si la compétition demeure inchangée avec l'altitude, cela

suggérerait, d'une part que la réponse phénologique des espèces à la température ne conditionne pas leur balance compétitive, et d'autre part que leur dominance est directement dépendante de leur tolérance au stress thermique en absence d'interactions biotiques. Ce dernier résultat donnerait du crédit aux modèles d'enveloppes climatiques qui considèrent implicitement que la balance compétitive des espèces ne doit pas être affectée par les changements de températures et de précipitations induits par le changement climatique.

Dans cet article, nous présentons les résultats d'une expérimentation de transplantation de jeunes plants de chêne et de hêtre à cinq niveaux altitudinaux dans les Pyrénées occidentales, en forêt et en milieu ouvert. Le but de cette expérimentation est d'étudier l'évolution des interactions entre ces deux espèces le long du gradient altitudinal. A notre connaissance, l'effet de l'augmentation de la température liée au changement climatique sur la balance compétitive d'espèces forestières via la phénologie n'a jamais été abordé. Si cet effet existe, il pourrait contribuer à expliquer les aires de répartitions climatiques des espèces et les prédictions des scénarios de changement climatique, mais il pourrait également permettre d'affiner les modèles d'évolution des interactions biotiques le long des gradients environnementaux.

## 1. Matériels et méthodes

L'expérimentation a été conduite entre novembre 2006 et octobre 2009 dans les Pyrénées Occidentales. Le climat des Pyrénées Occidentales est un climat océanique tempéré doux et très humide avec une température annuelle moyenne de 12°C et des précipitations annuelles de 1079 mm à basse altitude (moyenne 1946–2001 à Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m d'altitude, Météo France). Nous avons sélectionné cinq sites expérimentaux situés en exposition nord à des altitudes approximatives de 100, 400, 800, 1200 et 1600 m (voir Vitasse et al., 2010 pour des données précises plus complètes sur l'altitude et la localisation des sites). Chaque site comprenait une parcelle en forêt ancienne dominée par *Fagus sylvatica* et une parcelle en clairière située à proximité dans des conditions environnementales similaires. Toutes les parcelles ont été entourées de barrières excluant les grands herbivores et désherbées mécaniquement et à l'aide d'herbicide avant plantation.

Dans chacune des dix parcelles, nous avons planté en novembre 2006 des plants de deux à trois ans de trois populations de *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* originaires des sites de 400, 800 et 1200 m afin de tester l'existence d'un éventuel effet génétique. Les plants ont été prélevés au sein des forêts avec leur sol et transportés dans des bacs jusqu'aux sites expérimentaux où ils furent plantés entre 1-4 jours après prélèvement. Chaque parcelle a été subdivisée en quatre blocs et quatre individus de chaque population de chaque espèce ont été transplantés par bloc avec une disposition systématique. 96 plants (2 espèces X 3 populations X 4 blocs X 4 individus) ont ainsi été transplantés dans chacune des 10 parcelles. La survie, le diamètre au collet et la hauteur des plants ont été mesurés chaque automne jusqu'en 2009. Les plants morts pendant la première année ont été remplacés en novembre 2007. La survie finale en 2009 a été exprimée en pourcentage du nombre total d'individus transplantés par bloc, population et espèce. Les croissances en diamètre et en hauteur ont été calculées en taux de croissance relatif par an ((performance Tfinal - performance Tinitial) / performance Tinitial / nombre d'années de croissance) et moyennées par blocs avant calcul des indices d'interactions.

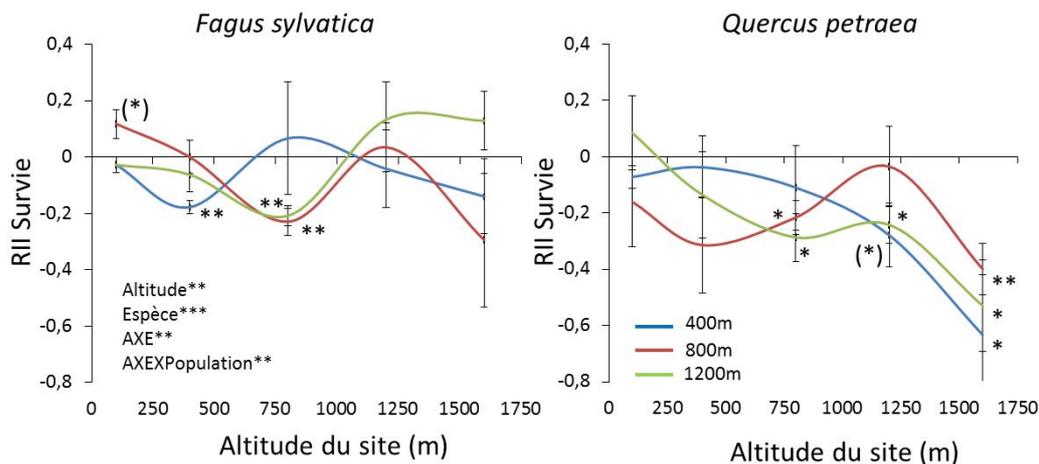
L'effet de la canopée forestière sur la survie et la croissance des plants a été calculé à l'aide de l'indice relatif d'interaction proposé par Armas et al. (2005) :  $RII = (Performance\ en\ forêt - Performance\ en\ clairière) / (Performance\ en\ forêt + Performance\ en\ clairière)$ .

L'appariement des blocs a été réalisé de manière systématique en utilisant l'ordre initial de numérotation des quatre blocs de chaque parcelle. L'indice RII varie entre -1 et 1 avec les valeurs positives indiquant une meilleure survie en forêt qu'en clairière (facilitation de la canopée forestière) et les valeurs négatives une meilleure survie en clairière qu'en forêt (compétition de la canopée forestière).

L'effet statistique des traitements sur les indices d'interactions pour la survie et la croissance a été analysé par analyses de covariances avec l'altitude du site comme facteur continu et l'espèce et l'altitude de la population d'origine (400, 800 et 1200m) comme facteurs discrets. La significativité des moyennes de RII a été testée à l'aide de test-T. Les valeurs de RII ont été log-transformées avant analyses. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel JUMP.

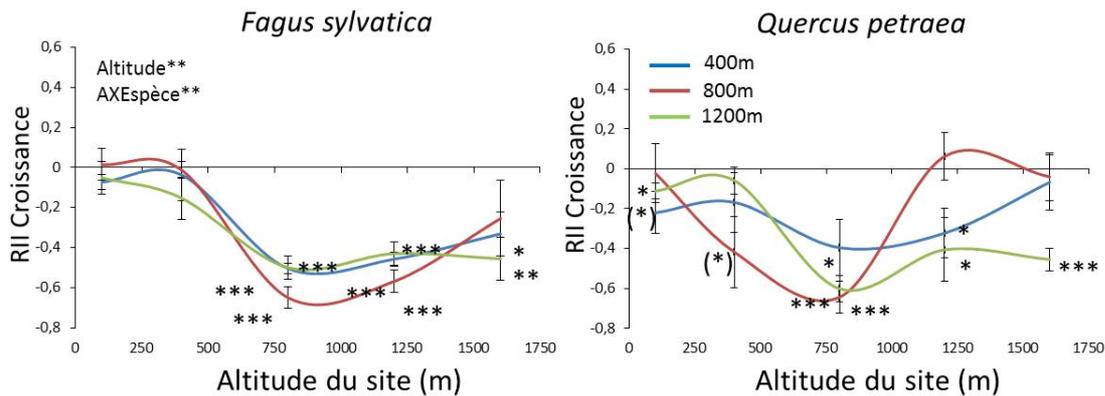
## 2. Résultats

Le RII pour la survie est très significativement affecté par le facteur espèce avec des valeurs plus négatives (compétition) pour le chêne que pour le hêtre (Figure 2). L'indice est également plus faible (plus de compétition) en altitude (effet altitude) et en particulier pour le chêne (interaction espèce X altitude) qui a des valeurs de RII survie négativement significatives à partir de 800 m seulement (voir test-T des moyennes de RII dans la Figure 2) et qui deviennent très négatives à 1600 m. Ce n'est pas le cas du hêtre dont la compétition pour la survie n'est significative qu'à 400 et 800 m. Une interaction altitude X espèce X population est également observée, sans doute due au fait que dans le cas du chêne la population d'altitude intermédiaire montre le moins de plasticité de l'interaction pour la survie le long du gradient altitudinal, alors que c'est l'inverse dans le cas du hêtre.



**Figure 2 :** Variation de l'indice d'interaction relative pour la survie (RIISurvie) de jeunes transplants de trois populations (couleurs des courbes) de *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* le long du gradient altitudinal pyrénéen. Les valeurs positives de RII indiquent une meilleure survie en forêt qu'en clairière (facilitation de la canopée forestière) et les valeurs négatives une meilleure survie en clairière qu'en forêt (compétition de la canopée forestière). Les résultats de l'ANCOVA sur les effets des facteurs altitude, espèce et population sont donnés en bas à gauche de la figure. Les étoiles au sein de la figure indiquent les valeurs de RII significativement différentes de 0 : (\*)  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.001$ , \*\*\*  $p < 0.0001$ .

Les résultats de RII croissance sont relativement différents de ceux de RII survie et seuls sont montrés ici les résultats pour la croissance en diamètre (Figure 3), ceux pour la croissance en hauteur étant très similaires. L'intensité de compétition pour la croissance est également affectée par l'altitude et de façon différente entre les espèces selon l'altitude mais l'optimum de compétition n'est plus situé à haute altitude comme c'était le cas de la compétition pour la survie. Pour les deux espèces, l'intensité de compétition maximale est observée à moyenne altitude (800 m) et décroît légèrement aux plus hautes altitudes (1200 et 1600 m). La différence majeure entre les deux espèces est l'absence pour la croissance de compétition à basse altitude pour le hêtre seulement, le chêne subissant de la compétition à toutes altitudes (voir résultats des tests-T sur la Figure 3). Il n'y a pas d'effet significatif de la population pour la compétition pour la croissance.



**Figure 3 :** Variation de l'indice d'interaction relative pour la croissance en diamètre (RIICroissance) de jeunes transplants de trois populations (couleurs des courbes) de *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* le long du gradient altitudinal pyrénéen. La légende est la même que dans la Figure 2.

### 3. Discussion

La compétition pour la survie et la croissance varient toutes deux le long du gradient altitudinal et de façon différente selon l'espèce. C'est l'évidence que l'écart entre les niches fondamentale et réalisée des espèces varie dans les espaces géographique et écologique en relation avec les variations de températures. Ceci suggère que les relations existant actuellement entre la distribution des espèces et le climat ne seront pas stables avec le changement climatique et que ces changements d'interactions biotiques doivent être pris en compte dans les simulations de changement d'aire géographique des espèces avec le changement climatique (Davis et al., 1998a ; Brooker, 2006 ; Mc Cluney et al., 2012 ; Michalet et al., 2014a).

Les résultats pour la survie et la croissance diffèrent, à la fois pour l'optimum de compétition avec l'altitude et en fonction de l'espèce. Dans le cas de la survie, la compétition augmente avec l'altitude pour le chêne seulement, avec un maximum observé à 1600 m, alors que pour le hêtre le maximum se situe à moyenne-basse altitude (400-800 m). Pour la croissance, le maximum de compétition se situe à moyenne-haute altitude (800-1200 m) pour les deux espèces et la compétition est nulle pour le hêtre à basse altitude (100 et 400 m). En aucun cas donc, la compétition n'est maximale aux plus basses altitudes pour les deux espèces comme le prédit le modèle dominant de la littérature qui propose que la compétition doit céder la place à la facilitation le long des gradients de stress thermique (Bertness et Callaway, 1994). Ce modèle a été confirmé par de nombreuses expérimentations réalisées sur les écosystèmes herbacés subalpins et alpins (Choler et al., 2001 ; Callaway et al., 2002 ; Michalet et al., 2014a). Par contre, le résultat pour la compétition pour la survie du chêne est cohérent avec les mesures phénologiques de Vitasse et al. (2009c) ayant montré que l'avantage d'une plus longue saison de croissance du chêne par rapport au hêtre s'estompait progressivement en s'élevant en altitude et en particulier au-delà de 800 m et l'hypothèse faite que les différences de plasticité phénologique des deux espèces pourraient affecter leur balance compétitive et leur distribution avec l'altitude. De façon très intéressante, ce résultat suggère que les variations d'intensité de compétition perçue par le chêne le long du gradient altitudinal sont assez similaires à celles observées le long de gradients de facteurs de ressources (Michalet, 2007 ; Maestre et al., 2009 ; Michalet et al., 2014b). Par exemple, il a été montré par de nombreux auteurs que la compétition augmentait avec le stress dans le cas où le facteur de stress était la disponibilité en eau (Davis et al., 1998b ; Tielborger et Kadmon, 2000 ; Maestre et Cortina, 2004 ; Saccone et al., 2009 ; Forey et al., 2010), la disponibilité en nutriments ou en lumière (Wilson et Tilman, 1991), conformément aux modèles de McArthur et Wilson (1967), Tilman (1982) et Taylor et al. (1990). Ce qui est surprenant c'est que cette augmentation de la compétition avec le stress n'a jamais été observée, à notre connaissance, le long de gradients de facteurs directs non de

ressources, tels que la température ou l'humidité de l'air (Michalet, 2007). Ceci suggère que les gradients de stress thermique pourraient être également dans certaines conditions des gradients de ressource. Il est vrai que les biogéographes considèrent que la quantité de chaleur, quantifiée par le nombre de degrés jour, est une ressource pour les végétaux déterminant les étages de végétation avec l'altitude ou leur zonation avec la latitude (Ozenda, 1985 ; Rivas-Martinez, 1987 ; Michalet, 1991 ; Prentice et al., 1992 ; Zimmerman et Kienast, 1999), contrairement à la tolérance du froid qui est un facteur direct non de ressource car non consommable (Woodward et Williams, 1987). Le chêne sessile semble être particulièrement sensible à cette absence de chaleur apparaissant dans les forêts peu ensoleillées de haute altitude. Il est vrai que contrairement au hêtre cette espèce peut être observée à très haute altitude dans les versants sud, formant des bosquets très ouverts sur des sols superficiels localisés sur des rognons rocheux ensoleillés (Pautou et al., 1991). Dans ces situations très exposées, le froid est sans doute particulièrement intense pendant la nuit même si les températures le jour sont vraisemblablement nettement supérieures à celles des sous-bois ombragés des mêmes altitudes. Des mesures de températures diurnes et nocturnes dans ces différentes situations environnementales sont bien sûr nécessaires pour conclure sur la validité éventuelle de ces hypothèses.

La compétition pour la croissance semble être déterminée par un autre facteur direct que la quantité de chaleur, étant donné que le maximum de compétition observée se situe à moyenne-basse altitude pour les deux espèces. Il est probable que le facteur direct impliqué dans la compétition pour la croissance soit la lumière en tant que ressource pour la photosynthèse dans la mesure où les forêts les plus productives et les moins éclairées sont souvent celles de la partie supérieure de l'étage collinéen, là où les limitations thermiques et hydriques à la croissance en hauteur des arbres sont les plus faibles (Waring et al., 1978 ; Rolland et al., 1999). Des mesures d'éclaircissement sont néanmoins également nécessaires pour conclure sur la validité de cette deuxième hypothèse. Enfin, l'absence de compétition pour la croissance subie par le hêtre aux plus basses altitudes (contrairement au chêne) pourrait être due à sa plus faible tolérance du stress hydrique atmosphérique dans les milieux ouverts (Breda et al., 2006) et donc à des effets de facilitation contrebalançant la compétition potentielle existante sous couvert.

## Conclusion

L'augmentation de la compétition pour la survie du chêne avec l'altitude suggère que la sensibilité phénologique différentielle des deux espèces à la température détermine très probablement leur balance compétitive et la dominance actuelle du hêtre en altitude en raison de sa plus grande tolérance thermique par rapport au chêne. Cette importance de la compétition dans la répartition altitudinale des deux espèces et sa variation avec la température est à prendre en compte dans les modèles de simulation des variations d'aires de distribution des espèces avec le changement climatique. Cette étude suggère également que les variations d'interactions biotiques le long des gradients thermiques peuvent aussi dépendre, comme dans le cas des gradients hydriques, du type de facteur thermique en cause, facteur de ressource chaleur ou facteur direct non consommable (tolérance du gel).

## Références bibliographiques

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O., 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Sciences* 5, 387.
- Armas C., Ordiales R., Pugnaire F.I., 2004. Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology* 85, 2682-2686.
- Bertness M.D., Callaway R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-195.

- Breda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Sciences* 63, 625-644.
- Brooker R.W., 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171, 271-284.
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., *et al.*, 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.
- Chapin F.S., Shaver G.R., 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66, 564-576.
- Chen X.Q., Hu B., Yu R., 2005. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. *Global Change Biology* 11, 1118-1130.
- Choler P., Michalet R., Callaway R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82, 3295-3308.
- Chuine I., Cambon G., Comtois P., 2000. Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models. *Global Change Biology* 6, 943-952.
- Davis A.J., Jenkinson L.S., Lawton J.H., Shorrocks B., Wood S., 1998a. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391, 783-786.
- Davis M.A., Wragg K.J., Reich P.B., 1998b. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86, 652-661.
- Forey E., Touzard B., Michalet R., 2010. Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity-biomass gradient? *Plant Ecology* 206, 287-295.
- Graherr G., Gottfried M., Pauli H., 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369, 448.
- Grime J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344-347.
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- Jacques M.H., Lapointe L., Rice K., Montgomery R.A., Stefanski A., Reich P.B., 2015. Responses of two understory herbs, *Maianthemum canadense* and *Eurybia macrophylla* to experimental forest warming: Early emergence is the key to enhanced reproductive output. *American Journal of Botany* 102, 1610-1624.
- Kéfi S., Rietkerk M., Alados C.L., Pueyo Y., Papanastasis V.P., ElAich A., *et al.*, 2007. Spatial vegetation patterns and the imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449, 213-217.
- Kitzberger T., Steinaker D.F., Veblen T.T., 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81, 1914-1924.
- Kramer K., 1995. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Climatic Research* 5, 119-130.
- Lavergne S., Mouquet N., Thuiller W., Ronce O., 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 321-350.
- Leathwick J.R., Austin M.P., 2001. Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology* 82, 2560-2573.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Xiao S., Brooker R.W., Gross N., Liancourt P., Straile D., *et al.*, 2014a. Facilitation displaces hot-spots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *Journal of Vegetation Science* 25, 66-76.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Maalouf J.-P., Touzard B., Michalet R., 2014b. Importance, but not intensity of plant interactions correlates with changes in species diversity under the interplay of stress and disturbance. *Oikos* 123, 777-785.

- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20<sup>th</sup> century. *Science* 320, 1768-1771.
- Linkosalo T., Hakkinen R., Hanninen H., 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology* 26, 1165-1172.
- Maalouf J.-P., Le Bagousse-Pinguet Y., Marchand L., Touzard B., Michalet R., 2012. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of Botany* 110, 821-828.
- McArthur R.H., Wilson O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- McCluney K.E., Belnap J., Collins S.L., González A.L., Hagen E.M., Holland J.N., *et al.*, 2012. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. *Biological Reviews* 87, 563-582.
- Maestre F.T., Cortina J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Supplement* 271, S331-S333.
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J., 2009. Refining the stress gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199-205.
- Menzel A., 2002. Phenology: its importance to the global change community-an editorial comment. *Climatic Change* 54, 379-385.
- Michalet R., 1991. Nouvelle synthèse bioclimatique des milieux méditerranéens. Application au Maroc septentrional. *Revue d'Ecologie Alpine* 1, 45-60.
- Michalet R., 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist* 173, 3-6.
- Michalet R., Brooker R.W., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Pugnaire, F.I., *et al.*, 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9, 767-773.
- Michalet R., Schöb C., Lortie C.J., Brooker R.W., Callaway R.M., 2014a. Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. *Functional Ecology* 28, 75-86.
- Michalet R., Le Bagousse-Pinguet Y., Maalouf J.-P., Lortie C.J., 2014b. The two alternatives to the Stress-Gradient-Hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science* 25, 609-613.
- Michalet R., Brooker R.W., Lortie C.J., Maalouf J.-P., Pugnaire F.I., 2015. Disentangling the direct and indirect effects of a legume shrub on its understorey community. *Oikos* 124, 1251-1262.
- Noumi Z., Chaieb M., Michalet R., Touzard B., 2015. Limitations to the use of facilitation as a restoration tool in arid grazed savanna: a case study. *Applied Vegetation Science* 18, 391-401.
- Noumi Z., Le Bagousse-Pinguet Y., Chaieb M., Michalet R., 2015. The relative contribution of short-term vs long-term effects in shrub-understorey species interactions under arid conditions. *Oecologia* (in press).
- Ozenda P., 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Pautou G., Cadel G., Girel J., 1991. Le bassin de Bourg d'Oisans, carrefour phytogéographique des Alpes. *Revue d'Ecologie Alpine* 1, 23-43.
- Prentice I.C., Cramer W., Harrison S.P., Leemans R., Monserud R.A., Solomon A.M., 1992. A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography* 19, 117-134.
- Rivas-Martinez S., 1987. *Memoria del mapa de series de vegetacion de Espana*. Ministerio Agricola Pesca y Alimentacion, Icona, Madrid.
- Rolland C., Michalet R., Desplanque C., Petetin A., Aime S., 1999. Ecological requirements of *Abies alba* derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 10, 297-306.

- Saccone P., Pagès J.-P., Delzon S., Brun J.-J., Michalet R., 2009. The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science* 20, 403-414.
- Sala O.E., Chapin III S.F., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., *et al.*, 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Taylor D.R., Aarssen L.W., Loehle C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life-history strategies. *Oikos* 58, 239-250.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., *et al.*, 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 102, 8245-8250.
- Tielbörger K., Kadmon R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81, 1544-1553.
- Tilman D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- Vetaas O.R., 2002. Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography* 29, 545-554.
- Vitasse Y., Delzon S., Dufrene E., Pontauiller J.-Y., Louvet J.-M., Kremer A., *et al.*, 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 735-744.
- Vitasse Y., Delzon S., Bresson C.C., Michalet R., Kremer A., 2009b. Altitudinal differentiation among populations of temperate tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 1259-1269.
- Vitasse Y., Porté A.J., Kremer A., Michalet R., Delzon S., 2009c. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia* 161, 187-198.
- Vitasse Y., Bresson C., Kremer A., Michalet R., Delzon S., 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology* 24, 1211-1218.
- Waring R.H., Emmingham W.H., Gholz H.L., Grier C.C., 1978. Variation in maximum leaf area of coniferous forests in Oregon and its ecological significance. *Forest Science* 24, 131-140.
- Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Daamgard C.F., *et al.*, 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88, 15-30.
- Wipf S., Rixen C., Mulder C.P.H., 2006. Advanced snowmelt causes a shift towards positive neighbor interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology* 12, 1-11.
- Wilson S.D., Tilman D., 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72, 1050-1065.
- Woodward F.I., Williams B.G., 1987. Climate and plant-distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69, 189-197.
- Zhang X.Y., Friedl M.A., Schaaf C.B., Strahler A.H., 2004. Climate controls on vegetation phenological patterns in northern mid- and high latitudes inferred from MODIS data. *Global Change Biology* 10, 1133-1145.
- Zimmerman N.E., Kienast F., 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *Journal of Vegetation Science* 10, 469-482.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## Construction d'une politique publique dans le domaine des ressources génétiques forestières

Bouillon P.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, DGPE / SDFE / SDFCB / Bureau gestion durable de la forêt et du bois, 19, avenue du Maine, F-75732 PARIS Cedex 15

**Correspondance** : Pierre.bouillon@agriculture.gouv.fr

### Résumé

L'action publique dans le domaine des ressources génétiques forestières (RGF) peut apparaître dispersée et difficile à coordonner dans tous ses aspects. Pour se mettre en capacité de répondre aux défis forestiers posés par le changement climatique, il est important de se doter au niveau national d'une base législative et réglementaire permettant d'engager une politique volontariste couvrant les problématiques d'inventaire, de conservation, de sélection, d'utilisation durable et de commercialisation des RGF.

**Mots-clés** : Adaptation au changement climatique, Réglementation forestière

### Abstract: Implementing a public policy for forest genetic resources

Public policy in the field of forest genetic resources (FGR) may seem to be difficult to coordinate in its many components. In order to meet the forest challenges due to climate change, it is important to develop at national level a legislative and regulatory basis fostering a resolute policy dealing with inventory, conservation, selection, sustainable use and trade of FGR.

**Keywords**: Adaptation to climate change, Forestry regulation

### Introduction

Pour la mise en œuvre d'une politique d'adaptation des forêts méditerranéennes aux changements climatiques, il apparaît essentiel de pouvoir s'appuyer sur un corpus réglementaire et scientifique traitant des ressources génétiques forestières (RGF), que nous définissons comme étant des matériels génétiques reproductibles des espèces d'arbres et autres espèces ligneuses.

La France s'est dotée au fil des années d'un tel corpus réglementaire, qui nécessite en continu d'être enrichi. Il permet de travailler à long terme dans le cadre d'une politique publique, désormais reconnue d'intérêt général (loi d'avenir pour l'agriculture, l'alimentation et la forêt promulguée le 13 octobre 2014). Quant au corpus scientifique, il vise à incorporer les connaissances les plus récentes à destination des gestionnaires et usagers des forêts, les bénéficiaires finaux de cette politique. Cette complémentarité réglementaire et scientifique implique un intense travail d'échange, une véritable co-construction avec les parties prenantes de la gestion forestière, dans le cadre d'instances de consultation dédiées (Section Arbres forestiers du Comité Technique Permanent pour la Sélection des plantes cultivées et Commission Ressources Génétiques Forestières).

Nous évoquerons dans cet article les enjeux associant les RGF à l'adaptation des forêts au changement climatique, l'intérêt de développer une politique publique de gestion des RGF, les problématiques d'inventaire, de conservation, de sélection, d'utilisation durable et de commercialisation des RGF.

## 1. Enjeux que fait peser le changement climatique sur les ressources génétiques forestières

Les forêts présentes à la surface de la Terre couvrent encore 40 millions de km<sup>2</sup>, dont un tiers de forêts primaires, sur 149 millions de km<sup>2</sup> de terres émergées (27%). Mais cette proportion décroît régulièrement : 400 000 km<sup>2</sup> de forêts ont été détruites entre 2000 et 2010 (source FAO). Le mouvement est loin de s'inverser, compte-tenu du développement démographique et économique des pays de la zone intertropicale, où se trouve de surcroît l'essentiel de la biodiversité.

Les forêts sont le fruit d'environ 460 millions d'années d'évolution de la vie hors des océans, de plusieurs centaines de millions d'années d'interaction des plantes avec les sols et l'atmosphère, à travers des conditions climatiques aux variations considérables. La diversité génétique forestière d'aujourd'hui est le fruit d'un processus de sélection à très long terme, fait à la fois de compétition, d'association et d'adaptation du vivant pour la survie.

Après 460 millions d'années (MA) de vie émergée, nous disposons en héritage, des RGF ayant survécu à 5 extinctions massives des espèces (-444MA, extinction de 85% de la vie marine ; -365MA, extinction de 75% des espèces, à nouveau principalement marines ; -252MA, extinction de 90% des espèces tant terrestres qu'aquatiques ; -200MA, extinction de la moitié de la biodiversité terrestre et aquatique ; -65MA, extinction de la moitié des espèces et en particulier des dinosaures).

Une sixième extinction serait-elle d'ores-et-déjà engagée du fait de la pression anthropique ? C'est notamment le point de vue défendu par Billé et al. (2014). Sera-t-elle accélérée par l'impact anthropique additionnel sur l'évolution du climat ? Nous devons nous préparer à cette éventualité.

Selon la FAO, il y aurait actuellement sur Terre entre 80 000 et 100 000 espèces d'arbres, arbustes, palmiers et bambous (Etat des ressources génétiques forestières mondiales. FAO. 2014). Seulement 8 000 de ces espèces ont été identifiées à ce jour et mentionnées dans les rapports nationaux sur les ressources génétiques forestières, rapports rédigés par 86 pays représentant 85% de la surface forestière mondiale. Sur les 8 000 espèces décrites, plus de 2 700 sont situées dans des territoires sous souveraineté française, ce qui est remarquable, dont 1712 en Guyane et 136 en métropole, où seulement 75 sont réputées indigènes. Ces chiffres mettent en lumière à la fois l'immense richesse de la zone tropicale et la pauvreté interspécifique du continent européen, dont la diversité a été considérablement réduite par les précédents épisodes glaciaires. Cette situation a été aggravée en Europe par les barrières naturelles empêchant la migration des espèces (mer Méditerranée, mer Noire, massifs pyrénéens, alpins, balkaniques et carpatiques).

Les ressources génétiques constitutives de nos forêts ont cependant pu se renouveler de générations en générations et évoluer dans la durée pour toujours s'adapter aux nouvelles conditions terrestres. Cela a nécessité des millions d'années. Ce legs précieux ne doit pas être dilapidé, car il abrite tout le potentiel adaptatif des forêts pour les prochaines centaines de milliers d'années.

Mais notre horizon est à bien plus court terme. Notre proche avenir climatique fait suite au pléistocène supérieur, le dernier âge glaciaire (-125 000 à -10 000). Depuis environ 12 000 ans, nous sommes entrés dans l'holocène, période interglaciaire qui devrait durer encore 30 à 40 000 années, soit une durée totale de 40 à 50 000 années. Cette hypothèse prolonge la tendance observée six fois lors des 500 000 dernières années, selon laquelle les glaciations du pléistocène présentent un caractère cyclique régulier lié aux variations de l'orbite terrestre (Hays et al., 1976). Cette tendance au réchauffement devrait aller beaucoup plus vite que lors des précédents âges interglaciaires.

L'augmentation rapide de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère change la donne. Avec une teneur de 396 ppm (parties par million) mesurée en 2013, la concentration de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère représentait 140% de sa valeur à l'époque préindustrielle (1750). Cette inflexion marquée à la hausse de l'augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère (Etheridge et al., 1988, 1992) est nettement corrélée à l'augmentation des températures mesurées à la surface du globe de +0,6°C au XX<sup>ème</sup>

siècle (+1,1°C en France). Cette accélération du réchauffement de l'atmosphère en seulement deux siècles, avec une tendance nous dirigeant, sans mesures correctives, vers +3°C voire +4°C d'ici 2100, va pousser dans leurs retranchements les capacités d'adaptation des espèces forestières.

A la tendance longue s'ajoute une augmentation annoncée de la fréquence des événements extrêmes. A titre d'illustration, pour le seul territoire métropolitain, les tempêtes Lothar et Martin de décembre 1999 (140 Mm<sup>3</sup> de bois chablis), Klaus de janvier 2009 (43 Mm<sup>3</sup> de bois chablis) et Xynthia de février 2010 (recul des forêts dunaires atlantiques et dégâts importants dans les forêts pyrénéennes de restauration des terrains en montagne), auxquelles s'ajoute la canicule de l'été 2003, constituent des événements exceptionnels pour les gestionnaires forestiers, intervenus sur un pas de temps remarquablement court, celui d'une décennie... alors qu'il faut 180 ans de gestion pour conduire des chênes sessiles à maturité.

S'agissant de la zone méditerranéenne, le projet HyMEX (Hydrological cycle in the Mediterranean eXperiment), coordonné par Météo-France, avec le CNRS, a mis en évidence le rôle clef des différents massifs montagneux de l'arc méditerranéen (Alpes, massif central...) et des îles, de la mer Méditerranée et des processus orageux eux-mêmes dans la formation des pluies intenses. Les projections climatiques régionales réalisées ont montré que la fréquence et l'intensité des événements augmentent légèrement avec le réchauffement climatique. Elles confirment également que les périodes sèches seront plus longues et les vagues de chaleur plus fréquentes.

Les forêts de la région méditerranéenne seront indubitablement en première ligne face au changement climatique, avec un risque marqué d'augmentation des périodes à risque d'incendie.

En 2011, le volet forestier du Plan national d'adaptation des forêts au changement climatique (PNACC 2011-2015) a posé pour diagnostic que les forêts sont particulièrement sensibles aux effets du changement climatique. Celui-ci apparaît comme un facteur supplémentaire ou aggravant de risques. A l'augmentation de la fréquence des événements exceptionnels, s'ajoutent des évolutions de fond qui doivent être prises en compte dès maintenant, compte tenu de la longueur des cycles forestiers. Ces événements et évolutions peuvent présenter des aspects favorables à moyen terme (augmentation de la productivité dans certaines zones) ou problématiques à long terme (modification de l'aire de répartition des essences, aggravation des risques) pouvant provoquer le dépérissement de peuplements en limite d'aire de répartition ou situés en dehors de leur optimum stationnel.

Parmi les mesures retenues pour adapter les forêts françaises au changement climatique, la mesure-phare mise en avant était : « Conserver, adapter et diversifier les ressources génétiques forestières ». Il a été clairement identifié que les ressources génétiques forestières constituent le potentiel de la forêt de demain. Parallèlement au renforcement du réseau existant de conservation des ressources génétiques, il a été reconnu primordial de s'engager dans la sélection de nouvelles compositions génétiques forestières, mieux adaptées aux futures conditions climatiques. Il a aussi été mis en exergue la nécessité de garantir lors du renouvellement des peuplements la plus grande diversité génétique possible.

Les composantes du volet forestier du PNACC couvraient 5 actions (qui se décomposent en mesures détaillées à l'adresse : <http://agriculture.gouv.fr/adaptation-des-forets-au-changement-climatique>) :

- Action n°1 : Poursuivre et intensifier la recherche-développement sur l'adaptation des forêts au changement climatique ;
- Action n°2 : Collecter les données écologiques, promouvoir et organiser leur disponibilité, assurer le suivi des impacts sur les écosystèmes ;
- Action n°3 : Favoriser la capacité d'adaptation des peuplements forestiers et préparer la filière bois au changement climatique ;
- Action n°4 : Préserver la biodiversité et les services rendus par la forêt face aux risques naturels ;

- Action n°5 : Anticiper et gérer les événements climatiques extrêmes.

Le PNACC a permis de lancer la démarche d'adaptation des forêts françaises au changement climatique et de mettre l'accent sur l'importance primordiale des RGF dans la stratégie d'adaptation.

## **2. De l'intérêt d'une réglementation pour asseoir une politique publique des ressources génétiques forestières**

Les RGF ont une importance stratégique pour le pilotage des politiques forestières nationales. La FAO rappelle en introduction du premier rapport sur l'état des lieux des RGF dans le monde (2014), que les forêts fournissent des services environnementaux vitaux, tels que la protection des sols, l'infiltration des eaux de pluie dans le sol, la régulation des flux hydriques entre l'air et le sol, la préservation de la biodiversité, la régulation du climat local, avant même la production d'une matière première de grande valeur telle que le bois. A l'origine de la diversité des forêts, les RGF constituent l'inventaire des matériels héréditaires sauvegardés en leur sein. Alors qu'elles sont déjà confrontées à une pression démographique humaine entraînant déforestation et gestion non durable des forêts (population humaine septuplée entre 1800 et 2011), le changement climatique va induire une nouvelle pression menaçant la résilience des forêts. Les RGF s'avèrent plus que jamais essentielles pour le maintien des processus évolutifs, tant dans une logique d'adaptation que de productivité des arbres forestiers.

La mise en place d'une action volontariste dans le domaine des RGF comprend plusieurs étapes. La première consiste à identifier et décrire les RGF, c'est le travail d'inventaire. La seconde vise la conservation des RGF, afin de limiter l'érosion génétique et de préserver un maximum de potentialités adaptatives des forêts. La troisième est la démarche de sélection, visant à améliorer les RGF sur un ou plusieurs caractères, afin de dynamiser simultanément le puits de carbone et la valorisation des produits forestiers renouvelables carbonés. La quatrième vise à promouvoir une utilisation appropriée et durable des RGF, afin de s'assurer de la bonne adaptation des RGF utilisées en régénération de forêts exploitées pour la production de bois. Enfin, les règles de commercialisation des matériels forestiers de reproduction (MFR) visent à répondre aux besoins des sylviculteurs, en les assurant de la justesse des informations données par les fournisseurs, sur l'origine et les caractéristiques des RGF acquises.

L'ensemble de ces composantes font appel à de nombreuses compétences nécessitant une coordination des interventions. Si l'on souhaite que cette coordination s'inscrive dans une politique nationale volontariste, il apparaît plus lisible et efficace de s'appuyer sur la loi et la réglementation pour assurer son déploiement.

Pour aider les pays à mettre en place une gouvernance nationale dans le domaine des RGF, des jalons ont été posés au niveau international.

Le premier d'entre eux tient dans l'adoption d'une directive européenne en 1966 relative au commerce des MFR, qui a permis aux 6 premiers Etats-membres de la CEE d'adopter un langage commun pour décrire les RGF échangées pour le boisement et le reboisement. Cette directive a été complétée par une seconde directive en 1971 sur les qualités extérieures des MFR, puis par le Système de l'OCDE pour le commerce international des MFR, adopté en 1974. Le système de l'OCDE constitue une extension des dispositions de la directive, pour les échanges avec des pays hors CEE. Cela permettait de compléter les RGF européennes par des RGF d'un grand intérêt pour les sylviculteurs européens, avec l'introduction d'espèces dont l'aire naturelle était lointaine, notamment en Amérique du Nord. Ce dispositif réglementaire s'est avéré d'une grande utilité et a poursuivi sa montée en puissance. De 14 espèces réglementées par 6 pays en 1966, la fusion en 1999 des deux directives de 1966 et de 1971, a conduit à réglementer 48 espèces à l'échelle de l'UE. Elle a permis de passer de 2 à 4 catégories de commercialisation, évolution partagée avec l'OCDE, après de nombreuses années de négociation avec les USA. L'accord final en 2013 portait sur l'ensemble des types de matériels de base, y compris les matériels améliorés. Cette réglementation s'applique aujourd'hui dans les 28 Etats-membres de l'UE et

au sein des pays membres de l'OCDE. Certains pays de l'UE réglementent le commerce d'un grand nombre d'espèces (76 en Espagne par exemple). La couverture par le système OCDE des pays européens hors-UE, de l'Amérique du Nord et de plusieurs pays d'Afrique permet aux sylviculteurs de ces pays de disposer d'un système standardisé pour décrire les MFR de plus d'une centaine d'espèces, notamment les informations sur l'origine et les caractéristiques génétiques, en particulier lorsqu'ils sont issus de processus de sélection.

Le second jalon international a été posé par les différentes conférences paneuropéennes pour la protection des forêts. La France est ainsi à l'origine de la première conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe (Strasbourg, 1990), au cours de laquelle les Etats européens se sont engagés à mettre en place une politique de conservation des ressources génétiques forestières (résolution S2), engagement réaffirmé en 2004, lors de la conférence interministérielle de Vienne, dans le cadre d'une politique de gestion forestière durable (résolutions V4 et V5). A la suite de ces engagements, un programme de coordination paneuropéen a été créé en 1994 pour accompagner la mise en œuvre de la résolution S2, le programme EUFORGEN, financé par les Etats sur une base volontaire. Après 20 ans d'activité en faveur de la conservation des RGF (mise en place de réseaux de conservation *in situ* et *ex situ*, rédaction de guides méthodologiques, diffusion de nombreuses publications sur les RGF, de fiches thématiques par espèce et de cartes européennes des aires de répartition réputées indigènes), le continent européen constitue aujourd'hui une référence mondiale pour la conservation des RGF.

Le troisième jalon international est l'adoption par la FAO en 2013 d'un Plan d'action mondial pour la conservation, l'utilisation durable et le développement des ressources génétiques forestières. Lors de sa 11<sup>ème</sup> session de juin 2007, la Commission de la FAO sur les ressources génétiques pour l'alimentation et l'agriculture a souligné l'urgente nécessité de conserver et d'utiliser durablement les RGF. Elle a inclus un rapport sur L'état des ressources génétiques forestières dans le monde dans son Programme de travail pluriannuel. Sur la base des informations et des connaissances compilées par la FAO pour l'établissement de ce rapport et sans attendre sa publication en 2014, cette commission a élaboré un Plan d'action mondial pour la conservation, l'utilisation durable et le développement des ressources génétiques forestières, adopté par la Conférence de la FAO en juin 2013. Ce Plan d'action mondial définit 27 priorités stratégiques regroupées en quatre domaines :

1. Amélioration de la disponibilité de l'information sur les RGF et de l'accès à celle-ci ;
2. Conservation des RGF (*in situ* et *ex situ*) ;
3. Utilisation durable, développement et gestion des RGF ;
4. Politiques, institutions et développement des capacités.

La mise en œuvre de ce Plan d'action mondial doit renforcer la viabilité de la gestion des RGF tout en contribuant à la réalisation des Objectifs du Millénaire pour le développement et des Objectifs d'Aichi pour la biodiversité. Si la responsabilité première de cette mise en œuvre incombe aux gouvernements, la FAO s'est fermement engagée à appuyer les efforts des pays allant dans ce sens, en collaboration avec les gouvernements et avec d'autres partenaires aux niveaux national, régional (continental) et international. Le Directeur général de la FAO « a appelé tous les pays à saisir les occasions offertes par ce cadre mondial pour renforcer la conservation et la gestion durable des RGF et en libérer toutes les potentialités au profit des générations présentes et futures ».

Cette initiative apparaît éminemment structurante, car elle met en place une gouvernance mondiale de la gestion durable des RGF. Il convient désormais de la faire vivre et de la décliner au niveau des continents et des pays. S'agissant du continent européen, nous avons la chance de disposer à proximité de la FAO, à Rome, de l'appui de l'institution Bioversity-International, qui apporte un soutien scientifique tant à la FAO qu'au programme EUFORGEN.

Au niveau français, le travail réglementaire a débuté par l'intégration dans le code forestier, en application de la directive de 1966 (loi de 1971, décret de 1972), d'un chapitre relatif au commerce des MFR, qui visait exclusivement le commerce de graines et plants forestiers pour un nombre limité d'espèces. Le champ d'application a peu à peu été étendu à un plus grand nombre d'espèces, à 4 catégories de commercialisation, ainsi qu'à l'admission des unités de conservation *in situ* et *ex situ*.

Mais c'est à la suite du Plan d'action mondial de la FAO pour la conservation, l'utilisation durable et le développement des ressources génétiques forestières de 2013, ainsi que de la nécessité d'intégrer dans le code forestier les dispositions relatives au protocole de Nagoya (accès et partage des avantages découlant de l'utilisation en R&D des ressources génétiques), qu'il a été décidé de transformer le chapitre du code forestier intitulé « Commerce des MFR » en un chapitre plus large intitulé « Ressources génétiques forestières et commerce des MFR » (chapitre III du titre V du livre premier, suite à la promulgation de la loi du 13 octobre 2014).

En application de ce nouveau chapeau législatif, le code forestier va ainsi pouvoir être doté d'un volet réglementaire complet traitant de la politique nationale dans le domaine des RGF (<http://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers-reglementation-control-e-et-certification>).

Cette politique pourra définir la gouvernance nationale et préciser les modalités d'intervention publique, non seulement pour le commerce des MFR, mais aussi pour les politiques de conservation et d'utilisation durable des RGF, auxquelles s'ajoutera celle traitant de l'utilisation des RGF en R&D.

### 3. L'inventaire des RGF

En réponse à la demande de la FAO, la France a rédigé en 2013 son premier rapport national sur les RGF. Celui-ci a nécessité la constitution (peu aisée) d'un réseau de contributeurs ayant permis la rédaction de 12 tomes spécifiques portant sur les territoires suivants :

- TOME 1 : France métropolitaine
- TOME 2 : Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy
- TOME 3 : Guyane
- TOME 4 : Martinique
- TOME 5 : Nouvelle-Calédonie
- TOME 6 : Wallis et Futuna
- TOME 7 : Polynésie
- TOME 8 : Île de La Passion
- TOME 9 : Saint-Pierre-et-Miquelon
- TOME 10 : Mayotte
- TOME 11 : Réunion
- TOME 12 : Îles Éparses et île Amsterdam

Ce premier inventaire des RGF présentes sur le territoire français (Métropole et Outre-mer) permet de dresser un état des lieux illustrant la remarquable diversité génétique dans les forêts de France. Il a aussi été l'occasion de prendre conscience de nombreuses lacunes, à commencer par l'absence de liste des espèces d'arbres présentes sur certains territoires. Des listes d'espèces ont ainsi dans certains cas été constituées à cette occasion pour la première fois. Ce premier recensement d'espèces arborées

nous permet d'atteindre un total supérieur à 2700, sans équivalent au sein de l'UE, dont 1712 espèces pour la seule Guyane (inventaire des espèces d'arbres décrites à l'Herbier de Cayenne sous la coordination de Jean-François Molino, IRD). Soulignons qu'il est courant de rencontrer en Guyane jusqu'à 200 différentes espèces d'arbre à l'hectare. Cet inventaire des espèces des forêts d'outre-mer est loin d'être achevé ; il nécessite d'importants travaux de systématique, qu'il est difficile d'engager car les compétences dans ce domaine sont devenues rares. Afin de pouvoir identifier une possible érosion génétique, liée par exemple à des effets du changement climatique, et afin de mettre en place des stratégies de conservation, nous devons achever au plus vite l'identification des espèces qui composent les forêts françaises.

A l'occasion de la célébration de la première journée internationale des forêts, le 21 mars 2014, le ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt a présenté la mise en ligne du premier inventaire des ressources génétiques forestières, ainsi que la première liste des espèces d'arbres recensées en France, en insistant sur le caractère exceptionnel d'un patrimoine forestier présent sur quatre continents (Europe, Amérique, Afrique et Océanie). La richesse de ces ressources génétiques, l'infinie variété des contextes pédoclimatiques, souvent en conditions insulaires, leur confèrent une rareté remarquable au niveau mondial (endémisme élevé).

#### 4. La conservation des RGF

Suite à la conférence de Strasbourg, le ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt a mis en place dès 1991 une Commission des ressources génétiques forestières (CRGF), qui travaille sur la diversité génétique des principales espèces de la forêt française (chêne sessile, hêtre, sapin pectiné, épicéa commun, pin sylvestre, pin maritime...) ou sur des espèces disséminées, rares ou en disparition (pin de Salzmann, peuplier noir, orme, noyer royal...).

Il s'agit de caractériser la diversité génétique et les capacités d'adaptation aux stress thermiques et hydriques des différentes espèces, tout en définissant une politique de conservation des écotypes les plus remarquables. Une base de données nationale, tenue par IRSTEA, recense des unités conservatoires situées sur le territoire métropolitain (principalement en forêt publique) pour les collections *in situ*, et en pépinières expérimentales de l'ONF pour les collections *ex situ*. Les unités conservatoires *in situ* doivent faire l'objet d'une sylviculture adaptée, précisée dans un manuel dont la rédaction a été confiée au Conservatoire génétique des arbres forestiers de l'ONF (unité mixte INRA Orléans/ONF).

Les activités de conservation des ressources génétiques forestières ont été inscrites en 2006 dans le plan d'action forêt de la stratégie nationale pour la biodiversité, puis validées en tant que mesures prioritaires par le COMOP Forêt du Grenelle de l'environnement et enfin en tant que mesure-phare du volet forestier du Plan national d'adaptation au changement climatique. Un important programme d'inventaire et de caractérisation de la diversité intraspécifique des espèces forestières est réalisé sous l'égide de la CRGF, qui éclaire le MAAF sur les priorités de conservation à définir au niveau national. La CRGF fait notamment appel aux compétences d'IRSTEA (secrétariat), de l'INRA (présidence et animation scientifique), de l'ONF (animation des réseaux de conservation *in situ*), du FCBA, d'AgroParisTech, du CIRAD, du Conservatoire botanique des Pyrénées et de France-Nature-Environnement. Pour la conservation *ex situ*, le Pôle national des RGF de l'ONF (PNRGF), présent à Guéméné-Penfao, Peyrat-le-Château et Cadarache intervient dans le cadre d'une mission d'intérêt général confiée par le MAAF à l'ONF.

##### 4.1 Un exemple de conservation *ex situ* en région méditerranéenne : le pin de Salzmann (Fady et al., 2011).

Deux grands types de menaces pèsent sur les ressources génétiques du pin de Salzmann. La plus importante est celle de la perte de son habitat. Au cours des siècles, son habitat a été transformé par

les usages, notamment la création de parcours ovins et de parcelles agricoles. Plus prégnant à l'heure actuelle, les incendies de forêt sont une menace sévère, notamment pour les peuplements de plus basse altitude comme à St Guilhem le Désert. La deuxième grande menace est le risque de pollution génétique. Il a été démontré en conditions expérimentales que le pin de Salzmann s'hybride avec le pin noir d'Autriche et le pin laricio, et plus rarement avec le pin sylvestre. Le risque de pollution génétique est donc particulièrement important depuis que les immenses boisements RTM de pin noir d'Autriche et de pin laricio, particulièrement nombreux dans les régions où pousse le pin de Salzmann, sont fructifères. Si cette pollution génétique est avérée en milieu naturel, les adaptations originales liées aux ressources génétiques du pin de Salzmann pourraient disparaître. La perte des RGF de pin de Salzmann serait forte de conséquences dans le cadre de l'adaptation des forêts aux changements climatiques. En effet, la rusticité et la résistance à la sécheresse du pin de Salzmann semblent être les plus marquées dans le groupe des pins noirs.

Parallèlement à la définition de deux régions de provenance et à l'admission de deux peuplements sélectionnés destinés à relancer l'élevage de plants pour la réintroduction du pin de Salzmann indigène en forêt, il a été décidé de conduire un programme de conservation *ex situ* de l'espèce. Des individus autochtones ont ainsi été repérés dans différents refuges où des individus âgés de plus de 140 ans ont échappé à la pollution génétique. Des greffons ont été collectés et greffés pour être plantés en 2015. Ils constituent désormais une plantation conservatoire nationale installée sur un terrain du PNRGF, à Cadarache. Sur un objectif de 800 clones greffés, 750 ont d'ores et déjà intégré avec succès la collection de sauvegarde *ex situ* du pin de Salzmann français.

## 5. La sélection des RGF

Afin de garantir la qualité de l'information donnée aux sylviculteurs lorsqu'ils achètent des plants, il est apparu nécessaire, dès 1966, de mettre en place une réglementation communautaire sur le commerce des graines et plants forestiers. Cette réglementation, modernisée en 1999, s'applique en France à 60 espèces forestières.

Pour chacune de ces espèces, IRSTEA a effectué la synthèse des connaissances scientifiques disponibles, afin de définir des régions de provenance les plus représentatives de la diversité des peuplements présents sur le territoire français. Ce découpage territorial traduit les adaptations de chaque espèce au climat et au sol dans lesquels elles évoluent.

Une fois les régions de provenance définies, la réglementation prévoit que chaque Etat membre de l'Union européenne dresse l'inventaire des sources de graines, peuplements, vergers à graines et pieds-mères pour le bouturage, susceptibles d'être récoltés en vue de la commercialisation de matériels forestiers de reproduction (graines, plants, boutures, ...).

Les récoltes de graines et boutures à fin forestière sont effectuées sur des matériels de base, admis dans un registre national comprenant 4 catégories :

- **Identifiée** : la garantie d'information porte sur la provenance, mais les arbres récoltés n'ont fait l'objet d'aucune sélection. Les matériels de base sont des sources de graines constituées par les régions de provenance de l'espèce ;
- **Sélectionnée** : les matériels de base sont uniquement des peuplements. Leur sélection en forêt s'est fondée sur l'appréciation des qualités extérieures des arbres pour différents critères sylvicoles ;
- **Qualifiée** : les matériels de base sont uniquement des vergers à graines. Leur composition à partir de matériels sélectionnés sur tel ou tel critère est connue, mais la supériorité du verger par rapport à des témoins est en cours d'évaluation ;

- **Testée** : la supériorité du matériel de base par rapport à des témoins a été démontrée sur des critères donnés (vigueur, qualité du bois, branchaison, résistances diverses...) et pour une zone d'utilisation spécifique. Les matériels de base testés sont des peuplements, des vergers à graines ou des clones.

Afin d'améliorer la qualité génétique des plants forestiers et de rendre les forêts françaises plus productives, le MAAF s'est engagé il y a 40 ans avec la recherche publique (INRA, IRSTEA, FCBA) dans un programme d'installation de vergers, destinés à produire des graines forestières améliorées, pour les espèces résineuses les plus utilisées, notamment dans les boisements subventionnés. Cette politique a été engagée après que fut diagnostiquée la médiocrité de nombreux peuplements issus de boisements réalisés aux 19<sup>ème</sup> et 20<sup>ème</sup> siècles. Il a ainsi été décidé de privilégier dans les années 60 la sélection, le croisement et la multiplication des meilleures origines génétiques.

Le principal programme de vergers à graines concerne le pin maritime, dont la troisième génération d'amélioration est en cours de production. Les vergers sont installés en Aquitaine, afin de répondre au plus près, aux besoins de la filière intégrée du massif des Landes de Gascogne. Les améliorations génétiques ont porté sur la vigueur, la forme et l'atténuation de la courbure basale. Une 4<sup>ème</sup> génération de vergers est en cours de déploiement.

En complément du dispositif de pin maritime, environ 300 ha de vergers à graines ont été installés sur des terrains domaniaux situés dans le Lot et le Tarn. L'espèce la plus représentée est le douglas, avec près de 100 ha, suivie par l'épicéa, le pin laricio de Corse, le pin sylvestre, les mélèzes d'Europe et hybride, le pin laricio de Calabre, le sapin de Bornmüller et une exception feuillue, le merisier. Les autres feuillus font l'objet d'une stratégie de sélection phénotypique par désignation de peuplements porte-graines. Ils sont alors commercialisés en catégorie sélectionnée, tandis que les semences de vergers le sont en catégories qualifiée ou testée. Seconde exception feuillue : la sélection clonale, qui concerne principalement les peupliers hybrides, mais aussi le merisier, dans le cadre de programmes d'amélioration génétique spécifiques.

Un programme de sélection d'une nouvelle génération de vergers à graines de douglas vient d'être lancé, afin de définir une nouvelle sélection qui tentera de répondre à la fois aux attentes des sylviculteurs et des transformateurs, en contexte de changement climatique.

Il s'agit d'une politique publique originale, faisant appel à de nombreux acteurs spécialisés, et répondant à des besoins non pris en charge par la filière. L'installation et le suivi scientifique des vergers sont confiés à IRSTEA, qui a développé des compétences avancées dans le domaine de l'induction florale et de la pollinisation contrôlée des vergers. L'entretien et la gestion courante des vergers (programme annuel de travaux) sont confiés à l'ONF dans le cadre d'une mission d'intérêt général. Avant l'entrée en production des vergers (qui intervient entre 8 et 15 ans), les entretiens sont à la charge de l'Etat. Une fois les vergers entrés en production, l'exploitation est confiée au GIE Semences forestières améliorées (SFA), qui regroupe les deux principaux semenciers français, Vilmorin et l'ONF-La Joux.

Une partie des ressources génétiques implantées dans ces vergers est par ailleurs conservée en tant que collection. Ces collections peuvent prendre une grande valeur à la suite de catastrophes climatiques. C'est le cas du verger de pin sylvestre indigène du massif d'Haguenau, devenu la seule ressource indigène ayant survécu à la tempête Lothar du 26 décembre 1999, l'ensemble des peuplements indigènes ayant été rasés. Cette ressource génétique n'existe plus que dans le verger à graines du Lot et fait actuellement l'objet d'une réintroduction en Alsace.

Les vergers entrés en production ces dernières années permettent d'augmenter substantiellement la productivité de la forêt française. Les vergers de douglas par exemple, espèce la plus productive après le peuplier peuvent permettre de gagner 20 % de croissance. Une des difficultés tient à la faiblesse en France de l'investissement dans le renouvellement des douglasaies. Entre 2015 et 2030, la récolte

française de douglas devrait passer de 2 à 6 millions m<sup>3</sup> de bois d'œuvre par an, mais au-delà, les récoltes devraient redescendre, faute de réinvestissement dans la plantation.

Dans un contexte de montée en puissance des enjeux de bois-construction, de valorisation de la biomasse, de stockage du carbone et d'adaptation des forêts au changement climatique par l'utilisation d'espèces, provenances et sélections adaptées à leurs futures conditions climatiques, il importe de tirer le meilleur parti de l'existant, de valoriser le fruit de 40 années d'investissement de l'Etat dans l'inventaire, la sélection et l'amélioration génétique des graines forestières, puis de favoriser la diffusion de ces matériels auprès des sylviculteurs publics et privés français.

## 6. L'utilisation durable des RGF

Afin de mettre à disposition des utilisateurs de RGF toute l'information réglementaire et scientifique disponible et afin de permettre des choix de RGF optimaux dans les projets de reboisement, le MAAF a demandé à IRSTEA de réaliser des fiches par espèce « Conseils d'utilisation des RGF ».

Ces fiches sont constituées :

- D'une brève description des caractéristiques générales de l'espèce (autécologie) et de son aire de répartition observée par l'IGN ;
- D'explications sur le découpage des régions de provenance ;
- D'une carte des régions de provenance ;
- D'un descriptif des régions de provenance ;
- D'une description des variétés forestières améliorées quand elles existent et sont disponibles ;
- Des conseils d'utilisation par zone d'utilisation, incluant les catégories de MFR utilisables.

Ces fiches sont reprises sous la forme d'arrêtés régionaux relatifs aux MFR éligibles aux aides de l'Etat sous forme de subventions ou d'aides fiscales. Ces arrêtés sont à leur tour visés par les documents-cadres d'aménagement des forêts publiques. Ce dispositif permet d'orienter les gestionnaires forestiers vers une utilisation durable des RGF, fondée sur l'intégration en continu des dernières données scientifiques disponibles.

Les fiches sont en cours de révision pour intégrer les risques liés au changement climatique, ainsi que les principaux risques sanitaires. Il s'agit d'un véritable outil de pilotage de la politique forestière, répondant à un besoin de la filière.

## 7. La commercialisation

La politique forestière comprend indéniablement le stade du renouvellement des forêts et son corollaire, la réglementation relative au commerce des MFR (directive 99/105/CE).

Pourtant, la Commission Européenne a souhaité fusionner en 2011 cette réglementation avec celle relative au secteur des semences agricoles. Il aura fallu une âpre et constante mobilisation du secteur forestier européen, pendant plusieurs années, avant d'obtenir sous présidence grecque, en juin 2014, la conservation d'une directive forestière spécifique. Parmi les différentes interventions forestières ayant émaillé ce combat, on notera l'expression en juillet 2012 d'un avis adopté à l'unanimité des Etats-membres, représentés en Comité permanent forestier européen, demandant la conservation de la directive 99/105/CE et l'abandon du projet de fusion avec le secteur des semences agricoles.

Cette directive forestière modernisée en 1999 sous présidence finlandaise recueille aujourd'hui un consensus très favorable de la part des Etats-membres, car elle dispose d'une composante de

subsidiarité permettant à chaque pays de l'adapter à ses caractéristiques climatiques et sylvicoles. Elle permet aussi d'échanger de façon harmonisée avec les pays membres de l'OCDE, ce qui intéresse la France tant vis-à-vis de l'Amérique du Nord, que de la Turquie, aux richesses considérables en termes de RGF méditerranéennes d'intérêt pour l'adaptation au changement climatique.

La priorité réglementaire demeure la qualité loyale et marchande des MFR, la bonne information des utilisateurs finaux de RGF, avec contrôle chez les fournisseurs de MFR d'une traçabilité sans faille. L'objectif est que les investissements forestiers ne soient pas rendus vains et les investisseurs découragés par l'utilisation de MFR inadaptés, par défaut de traçabilité chez les fournisseurs.

Cette réglementation oblige par ailleurs à maintenir un niveau élevé d'appui scientifique et technique, afin de ne pas commettre d'erreurs dans la définition des régions de provenance, l'évaluation et l'admission de matériels de base au registre des matériels de base des essences forestières. Elle facilite en outre le suivi statistique des ventes de semences et plants forestiers.

La réglementation sur la certification et le commerce des MFR constitue un soutien précieux de l'action publique, pour accompagner les investissements des sylviculteurs et augmenter les chances de réussite des projets de renouvellement des forêts par le semis ou la plantation.

## Conclusion

En conclusion, le développement d'une politique nationale unifiée et coordonnée des RGF est facilité par la mise en place de bases législatives et réglementaires, ainsi que par l'insertion de cette politique dans un cadre international volontariste (Plan d'action mondial de la FAO, Conférence paneuropéenne de Strasbourg, Programme Euforgen, Directive de la Commission Européenne, Système de certification de l'OCDE).

L'organisation d'un dialogue constant avec des finalités opérationnelles, entre scientifiques, gestionnaires, autres parties prenantes du secteur forestier et administration, est également une condition nécessaire à la vitalité de cette politique et à l'efficacité du transfert vers les gestionnaires.

## Références bibliographiques

Billé R., Curry P., Loreau M., Maris V., 2014. Biodiversité : vers une sixième extinction de masse. Ed. La ville brûle, 2014.

Etheridge D.M., Steele L.P., Langenfelds R.L., Francey R.J., Barnola J.-M., Morgan V.I., 1988 et 1992. Historical CO<sub>2</sub> record from the antarctic Law Dome DE08, DE08-2, and DSS. 1988 and 1992.

Fady B., Cambon D., Royer J., 2011. Conserver les ressources génétiques du pin de Salzmann en France (*Pinus nigra salzmanni*). Ministère de l'Agriculture et de la Pêche – DGPAAT.

Hays J.D., Imbrie J., Shackleton N.J., 1976. Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages. Science 194, 1121-1132

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## **Adaptation : vers un enrichissement du dialogue recherche-gestion**

**Legay M.<sup>1a</sup>, Bastien C.<sup>3</sup>, Bastien J.C.<sup>3</sup>, Bartet X.<sup>2</sup>, Davi H.<sup>4</sup>, Dhôte J.F.<sup>3</sup>, Ducouso A.<sup>5</sup>, Benito-Garzon M.<sup>9</sup>, Caquet T.<sup>6</sup>, Dreyfus P.<sup>1.c</sup>, Jambois A.<sup>6</sup>, Lefèvre F.<sup>4</sup>, Marçais B.<sup>7</sup>, Mengin-Lecreux P.<sup>1.4</sup>, Micheneau C.<sup>1.b</sup>, Pinto P.<sup>8</sup>, Plomion C.<sup>5</sup>, Sardin T.<sup>1.d</sup>**

<sup>1</sup> ONF, Direction Forêt et Risques Naturels

<sup>1.a</sup> Dépt Recherche, Développement, Innovation, 11 rue de l'Île-de-Corse, F-54000 Nancy

<sup>1.b</sup> Dépt Recherche, Développement, Innovation, Bd de Constance, F-77300 Fontainebleau

<sup>1.c</sup> Dépt Recherche, Développement, Innovation, 1175, chemin du Lavarin, F-84000 Avignon

<sup>1.d</sup> Dépt Gestion Durable et Multifonctionnelle de la Forêt, 2 avenue de St Mandé, F-75012 Paris

<sup>2</sup> ONF, Direction Territoriale Centre Ouest, Auvergne, Limousin, 100 bd de la Salle, BP 18, F-45760 Bobigny sur Bionne

<sup>3</sup> INRA, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, 2163 Avenue de la Pomme de Pin - CS 40001 Ardon, F-45075 Orléans Cedex 2

<sup>4</sup> INRA, Unité de Recherche Forêt Méditerranéenne, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9

<sup>5</sup> INRA, UMR 1202 Biodiversité, Gènes et Communautés, 69 route d'Arcachon, F-33612 Cestas cedex

<sup>6</sup> INRA, Dépt Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques, route d'Amance, F-54280 Champenoux

<sup>7</sup> INRA, UMR 1136 Interactions Arbres/Micro-Organismes, route d'Amance, F-54280 Champenoux

<sup>8</sup> Interface INRA-ONF, UMR 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières route d'Amance, 54280 Champenoux/ UMR 1092 Laboratoire des Ressources Forêt Bois, AgroParisTech - Centre Nancy, 14 rue Girardet, F-54042 Nancy

<sup>9</sup> CNRS, Centre International de Recherche sur l'Environnement et le Développement, Campus du Jardin Tropical, 45 bis, avenue de la Belle Gabrielle, F-94736 Nogent-sur-Marne Cedex

**Correspondance** : Myriam.legay@onf.fr

### **Résumé**

Dans le cadre d'un séminaire prospectif qui s'est tenu en juillet 2015, des ingénieurs de l'ONF et des chercheurs du Département EFPA ont réfléchi ensemble sur les leviers d'adaptation sur lesquels la gestion forestière pouvait agir. La discussion a porté tant sur les actions de sylviculture à l'échelle du peuplement, que sur les démarches de planification forestière aux échelles du massif, de la région ou de l'ensemble de la ressource. Face à l'exposé des questions de gestion, les chercheurs ont sélectionné des résultats scientifiques apportant des éléments de réponse. S'est dégagé de la discussion le projet de s'appuyer sur la modélisation pour concevoir des modalités de gestion innovantes diversifiées, et tester leur mise en œuvre sur une partie significative du domaine géré, dans un dispositif cohérent et organisé de suivi et d'exploitation scientifique des résultats.

**Mots-clés**: Adaptation, Sylviculture, Aménagement forestier

### **Abstract: Adaptation: towards a richer dialogue between Research and Forest management**

In July 2015, a prospective workshop gathered ONF engineers and INRA/EFPA researchers, for thinking together about the adaptation levers that could be operated in forest management. This workshop focused on both silvicultural pathways (stand level), and management planning (level of the forest planning unit, region or the whole public forest resource). Foresters addressed their practical questions to researchers that selected scientific results providing knowledge to answer these issues. A project emerged from this discussion, consisting in i) designing diverse innovative management options,

helped by modelling tools, and ii) in testing them on a significant part of the managed forested area, in the framework of a new monitoring and scientific exploitation system.

**Keywords:** Adaptation, Silviculture, Forest management planning

## Introduction

La réflexion sur l'adaptation opérationnelle au changement climatique a été initiée à l'ONF par un atelier organisé avec le Département EFPA de l'Inra en octobre 2005. Il s'agissait alors de mettre en relation les résultats du projet CARBOFOR (GICC 2001-2004 ; Loustau, 2004) avec les différentes décisions à prendre lors de l'élaboration d'un aménagement forestier, de façon à intégrer de premières orientations d'adaptation à la rédaction des directives et schémas régionaux d'aménagement alors en cours (Legay et Mortier, 2006). Ce travail collectif a nourri une instruction interne sur l'adaptation au changement climatique émise en 2008 et toujours en application.

En 2015, un séminaire EFPA-ONF a été organisé dans le souci d'actualiser cette réflexion et d'orienter la collaboration entre les deux organismes, qui s'était poursuivie activement entretemps, dans divers cadres, associant généralement d'autres partenaires (RMT Aforce, conventions de recherche avec différentes unités mixtes de recherche, postes d'interface...).

**La problématique de la réflexion était la suivante : quels sont les différents leviers dont dispose le gestionnaire forestier dans ses différentes prises de décision, et quel effet adaptatif est attendu de l'action de ces leviers ? Comment progresser ensemble sur ces questions ?**

Après une introduction sur l'évolution des conditions climatiques et des risques biotiques, le séminaire s'est articulé en trois sessions, liées aux échelles spatiales considérées, depuis la parcelle (le peuplement forestier), jusqu'à l'ensemble de la ressource forestière métropolitaine, en passant par les échelles intermédiaires importantes pour la planification forestière (massif, région). Quatre intervenants ont contribué à l'animation de chacune de ces sessions :

- Un animateur (chercheur EFPA ou ONF-RDI), posant la problématique
- Un ingénieur de l'ONF, présentant les questions de gestion relative à l'échelle considérée
- Deux chercheurs de l'INRA appartenant à des disciplines différentes, apportant chacun leur éclairage.

Des ateliers de discussion ont permis l'approfondissement des échanges.

L'assistance, de 75 personnes, était composée d'ingénieurs de l'ONF (managers techniques, chargés d'appui technique et de développement), de chercheurs, et de partenaires invités (RMT Aforce, représentants des tutelles...).

La présente contribution s'efforce de livrer une première synthèse de ces échanges, en montrant comment le dialogue Recherche-Gestion s'est enrichi en quelques années, et en dégageant quelques idées qui ont traversé les débats.

## 1. Les décisions de gestion forestière et leur cadre technique

La sylviculture s'exerce à l'échelle de la parcelle, sur des peuplements réels, mais elle est cadrée par des guides de sylviculture à l'échelle d'un bassin de production (caractérisé par la dominance d'une espèce de production dans un contexte bioclimatique ; par exemple : le chêne dans le domaine atlantique).

Les guides de sylviculture traitent de situations génériques, caractérisée par un contexte stationnel, un stade de développement et un historique de gestion. Ce sont des documents d'orientation technique, prescriptifs, qui demandent un travail de diagnostic de la part du sylviculteur qui doit situer le peuplement qu'il considère par rapport aux situations génériques du guide, et en adapter les préconisations au cas particulier qu'il considère.

Ses décisions s'exercent par ailleurs dans le cadre directif de l'aménagement forestier, qui définit les objectifs pour le massif et leur distribution par parcelle (essences-objectifs, critères d'exploitabilité, effort de renouvellement). L'aménagement s'applique pour une durée de 20 ans en général, sauf rupture manifeste dans l'évolution de la forêt entraînant une révision anticipée. L'aménagement d'un massif donné s'inscrit dans une planification à l'échelle régionale (directive ou schéma régional d'aménagement), qui encadre les objectifs de gestion par grand contexte écologique. Les documents régionaux doivent eux-mêmes être conformes aux directives nationales d'aménagement et de gestion.

L'ensemble de ces documents (documents de planification et guides techniques) oriente la décision du sylviculteur, et apporte une garantie de gestion durable, mais permet également d'exercer un pilotage technique de la gestion de la ressource, aux échelles du massif, de la région ou de l'ensemble de la forêt publique.

Les décisions de gestion considérées ici concernent donc :

- Le domaine de la sylviculture, consistant à gérer un peuplement (qu'il s'agisse d'un peuplement réel ou d'une situation générique considérée par un guide),
- Le domaine de la planification forestière elle-même, qui définit, dans l'espace et le temps, les grandes orientations de la gestion.

## 2. L'adaptation : un objectif complexe

Plusieurs interventions, tant de gestionnaires que de chercheurs ont mis en lumière la complexité de l'objectif d'adaptation, qui dépend de l'objectif temporel visé, et des risques considérés, et qui s'exerce dans un environnement soumis à bien d'autres changements.

### 2.1 L'objectif temporel visé et les risques considérés

Sous le terme générique d'adaptation, on considère en fait à la fois :

- Des actions visant à limiter à court ou moyen terme les risques liés aux aléas climatiques encourus par un peuplement en place,
- Des actions visant à faire évoluer la forêt, pour l'amener à un nouvel état jugé plus adapté aux conditions attendues à moyen ou long terme, généralement considérées sous forme de scénarios, compte tenu des incertitudes.

Ces deux approches peuvent typiquement être mises en œuvre de façon séquentielle, en commençant par la première jusqu'au renouvellement du peuplement, à l'occasion duquel on peut entreprendre la seconde. Cependant, ces deux types d'adaptation ne conduisent pas *a priori* aux mêmes actions.

Sous le terme de « risque » omniprésent dans les discours sur l'adaptation, on trouve en fait des phénomènes d'ordres très divers :

- Au premier ordre, les **aléas climatiques** liés à l'augmentation de la variabilité du climat, au premier rang desquels la sécheresse, mais aussi les excès de précipitation en hiver, les gels tardifs, etc.,
- Ces aléas entraînent des risques directs pour la forêt, par exemple incendies, pertes de productivité, dépérissements et risques biotiques, ou encore phénomènes d'érosion en montagne, ou d'anoxie sur les sols hydromorphes de plaine liés aux épisodes de pluies hivernales intenses,

- Ces risques de premier ordre entraînent des **risques de deuxième ordre, impliquant les attentes sociales par rapport à la forêt** : risques économiques (pertes de revenu), risques techniques (maladaptation), ou encore risques sociaux (rejet des mesures d'adaptation).

Limiter tous les risques simultanément n'est pas possible, et pour limiter les risques à long terme, il faut accepter d'en prendre à court terme – ce qui est une position inconfortable, mais qui, finalement, rejoint une compétence au cœur du métier de forestier, lequel impose d'intégrer dans la prise de décision des échelles de temps très différentes. Elle conduit souvent le forestier à poser, au nom du long terme, des choix impopulaires à court terme (mettre en régénération une futaie mature, augmenter le plan de chasse).

## *2.2 Un changement parmi tant d'autres*

Plusieurs interventions ont également rappelé que l'adaptation s'exerçait sous l'influence d'autres évolutions, sans lien avec le climat, mais souvent plus impérieuses à court terme.

D'autres tendances des changements globaux interagissent ainsi fortement avec le changement climatique : les dépôts azotés et l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique exercent leur effet sur les évolutions de la productivité forestière en interaction avec les modifications climatiques ; le tableau des dommages dus aux insectes ou maladies forestières évolue sous l'effet du changement climatique, mais surtout à l'occasion de transports accidentels d'espèces.

Quant au sylviculteur, il doit s'adapter à des évolutions de la demande en bois, du coût relatif du travail par rapport aux revenus forestiers, ou encore à l'augmentation de la pression des grands ongulés dont les effets instantanés sur sa gestion sont autrement plus violents que celui du changement climatique, et conditionnent de fait les évolutions sylvicoles actuelles.

## **3. Les leviers d'action dans le domaine de la sylviculture**

### *3.1 Diversité des itinéraires : de nombreux degrés de liberté*

On peut distinguer trois grands stades dans la conduite des peuplements :

- Le stade juvénile,
- Le stade des éclaircies,
- Le stade de la récolte et du renouvellement.

Ces stades peuvent être considérés à l'échelle de la parcelle, en futaie régulière, ou à l'échelle de l'arbre (ou bouquet), en futaie irrégulière.

Au cours du stade juvénile, des interventions en travaux (i.e. dépense sans revenu pour le propriétaire) sont effectués dans le but de contrôler la compétition entre espèces et la densité. La fréquence et l'intensité de ces interventions sont modulables, de façon non indépendante.

Avec la première éclaircie marchande, une réduction importante de densité est opérée et place le peuplement sur une trajectoire sylvicole, définie généralement par une surface terrière objectif en fonction de la hauteur dominante. Avec la désignation de tiges d'avenir, et le choix des arbres récoltés en éclaircie, se pose la question du choix des individus à privilégier.

Enfin, le peuplement est récolté pour assurer son renouvellement, par voie de régénération naturelle (qui concerne 85% des surfaces actuellement régénérées en forêt publique), ou encore par voie de plantation, avec là encore de nombreuses modalités à régler, concernant par exemple la conduite des coupes progressives en régénération naturelle, ou encore le choix du matériel végétal en plantation, l'espèce étant considérée comme déterminée par l'aménagement.

### 3.2 Diversité des itinéraires : les questions

Dans l'état actuel des connaissances, le sylviculteur se pose un certain nombre de questions.

#### **3.2.1 Peut-on atténuer le stress hydrique en abaissant les densités ?**

Des itinéraires particuliers sont déjà proposés pour les situations particulièrement exposées à la sécheresse :

- Pour le sapin, un itinéraire à densité réduite dans l'objectif d'atténuer le stress hydrique,
- Pour le douglas, un itinéraire où la première éclaircie est avancée, de façon à réduire la longueur du cycle de production, et ainsi diminuer la durée d'exposition du peuplement au stress.

Mais de nombreuses questions demeurent.

A partir de quel stade de développement du peuplement abaisser la densité pour atténuer le stress hydrique ? Avec quels inconvénients en termes de coûts (s'il faut intervenir plus intensément dans les jeunes stades), de perte de qualité, ou encore d'évolution des impacts de la gestion, liés à des prélèvements plus fréquents ?

Faut-il modifier les modalités de réduction de la densité, avec par exemple une réduction progressive, plus importante en seconde moitié de vie du peuplement ? Quelle serait alors l'influence sur le développement racinaire ?

#### **3.2.2 Faut-il modifier la gestion de la compétition interspécifique ?**

Faut-il systématiquement privilégier les mélanges ? Tous les types de mélanges sont-ils également intéressants ? Les mélanges feuillus-résineux ne sont-ils pas particulièrement intéressants, du fait du contraste des traits de vie entre les composantes ? Quel est l'effet du grain du mélange : à l'échelle de l'arbre, du bouquet, de la parcelle, de la forêt ?

#### **3.2.3 Faut-il modifier nos critères de choix des arbres à favoriser en éclaircie ?**

Les arbres dominants sont-ils plus vulnérables au stress hydrique, comme certains travaux le suggèrent ? Peut-on espérer identifier les meilleurs génotypes du point de vue de l'adaptation ?

#### **3.2.4 Faut-il modifier nos pratiques de régénération ?**

Les règles actuelles de densité et de durée de maintien des semenciers sont-elles à réviser ? Peut-on favoriser le développement racinaire de la régénération ?

### *3.3 Gestion de la densité, quelques éclairages de l'écophysiologie et de la génétique*

La densité interagit avec les conditions climatiques en évolution, avec des effets sur les performances (typiquement sur la croissance) qui dépendent de l'essence. Ainsi, les travaux de Carón et al. (2015) montrent les interactions du réchauffement et de la diminution de la disponibilité de l'eau sur les érables sycomore et plane au stade juvénile, avec des effets complexes dépendant de l'espèce et du critère observé (croissance, survie...).

D'une façon générale, une éclaircie fait baisser la transpiration à l'échelle du peuplement pendant quelques années, mais également augmente la transpiration à l'échelle individuelle dans un sol globalement moins asséché, mais avec une disponibilité locale de l'eau qui va beaucoup dépendre de l'hétérogénéité du sol. Cette intervention va également augmenter l'évaporation du sol et la croissance de la strate herbacée.

A plus large échelle, celle de l'ensemble de l'aire, et sur l'ensemble d'une rotation, l'effet de l'éclaircie sur la productivité est plus marqué sur les stations de productivité moyenne (Guillemot et al., 2014)

Du point de vue de la génétique des populations, Lefèvre et al. (2014) proposent d'analyser l'effet adaptatif d'une intervention selon une grille de lecture qui prend en compte l'impact de l'intervention sur les processus évolutifs que sont la sélection selon les conditions locales, les flux de gènes et les fluctuations stochastiques liées à une faible taille efficace<sup>1</sup> de population, considérant que l'intérêt à court terme est d'avoir une population adaptée aux conditions locales changeantes, tandis qu'à long terme le problème à gérer est l'incertitude sur les besoins adaptatifs futurs : à court terme on peut viser des adaptations ciblées, mais à long terme il est préférable de privilégier la diversité, comme réservoir d'options futures (Tableau 1).

**Tableau 1** : Analyse de l'effet adaptatif d'une intervention (D'après Lefèvre et al., 2014)

	Effet de court terme sur l'adaptation	Effet de long terme sur la diversité
Sélection locale		
➤ Dans un sens d'adaptation aux changements environnementaux	Favorable	Neutre ou défavorable
➤ En contre-sens	Défavorable	Neutre ou défavorable
Flux de gènes		
➤ Adaptés	Favorable	Favorable
➤ Maladaptés	Défavorable	Favorable
Taille efficace		
➤ Augmentée		Favorable
➤ Diminuée		Défavorable

Par exemple, l'éclaircie a peu de risque d'affecter la diversité, sauf à abaisser significativement le nombre de reproducteurs en fin de cycle. Elle peut éventuellement avoir, à ce même stade, un effet positif sur la taille de population en régularisant les fructifications.

### **3.3.1 Quels travaux éclairent la question du choix des individus en éclaircie ?**

L'effet adaptatif de l'éclaircie peut également dépendre des critères de sélection des tiges : il faut prendre garde, par exemple, dans une sylviculture à cycle court, que la vigueur juvénile, fortement privilégiée, ne soit pas inversement corrélée à la résistance au stress.

En conditions sylvicoles contrôlées (sur hêtre, chêne, douglas), la croissance radiale des arbres répond fortement à la densité de peuplement et à leur rang social ; la sécheresse réduit la croissance des dominés davantage que celle des intermédiaires et dominants, ce qui accentue la différenciation hiérarchique intra-peuplement (Trouvé et al., 2015 ; Dhôte, 1994).

Le lien entre vigueur de la tige et sensibilité au dépérissement, tel qu'on peut le retracer par l'analyse rétrospective de la croissance de tiges d'état sanitaire contrasté, dépend du contexte considéré (Cailleret et al., 2014).

La génétique quantitative quant à elle s'intéresse de plus en plus, pour la sélection des individus en amélioration, à la densité du bois dont le lien à la résistance au stress hydrique a été établi chez le

<sup>1</sup> La « taille efficace » est une notion complexe qui intègre différents mécanismes de fluctuations aléatoires de la diversité génétique d'une génération à l'autre par effet d'échantillonnage dans une population d'effectif limité. Ces fluctuations conduisent à une perte de diversité. La « taille efficace » intègre le nombre de reproducteur, l'équilibre des contributions à la régénération, le régime de reproduction, etc.

douglas et l'épicéa commun (Ruiz Diaz Britez et al., 2014 ; Martinez-Meier et al., 2008 ; Rosner et al., 2007).

En conclusion partielle et provisoire sur la sylviculture, on constate que le dialogue Recherche-gestion s'enrichit par l'identification et l'analyse de l'effet adaptatif d'un nombre plus important de paramètres de réglage des itinéraires sylvicoles. La complexité des effets possibles est grande, les effets du changement climatique étant généralement en interaction avec la densité, selon des réponses qui dépendent de l'espèce. Le progrès semble donc à attendre du côté du développement de modèles permettant de représenter ces effets, modèles dont la plate-forme CAPSIS s'enrichit progressivement, ainsi que du retour d'expérience sur des cas bien documentés.

#### 4. Planification forestière : enjeux et questions

Les enjeux de la planification forestière dans le contexte du changement climatique sont de :

- Caractériser les conditions environnementales, qui conditionnent le choix des essences-objectifs et des itinéraires,
- Définir la palette des essences et matériels génétiques associés, ainsi que celle des itinéraires par contexte,
- Planifier un effort et des orientations de renouvellement,
- Suivre la réalisation et réagir en cas de crise.

Dans une perspective d'adaptation au changement climatique, le praticien s'interroge :

- Comment expliciter la contribution du climat aux conditions environnementales et à la fertilité en particulier ?
- Lors du renouvellement des peuplements, faut-il régénérer naturellement, en conservant le même matériel génétique, ou introduire un nouveau matériel par plantation, soit en recourant à de nouvelles ressources génétiques de la même essence (migration assistée de provenances), soit en introduisant une nouvelle essence (migration assistée d'espèces) ? A partir de quelles ressources et selon quelles modalités ? Avec quels risques associés ?
- S'il faut changer d'objectif, quand et où faut-il le faire ? A quel rythme faut-il entreprendre ce changement, et quels besoins logistiques cela va-t-il entraîner ?
- Ces changements seront-ils acceptés par la société ?
- Enfin, comment suivre l'évolution de la forêt ? Comment caractériser et gérer une situation de rupture, déclenchée par exemple par un dépérissement ?

##### 4.1 Caractériser les conditions écologiques et la vulnérabilité

Dans le cadre d'un poste d'interface INRA-ONF, Paulina Pinto a étudié la possibilité d'appliquer à l'échelle du massif des méthodes optimisées de caractérisation écologique recourant à la bioindication (Pinto et al., 2015), et de projeter à cette échelle des modèles de répartition et de potentialité de croissance des espèces, en utilisant en entrée ces données de caractérisation écologique. Les résultats obtenus sur quelques massifs-tests très différents sont très prometteurs.

L'analyse statistique de la vulnérabilité des essences s'approfondit, et distingue par exemple l'exposition au changement climatique et la sensibilité à la mortalité ou à la perte de croissance, ce qui oppose des espèces de montagne peu exposées mais sensibles, à des essences méditerranéennes très exposées mais peu sensibles (comm. M. Benito-Garzón).

##### 4.2 Introduire de nouvelles ressources pour les essences en place

De nombreux résultats nouveaux ont été présentés, qui éclairent le potentiel adaptatif de la démarche de transfert de provenance et les approches qui permettent son ingénierie.

Ainsi, l'imposant dispositif mis en place par Rehfeld sur *Pinus contorta* aux Etats-Unis, testant 140 populations sur 60 sites, a permis d'établir des courbes de réponse de la productivité des provenances à la température moyenne, permettant d'améliorer la productivité future en un lieu donné en changeant de provenance. Aux Etats-Unis encore, ont été récemment entrepris sur l'ensemble de l'aire côtière du Douglas des tests systématiques de transplantation réciproque avec une instrumentation des sites de test permettant l'enregistrement des paramètres climatiques. A terme, ils permettront de construire des modèles de transfert robustes (St Clair, 2007).

Même si l'on ne dispose pas de dispositifs systématiques d'une telle ampleur pour nos espèces autochtones, les tests de comparaison de provenance du chêne sessile permettent d'envisager des transferts en limitant les risques et en réduisant les pertes de productivité et de qualité du bois produit sur certains sites (Ducouso, communication personnelle). Enfin, des approches de modélisation combinant plusieurs sources de données, et tirant parti notamment de la productivité mesurée par les inventaires forestiers permettent également de formuler des recommandations de transfert de provenances (Benito-Garzón et Fernández-Manjarrès, 2015).

Au Canada, une stratégie de transfert des régions de provenance est maintenant déployée et mise en œuvre systématiquement lors du renouvellement des peuplements.

Dans leur ensemble, ces résultats montrent l'intérêt du transfert de provenances sur la productivité future des peuplements, dans les zones où l'espèce reste viable. En effet, si la survie dépend surtout du site d'introduction et peu du site de provenance, les performances en croissance présentent des interactions entre site de provenance et site de plantation. Les tests de transplantations réciproques menés sur le Douglas mettent par exemple en évidence une meilleure croissance des peuplements d'origine chaude dans les sites les plus chauds (St Clair, 2007).

#### **4.3 Introduire de nouvelles essences**

Le transfert de provenances présente des limites, et le changement d'essence reste la mesure qui présente le plus fort effet adaptatif à long terme. L'introduction d'une essence reste néanmoins une démarche complexe, qui peut échouer sur des difficultés d'appréciation de son autécologie ou sur les effets inattendus de sa mise en contact avec le cortège biotique de la zone d'introduction. Proportionnellement à la surface qu'elles occupent, les essences plantées au-delà de leur distribution naturelle sont parmi celles qui sont les plus affectées par des problèmes sanitaires (Desprez-Loustau et al., 2015). Le choix des ressources génétiques à introduire est délicat et peut se heurter à l'absence d'homologie climatique entre l'aire d'origine (provenance) et l'aire d'introduction (destination), ainsi qu'à la conception des tests de provenance mis en place avant la prise en compte du changement climatique, qui ne permettent pas toujours de construire une courbe de réponse complète des sources de graines au climat de l'aire de destination, comme montré par Badeau et Boiffin pour le Douglas.

Dans tous les cas, il ne faut pas miser trop exclusivement sur une seule espèce ou une seule provenance, mais limiter les risques en veillant à la diversité du matériel introduit (par exemple introduire un mélange de plusieurs provenances, comme cela a été fait lors de l'introduction du cèdre en France à des fins de restauration des terrains en montagne). Enfin, il existe des ressources parfois négligées, sinon insoupçonnées, comme l'a rappelé Alexis Ducouso au sujet des chênes, genre riche en espèces thermophiles, y compris de très belle venue, mal connues et parfois menacées au niveau des ressources génétiques, voire de l'espèce elle-même.

### **5. Quelques idées directrices ou émergentes**

#### **5.1 La modélisation au cœur de la démarche d'adaptation**

A toutes les échelles et pour toutes les questions, la démarche de modélisation est incontournable, et en particulier nécessaire pour concevoir les approches de gestion expérimentale. Les modèles diffèrent

selon les échelles (du peuplement à l'aire de répartition), les variables de réponse (de la diversité génétique à la croissance), mais les approches dialoguent entre elles, ou s'hybrident, avec par exemple des modèles statistiques spatialisés qui incorporent la plasticité phénotypique des populations, évaluée à partir des tests de provenance. On peut identifier deux pôles de modèles nécessaires à l'adaptation :

- Des modèles à l'échelle peuplement, capables de représenter les effets croisés de la densité et du climat,
- Des modèles à l'échelle de l'ensemble de l'aire, pour appréhender la vulnérabilité des espèces, et guider la migration assistée de provenances ou d'espèces.

Les sites nord-américains (Seedlot Selection Tool, OSU-USA et ClimateBC, UBC-Canada) proposent déjà aux forestiers de nombreux outils du type 2.

Au-delà de ce consensus sur l'importance de la modélisation, la façon de mettre ces outils à la disposition des praticiens suscite évidemment débat, notamment sur la façon de rendre explicites les limites de l'approche et les incertitudes. Dans tous les cas, le développement systématique de modèles nécessite l'acquisition massive de données.

### *5.2 Atténuation des risques versus adaptation ?*

Comme évoqué au début de cet article, l'adaptation peut viser des termes temporels différents, et rechercher l'atténuation des risques à court ou moyen terme, ou l'évolution de l'état de la forêt à long terme, et ces objectifs appellent des mesures différentes, voire en partie contradictoires. Cette idée est explicite dans la grille d'analyse proposée par Lefèvre et al. (2014), et présentée Tableau 1. Elle sous-tend également de nombreuses interrogations du gestionnaire : éclaircir fortement pour ménager le bilan hydrique, ou laisser la sélection par la sécheresse s'exercer ? Régénérer naturellement ou changer de matériel ? Cependant l'échéance visée mériterait d'être plus systématiquement explicitée.

### *5.3 Proposer des modalités de gestion innovantes diversifiées et les expérimenter*

Cette idée a suscité les plus échanges les plus nourris : proposer des modalités de gestion différentes, clairement identifiées, les tester en gestion, en assurant la traçabilité des opérations de gestion, ainsi que le suivi de leur performance et son exploitation en collaboration entre chercheurs et gestionnaires. Des managers techniques sont ainsi prêts à consacrer de façon volontariste une certaine part de la surface gérée au test de modalités de gestion innovantes. Du côté de la recherche, des développements sont à envisager pour accompagner ce type de démarche, notamment en développant les collaborations entre l'écologie et les sciences de la décision

## **Conclusion**

Ces échanges entre gestionnaires et chercheurs montrent une volonté commune d'agir renforcée, dans un cadre de réflexion qui englobe de nombreuses décisions de gestion. S'appuyer sur la modélisation pour concevoir des modalités de gestion innovantes diversifiées, et tester leur mise en œuvre sur une partie significative du domaine géré, dans un dispositif cohérent et organisé de suivi et d'exploitation scientifique des résultats résume le projet qui se dégage de ces échanges et qui devrait structurer les collaborations Recherche-Gestion dans les prochaines années.

## **Références bibliographiques**

Benito-Garzón M., Fernández-Manjarrès J.F., 2015. Testing scenarios for assisted migration of forest trees in Europe. *New Forests* 46, 979-994.

- Cailleret M., Nourtier M., Amm A., Durand-Gillmann M., Davi H., 2014. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Annals of Forest Science* 71, 643–657.
- Carón M.M., De Frenne P., Brunet J., Chabrierie O., Cousins S.A.O., De Backer L., Decocq G., Diekmann M., Heinken T., Kolb A., Naaf T., Plue J., Selvi F., Strimbeck G.R., Wulf M., Verheyen K., 2015. Interacting effects of warming and drought on regeneration and early growth of *Acer pseudoplatanus* and *A. platanooides*. *Plant Biology* 17, 52–62.
- Desprez-Loustau M., Aguayo J., Dutech C., Hayden J., Husson C., Jakushkin B., Marçais B., Piou D., Robin C., Vacher C., 2015. An evolutionary ecology perspective to address forest pathology challenges of today and tomorrow. *Annals of Forest Science* (à paraître).
- Dhôte J.-F., 1994. Hypotheses about competition for light and water in even-aged common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 69(1-3), 219–232.
- Guillemot J., Delpierre N., Vallet P., François C., Martin-StPaul N.K., Soudani K., Nicolas M., Badeau V., Dufrêne E., 2014. Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a new functional–structural model. *Annals of Botany* 114, 779–793.
- Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A., Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M.-J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot C., 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71, 723-739,
- Legay M., Mortier F., 2006. La forêt face au changement climatique - adapter la gestion forestière. Les Dossiers Forestiers de l'ONF n°16, 2e édition.
- Martinez-Meier A., Sanchez L., Pastorino M., Gallo L., Rozenberg P., 2008. What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management* 256 (4): 837-843.
- Pinto P.E., Dupouey J., Gégout J., Hervé J.C., Legay M., 2015. Optimizing floristic survey for plant bio-indication of forest soil characteristics. Abstracts of the 58th Annual Symposium of the International Association for Vegetation Sciences: Understanding broad-scale vegetation patterns. p298. Brno, Czech Republic, 19-24/07/2015.
- Rosner S., A.K., Muller U., Karlsson B., 2007. Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiology* 27(8), 1165-1178.
- Ruiz Diaz Britez M., Sergent A.-S., Martinez Meier A., Bréda N., Rozenberg P., 2014. Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Trees* 28, 1289–1304.
- St Clair J.B., Howe G.T., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biology* 13,1441-1454.
- Trouvé R., Bontemps J.-D., Seynave I., Collet C., Lebourgeois F., 2015. Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.). *Tree physiology* 35, 1035–1046.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)

## Le changement climatique, facteur structurant de transformation pour la gestion durable des forêts: article de synthèse

Dhôte J.F.<sup>1</sup>, Cornu S.<sup>2</sup>, Deleuze C.<sup>3</sup>, Dreyfus P.<sup>4</sup>, Legay M.<sup>5</sup>, Musch B.<sup>6</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR0588 Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Orléans

<sup>2</sup> Office National des Forêts, Dépt Recherche-Développement-Innovation, Fontainebleau,

<sup>3</sup> Office National des Forêts, Dépt Recherche-Développement-Innovation, Dole

<sup>4</sup> Office National des Forêts, Dépt Recherche-Développement-Innovation, Avignon

<sup>5</sup> Office National des Forêts, Dépt Recherche-Développement-Innovation, Nancy

<sup>6</sup> Office National des Forêts, Dépt Recherche-Développement-Innovation, Orléans

**Correspondance:** dhote@nancy.inra.fr

### Résumé

Le changement climatique structure la réflexion prospective sur la gestion durable des forêts, ses évolutions et les besoins d'innovation associés. L'Office National des Forêts présente ici une lecture de l'état des connaissances et des questions posées, à partir de laquelle il a défini ses priorités R&D: le travail a porté sur les principaux aspects de la gestion durable dans la définition de la Conférence d'Helsinki ; le contexte d'application est celui des forêts publiques françaises de métropole. Vis-à-vis du changement climatique, différents points de vue peuvent être adoptés : (i) impacts, prévention des risques et gestion des crises ; (ii) adaptation de la gestion ; (iii) contribution à l'atténuation via la production de bois ; (iv) continuité/qualité des services écosystémiques. L'analyse ne fait pas apparaître de contradictions entre ces différents points de vue, en revanche elle montre (i) les opportunités offertes par les innovations liées à la bioéconomie ; (ii) la nécessité de mieux expliciter les objectifs poursuivis (notamment dans la gestion de la biodiversité) ; (iii) l'intérêt de concentrer l'effort de R&D et innovation sur une série de leviers permettant une gestion active et diversifiée des forêts, gage de continuité des services écosystémiques, atténuation des risques et sécurisation des approvisionnements à la filière bois.

**Mots-clés :** Gestion forestière durable, Changement climatique, Forêts publiques, R&D, Innovation

**Abstract:** Climate change, a key driver defining a sustainable forest management. Review paper.

Climate change is a major driver of sustainable forest management change. In this paper, R&D engineers of the French National Forest Service reviewed several aspects of sustainable forest management in the light of climate change, in order to identify research and innovation priorities. Climate change may be addressed with various points of view: (i) impacts, risk prevention and crisis management; (ii) adaptation of forest management; (iii) contribution to mitigation through wood production and use; (iv) continuity and quality of ecosystem services. The state of the art and ongoing questions were outlined, according to the specific challenges of a public service managing 25% of the mainland forest area, supplying 40% of exchanged timber, and particularly concerned by different national and European policies (forestry-wood chain, climate change, biodiversity conservation, energy transition, natural risk mitigation and prevention, water). The horizon scan did not suggest obvious contradictions between the different points of view. It showed (i) the potential opportunities brought by innovations linked to bioeconomy (bio-based production chains and markets); (ii) the need for a more explicit and integrated statement of management objectives, especially those regarding timber use and conservation of biodiversity; (iii) the impact of concentrating R&D investments and innovations to

support an active, diversified forest management, condition for continuously providing high-quality ecosystem services, mitigating risks and securing a sufficient supply to the forest industries.

**Keywords:** Sustainable forest management, Climate change, Public forests, R&D, Innovation

## Introduction

Depuis 20 ans, le cadre de la réflexion sur les relations entre gestion des forêts, société et environnement a été profondément transformé par les différentes facettes de la question climatique :

- Evidences répétées et globales attestant la réalité du changement climatique ; gravité des impacts et risques associés aux différents scénarios envisagés pour les décennies à venir (GIEC, 2013),
- Prise de conscience de l'imminence de la crise des énergies fossiles et de la profondeur de ses impacts socio-économiques (Jancovici et Grandjean, 2006 ; Giraud, 2014),
- Caractère structurant des tendances et événements extrêmes climatiques, qui affectent environnement naturel, viabilité des activités, conditions socio-économiques et modes de vie,
- Entrelacement des deux dimensions de la crise environnementale actuelle, *le climat et la biodiversité*, très sensible pour les forêts qui co-évoluent avec les sociétés humaines (Descola, 2014),
- Changement de paysage, opportunités et risques induits par les stratégies d'adaptation, la valorisation du carbone renouvelable et la bioéconomie (Colonna, 2012 ; Hetemäki *et al.*, 2014 ; Mathijs *et al.*, 2015).

La déclaration de la Conférence ministérielle sur la protection des forêts réunie à Helsinki (Forest Europe, 1993) a fourni une définition de la gestion durable des forêts et ébauchait déjà les principaux points de vue sur le changement climatique : impacts, risques, atténuation, adaptation, services rendus par la forêt. Dans la « *prospective sur la forêt, sa filière et leurs liens au territoire* » de Sébillotte *et al.* (1998), le rôle de la forêt et des industries forestières dans le cycle du carbone et la régulation du climat était présenté sans relief particulier, tout comme la conservation de la biodiversité, parmi les divers services rendus à la société. Dans ces deux textes, le changement climatique restait hypothétique : dans Sébillotte *et al.* (1998), le mot *climat* apparaît 10 fois en 250 pages (*effet de serre* 2 fois, *biodiversité* 26 fois), et seulement 3 fois pour évoquer un changement (« *prédire [la dynamique des écosystèmes] sur le long terme en fonction de sylvicultures adoptées et dans un contexte climatique peut-être en évolution (effet de serre)* », p 216).

Enfin, la forêt et sa gestion se trouvent au croisement de dynamiques socio-économiques et industrielles concernant des enjeux aussi variés que la filière forêt-bois, l'énergie, le climat, la biodiversité, l'eau. De manière croissante, leurs évolutions posent des questions de santé publique (maladies infectieuses, allergènes, incendies : Kochi *et al.*, 2012 ; Richardson *et al.*, 2012). Ces enjeux sont portés par des acteurs dont certains sont nouveaux venus dans le jeu forestier (énergéticiens, chimistes, industries extractives, ingénieurs formés par les « sciences dures », mécènes, consommateurs urbains...), éloignés culturellement des problématiques d'exploitation de ressources renouvelables.

Il est d'autant plus important, pour les forestiers, d'explicitier à nouveau le sens qu'ils donnent à leur action : quelles options et pratiques constituent la gestion durable aujourd'hui ? Nous tentons d'y répondre ici par une revue des différentes facettes de cette gestion durable, en essayant de repérer des verrous et leviers vis-à-vis des évolutions qui semblent nécessaires pour faire face au changement climatique, puis de préciser des pistes de R&D et d'innovation à explorer en priorité.

Les conclusions retirées de l'analyse sont conçues pour la situation des forêts publiques françaises. La gestion de celles-ci doit prendre en compte l'ensemble des demandes socio-économiques exprimées dans la politique forestière nationale et les engagements européens, telles qu'elles se traduisent dans le contrat d'objectifs et de performances de l'Office National des Forêts (ONF), en les déclinant à différents niveaux de gestion et selon les contextes locaux. Le cadre particulier du changement climatique accentue simultanément le besoin de connaissances scientifiques, en appui à la gestion, mais aussi la nature évolutive, incertaine et révisable de ces mêmes connaissances. Par rapport à certaines caractéristiques de la science contemporaine, notamment la spécialisation des équipes, l'importance des situations-modèles et le caractère localisé des sites-ateliers, transférer vers plusieurs milliers de praticiens de terrain une connaissance évolutive et incertaine demande des capacités particulières de mise en contexte, généralisation et traduction, ce qui constitue l'une des justifications de l'effort R&D de l'ONF.

L'idée qui a guidé cette revue systématique est que, même si la définition d'Helsinki reste valide, les modalités pratiques dans lesquelles peut se traduire la gestion durable ont perdu leur caractère d'évidence. Ainsi, commentant les conséquences à tirer des changements environnementaux pour les forêts du sud-ouest de l'Allemagne, von Teuffel estimait en 1999 que « *pour définir la durabilité, on doit avoir un système de valeurs auquel se référer [...] Pendant les 200 dernières années, cette question ne se posait pas, parce qu'il existait une compréhension partagée sur le fait qu'il était nécessaire de continuer à accumuler du capital sur pied. [...] Une nouvelle augmentation du volume sur pied ne paraît plus avoir de sens, parce qu'elle serait associée à un accroissement des risques pour la santé des arbres adultes, de la sensibilité aux tempêtes et autres dommages* » (traduit de l'anglais).

L'analyse a considéré les impacts du changement climatique, l'adaptation et l'atténuation ; la production-bois comme fournisseur de la bioéconomie et en relation avec les autres services écosystémiques ; les pratiques de conservation et gestion dynamique de la biodiversité ; nous terminons par quelques questions sur les bases de la gestion durable. Grâce à des procédures de veille mutualisée mises au point par le centre de documentation technique et générale de l'ONF, l'analyse a porté sur un large corpus dont nous conservons quelques 170 références : rapports d'expertise nationaux et internationaux, communications, newsletters (European Forest Institute, ParisTech, ...), ouvrages spécialisés, articles tirés de près de 50 journaux scientifiques différents (13 revues sur la forêt et ses produits, 17 revues en écologie et sciences de la conservation, 6 revues d'économie et politique, 6 revues généralistes à très fort impact et 4 revues techniques).

## 1. Impacts : anticiper le caractère émergent des crises

Les climatologues estiment qu'une caractéristique du changement climatique attendu sera sa rapidité sans précédent (Masson-Delmotte, 2011). Les impacts forestiers ont bénéficié de nombreux éclairages au cours des quinze dernières années (Saxe et al., 2001 ; Broadmeadow et al., 2005) :

- **Tendances** : un déplacement des aires de répartition des espèces, déjà perceptible en altitude, moins net en latitude (Loustau et al., 2004 ; Lenoir et al., 2008 ; Bertrand et al., 2011) ; d'importants changements de productivité enregistrés dans certaines régions au cours du 20<sup>ème</sup> siècle, avec une mise en évidence du rôle des dépôts atmosphériques azotés (Thomas et al., 2010 ; Bontemps et al., 2011), et des signes plus discrets suggérant qu'un maximum de productivité a été atteint au milieu des années 1980 pour certaines essences comme le hêtre (Charru et al., 2010),
- **Crises** : des syndromes de dépérissements, consécutifs à des sécheresses aigües dont la répétition future devrait avoir un impact majeur sur l'état de santé et la productivité (Becker et Levy, 1988 ; Bréda et al., 2006 ; Klos et al., 2009 ; Allen et al., 2010), sur la biodiversité

(Beaumont *et al.*, 2011 ; Carnicer *et al.*, 2011) et sur les risques d'incendies (Chatry *et al.*, 2010),

- **Répétitions et conjonctions de crises** : deux tempêtes majeures se sont succédé en moins de 10 ans dans le Sud-Ouest du pays, faisant perdre à la pinède aquitaine la moitié de son stock aérien initial, suivies d'attaques de processionnaire du pin puis d'une épidémie de scolytes sans précédent (25 000 ha, environ 5 Mm<sup>3</sup> de pins maritimes scolytés, soit 70% de la récolte annuelle ; Jactel, 2011).

Alors que nous disposons d'expertises sur chacun des aléas (tempêtes, incendies, sécheresse, insectes, champignons pathogènes...), le défi actuel est d'anticiper des crises de grande portée, aux effets potentiellement déstabilisants, des combinaisons inédites, surprises et phénomènes émergents (Lagadec, 2010) : « *Les défis actuels pour la modélisation des perturbations dans les écosystèmes forestiers sont [...] (iii) d'intégrer des perturbations multiples dans des modèles dynamiques d'écosystèmes pour l'aide à la décision en gestion forestière ; (iv) de combiner des capacités de changement d'échelle à travers plusieurs niveaux d'organisation et une représentation de la complexité du système qui capture le comportement émergent des régimes de perturbation* » (Seidl *et al.*, 2011, traduction de l'anglais).

Anticiper le caractère émergent des crises va au-delà de la gestion de crise (Gauquelin *et al.*, 2010) : cela recouvre notamment le repérage systématique des vulnérabilités organisationnelles et des impasses techniques et sylvicoles, ainsi que la préparation stratégique (provisions financières, mesures de précaution logistiques pour absorber les chocs, atténuation des points chauds de vulnérabilité...). Les coûts de cette préparation doivent être considérés en regard des importantes conséquences économiques potentielles du changement climatique pour la filière-bois et donc pour la viabilité de la gestion forestière (Peltola *et al.*, 2010 ; Hanewinkel *et al.*, 2012).

## 2. Adaptation au changement climatique et incertitude

En 2008 et 2009, plusieurs importants rapports d'expertise internationale sont parus sur l'adaptation de la gestion forestière au changement climatique. Le rapport publié par l'*European Forest Institute* (Lindner *et al.*, 2008), tout en insistant davantage sur la gestion des ressources génétiques, converge largement avec le rapport mondial IUFRO (Seppälä *et al.*, 2009), dont nous soulignons les conclusions suivantes : « *La gestion forestière durable est essentielle pour réduire la vulnérabilité des forêts au changement climatique. [...] Il n'y a pas de mesure universellement applicable pour adapter les forêts au changement climatique. Les gestionnaires forestiers devraient donc bénéficier d'une flexibilité suffisante pour déployer les mesures d'adaptation les plus appropriées pour leurs situations locales. La recherche doit être amplifiée pour réduire les incertitudes actuelles quant aux impacts du changement climatique sur les forêts et populations, et pour améliorer les connaissances sur les mesures de gestion et politiques pour l'adaptation. Néanmoins, malgré les limites de nos connaissances actuelles, le changement climatique progresse trop vite pour qu'on puisse différer les actions d'adaptation en attente des résultats des études à venir* » (traduction de l'anglais).

L'élément central dans la réflexion sur l'adaptation est l'incertitude (Millar *et al.*, 2007 ; Detten, 2010 ; Seidl et Lexer, 2013 ; Lindner *et al.*, 2014 ; Bellassen et Luysaert, 2014). Par contraste avec l'incertitude « de fond » qui concerne tout engagement de long-terme, l'incertitude associée à l'adaptation au changement climatique prend une nouvelle dimension. Elle recouvre :

- Une part d'indétermination : trajectoires sociales, technologiques et politiques, niveau des émissions de gaz à effet de serre, effectivité des mesures d'adaptation, phénomènes écologiques émergents,

- Des incertitudes liées à l'état de la connaissance : incomplétude et erreurs des modèles climatiques, phénomènes de rétroaction imprévus, capacité des écosystèmes à évoluer rapidement, performance des méthodes de modélisation employées (Cheaib *et al.*, 2012),
- Des incertitudes liées à l'enchaînement de raisonnements climatique, écologique, sylvicole, numérique (« cascade des incertitudes »), chaque étape étant entachée d'erreurs, impasses et imprécisions,
- Et enfin des incertitudes de localisation : nous anticipons avec un fort niveau de probabilité que le climat va se réchauffer au niveau planétaire, mais nous connaissons moins bien l'intensité et les modalités du changement au niveau régional, *a fortiori* local.

La palette des réactions individuelles à l'incertitude est assez large, entre les attitudes considérant l'incertitude comme un frein à l'adaptation (« *j'ai besoin d'en savoir plus avant de décider* ») ou un stimulus pour innover (« *l'existant ne constitue plus une norme à respecter, puisque de toute façon les communautés vont se recomposer* »). L'incertitude est en réalité la matière même du problème de l'adaptation : cela explique par exemple le caractère devenu paradoxal des principes de gestion forestière durable, au moment même où on les invoque comme condition d'adaptation (cf *supra* et UE, 2014). Ainsi, Detten (2010) constate simultanément que « *dans une situation de risque, incertitude, ignorance et indétermination, [...] les idées de confiance, de sécurité et de planification stratégique à long-terme deviennent de plus en plus importantes* » mais il ajoute plus loin que « *à la lumière des résultats des sciences écologiques modernes, et considérant le cycle de production à long-terme en foresterie, il y a des doutes concernant un pilotage des écosystèmes forestiers orienté vers des objectifs précis, quels que soient l'élaboration et l'ambition des concepts de gestion forestière* » (traduction de l'anglais).

En outre, l'inconfort de constater qu'un raisonnement sur la prévention des risques pourrait remettre en cause les orientations dominantes de gestion (ou en relativiser la portée) peut conduire à entretenir certaines ambiguïtés : « *adapter les forêts aux tempêtes extrêmes est une exception - en dehors de la Grande-Bretagne et de l'Irlande où il existe déjà de telles stratégies de gestion -, et exige des mesures telles que limiter la hauteur des arbres qui ne sont pas populaires et vont à l'encontre de la foresterie « proche de la nature » à longues révolutions, dominante en Europe Centrale* » (Lindner *et al.*, 2014, traduction de l'anglais).

Le consensus est à peu près acquis sur la nécessité de localiser les situations les plus critiques (Bolte *et al.*, 2009), comprendre ce qui s'y passe et prendre dès maintenant des décisions d'adaptation dans ces cas précis, malgré les incertitudes et lacunes scientifiques : « *La gestion est critique pour une réponse positive de la croissance forestière à un climat plus chaud, et la sélection des meilleures espèces pour les nouvelles conditions sera d'une importance vitale* » (Saxe *et al.*, 2001, traduction de l'anglais).

### 3. Sur le plan R&D, nous avons commencé à défricher trois questions :

- Décrire les stations en climat changeant. Synthèse de l'effet des différents facteurs environnementaux, l'approche stationnelle classique n'est plus adaptée à un climat en évolution ; cependant, apprécier la vulnérabilité des peuplements requiert de bien connaître leurs conditions de croissance. Pour cela, de nouvelles méthodes doivent être mises au point, en s'appuyant sur des modélisations plus pertinentes des relations station-production et sur des données spatialisées de climat et de sol (Bontemps et Bouriaud, 2013 ; Richard *et al.*, 2013),
- Choisir des essences adaptées à un climat en évolution suppose de mieux connaître l'autécologie des essences. La synthèse des connaissances actuelles peut se décliner en monographies, fiches autécologiques, listes d'espèces d'intérêt potentiel, guide pour la mise en

place de tests d'espèces. Les axes de progrès visent d'une part à explorer les possibilités d'utilisation de modèles dynamiques pour l'aide à la décision, d'autre part à analyser les introductions passées afin d'éclairer la programmation de nouvelles expériences.

- Agir sur le bilan hydrique par la maîtrise de la densité des peuplements : la principale piste pour atténuer le risque de stress hydrique est de réduire la surface foliaire au moyen d'éclaircies (Bréda *et al.*, 2006). Cette question peut être abordée en étudiant les effets de la sylviculture sur la réponse des arbres au climat, par exemple dans les réseaux expérimentaux du GIS Coopérative (Trouvé *et al.*, 2014).

#### 4. Atténuer le changement climatique

La gestion des forêts constitue l'un des leviers pour atténuer le changement climatique. Pour mettre en œuvre les politiques européenne et nationales de transition énergétique et réduction des émissions de CO<sub>2</sub>, on anticipe une sollicitation très importante de la biomasse forestière : par exemple, selon la prospective ADEME (2013), la consommation française annuelle de bois sous les différentes formes de bioénergies progresserait de 21 à 50 Mm<sup>3</sup>/an d'ici 2050, le taux de prélèvement sur l'accroissement net passant de 50% (2010) à 75% (2050).

Une mobilisation accrue de bois est rendue possible par l'existence, depuis une trentaine d'années, d'un écart important et croissant entre accroissement biologique et récolte, un phénomène constaté dans toute l'Europe (Liski *et al.*, 2006 ; Ciais *et al.*, 2008). En France, la quinzaine d'études de ressource et disponibilité réalisées depuis 10 ans, à partir des données de l'Inventaire Forestier National, a montré l'existence de disponibilités théoriques abondantes, complémentaires aux usages actuels, compatibles avec le respect des principes de gestion durable et en appliquant simplement l'état de l'art sylvicole. La majorité de ces disponibilités supplémentaires se situent en forêt privée, il en existe aussi dans les forêts publiques, en forêt communale, en montagne, dans les bois feuillus de qualité secondaire, petits bois et menus bois que le renchérissement du bois-énergie peut rendre exploitables (IFN-FCBA-SOLAGRO, 2009), dans les très gros bois résineux qui répondent mal à la demande industrielle actuelle (Colin, 2014).

La possibilité que ces disponibilités théoriques soient effectivement mobilisées dépend *a priori* de conditions de natures assez différentes :

- Prix suffisants, rentabilisant la gestion durable, y compris les surcoûts éventuels induits par les conditions suivantes,
- Existence d'une desserte forestière suffisante, notamment en montagne (le taux d'équipement routier des Alpes françaises est 3 fois plus faible que celui de l'Autriche), disponibilité de solutions mécanisées et chaînes logistiques adaptées (têtes d'abattage pour feuillus, abatteuses, porteurs, récolte par câble),
- Appui sur une estimation plus précise de la biomasse sur pied, les tarifs de cubage usuels étant peu adaptés pour estimer la ressource en branches et bois de petite section ; une meilleure connaissance de ce gisement est nécessaire pour la ressource forestière française, qui compte  $\frac{2}{3}$  d'arbres feuillus et beaucoup de peuplements issus du taillis-sous-futaie (Deleuze *et al.*, 2013),
- Mesurer les impacts sur les écosystèmes de scénarios de prélèvement plus exhaustif de la biomasse, en ce qui concerne la fertilité chimique des sols, les risques de tassement et la biodiversité (Dahlberg *et al.*, 2011 ; Verschuyt *et al.*, 2011 ; Bouget *et al.*, 2012 ; Achat *et al.*, 2015),
- Mettre au point des méthodes de diagnostic, prévention, compensation et restauration, par exemple en recyclant en forêt les cendres de chaufferies-bois dont la production pourrait dépasser 100 000 t/an en 2020 (Pitman, 2006 ; Augusto *et al.*, 2008 ; Deleuze *et al.*, 2012),

- Comprendre les freins de nature socio-économique qui s'opposent actuellement à une mobilisation accrue du bois, malgré les avantages en matière de durabilité qui lui sont reconnus ; développer des outils de communication et de gouvernance permettant de les surmonter.

## 5. Produire du bois, pour assurer la continuité des services écosystémiques

La production de bois approvisionne une filière industrielle d'environ 400 000 emplois, soit l'équivalent de l'automobile pour la France. Cette activité est habituellement considérée comme rurale, diffuse sur le territoire à l'image de la ressource forestière et non délocalisable. Ainsi, le produit-bois fourni par l'écosystème-forêt contribue à l'activité économique, à l'emploi et à la vitalité des territoires. Ces impacts de la forêt sur la société (et notamment le caractère non délocalisable) ne sont effectifs et durables que si les différentes activités de la filière forêt-bois restent viables technologiquement et économiquement, depuis la sylviculture jusqu'à la seconde transformation et au recyclage des produits-bois en fin de vie. Or à l'amont de la filière, la production-bois est le seul service rémunéré, avec la chasse, et les inquiétudes sur la compétitivité des entreprises valent également pour la filière forêt-bois en dépit de l'augmentation tendancielle de la demande.

En outre, la production de bois est le seul moyen connu pour façonner le couvert forestier, ce qui est important pour garantir la continuité des principaux services écosystémiques : comment gérer le couvert à coût supportable, pour réduire sa consommation d'eau, sans commercialiser du bois ? Ainsi, le développement du marché bois-énergie, si le prix d'achat est suffisant, peut rentabiliser des travaux auxquels on avait renoncé depuis 30 ans (absence de débouché et renchérissement de la main d'œuvre forestière) ; dans ce sens, il permet de reconsidérer les itinéraires sylvicoles et apporte sa part au financement des travaux d'adaptation et prévention des risques climatiques.

Enfin, la production de bois constitue en elle-même une action pour l'environnement à travers les économies d'énergie et la réduction des émissions de CO<sub>2</sub> que permettent les différents usages du bois (effet de substitution à des matériaux ou énergies ayant des bilans environnementaux moins favorables), mais aussi du fait qu'une gestion active des forêts contribue de manière significative à la protection contre ou l'atténuation de la gravité des risques naturels (défense des forêts et protection de l'habitat contre l'incendie ; protection contre les avalanches, chutes de blocs, glissements de terrain et régulation des crues ; stabilisation des dunes et constitution de digues naturelles performantes).

## 6. Répondre à la demande en bois pour approvisionner la bioéconomie

À partir des récents travaux de prospective sur l'alimentation, l'agriculture et la forêt, ou de l'observation des phénomènes d'accaparement des terres (*land grabbing*), on s'attend au cours des prochaines décennies à voir réapparaître une tension pour l'usage de terres (INRA-CIRAD, 2009 ; UNECE-FAO, 2011 ; Lambin et Meyfroid, 2011 ; Houllier, 2011 ; INRA, 2015) qui résultera de la croissance démographique, du développement humain et des nouveaux compromis à trouver à l'échelle mondiale pour produire durablement.

La stratégie de l'Union Européenne sur la bioéconomie (Hall, 2012 ; Hetemäki *et al.*, 2014) vise ainsi à promouvoir la production durable de toutes ressources biologiques renouvelables et leur conversion en denrées, bioproduits et bioénergies. La filière forêt-bois est considérée comme exemplaire des nouvelles filières biosourcées qui prendront le relais de celles fondées sur les ressources fossiles :

- Elle fonctionne déjà selon des principes de sobriété et d'économie circulaire avec l'utilisation en cascade, des niveaux élevés de recyclage, la valorisation des co-produits,
- Elle fournit et protège des biens publics : propreté de l'air et de l'eau, sols fertiles et exploitables, paysages, biodiversité,

- Elle contribue à traiter des défis sociaux comme le changement climatique et l'épuisement des ressources : séquestration du carbone, substitution du bois aux produits plus énergivores.

Le bois a de nombreuses opportunités d'usage, à des degrés divers de maturité technologique et commerciale, grâce à une combinaison :

- De propriétés anatomiques, mécaniques, physiques et chimiques associées à la structure interne multi-échelle (structure qui permet aux arbres de résoudre divers défis mécaniques et écologiques),
- De facteurs de performance élevés (lorsqu'on rapporte la fonction assurée à la masse ou aux bilans énergétiques et environnementaux),
- D'innovations rapides dans les modes de consommation et fabrication (produits, procédés),
- De possibilités de diversification des industries existantes (papeteries évoluant en bioraffineries).

Quelques produits sont illustrés dans le Rapport "*Prospective sur le marché actuel des nouveaux produits issus du bois et des évolutions à échéance 2020*" (PIPAME-ALCIMED<sup>1</sup>, 2012) : bois abové, bois plastique, électronique imprimée, biocombustible (granulés), combustibles solides de récupération,...

De nouvelles voies de transformation du bois et de valorisation de ses différentes fractions émergent, stimulées par la recherche technologique (Celzard et Leban, 2013 ; Lacoste *et al.*, 2014) : chimie de la cellulose, de l'hémicellulose, de la lignine, des métabolites secondaires ; ingénierie de matériaux tels que résines, mousses, conçus pour remplir des fonctions particulières (thermiques, physiques...) ; énergie (chaleur, co-génération, biocarburants). L'usage de structures bois audacieuses dans des bâtiments emblématiques (Centre Pompidou-Metz) manifeste la performance, la modernité et la polyvalence du matériau-bois. Tout en continuant de fournir des spécialités de niche, par exemple via des co-produits (extractibles des nœuds : Kebbi-Benkeder *et al.*, 2014), la forêt est sollicitée pour alimenter des marchés de masse au cœur de la transition écologique : équipements publics, infrastructures, construction, rénovation thermique de l'habitat ancien, sans oublier les papiers-cartons que nos sociétés numériques continuent de consommer en grandes quantités.

Ces nouvelles possibilités suscitent en retour des questions (ONF, 2012) : la forêt sera-t-elle capable de fournir durablement les ressources en bois attendues ; comment va-t-on solliciter les importations et les ressources locales ; les nouveaux usages offriront-ils des débouchés rémunérateurs pour des sylvicultures à cycle court et faible diamètre d'exploitabilité ; comment faire évoluer les sylvicultures pour atteindre de manière cohérente les objectifs de valorisation du bois, de prévention des risques et d'adaptation au changement climatique ; comment organiser les relations entre acteurs de la bioéconomie pour qu'une partie de la valeur créée par les innovations en aval « remonte » vers l'amont de la filière et finance les coûts de la durabilité ?

Pour la R&D, cela conduit à s'interroger dès maintenant d'une part sur les moyens de produire davantage de biomasse sur les surfaces de forêt tempérée qui sont actuellement gérées, d'autre part sur les outils de modélisation et stratégies pour gérer au mieux les différentes valeurs-carbone de la forêt (stocks dans la biomasse et les sols, stocks dans les produits, émissions évitées) :

- Développer un savoir-faire technique sur les systèmes de production rapide de biomasse, dédiés ou semi-dédiés (TCR, futaies résineuses à courte révolution...), en évaluant les itinéraires techniques, bilans environnementaux et économiques ; certains pays (Canada, Suède, Finlande, Allemagne, Italie) investissent significativement sur ces itinéraires (Weih,

---

1 <http://www.industrie.gouv.fr/p3e/etudes-prospectives/bois/marche-du-bois.pdf>

2004 ; Carle *et al.*, 2011 ; González-García *et al.*, 2013 ; Bastien *et al.*, 2013 ; Navarro *et al.*, 2014),

- Mieux mesurer la « valeur-carbone » associée à la forêt et au bois : on manque de modélisations et de métriques appropriées pour comparer des options de gestion ; répondre à ce besoin suppose de renseigner non seulement la dynamique du carbone dans l'écosystème (Agren *et al.*, 2003 ; Jandl *et al.*, 2007 ; Rötzer *et al.*, 2010), mais également le devenir du carbone dans les produits forestiers selon les scénarios d'utilisation jusqu'en fin de vie (Ximenes, 2006 ; Nunery et Keeton, 2010 ; May *et al.*, 2012), ainsi que les bénéfices de substitution, c'est-à-dire la quantité d'émissions de CO<sub>2</sub> que l'usage du bois permet d'éviter par rapport aux matériaux concurrents (Sathre et O'Connor, 2010 ; Eriksson *et al.*, 2011 ; Lippke *et al.*, 2012),
- Développer des approches comparatives et optimisations de scénarios de gestion (Canadell et Raupach, 2008 ; Diaz-Balteiro et Rodriguez, 2006 ; Foley *et al.*, 2009) combinant les impacts-carbone des choix de gestion aux autres critères de décision : arbitrages entre bioénergie et stockage sur pied, entre bois-énergie et bois-matériau, entre production et conservation, entre espèces natives et introduites (Melina *et al.*, 2010 ; van Deusen, 2010 ; Davis *et al.*, 2011),
- Au niveau national, les modèles de secteur forestier permettent d'éclairer les travaux de prospective sur la forêt et ses produits (Caurla et Delacôte, 2013) : quel est l'impact-carbone de différentes politiques de mobilisation du bois (Chen *et al.*, 2010 ; Werner *et al.*, 2010) ; quels sont les impacts économiques et la faisabilité des plans nationaux de développement de l'usage du bois (Raunikar *et al.*, 2010 ; Kallio *et al.*, 2011 ; Moiseyev *et al.*, 2011).

## 7. Biodiversité et pratiques de gestion/conservation

Quand on les compare aux autres modes d'utilisation du territoire, les forêts sont des milieux riches en espèces et en diversité génétique, structurés, rustiques (peu d'intrants ou de régulation des aléas, forte adaptation aux fluctuations), écologiquement fonctionnels. Ceci vaut même en Europe où elles sont anthropisées depuis des millénaires. On peut considérer que les forêts jouent un rôle de sources ou réservoirs de biodiversité, vis-à-vis des autres formes d'usage du sol.

La biodiversité des forêts françaises est probablement plus élevée, du fait même de la diversité des usages du sol actuels et anciens, que si ces espaces n'avaient jamais été perturbés par l'homme ; cette thèse repose sur le constat que la végétation européenne spontanée est moins riche que celle des régions tempérées analogues, du fait de son histoire évolutive (Latham et Ricklefs, 1993 ; Kremer, 2009), que les sols et la biodiversité gardent la mémoire des usages anciens (Dupouey *et al.*, 2002) et que le fort morcellement de la propriété induit une diversité importante de modalités de gestion, types de couvert, lisières internes ou externes et habitats (Dhôte *et al.*, 2005). En l'absence de gestion, on aurait sans doute de nombreuses forêts avec des faciès peu différenciés sur le plan spécifique, comme dans les hêtraies d'Europe de l'Est ou les pessières montagnardes et subalpines (Korpel, 1995, Schütz et de Turckheim, 2010).

La sylviculture tronque les phases de délabrement et sénescence du cycle sylvigénétique et appauvrit l'écosystème en bois mort, qui constitue le substrat d'une fraction importante de la biodiversité. Divers dispositifs (arbres morts ou à cavités, îlots de vieillissement/sénescence, réserves biologiques) visent à compenser cette lacune (Bouget *et al.*, 2014). Les études comparées de forêts gérées ou en libre évolution (Paillet *et al.*, 2010) montrent que les taxons inféodés au bois-mort se réinstallent, même après un long historique de gestion, ce qui suggère qu'ils disposent de refuges dans des paysages très anthropisés (Olsson *et al.*, 2012). Une meilleure connaissance de ces refuges et de l'état de conservation des populations aiderait les gestionnaires à préciser la densité et le degré de connexité qu'il convient de maintenir dans le dispositif de conservation. Les méthodes de rétention du bois mort

présentent des externalités négatives, notamment pour la sécurité des personnes travaillant en forêt et des promeneurs, les risques phytosanitaires et risques d'incendies ; un travail d'ingénierie est nécessaire pour optimiser la répartition spatiale et temporelle du dispositif (recherche des meilleurs compromis coûts/risques/efficacité), ce qui impliquerait de mieux expliciter les objectifs et priorités de conservation.

Le changement climatique impacte déjà la structure et le fonctionnement des communautés, selon des modalités et rythmes variés, y compris des phénomènes de retard ou de blocage (Bertrand *et al.*, 2011 ; Urban *et al.*, 2012 ; Zhu *et al.*, 2012). Il est vraisemblable que les aires protégées (parcs, réserves, zones Natura 2000, îlots de vieux bois) seront impactées, aussi fortement voire davantage compte-tenu des enjeux de biodiversité qu'elles représentent (Dunlop et Brown, 2008 ; Araujo *et al.*, 2011). Cette situation interroge les principes des efforts de conservation, à commencer par l'idée de naturalité : « *Il y a un fort consensus sur le fait que les climats futurs seront entièrement nouveaux, différents de ceux du passé, ce qui conduit à des communautés non-analogues (différentes d'aucune de celles existant aujourd'hui) et à des surprises écologiques [...]. Si nous restaurons les conditions du passé, ces communautés seront très vraisemblablement dysfonctionnelles - elles ne seront plus appropriées aux climats futurs. [...] la plupart des significations habituelles de la naturalité ne fournissent plus une ligne de conduite utile pour la gestion des espaces naturels [...] Des concepts comme l'intégrité écologique et la résilience devront compléter - si ce n'est remplacer - le concept traditionnel de naturalité* » (Cole, 2008 - traduction de l'anglais). Certains auteurs se demandent si les institutions et réglementations créées pour protéger la biodiversité ne peuvent pas devenir, à certains égards, des freins vis-à-vis de l'objectif qui leur a été assigné initialement : « *la conservation de sites est un instrument indispensable, mais probablement insuffisant pour la protection de la biodiversité quand on considère le changement climatique. La nature statique des instruments de conservation implique que les aires protégées ont tendance à devenir des « institutions » (à moins qu'elles ne soient mises en cause par un intérêt concurrent) selon un paradigme de préservation qui ne permet pas un changement d'écosystèmes [...] En ce qui concerne les fonctions de facilitation et de freinage par la loi, la conservation de sites est assurément un facteur favorable, mais qui a probablement besoin d'être complété par d'autres instruments pour ne pas devenir un obstacle* » (Pettersson et Keskitalo, 2013, traduction de l'anglais).

La diversité génétique des arbres forestiers constitue une dimension importante de la biodiversité, sous forte influence des pratiques de gestion. En deux générations au plus, les arbres vont devoir exprimer leur plasticité, transmettre d'éventuelles évolutions adaptatives, et migrer spontanément ou avec assistance (Rehfeld *et al.*, 2002 ; Aitken *et al.*, 2008 ; Kremer et Delzon, 2009 ; Lefèvre *et al.*, 2013). Grâce à leur large variabilité génétique, les populations d'arbres forestiers ont un fort potentiel d'évolution adaptative rapide, comme on peut le constater avec les espèces introduites au 19<sup>ème</sup> siècle. En limite d'aire, la phase critique semble être la phase juvénile (Hamrick 2004). Dans les différentes populations d'une espèce, existe-t-il une diversité permettant de résister à des changements environnementaux (Benito-Garzon *et al.*, 2011) ? Cette diversité est-elle transmise à la génération suivante lors de la régénération naturelle ? Si l'on souhaite renforcer la capacité adaptative d'une population, quelles autres provenances peut-on proposer en complément de régénération, comment le faire concrètement ? Quelles mesures de conservation faut-il prendre pour les populations en danger ? Quel est l'impact des pratiques de martelage et de régénération sur la diversité génétique des peuplements résiduels ou des semis, leur qualité génétique et leur adaptabilité (Neale 1985 ; Adams *et al.* 1998) ? Pour les essences acclimatées dont on connaît mal la base génétique, quelles places respectives attribuer à la régénération naturelle et aux plants issus de vergers à graine ? Comment sélectionner, à partir des arboretums, plantations comparatives et introductions en gestion ordinaire, des espèces-candidates qui pourraient remplacer des populations d'espèces natives devenues vulnérables ou ne fournissant plus les services recherchés ?

Les experts chargés d'évaluer la R&D de l'ONF en 2009 avaient estimé que des formules telles que "conserver, protéger, préserver" ignoraient le caractère fondamentalement dynamique de la

biodiversité : « *la diversité évolue quoi que fassent les forestiers, c'est le moteur de l'évolution et de l'adaptation ; s'il y a une chose à conserver ou protéger dans les choix de gestion, c'est plutôt la capacité des populations et communautés à évoluer* ». Pourtant, l'idée de gérer la biodiversité, et notamment de la perturber à travers une gestion volontariste des ressources génétiques, fait débat dans le monde scientifique, chez les forestiers ou les associations de protection de la nature (Hewitt *et al.*, 2011 ; McLachlan *et al.*, 2007 ; Ste-Marie *et al.*, 2011). Kremer (2009) situe les introductions d'espèces par rapport à l'histoire évolutive des arbres forestiers européens : « *la plupart des milieux ne sont pas saturés en espèces [...] L'Europe abrite ainsi quatre fois moins d'espèces d'arbres que l'Amérique et l'Asie, à des latitudes équivalentes, et des genres présents sur notre sol à la fin du tertiaire, tel le sequoia, ont aujourd'hui disparu. [...] D'une certaine façon, les introductions restaurent donc une biodiversité perdue au cours de l'histoire. [...] Trois grands bénéfices [peuvent être] apportés par les introductions : l'enrichissement de la biodiversité locale, qui jouera un rôle dans la stabilité des écosystèmes à long terme, l'atténuation des effets du changement climatique par le transfert de populations ou d'espèces, et les bénéfices (de natures alimentaire, pharmaceutique, esthétique, horticole ou autres) tirés des espèces domestiquées, dont la grande majorité (tomate, maïs, pomme de terre) ne sont pas autochtones en Europe* ».

Enfin, les options de gestion que nous prenons *ici et maintenant* doivent être resituées dans un contexte plus large. Ainsi, il n'est peut-être pas très éclairant d'opposer production et protection de la biodiversité, comme c'est l'usage dans certaines régions européennes (Winkel, 2013) : compte-tenu de l'augmentation de la consommation de bois attendue et des phénomènes de déplacements des usages, un renoncement à produire en Europe peut induire dans d'autres régions du monde des impacts indirects, éventuellement plus préoccupants, via le commerce international (pâte à papier, biocarburants, sciages, bois-énergie). Cette situation commence à être éclairée par l'étude des phénomènes de transition forestière (Meyfroidt *et al.*, 2010), et pose des questions majeures pour l'écocertification et pour l'arbitrage entre options d'usage des sols (vaut-il mieux perturber un hectare de hêtraie normande ou un hectare de forêt tropicale humide indonésienne ?).

Pour résumer, à partir d'un point de vue croisant biodiversité et changement climatique, on en vient à poser les questions suivantes :

- De quelle manière la dynamique de la biodiversité est-elle perturbée par les pratiques de gestions ; quelle est la portée temporelle de ces perturbations ; sont-elles favorables ou défavorables vis-à-vis de l'état de conservation des populations, induisent-elles une amélioration ou une dégradation des capacités évolutives de l'écosystème ?
- A quelles échelles spatiales (massif, paysage, microhabitat) s'organisent ces pressions et leurs effets sur la biodiversité ; sur quelles pratiques de gestion est-il pertinent d'agir (martelage, aménagement d'un massif, actions territoriales impliquant d'autres acteurs) ?
- Quels atouts apporte la biodiversité pour faire face au changement climatique ; quelles manières de gérer la biodiversité peuvent améliorer les différents services rendus par la forêt ?
- Quels sont les opportunités, coûts et risques de différentes options de gestion de la diversité des essences ligneuses et des ressources génétiques : utiliser la dynamique de la végétation et le cortège des essences locales, planter des variétés forestières améliorées, transférer des provenances vers des stations plus septentrionales, introduire des espèces apparentées susceptibles de s'hybrider, élargir la base génétique des espèces acclimatées, introduire des espèces exotiques ?
- Comment configurer des dispositifs dédiés à la conservation (réserves, îlots de vieux bois, arbres morts) et les insérer de manière satisfaisante dans une orientation de gestion active (réduction des âges d'exploitabilité, baisse des stocks sur pied, récolte plus complète de la biomasse) qui est préconisée pour réduire les risques et accroître les effets de substitution ?

- Quelles évolutions anticiper dans les réglementations européennes et nationales pour la protection de la nature (aires protégées, Directive Habitats), de façon à mieux prendre en compte les interactions entre biodiversité et changement climatique ?

## 8. Biodiversité et services écosystémiques : expliciter les objectifs, rechercher la viabilité

La notion de *service* se réfère au fait qu'il y a un usage, quand bien même cet usage n'implique pas de consommation effective (e.g. services culturels ; Costanza *et al.*, 1997). L'action de l'homme pour bénéficier du service (notamment par la gestion des écosystèmes ou la récolte) n'est exclue d'aucune des définitions recensées par Nahlík *et al.* (2012) : en particulier, il en découle que la production de bois appartient bien au champ des services écosystémiques.

La biodiversité peut être considérée soit comme contrôlant les processus à la base des services écosystémiques (rôle des communautés du sol dans la régulation des cycles biogéochimiques), soit comme un service écosystémique final en soi (diversité génétique des espèces apparentées aux variétés cultivées), soit comme un bien en soi (Mace *et al.*, 2012). Cette complexité explique qu'il n'y ait pas de stratégie univoque pour préserver ou développer les services, mais qu'on doive trouver des compromis ou arbitrages entre options contradictoires (Goldstein *et al.*, 2012), en explicitant préalablement quels services et quelles biodiversités sont recherchés (« *Différents services exigent différentes diversités* » (Perrings *et al.*, 2010, traduction de l'anglais) ; « *l'objectif actuel consistant à empêcher les changements d'espèces et d'écosystèmes est impossible à atteindre sous changement climatique ; les gestionnaires de biodiversité doivent maintenant choisir plus activement ce qu'ils vont essayer de conserver* » (Dunlop et Brown, 2008, traduction de l'anglais).

Les forêts, en particulier, sont des espaces fournissant un nombre considérable de services : leur compatibilité, l'inventaire des synergies et conflits, la recherche des compromis et stratégies d'usage du sol permettant de concilier les différentes attentes doivent être revisités, les enjeux du changement climatique amenant à porter un regard différent sur la variété des services, voire sur les priorités à expliciter pour gérer ensemble les différentes composantes de la biodiversité (par exemple, densité de la faune sauvage, composition de la flore forestière, diversité génétique et valeur adaptative des arbres forestiers parmi les semis et recrûs).

Les forestiers ne sont sans doute pas encore accoutumés à l'idée que, tout en restant tournés vers la gestion durable des ressources, les services qu'ils fournissent peuvent avoir différents niveaux de qualité (Schroter *et al.*, 2005). Les ingénieurs du domaine des transports et de l'équipement se demandent ainsi quel niveau de dégradation des infrastructures serait socialement acceptable, avec un climat qui se réchauffe rapidement et une multiplication des événements extrêmes (Lothar-Martin, Klaus, Xynthia, Katrina, Sandy, Haiyan...) ? Une transposition à la forêt serait pertinente, compte tenu du long terme des objectifs, de la profondeur des impacts et de l'importance des vulnérabilités socio-économiques.

La question de la continuité des services renvoie aux phénomènes qui peuvent compromettre certains attributs de la forêt essentiels vis-à-vis de la fourniture de certains services (Hanewinkel et Peyron, 2014) : carbone et régulation du climat, rôle de la continuité spatiale et temporelle du couvert pour la protection des enjeux humains et matériels en montagne, etc... L'interdépendance exprime le fait que la disponibilité effective de certains services est conditionnée par des choix de gestion ou des équipements décidés pour d'autres fins (routes, pare-feux), ou bien dont la réalisation est financée par un autre service (mutualisation des ressources entre différentes activités).

À l'échelle mondiale, les forêts jouent un rôle essentiel dans la régulation du cycle du carbone (Bellassen et Luysaert, 2014), ce qui situe l'importance de leur maintien en bonne santé par un renouvellement régulier et le recours à des options permettant de prévenir ou réduire les dégâts (choix

d'essences appropriés, révolutions courtes, éclaircies fortes précoces). Nous pourrions, par défaut d'adaptation, être confrontés à de vastes dépérissements : la dégradation très rapide des forêts de l'Ouest américain illustre la réalité de cette menace (Collins *et al.*, 2012 ; Moritz *et al.*, 2012 ; Wimberly et Liu, 2013) : la province de Colombie Britannique estime que les pertes sur les pins occasionnées par la gradation de *Dendroctonus ponderosae* (1999-2012) dépassent 700 millions de m<sup>3</sup>, soit 53% du stock (Walton, 2013). Même des dégâts aussi massifs finiraient par être compensés, à la longue, par la dynamique de végétation ou les reboisements ; néanmoins, le temps que ces compensations entrent en jeu, d'importants relargages de carbone sont inévitables et s'étendent sur plusieurs décennies, ce qu'illustre la liaison historique entre perturbations naturelles, âge moyen et puits de carbone dans les forêts canadiennes (Kurz et Apps, 1999). On ne peut donc pas tenir pour acquis que les forêts françaises conserveront indéfiniment leur important puits de carbone actuel, lequel devrait tôt ou tard s'évanouir avec la multiplication des grands dégâts forestiers qui résultera de la combinaison entre insuffisance de gestion et changement climatique.

Vu la trajectoire difficile que les pays développés ont devant eux, en matière de réduction des émissions, efficacité énergétique, changements de mode de vie et sobriété budgétaire, la prévention des dégâts forestiers par une gestion active est donc un levier d'action performant pour sécuriser la fourniture des services écosystémiques : « *Dans ses interprétations les plus larges, le concept de services écosystémiques est souvent utilisé pour faire prendre conscience des bénéfiques très répandus et pourtant intangibles que les populations reçoivent d'écosystèmes en bonne santé* » (Patterson et Coelho, 2009, traduit de l'anglais).

Sur le plan R&D, cette situation conduit à ne pas restreindre les projets de calcul économique au seul paradigme de l'optimisation, mais à chercher à appliquer aux options de gestion des méthodes telles que l'analyse de viabilité utilisée pour les pêcheries (Doyen *et al.*, 2012 ; Rapaport *et al.*, 2006).

## 9. Élargir et conforter les bases de la gestion durable et multifonctionnelle

Pour les forêts publiques, c'est dans la spécification des modalités de gestion durable multifonctionnelle qu'on cherche à combiner et intégrer les orientations liées à l'adaptation au changement climatique, à son atténuation et à la stabilisation des services écosystémiques attendus. Les notions de gestion durable et de multifonctionnalité connaissent actuellement une phase de redéfinition (Burger, 2009 ; Mermet et Farcy, 2011) liée à une complexité accrue et une mutation du contexte :

- La multiplication des services assurés par la forêt ou par sa gestion, services écosystémiques dont nos sociétés développées reconnaissent de plus en plus la valeur (Chevassus-au-Louis *et al.*, 2009), mais ne sont pas prêtes à payer le prix : un cas exemplaire est fourni par l'incapacité de la communauté internationale, malgré une forte mobilisation médiatique, à compenser l'Équateur pour éviter l'exploitation du gisement pétrolier de Yasuni (Swing, 2011) ; ces multiples services ne conduisent pas toujours à des préconisations de gestion identiques, ce qui rend nécessaire d'explicitier les cohérences, synergies, conflits, arbitrages et compromis qui les relient,
- Le modèle économique de la multifonctionnalité européenne (financement de tous les services grâce aux revenus du bois) semble de moins en moins tenable, et les mécanismes actuels de paiement des services écosystémiques sont complexes, d'une efficacité aléatoire (coûts, fuites, effets d'aubaine) et pas forcément équitables (Karsenty, 2011) ; même lorsque la valeur du service peut être mesurée de façon objective (voir les analyses d'Abildtrup *et al.* (2013) sur la contribution forestière au prix local de l'eau potable), la fourniture du service reste considérée comme gratuite,
- Les lacunes dans la représentation des intérêts : quelles sont la portée et l'efficacité de concertations locales (aménagement forestiers, chartes forestières de territoires...), alors que

les acteurs concernés par les différents services sont parfois très éloignés géographiquement (Brédif *et al.*, 2008), que la plupart des enjeux pour la ressource forestière discutée s'insèrent dans des problématiques plus vastes, interrégionales voire globales (effet de serre, biodiversité, commerce international des bois, approvisionnements industriels) et que l'interdépendance entre politiques d'usage des sols dans différentes régions du monde est désormais manifeste (Meyfroidt *et al.*, 2010 ; Peters *et al.*, 2011), sans pour autant que ces interdépendances se traduisent en termes de représentation dans la délibération collective (Descola, 2014) ?

- La prégnance des risques et de l'incertitude : avec le développement de la résilience, de la réversibilité et des capacités adaptatives, la diversification est un principe assez largement accepté pour redéfinir des modalités de gestion durable (Millar *et al.*, 2007 ; Day et Perez, 2013) ; les principales options de diversification actuellement discutées sont le changement d'espèces/provenances (Meason et Mason, 2013), le recours au mélange pour tamponner l'effet des perturbations d'origine biotique (nombreuses références, dont Jactel *et al.*, 2009) et la conduite en futaie irrégulière (Brang *et al.*, 2013 ; O'Hara et Ramage, 2013) ; d'autres options concernent la diversification des modes de renouvellement, y compris la migration assistée (Aitken *et al.*, 2008 ; Lefèvre *et al.*, 2013) et la combinaison d'itinéraires à termes d'exploitabilité différents au sein des mêmes massifs.

Ce champ de la définition des méthodes de gestion forestière, malgré son apparence conceptuelle, a une grande importance pratique en ce moment. Parmi les questions qui reviennent régulièrement :

- Peut-on illustrer concrètement ce que recouvrent des expressions comme « option sans regret » ou « chemin réversible » vis-à-vis du réchauffement climatique ? Sur les stations de plaine où l'avenir du chêne pédonculé ou du hêtre paraît compromis, la transformation par plantation paraît constituer un exemple d'option sans regret, puisque ces essences ont la capacité à se maintenir en mélange : les réticences qui s'expriment néanmoins sur ce mode d'adaptation reflètent une difficulté, plus sociale qu'écologique, à accepter une transformation intentionnelle et visible des forêts,
- Quels outils de gestion sont praticables lorsqu'on anticipe que l'environnement va changer plus vite que la durée de vie des essences (cf le caractère fixiste des catalogues de station, tables de production, régions de provenance...) ? Au-delà des tentatives visant à historiciser certaines références (faisceaux de courbes de croissance correspondant à des générations de peuplements (Bontemps *et al.*, 2007)), la disponibilité de bases de données géoréférencées et de modélisations plus précises (Watt *et al.*, 2010 ; Richard *et al.*, 2013) ouvre la perspective d'outils de calcul de portée locale pour l'aide à la décision ; sur ce point, un verrou à lever sera de décliner localement, à l'échelle parcelle, les prévisions fournies par les modèles climatiques,
- Dans un but d'apprentissage, prévention des risques et recherche de résilience organisationnelle, comment répartir les options de gestion sur le territoire, planifier leur déploiement et organiser le retour d'expérience ? Ainsi, les différentes stratégies pour mélanger des espèces d'arbres (par bandes, rideaux ou alternances de peuplements), ou les différentes voies de renouvellement (régénération naturelle ordinaire, migration assistée, plantation d'espèces apparentées) pourraient faire l'objet d'un monitoring spécifique ; plus généralement, le besoin de planifier, définir des priorités et renforcer la logistique sera amplifié (allocation optimale des investissements en plantation, amendements, restauration de l'équilibre forêt-gibier, création de places de dépôt...) ; compte-tenu de la rapidité du changement et du fait que les capacités de réaction seront vraisemblablement saturées, Millar *et al.* (2007) proposent de s'inspirer des méthodes de triage adoptées pour soigner les blessés au combat,
- Quelle place donner aux leviers génétique et amendement dans les stratégies d'adaptation ? Ainsi, la politique nationale d'adaptation au changement climatique (MEDDTL, 2011) définit la gestion des ressources génétiques comme la mesure-phare pour la forêt (voir aussi Kapeller *et*

al., 2012 ; Alfaro *et al.*, 2014) ; la poursuite de l'amélioration génétique, en cherchant à combiner productivité, qualité et résistance pour les usages et contextes attendus, est considérée comme un facteur de progrès essentiel dans les grands pays forestiers (Berlin *et al.*, 2012 ; Darychuk *et al.*, 2012 ; Sánchez *et al.*, 2013) ; néanmoins, sous l'influence des conceptions naturalistes très anciennes en France (Lorentz et Parade, 1837), revivifiées par la sylviculture dite « *proche de la nature* » depuis 30 ans, on observe des réactions de rejet à la simple évocation des possibilités qu'offrent l'amélioration génétique ou l'amendement ; le changement culturel sur les références de durabilité, considéré par von Teuffel (1999) comme une conséquence nécessaire des changements environnementaux, reste donc un verrou et, dans une large mesure, un impensé des problématiques du changement climatique.

Sur ces questions de formulation générale des stratégies de gestion, les praticiens peuvent bénéficier de nombreux éclairages disciplinaires proposés par la recherche (écologie, pathologie, génétique...). L'ONF a choisi de concentrer ses efforts autour des questions suivantes :

- La bonne gestion des sols : fertilité chimique, en lien avec l'intensité de prélèvement des menus bois riches en nutriments, et qualité physique et biologique, en lien avec la mécanisation des travaux sylvicoles et de l'exploitation (Burger, 2009 ; Helmisaari *et al.*, 2011) ; dans les deux cas, on s'intéresse à la fois à la prévention des dégâts (par exemple à travers la spécification de procédures et/ou de machines à faible impact), à leur réparation lorsqu'ils ont eu lieu (les dégâts sont plus difficiles à éviter dans les situations de récolte de sauvetage après des dégâts majeurs), ou à la compensation (restituer par des amendements la fertilité exportée en excès par rapport aux possibilités spontanées de l'écosystème),
- La restauration de l'équilibre forêt-gibier, les dégâts de gibier excessifs observés dans de nombreuses forêts ayant un impact très défavorable sur le rythme et les coûts de renouvellement, les chances de succès des plantations, la qualité des régénérations, ainsi que leur diversité spécifique et génétique (ONF, 2013),
- La sylviculture, en améliorant les capacités des modèles de croissance pour concevoir de façon plus souple des itinéraires sylvicoles sous forte contrainte climatique, mais aussi pour évaluer les multiples performances des options disponibles (Deleuze et Houllier, 1998 ; Le Moguédec et Dhôte, 2012 ; Trouvé *et al.*, 2014) et sur la réussite des plantations (maîtriser la végétation par des méthodes chimiques ou mécaniques, améliorer la qualité de l'enracinement, gage de meilleure résistance à la sécheresse, raisonner les coûts sur l'ensemble de l'itinéraire sylvicole (Wehrle, 2012),
- Développer l'ingénierie des mélanges d'essences : peut-on préciser les gains de productivité et surplus de résilience apportés par des mélanges déjà constitués en forêt, leur sensibilité aux conditions biotiques et abiotiques (Jactel et Brockerhoff, 2007 ; Pinto *et al.*, 2008 ; Bontemps *et al.*, 2012 ; Toïgo *et al.*, 2014 ; Grossiord *et al.*, 2014) ? Pour échapper à l'explosion combinatoire, peut-on imaginer *a priori*, à partir des traits de vie et valeurs d'usage des espèces, des mélanges à expérimenter en priorité pour l'adaptation au changement climatique ?
- Appliquer la télédétection et les technologies d'acquisition de données à haut débit (*big data*) à une meilleure connaissance des forêts (topographie, desserte, inventaire, cubage), afin de faciliter l'aménagement forestier, la localisation des ressources, leur exploitation en cours de saison, le dimensionnement et l'exécution des contrats d'approvisionnement.

## Conclusion

Vis-à-vis de l'histoire évolutive de la biodiversité forestière, le changement climatique attendu sera très rapide et exercera des contraintes sans précédent. Il pourrait provoquer l'apparition de phénomènes

émergents (communautés non-analogues, surprises écologiques) et de crises systémiques liées à des combinaisons de dommages (tempêtes, sécheresses, ravageurs, incendies). Pour la gestion durable des forêts, c'est par conséquent un facteur structurant de transformation : le changement climatique ne fait pas disparaître les autres facteurs globaux ou locaux (usage des sols, changements socio-économiques, innovations de procédés, environnement industriel, pollutions atmosphériques), mais par l'ampleur de ses manifestations possibles et du fait des incertitudes qui le constituent, il oblige à réviser toutes les facettes de la gestion durable et à considérer les autres facteurs d'évolution dans leurs interactions avec le changement climatique.

Lorsqu'on décline les différents points de vue (adaptation, atténuation, services écosystémiques), il n'apparaît pas de contradictions flagrantes entre les préconisations de gestion. Pour éviter les discontinuités les plus préjudiciables dans la fourniture des services écosystémiques, la gestion courante et les approvisionnements de la filière bois, les meilleures perspectives sont offertes par une attitude d'adaptation pro-active, qui anticipe les conséquences possibles et s'y prépare. Celle-ci suppose d'une part une sylviculture active, d'autre part une gestion dynamique et intégrée de la biodiversité, y compris la diversité génétique, en tenant compte des processus évolutifs et en explicitant les différents objectifs poursuivis à la lumière du changement climatique (biodiversité vs naturalité, gestion vs conservation, entretien de la diversité vs valorisation du progrès génétique) et la manière dont ils seront mis en œuvre dans les territoires.

Simultanément, à travers une production et une mobilisation accrues du bois, la gestion des forêts peut apporter des ressources pour l'atténuation des risques, ainsi que des solutions pour les transitions énergétique et écologique. Le bois est un matériau aux multiples performances, moderne et polyvalent, qui se prête à de nombreuses innovations de process et d'usages. La plupart des usages émergents, par des procédés de décomposition-recomposition, valorisent des tissus particuliers et des bois de diamètres moyens, un contexte nouveau à la lumière duquel on devra examiner les sylvicultures à courte révolution. Le matériau confère à la filière forêt-bois un caractère exemplaire, à condition de mobiliser durablement la ressource, de renforcer la rentabilité de la gestion, et d'améliorer l'acceptation des coupes et travaux en sensibilisant le grand public au lien entre matériau-bois et sylviculture.

Les opportunités nouvelles de valorisation des bois en germe dans la bioéconomie, la prégnance des incertitudes et des risques justifient de diversifier les options de gestion. Plusieurs voies de diversification sont discutées : changement d'essences/matériel végétal, forêts mélangées, diversification des modes de renouvellement ou des termes d'exploitabilité. Il paraît utile d'évaluer chacune de ces options et d'envisager les possibilités de les combiner, afin d'augmenter la résilience du système de gestion dans son ensemble.

Les besoins de R&D identifiés concernent plusieurs verrous de nature biotechnique : 1) assimiler, produire et utiliser une information dynamique plus riche, sur les stations, peuplements et pratiques de gestion ; 2) choisir des essences et un matériel végétal performants et à bon potentiel adaptatif ; 3) en sylviculture, apporter des solutions pour la mécanisation, la réussite des plantations et la bonne gestion des sols ; 4) mobiliser plus efficacement la ressource, notamment grâce à la télédétection et aux nouvelles données à haut débit ; 5) perfectionner les normes pour gérer les écosystèmes sous pression accrue de récolte ; 6) reformuler les options de gestion durable à partir d'analyses de viabilité et évaluations multi-critères ; 7) développer la recherche opérationnelle en appui à la planification des investissements.

Enfin, l'analyse a mis en exergue plusieurs verrous de nature plus socio-économique, culturelle ou politique : besoin d'adapter au contexte actuel les valeurs sous-jacentes à la gestion durable issues du début du 19<sup>ème</sup> siècle (restauration des forêts, imitation de la nature...) ; difficulté contemporaine à accepter une sylviculture transformant les forêts de manière intentionnelle et visible ; urbanisation des sociétés et déconnexion cognitive entre matériau-bois (image positive) et sylviculture (image négative) ; besoin d'explicitier quelles biodiversités et quels services écosystémiques sont recherchés, en

formalisant les incompatibilités, synergies, compromis et arbitrages associés. L'ensemble de ces questions devrait être plus fortement investi par les sciences humaines et sociales, en s'efforçant de proposer des solutions et leviers efficaces pour faciliter les transformations appelées par le changement climatique.

### Remerciements

Le Département Recherche-Développement-Innovation de l'ONF bénéficie du soutien de l'Etat, géré par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d'avenir, portant la référence ANR-11-LABX-0002-01 (Laboratoire d'Excellence ARBRE). Les auteurs remercient le Comité Scientifique de l'ONF, Paul Arnould, Alain Bailly, Jean-Charles Bastien, Jean-Daniel Bontemps, Yves Birot, Benoît Cuillier, Mériem Fournier, Bernard Gamblin, Gwenaëlle Gibaud, Jean-Michel Leban, Laurence Lefebvre, François Lefèvre, Jean-Luc Peyron, Claudine Richter, Leopoldo Sánchez, Jean-Philippe Terreaux, Jean-François Toussaint pour leurs réflexions et suggestions qui ont nourri la présente analyse.

### Références bibliographiques

- Abildtrup J., Garcia S., Stenger A., 2013. The effect of forest land use on the cost of drinking water supply: A spatial econometric analysis. *Ecological Economics* 93, 126-136
- Achat D.L., Deleuze C., Landmann G., Pousse N., Ranger J., Augusto L., 2015. Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 348, 124–141. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.042
- Adams W.T., Zuo J.H., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C., 1998. Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal douglas-fir. *Forest Sci.* 44(3), 390-396.
- ADEME, 2013. Vision 2030-2050 - Alimentation / agriculture/ forêt. *Comm. orale au séminaire «Vision Energie 2030-2050 de l'ADEME», AgroParisTech Paris, 2013/3/14, 43 slides.*
- Agren G.I., Hyvönen R., 2003. Changes in carbon stores in Swedish forest soils due to increased biomass harvest and increased temperatures analysed with a semi-empirical model. *Forest Ecology and Management* 174, 25-37
- Aitken S.N., Yeaman S., Holliday J.A., Wang T., Curtis-McLane S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1, 95–111
- Alfaro R.I., Fady B., Vendramin G.G., Dawson I.K., Fleming R.A., Sáenz-Romero C., Lindig-Cisneros R.A., Murdock T., Vinceti B., Navarro C.M., Skråppa T., Baldinelli G., El-Kassaby Y.A., Loo J., 2014. The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *Forest Ecology and Management* 333, 76-87
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. (Ted), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684
- Araújo M.B., Alagador D., Cabeza M., Nogués-Bravo D., Thuiller W., 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14, 484–492.
- Augusto L., Bakker M.R., Meredieu C., 2008. Wood ash applications to temperate forest ecosystems - potential benefits and drawbacks. *Plant & Soil* 306, 181-198
- Bastien J.-C., Marron N., Berthelot A., Brignolas F., Maury S., Charnet F., Merzeau D., 2013. Nouveaux concepts de cultures ligneuses durables pour la production de biomasse à des fins énergétiques - *SYLVABIOM (Rapport final de Convention ANR, Programme BIOENERGIES 2008). INRA, Orléans (France), 31p*
- Beaumont L.J., Pitman A., Perkins S., Zimmermann N.E., Yoccoz N.G., Thuiller W., 2011. Impacts of climate change on the world's most exceptional ecoregions. *Proc. National Acad. Sci.* 108(6), 2306–2311

- Becker M., Levy G., 1988. A propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. *Revue forestière française* 40(5), 345-358
- Bellassen V., Luysaert S., 2014. Managing forests in uncertain times. *Nature* 506, 153–155.
- Benito-Garzón M., Alía R., Robson T.M., Zavala M.A., 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20, 766–778.
- Berlin M., Sonesson J., Bergh J., Jansson G., 2012. The effect of fertilization on genetic parameters in *Picea abies* clones in central Sweden and consequences for breeding and deployment. *Forest Ecology and Management* 270, 239–247.
- Bertrand R., Lenoir J., Piedallu C., Riofrío-Dillon G., Ruffray (de) P., Vidal C., Pierrat J.C., Gégout J.C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479, 517-520
- Bolte A., Ammer C., Löf M., Madsen P., Nabuurs G.J., Schall P., Spathelf P., Rock J., 2009. Adaptive forest management in central Europe : Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24(6), 473-482
- Bontemps J.D., Duplat P., Hervé J.C., Dhôte J.F., 2007. Croissance en hauteur dominante du hêtre dans le Nord de la France : des courbes de référence qui intègrent les tendances à long terme. *Rendez-Vous Techniques hors série n°2*, 39–47.
- Bontemps J.D., Hervé J.C., Leban J.M., Dhôte J.F., 2011. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees - Structure and Function* 25(2), 237-251
- Bontemps J.D., Hervé J.C., Duplat P., Dhôte J.F., 2012. Shifts in the height-related competitiveness of tree species following recent climate warming and implications for tree community composition: the case of common beech and sessile oak as predominant broadleaved species in Europe. *Oikos* 121(8), 1287-1299
- Bontemps J.-D., Bouriaud O., 2013. Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. *Forestry*. doi:10.1093/forestry/cpt034
- Bouget C., Lassauce A., Jonsell M., 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity — a review focused on the situation in Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 42, 1421–1432.
- Bouget, C., Parmain, G., Gilg, O., Noblecourt, T., Nusillard, B., Paillet, Y., Pernot, C., Larrieu, L., Gosselin, F., 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation* 17, 342–353
- Brang P., Spathelf P., Larsen J.B., Bauhus J., Boncina A., Chauvin C., Drossler L., Garcia-Guemes C., Heiri C., Kerr G., Lexer M.J., Mason B., Mohren F., Muhlethaler U., Nocentini S., Svoboda M., 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry* 87, 492–503
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought : a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. Forest Sci.* 63(6), 625-644.
- Brédif H. (éd.), Bailly A., Valenzisi M., Arnould P., Calugaru C., Nougarede O., 2008. Contribution à l'élaboration d'une approche stratégique de la multifonctionnalité des forêts - Synthèses et recommandations (*Rapport final, Convention n° 59-02 E 01/05 Ministère de l'Agriculture et de la Pêche*). FCBA-ENS LSH-INRA/MONA, Paris, 20p.
- Broadmeadow M.S.J., Ray D., Samuel C.J.A., 2005. Climate change and the future for broadleaved tree species in Britain. *Forestry* 78(2), 145-161
- Burger J.A., 2009. Management effects on growth, production and sustainability of managed forest ecosystems : Past trends and future directions. *Forest Ecology and Management* 258, 2335-2346
- Canadell J.G., Raupach M.R., 2008. Managing forests for climate change mitigation. *Science* 320, 1456-1457
- Carle J.F., MacLean D.A., Erdle T.A., Roy R.J., 2011. Integration of bioenergy strategies into forest management scenarios for Crown land in New Brunswick, Canada. *Can. J. For. Res.* 41, 1319–1332.

- Carnicer J., Coll M., Ninyerola M., Pons X., Sánchez G., Peñuelas J., 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. National Acad. Sci.* 108(4), 1474-1478
- Caurla S., Delacôte P., 2013. FFSM : un modèle de la filière forêts-bois française qui prend en compte les enjeux forestiers dans la lutte contre le changement climatique. *INRA Sciences Sociales* 4.
- Celzard A., Leban J.M., 2013. De nouveaux matériaux à base de bois: un contexte, des exemples. *Revue Forestière Française* 65, 463–478.
- Charru M., Seynave I., Morneau F., Bontemps J.D., 2010. Recent changes in forest productivity: an analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 260(5), 864-874
- Chatry C., Le Quentrec M., Laurens D., Le Gallou J.Y., Lafitte J.J., Creuchet B., 2010. Changement climatique et extension des zones sensibles aux feux de forêt. *Rapport de la mission interministérielle CGAAER-CGEDD-IGA, Paris, juillet 2010, 190p.*
- Cheaib A., Badeau V., Boe J., Chuine I., Delire C., Dufrêne E., François C., Gritti E.S., Legay M., Pagé C., Thuiller W., Viovy N., Leadley P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15, 533–544
- Chen J., Colombo S.J., Ter-Mikaelian M.T., Heath L.S., 2010. Carbon budget of Ontario's managed forests and harvested wood products, 2001-2100. *Forest Ecology & Management* 259, 1385-1398
- Chevassus-au-Louis B., Bielsa S., Martin G., Pujol J.L., Richard D., Salles J.M., 2009. Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes - Contribution à la décision publique. *Rapport au Centre d'Analyse Stratégique, Paris, 399p.*
- Ciais P., Schelhaas M.J., Zaehle S., Piao S.L., Cescatti A., Liski J., Luysaert S., Le Maire G., Schulze E.D., Bouriaud O., Freibauer A., Valentini R., Nabuurs G.J., 2008. Carbon accumulation in European forests. *Nature Geoscience* 1, 1-5
- Cole D.N., 2008. Wilderness restoration. From philosophical questions about naturalness to tests of practical techniques. *International Journal of Wilderness* 14(1), 32 et 42
- Colin A., 2014. Emissions et absorptions de gaz à effet de serre liées au secteur forestier et au développement de la biomasse énergie en France aux horizons 2020 et 2030 - Tâches C et D. Contribution de l'IGN aux projections du puits de CO<sub>2</sub> dans la biomasse des forêts gérées de France métropolitaine en 2020 et 2030, selon différents scénarios d'offre de bois (*Rapport final, mars 2014 Convention MEDDE.DGEC / IGN n°2200682886*). *IGN, Nancy (France), 55p*
- Collins B.J., Rhoades C.C., Battaglia M.A., Hubbard R.M., 2012. The effects of bark beetle outbreaks on forest development, fuel loads and potential fire behavior in salvage logged and untreated lodgepole pine forests. *Forest Ecology and Management* 284, 260–268.
- Colonna P., 2012. Le carbone renouvelable dans les systèmes alimentaires, énergétiques et chimiques. *Leçon inaugurale n°223. Collège de France, Paris, 114p.*
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., *et al.*, 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Dahlberg A., Thor G., Allmér J., Jonsell M., Jonsson M., Ranius T., 2011. Modelled impact of Norway spruce logging residue extraction on biodiversity in Sweden. *Can. J. For. Res.* 41, 1220–1232.
- Darychuk N., Hawkins B.J., Stoehr M., 2012. Trade-offs between growth and cold and drought hardiness in subarctic Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 42, 1530–1541.
- Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., Lugo A.E., Ewel J.J., Vermeij G.J., Brown J.H., Rosenzweig M.L., Gardener M.R., Carroll S.P., Thompson K., Pickett S.T.A., Stromberg J.C., Del Tredici P., Suding K.N., Ehrenfeld J.G., Grime J.P., Mascaró J., Briggs J.C., 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474, 153-154
- Day J.K., Pérez D.M., 2013. Reducing uncertainty and risk through forest management planning in British Columbia. *Forest Ecology and Management* 300, 117-124

- Deleuze C., Houllier F., 1998. A simple process-based xylem growth model for describing wood microdensitometric profiles. *Journal of Theoretical Biology* 193, 99–113.
- Deleuze C., Micheneau C., Richter C., Boulanger V., Gardette Y.M., Brêthes A., Gibaud G., Augusto L., Dupont C., Gautry, J.-Y., et al., 2012. Le retour de cendres en forêt: opportunités et limites. *Rendez-Vous Techniques* 35, 16–28.
- Deleuze C., Morneau F., Contant T., Saint-André L., Bouvet A., Colin A., Vallet P., Gauthier A., Jaeger M., 2013. Le projet EMERGE pour des tarifs cohérents de volumes et biomasses des essences forestières françaises métropolitaines. *Rendez-vous Techniques* 39-40, 32-36
- Descola P., 2014. Les choix du monde de demain. *Communication au colloque « L'homme peut-il s'adapter à lui-même ? Options futures et marges d'acceptation », Collège de France, Paris, 23 mai 2014*
- Detten R., 2010. Sustainability as a guideline for strategic planning? The problem of long-term forest management in the face of uncertainty. *European Journal of Forest Research* 130, 451–465.
- van Deusen P., 2010. Carbon sequestration potential of forest land: Management for products and bioenergy versus preservation. *Biomass & Bioenergy* 34(12), 1687-1694
- Diaz-Balteiro L., Rodriguez L.C.E., 2006. Optimal rotations on Eucalyptus plantations including carbon sequestration - A comparison of results in Brazil and Spain. *Forest Ecol. and Manag.* 229, 247-258
- Doyen L., Thébaud O., Béné C., Martinet V., Gourguet S., Bertignac M., Fifas S., Blanchard F., 2012. A stochastic viability approach to ecosystem-based fisheries management. *Ecological Economics* 75, 32–42.
- Dunlop M., Brown P., 2008. Implications of climate change for Australia's National Reserve System: a preliminary assessment. *Report to the Department of Climate Change, and the Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts, 196p.*
- Dupouey J.L., Dambrine E., Laffite J.D., Moares C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83, 2978–2984.
- Eriksson L.O., Gustavsson L., Hänninen R., Kallio M., Lyhykäinen H., Pingoud K., Pohjola J., Sathre R., Solberg B., Svanaes J., Valsta L., 2011. Climate change mitigation through increased wood use in the European construction sector—towards an integrated modelling framework. *European Journal of Forest Research* 131, 131–144
- Foley T.G., Richter D.B., Galik C.S., 2009. Extending rotation age for carbon sequestration: A cross-protocol comparison of North American forest offsets. *Forest Ecology & Management* 259, 201-209.
- Forest Europe, 1993. Résolution H1 - General guidelines for the sustainable management of forests in Europe. [http://www.foresteurope.org/docs/MC/MC\\_helsinki\\_resolutionH1.pdf](http://www.foresteurope.org/docs/MC/MC_helsinki_resolutionH1.pdf)
- Gauquelin X. (coord.), Bréda N., Legay M., Nageleisen L.M., Picard O., 2010. Guide de gestion des forêts en crise sanitaire. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 97p.
- GIEC, 2013. Changements climatiques 2013 - Les éléments scientifiques - Résumé à l'intention des décideurs (Contribution du groupe de travail 1 au cinquième rapport d'évaluation du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat). OMM-PNUE. <http://www.climatechange2013.org>, 34p.
- Giraud G., 2014. Illusion financière - Des subprimes à la transition écologique (troisième édition revue et augmentée), *L'Atelier en poche. Les éditions de l'atelier, Ivry/Seine (France), 256p.*
- Goldstein J.H., Caldarone G., Duarte T.K., Ennaanay D., Hannahs N., Mendoza G., Polasky S., Wolny S., Daily G.C., 2012. Integrating ecosystem-service tradeoffs into land-use decisions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 7565–7570.
- González-García S., Mola-Yudego B., Murphy R.J., 2013. Life cycle assessment of potential energy uses for short rotation willow biomass in Sweden. *The International Journal of Life Cycle Assessment* 18, 783–795
- Grossiord C., Granier A., Ratcliffe S., Bouriaud O., Bruelheide H., Checko E., Forrester D.I., Dawud S.M., Finer L., Pollastrini M., Scherer-Lorenzen M., Valladares F., Bonal D., Gessler A., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. doi:10.1073/pnas.1411970111

- Hall T., 2012. Bioéconomie au niveau européen. *Communication devant le Conseil scientifique de FCBA, Paris, 14 fév. 2012, 36 diapos*
- Hamrick J.L., 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *For. Ecol. Manage.* 197, 323-335.
- Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Zimmermann N.E., 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3, 203-207
- Hanewinkel M., Peyron J.-L., 2014. Tackling climate change—the contribution of scientific knowledge in forestry. *Annals of Forest Science* 71, 113–115
- Helmisaari H.S., Hanssen K.H., Jacobson S., Kukkola M., Luro J., Saarsalmi A., Tamminen P., Tveite B., 2011. Logging residue removal after thinning in Nordic boreal forests: Long-term impact on tree growth. *Forest Ecol. Management* 261(11), 1919-1927
- Hetemäki L., Lindner M., Mavsar R., Korhonen M., 2014. Future of the European Forest-Based Sector: Structural Changes Towards Bioeconomy, *What Science can tell us. European Forest Institute, Joensuu (Finland), 110p.*
- Hewitt N., Klenk N., Smith A.L., Bazely D.R., Yan N., Wood S., MacLellan J.I., Lipsig-Mumme C., Henriques I., 2011. Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation* 144, 2560–2572.
- Houllier F., 2011. Une expertise à transférer. *Forêt-Entreprise* 200, 56-59
- IFN, FCBA, SOLAGRO, 2009. Biomasse forestière, populicole et bocagère disponible pour l'énergie à l'horizon 2020. *Rapport final du Contrat n°0601C0134 coordonné par l'ADEME (Département Bioressources, Direction des Energies Renouvelables, des Réseaux et des Marchés Energétiques), Angers, Novembre 2009, 105p.*
- INRA-CIRAD, 2009. Agrimonde - Agricultures et alimentations du monde en 2050 : scénarios et défis pour un développement durable. Note de synthèse, INRA Paris, fév. 2009, 34p. <http://www5.paris.inra.fr/depe/Projets/Agrimonde>
- INRA, 2015. Addressing food dependency in North Africa and the Middle East through the year 2050. INRA/PluriAgri Conference, 28 October 2015 (<https://colloque.inra.fr/pluriagri2015/Page-d-accueil/LA-REGION-AFRIQUE-DU-NORD-MOYEN-ORIENT-A-L-HORIZON-2050>)
- Jactel H., Brockerhoff E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10(9), 835–848
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., Gonzalez-Olabarria J.R., Grodzki W., Långström B., Moreira F., Netherer S., Orazio C., Piou D., Santos H., Schelhaas M.J., Tojic K., Vodde F., 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann. For. Sci.* 66(7), 701
- Jactel H., 2011. Des catastrophes en chaîne, l'exemple du massif Aquitain. *Comm. Journée "Santé des forêts", IDF, Paris, 17 mai 2011*
- Jancovici J.M., Grandjean, A., 2006. Le plein s'il vous plait! La solution au problème de l'énergie, *Sciences. Seuil, Paris, 186p.*
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K., Byrne K.A., 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137, 253-268
- Kallio A.M.I., Anttila P., McCormick M., Asikainen A., 2011. Are the Finnish targets for the energy use of forest chips realistic - Assessment with a spatial market model. *Journal of Forest Economics* 17, 110–126.
- Kapeller S., Lexer M.J., Geburek T., Hiebl J., Schueler S., 2012. Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the eastern Alpine range: Selecting appropriate provenances for future climate. *Forest Ecology and Management* 271, 46–57.
- Karsenty A., 2011. Coupler incitation à la conservation et investissement. *Perspective - Politiques de l'environnement, n°7, CIRAD Montpellier, janvier 2011, 4 p*

- Kebbi-Benkeder Z., Colin F., Dumarçay S., Gérardin P., 2014. Quantification and characterization of knotwood extractives of 12 European softwood and hardwood species. *Annals of Forest Science*. doi:10.1007/s13595-014-0428-7
- Klos R.J., Wang G.G., Bauerle W.L., Rieck J.R., 2009. Drought impact on forest growth and mortality in the southeast USA: an analysis using forest health and monitoring data. *Ecological Applications* 19(3), 699-708
- Kochi I., Champ P.A., Loomis J.B., Donovan G.H., 2012. Valuing mortality impacts of smoke exposure from major southern California wildfires. *Journal of Forest Economics* 18, 61–75.
- Korpel S., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. *Fischer Vlg, Stuttgart*, 310 p
- Kremer A., Delzon S., 2009. Adaptive responses of trees. *EFI News* 17, 6
- Kremer A., 2009. Des invasions pas si négatives. *Pour la Science*, dossier 65, 108-109
- Kurz W.A., Apps M.J., 1999. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector. *Ecological Applications* 9, 526–547.
- Lacoste C., Pizzi A., Laborie M.-P., Celzard A., 2014. *Pinus pinaster* tannin/furanic foams: Part II. Physical properties. *Industrial Crops and Products* 61, 531–536
- Lagadec P., 2010. Risques et crises en Terra Incognita. *ParisTech Review*, 11 octobre 2010, <http://www.paristechreview.com/2010/10/11/risques-crisis-terra-incognita/>
- Lambin E.F., Meyfroid P., 2011. Global land use change, economic globalization, and the looming land scarcity. *Proc. National Acad. Sci.* 108(9), 3465–3472.
- Latham R.E., Ricklefs R.E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, (Univ. of Chicago Press), pp. 294–314.
- Le Moguédec G., Dhôte J.F., 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 69(2), 257-269
- Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A., Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M.-J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot C., 2013. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71(7), 723-739
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., De Ruffray P., Brisse H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768–1771
- Lindner M., Garcia-Gonzalo J., Kolström M., Green T., Reguera R., Maroschek M., Seidl R., Lexer M.J., Netherer S., Schopf A., Kremer A., Delzon S., Barbati A., Marchetti M., Corona P., 2008. Impacts of Climate Change on European Forests and Options for Adaptation. *Report to the European Commission Directorate-General for Agriculture and Rural Development (AGRI-2007-G4-06), European Forest Institute, Helsinki (Finlande), nov. 2008, 233 p.*
- Lindner M., Fitzgerald J.B., Zimmermann N.E., Reyer C., Delzon S., van der Maaten E., Schelhaas M.-J., Lasch P., Eggers J., van der Maaten-Theunissen M., Suckow F., Psomas A., Poulter B., Hanewinkel M., 2014. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management* 146, 69–83
- Lippke B., Gustafson R., Venditti R., Steele P., Volk T.A., Oneil E., Johnson L., Puettmann M.E., Skog K., 2012. Comparing life-cycle carbon and energy impacts for biofuel, wood product, and forest management alternatives. *Forest Products Journal* 62, 247–257
- Liski J., Lehtonen A., Palosuo T., Peltoniemi M., Eggers T., Muukkonen P., Mäkipää R., 2006. Carbon accumulation in Finland's forests 1922–2004 – an estimate obtained by combination of forest inventory data with modelling of biomass, litter and soil. *Ann. For. Sci.* 63, 687–697.
- Lorentz M., Parade A., 1837. Cours élémentaire de culture des bois (2ème édition). *Thomas et Cie. ed. Nancy (France)*, 564p.
- Loustau D. (coord.), 2004. Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et

sylvicoles. *Rapport final du projet Carbofor, Programme GICC 2001. Inra, IFN, Cirad, Météo France, Université d'Orléans, Université Paris-Sud 11, CNRS, Engref, LSCE. 138 p.*

Mace G.M., Norris K., Fitter A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution* 27, 19–26.

Masson-Delmotte V., 2011. Contexte et perspectives sur le réchauffement climatique. *Audition par le Groupe de travail Adaptation et Prospective, Haut Conseil de la Santé Publique, Paris, 22 septembre 2011.*

Mathijs E., Brunori G., Carus M., Griffon M., Last L., Gill M., Koljonen T., Lehoczy E., Olesen I., Potthast A., 2015. Sustainable Agriculture, Forestry and Fisheries in the Bioeconomy - A Challenge for Europe (Stand Committee on Agricultural Research - 4th Foresight Exercise). *Commission Européenne, Bruxelles, 153p.*

May B., England J.R., Raison R.J., Paul K.I., 2012. Cradle-to-gate inventory of wood production from Australian softwood plantations and native hardwood forests: Embodied energy, water use and other inputs. *Forest Ecology and Management* 264, 37–50.

McLachlan J.S., Hellmann J.J., Schwartz M.W., 2007. A Framework for Debate of Assisted Migration in an Era of Climate Change. *Conservation Biology* 21, 297–302.

Meason D.F., Mason W.L., 2013. Evaluating the deployment of alternative species in planted conifer forests as a means of adaptation to climate change—case studies in New Zealand and Scotland. *Annals of Forest Science* 71, 239–253

MEDDTL, 2011. Plan national d'adaptation de la France aux effets du changement climatique, 2011-2015. 188p, <http://www.developpement-durable.gouv.fr/Le-Plan-national-d-adaptation,22978.html>

Melina Y., Petersson H., Egnell G., 2010. Assessing carbon balance trade-offs between bioenergy and carbon sequestration of stumps at varying time scales and harvest intensities. *Forest Ecology & Management* 260, 536-542

Mermet L., Farcy C., 2011. Contexts and concepts of forest planning in a diverse and contradictory world. *Forest Policy and Economics* 13, 361–365

Meyfroidt P., Rudel T.K., Lambin E.F., 2010. Forest transitions, trade, and the global displacement of land use. *Proc. National Acad. Sci.* 107(49), 20917-20922

Millar C.I., Stephenson N.L., Stephen S.L., 2007. Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications* 17(8), 2145-2151

Moiseyev A., Solberg B., Kallio A.M.I., Lindner M., 2011. An economic analysis of the potential contribution of forest biomass to the EU RES target and its implications for the EU forest industries. *Journal of Forest Economics* 17, 197-213

Moritz M.A., Parisien M.-A., Batllori E., Krawchuk M.A., Van Dorn J., Ganz D.J., Hayhoe K., 2012. Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere* 3, art49.

Nahlik A.M., Kentula M.E., Fennessy M.S., Landers D.H., 2012. Where is the consensus ? A proposed foundation for moving ecosystem service concepts into practice. *Ecological Economics* 77, 27–35.

Navarro A., Facciotto G., Campi P., Mastrotrilli M., 2014. Physiological adaptations of five poplar genotypes grown under SRC in the semi-arid Mediterranean environment. *Trees* 28, 983–994.

Neale D.B., 1985. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in Southwest Oregon. *Forest Sci.* 31(4), 995-1005.

Nunery J.S., Keeton W.S., 2010. Forest carbon storage in the northeastern United States: Net effects of harvesting frequency, post-harvest retention, and wood products. *Forest Ecology & Management*, 259, 1363-1375

O'Hara K.L., Ramage B.S., 2013. Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry* 86, 401–410

Olsson J., Johansson T., Jonsson B.G., Hjältén J., Edman M., Ericson L., 2012. Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 286, 108–120.

- ONF, 2012. Changement climatique et évolution des usages du bois : quelles incidences sur nos orientations sylvicoles ? - [Colloque ONF des 19-20 juin 2012 à Charenton-le-Pont]. *Rendez-Vous Techniques* 38, 3-114
- ONF, 2013. Restaurer l'équilibre forêt-gibier - [Colloque ONF des 27-28 mai 2013 à Velaine]. *Rendez-Vous Techniques* 41-42, 1-132.
- Paillet Y., Bergès L., Hjalten J., Odor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.J., de Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Meszaros I., Sebastia M.T., Schmidt W., Standovar T., Tothmeresz B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Virtanen R., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24(1), 101-112
- Patterson T.M., Coelho D.L., 2009. Ecosystem services: Foundations, opportunities, and challenges for the forest products sector. *Forest Ecology and Management* 257, 1637-1646.
- Peltola H., Ikonen V.P., Gregow H., Strandman H., Kilpeläinen A., Venäläinen A., Kellomäki S., 2010. Impacts of climate change on timber production and regional risks of wind-induced damage to forests in Finland. *Forest Ecology and Management* 260, 833-845
- Perrings C., Naeem S., Ahrestani F., Bunker D.E., Burkill P., Canziani G., Elmqvist T., Ferrati R., Fuhrman J., Jaksic F. et al., 2010. Ecosystem services for 2020. *Science* 330, 323-324.
- Peters G.P., Minx J.C., Weber C.L., Edenhofer O., 2011. Growth in emission transfers via international trade from 1990 to 2008. *Proc. National Acad. Sci.* 108(21), 8903-8908
- Peterson D.L., Millar C.I., Joyce L.A., Furniss M.J., Halofsky J.E., Neilson R.P., Morelli T.L., Swanston C.W., McNulty S., Janowiak M.K., 2011. Responding to climate change on national forests: a guidebook for developing adaptation options. *US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, editor General Technical Report PNW-GTR-855, 1-118*
- Petterson M., Keskitalo E.C.H., 2013. Adaptive capacity of legal and policy frameworks for biodiversity protection considering climate change. *Land Use Policy* 34, 213-222.
- Pinto P.E., Gégout J.C., Hervé J.C., Dhôte J.F., 2008. Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *Forest Ecology and Management* 255(3-4), 619-629.
- PIPAME-ALCIMED, 2012. Marché actuel des nouveaux produits issus du bois et évolutions à échéance 2020. *Rapport de prospective, Paris: Pôle interministériel de prospective et d'anticipation des mutations économiques, 204p*
- Pitman R.M., 2006. Wood ash use in forestry – a review of the environmental impacts. *Forestry* 79(5), 563-588
- Rapaport A., Terreaux J.P., Doyen L., 2006. Viability analysis for the sustainable management of renewable resources. *Mathematical and Computer Modelling* 43, 466-484.
- Raunikaar R., Buongiorno J., Turner J.A., Zhu S., 2010. Global outlook for wood and forests with the bioenergy demand implied by scenarios of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Forest Policy and Economics* 12(1), 48-56.
- Rehfeld G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Y.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology* 8, 912-929.
- Richard J.B., Piedallu C., Gaudin S., Legay M., 2013. Utilisation de cartes prédictives pour améliorer la prise en compte de la contrainte hydrique dans le choix des essences. *Revue Forestière Française* 65(1), 37-56
- Richardson L.A., Champ P.A., Loomis J.B., 2012. The hidden cost of wildfires: Economic valuation of health effects of wildfire smoke exposure in Southern California. *Journal of Forest Economics* 18, 14-35.
- Rötzer T., Dieler J., Mette T., Moshammer R., Pretzsch H., 2010. Productivity and carbon dynamics in managed Central European forests depending on site conditions and thinning regimes. *Forestry* 83(5), 483-496
- Sánchez L., Rozenberg P., Bastien C., 2013. Chapter 5 - Shifting from growth to adaptive traits and competition: the prospect of improving tree responses to environmental stresses. In: *Novel Tree*

- Breeding, Monografias INIA : Serie Forestal. Madrid (Spain) : Instituto Nacional de Investigacion y Tecnologia Agraria y Alimentaria (INIA), pp. 63–76.
- Sathre R., O'Connor J., 2010. Meta-analysis of greenhouse gas displacement factors of wood products substitution. *Environ. Sci. Policy* 13(2), 104-114
- Saxe H., Cannell M.G.R., Johnsen O., Ryan M.G., Vourlitis G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *Tansley Review n°123*. *New Phytologist* 149, 369-400
- Schroter D., Cramer W., Leemans R., Prentice I.C., Araujo M.B., Arnell N.W., Bondeau A., Bugmann H., Carter T.R., Gracia C.A., de la Vega-Leinert A.C., Erhard M., Ewert F., Glendining M.J., House J.I., Kankaanpää S., Klein R.J.T., Lavorel S., Lindner M., Metzger M.J., Meyer J., Mitchell T.D., Reginster I., Rounsevell M., Sabaté S., Sitch S., Smith B., Smith J., Smith P., Sykes M.T., Thonicke K., Thuillier W., Tuck G., Zaehle S., Zierl B., 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 310, 1333–1337.
- Schütz J.P., de Turckheim B., 2010. Gestion forestière multifonctionnelle et biodiversité. *Silva Belgica*, 117(4), 20-27
- Sébillotte M., Cristofini B., Lacaze J.F., Messéan A., Normandin D., 1998. Prospective - La forêt, sa filière et leurs liens au territoire. - Synthèse et scénarios - Répercussions pour la recherche, *INRA-DADP, Paris. INRA, Paris, 250p + Ann. 118p*
- Seidl R., Fernandes P.M., Fonseca T.F., Gillet F., Jönsson A.M., Merganičová K., Netherer S., Arpaci A., Bontemps J.D., Bugmann H., González-Olabarria J.R., Lasch P., Meredieu C., Moreira F., Schelhaas M.J., Mohren F., 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling* 222(4), 903-924
- Seidl R., Lexer M.J., 2013. Forest management under climatic and social uncertainty: Trade-offs between reducing climate change impacts and fostering adaptive capacity. *Journal of Environmental Management* 114, 461–469
- Seppälä R., Buck A., Katila P. (eds.), 2009. Adaptation of Forests and People to Climate Change - A Global Assessment Report. *IUFRO World Series Volume 22. Helsinki. 224 p*
- Ste-Marie C., Nelson E.A., Dabros A., Bonneau M.E., 2011. Assisted migration: Introduction to a multifaceted concept. *The Forestry Chronicle* 87, 724–730.
- Swing K., 2011. Fight for Yasuni Far from Finished. *Science* 331, 29.
- Von Teuffel, T., 1999. Consequences of increased tree growth on forest management planning and silviculture. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O., « Causes and Consequences of Accelerating Tree Growth in Europe: Proceedings of the International Seminar Held in Nancy, France 14-16 May 1998 ». European Forest Institute, Joensuu (Finland), pp. 229–236
- Thomas R.Q., Canham C.D., Weathers K.C., Goodale C.L., 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience* 3, 13-17
- Toïgo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J.-D., Piedallu C., Courbaud B., 2014. Over-yielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, doi:10.1111/1365-2745.12353
- Trouvé R., Bontemps J.-D., Collet C., Seynave I., Lebourgeois F., 2014. Growth partitioning in forest stands is affected by stand density and summer drought in sessile oak and Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 334, 358–368
- UE, 2014. New EU Forest strategy: conclusions adopted by the Council [WWW Document]. URL [http://www.consilium.europa.eu/uedocs/cms\\_data/docs/pressdata/en/agricult/142685.pdf](http://www.consilium.europa.eu/uedocs/cms_data/docs/pressdata/en/agricult/142685.pdf) (accessed 6.25.14).
- UNECE-FAO, 2011. European Forest Sector Outlook Study II 2010-2030. *Report, Geneva (Switzerland), ISBN 978-92-1-117051-1, 111p.*
- Urban M.C., Tewksbury J.J., Sheldon K.S., 2012. On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 2072–2080.
- Verschuyt J., Riffell S., Miller D., Wigley T.B., 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 261, 221-232

- Walton A., 2013. Provincial-Level Projection of the Current Mountain Pine Beetle Outbreak: Update of the infestation projection based on the Provincial Aerial Overview Surveys of Forest Health conducted from 1999 through 2012 and the BCMPB model (year 10). *Report, British Columbia Forest Service (Canada)*, 13p.
- Watt M.S., Palmer D.J., Kimberley M.O., Höck B.K., Payn T.W., Lowe D.J., 2010. Development of models to predict *Pinus radiata* productivity throughout New Zealand. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 488–499
- Wehrlen L., 2012. Quels outils pour mieux maîtriser la végétation forestière concurrente ? *Forêt-entreprise* 206, 24–31.
- Weih M., 2004. Intensive short rotation forestry in boreal climates: present and future perspectives. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1369–1378
- Werner W., Taverna R., Hofer P., Thürig E., Kaufmann E., 2010. National and global greenhouse gas dynamics of different forest management and wood use scenarios: a model-based assessment. *Environmental Science & Policy* 13, 72-85
- Wimberly M.C., Liu, Z., 2013. Interactions of climate, fire, and management in future forests of the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 327, 270-279
- Winkel G., 2013. Forest conservation policy in a changing climate. *Forest Policy and Economics* 36, 1-5
- Ximenes F., 2006. Carbon Storage in Wood Products in Australia – a review of the current state of knowledge. *Report, Forest and Wood Products Research and Development Corporation, Victoria (Australia)*, 26p.
- Zhu K., Woodall C.W., Clark J.S., 2012. Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* 18, 1042–1052.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)