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

Davi H.[1]

[1] 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 sècheresses, 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^{e} siècle sont les plus fortes depuis 500 ans, alors qu'elles atteignent le niveau des sécheresses exceptionnelles de la fin du XVI^{e} siècle dans sa partie occidentale (Nicault et al., 2008).

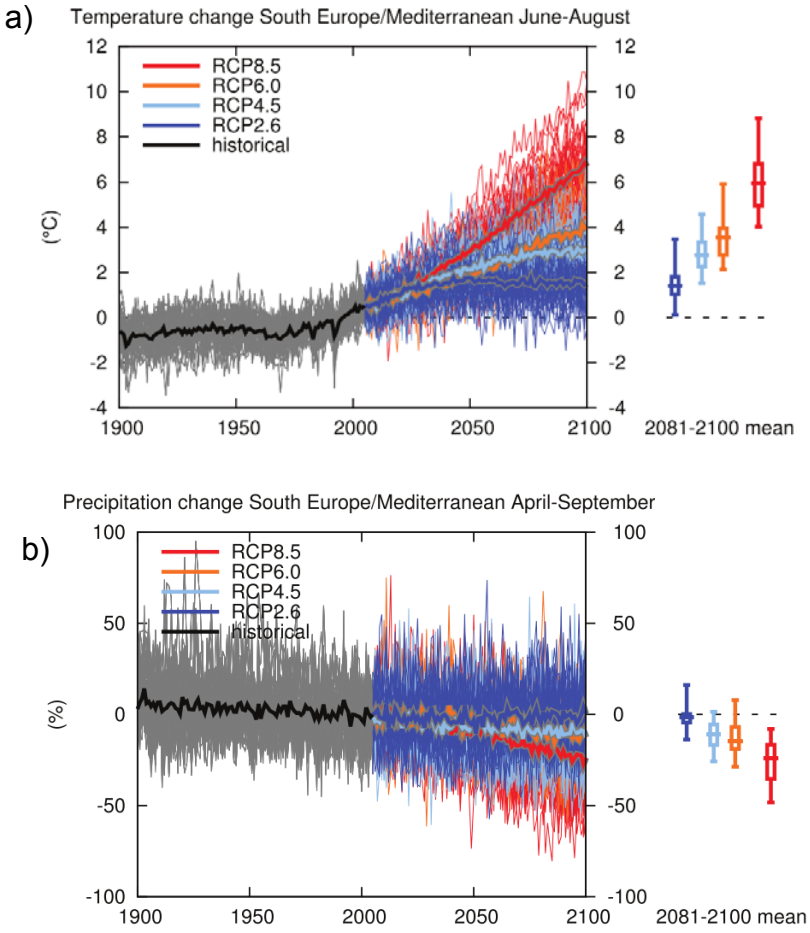


Figure 1 : Changement de température (entre juin et août) et de précipitations (avril-septembre) selon 4 scénarios de forçage climatique.

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_2, de la composition en azote atmosphérique (avec une augmentation attendue, 71% des dépôts azotés ente 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 corréler 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 (Moriondo 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 écophysiologiques des espèces étudiées (P_{50} : potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité, P_{min} : 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_{50} Mpa	P_{min} Mpa	Wood Density Kg/m3	LMA g/m²	N %
Pinus halepensis	-5.51	-2.9	545	392	1.2
Quercus ilex	-7.50	-4.9	840	229	1.4
Cedrus Altantica	-4.87	-2.9	529	246	1.5
Quercus pubescens	-2.47*	-3.2	550	93	1.8
Pinus sylvestris	-3.14	-2.3	410	214	1.3
Abies alba	-4.67	-2.0	490	282	1.3
Fagus sylvatica	-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 efficience 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)

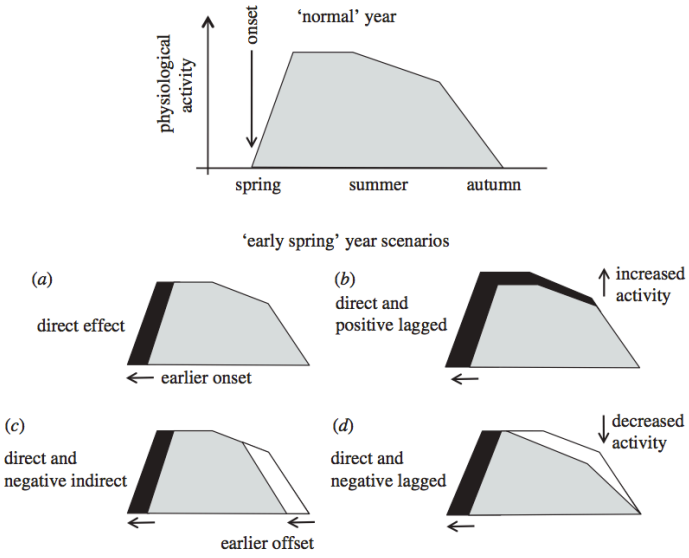


Figure 2 : Effet de la durée de végétation sur l'activité physiologique des espèces décidues (extrait de Richardson et al., 2010).

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 tempérées (Morin et al., 2007).

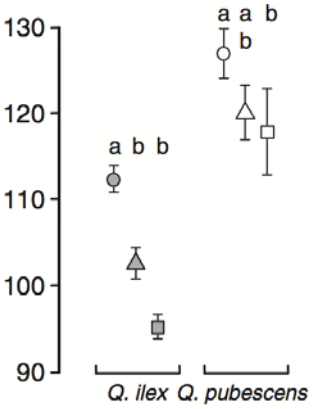


Figure 3: Date de débourrement en jour juliens de semis de Chêne vert (*Q. ilex*) et de Chêne pubescent (*Q. pubescens*) en température ambiante (cercle), à +1.5°C (triangle) et + 3°C (carré) (Morin et al., 2010)

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).

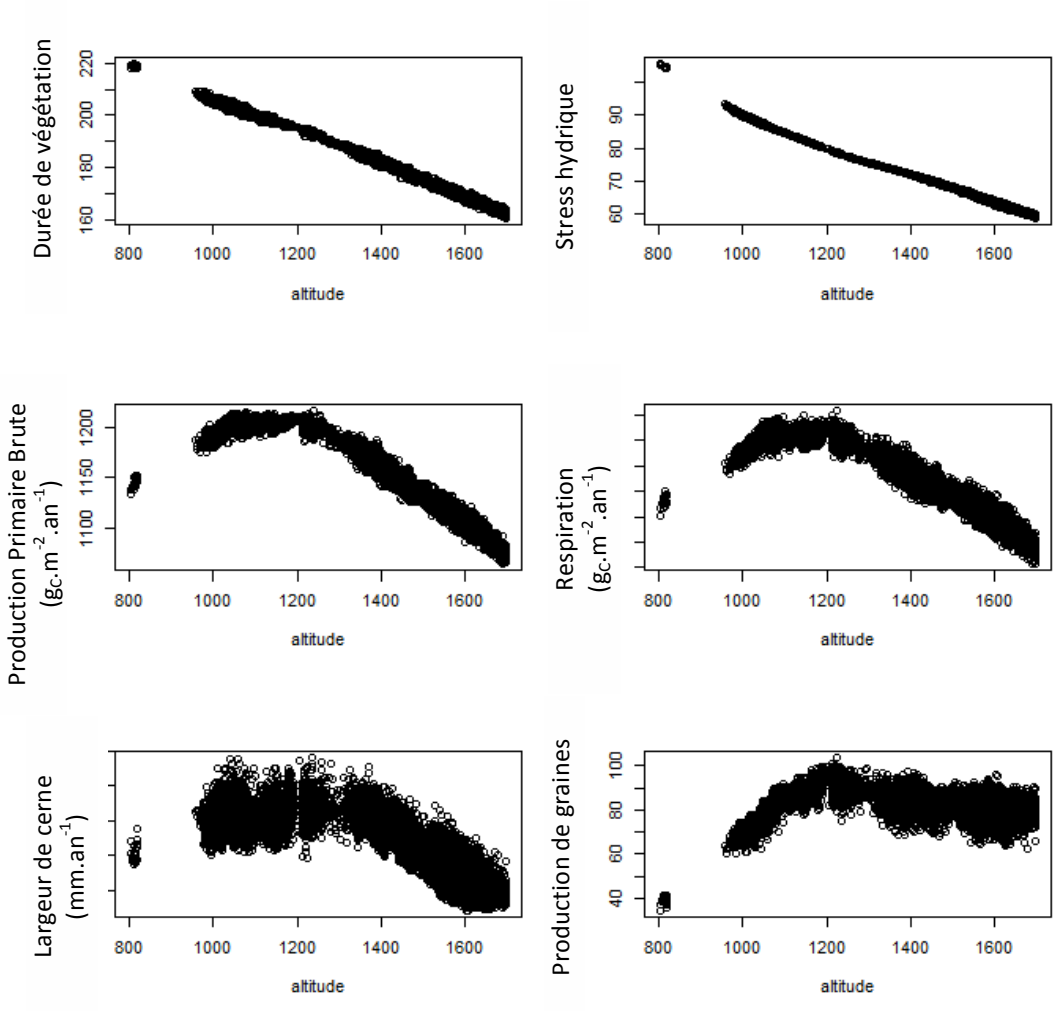


Figure 4: Effet de l'altitude sur les processus impliqués dans le fonctionnement d'une Hêtraie : approche par modélisation sur le Ventoux (Oddou-Muratorio et Davi, 2014).

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 efficience d'utilisation de l'eau

Les effets directement fertilisants du CO_2 (Norby et Zak, 2011), l'amélioration de l'efficience 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).

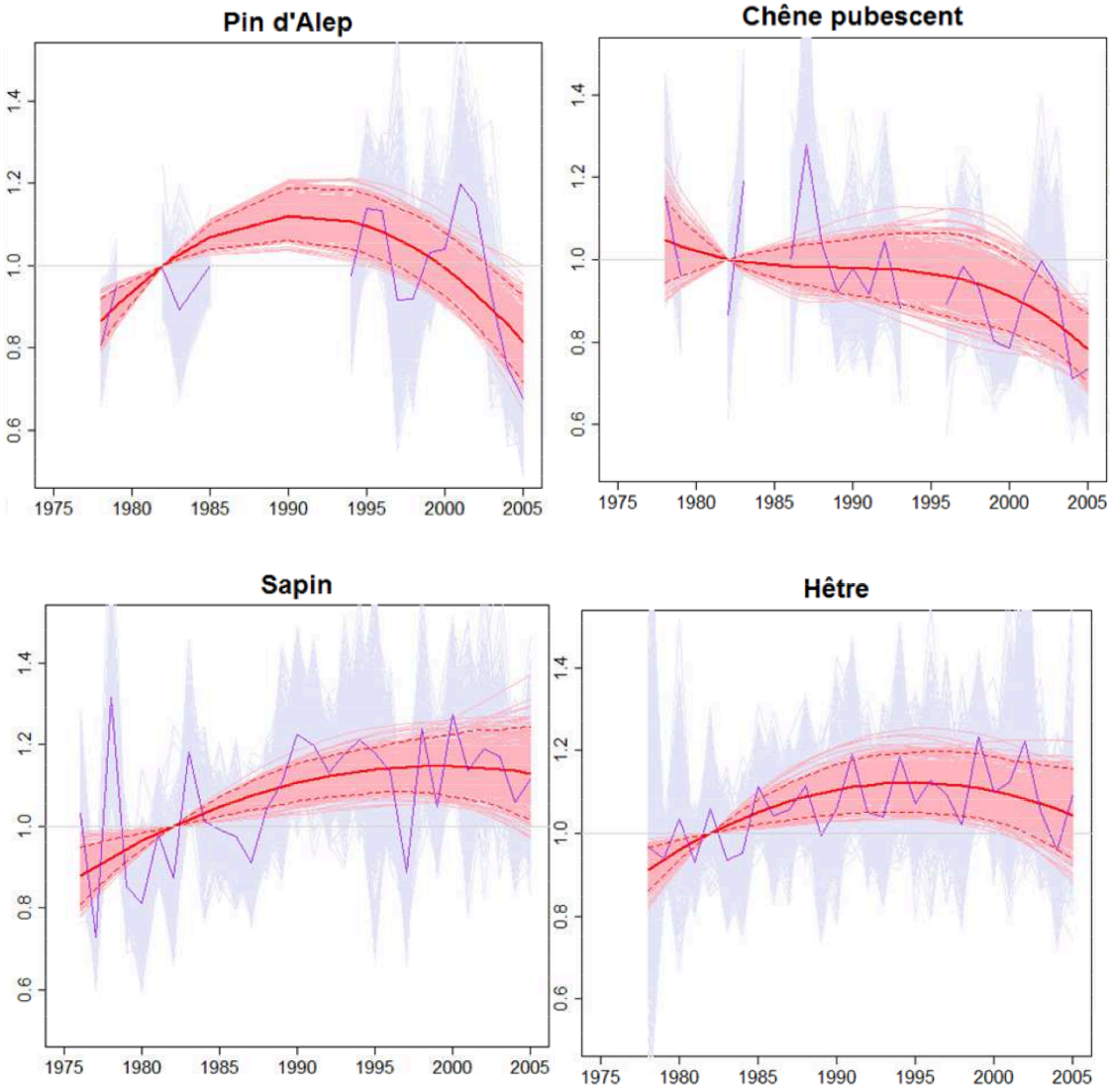


Figure 5 : Tendance ajustée par régression non linéaire de la croissance mesurée dans les inventaires de l'IFN (extrait de la thèse de Marie Charru, 2012).

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 efficience d'utilisation de l'eau (Maseyk et al., 2011) du fait de l'augmentation du 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 baissée (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)

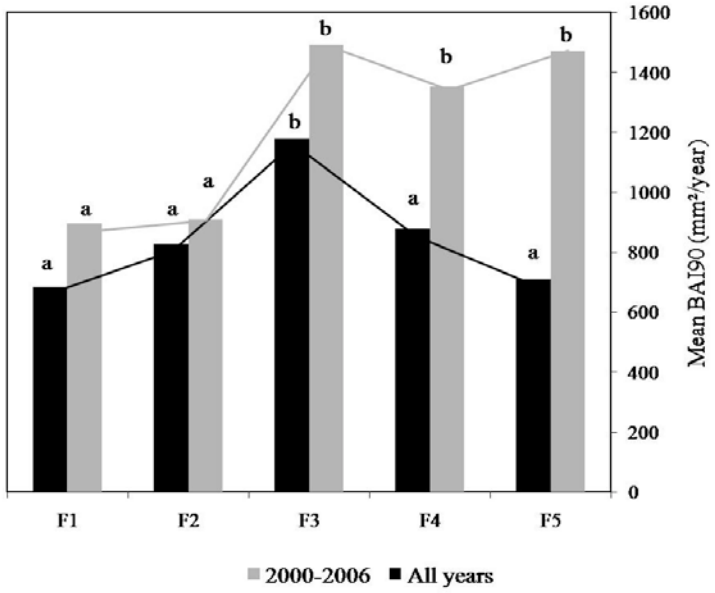


Figure 6 : Croissance moyenne de sapins (BAI en mm²) à 5 altitudes F1 (970–1,040) à F5 (1,350–1,530m) sur la période 2000-2006 et depuis 1950 (extrait de Cailleret et Davi, 2011).

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).

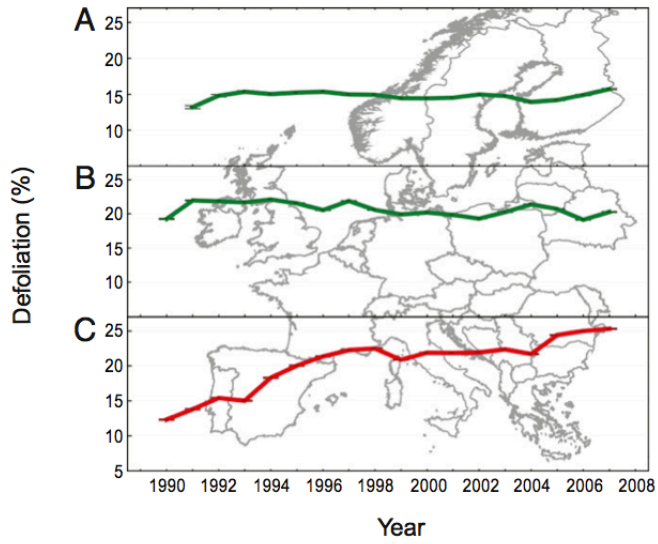


Figure 7: Évolution de la défoliation à l'échelle européenne (extrait de Carnicer et al., 2011)

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_2 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).

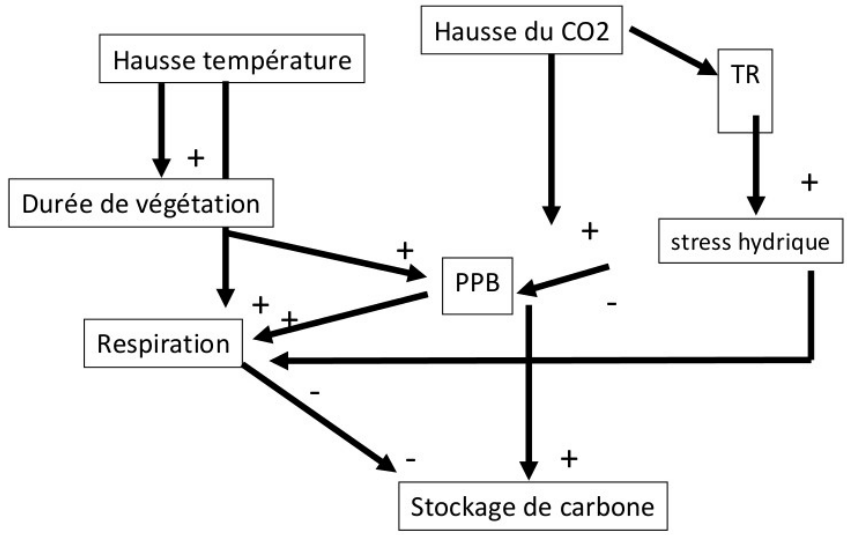


Figure 8 : Synthèse des différents effets du climat sur les composantes du stockage de carbone : Respiration et Production Primaire Brute (PPB).

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

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_2 et de H_2O depuis 1999 (Allard et al., 2008). Ils ont montré que la forêt a stocké en moyenne

2.54 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$, avec une PPB de 12.75 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$. 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 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ (Sabaté et al., 2002). En 2100, leurs simulations prévoyaient une augmentation très forte de ce stockage jusqu'à 35 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$. Les simulations réalisées avec CASTANEA sur Puéchabon (Davi et al., 2006), donnent des valeurs intermédiaires avec une PPB de 16 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ et un stockage de carbone de 5 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$. 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 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$. Sur Pin d'Alep, les estimations de PPB obtenues avec le modèle GOTILWA sur deux parcelles sont de 10.6 et 13.8 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ (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 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ et le stockage de carbone à 6.85 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$. Sur le même site, le modèle No-TG simule un stockage de carbone de 5.5 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ 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 méditerranéen) des PPN avoisinant les 10 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$. 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 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ 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 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ (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 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ entre 1990 à 2100 (Davi et al., 2006). L'estimation de PPB obtenue avec le modèle GOTILWA est de 20 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ (Sabaté et al., 2002) avec une augmentation à 24 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ d'ici 2100, ce qui est très largement supérieure à celle obtenue par CASTANEA de 15 et 16 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ en 1990 et 18 et 20.5 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ en 2100 respectivement à Fontainebleau et Hesse. Les mesures faites à Hesse sont aussi dans ces gammes de valeur : 14 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$ en moyenne entre 1996 et 2005 (entre 11.2 et 16.3 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$). Sur le Ventoux, la PPB simulée entre 2000 et 2006 est comprise en moyenne entre 10.5 et 12.5 $t_C.ha^{-1}.an^{-1}$, ce qui est cohérent avec la faible croissance des largeurs de cernes qui y est mesurée (entre 0.58 et 0.72 $mm.an^{-1}$) (Cailleret et Davi, 2011), par comparaison avec celle des Hêtraies de Fontainebleau ou Hesse (2.90 $mm.an^{-1}$). 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_2, 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. Δ13C 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_2 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_2 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., Chandioux 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)