



**HAL**  
open science

## Ecophysiologie et fonctionnement des écosystèmes forestiers

André A. Granier, Nathalie Bréda

► **To cite this version:**

André A. Granier, Nathalie Bréda. Ecophysiologie et fonctionnement des écosystèmes forestiers. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2007, pp.81-88. hal-02653483

**HAL Id: hal-02653483**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02653483>**

Submitted on 29 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Ecophysiologie et fonctionnement des écosystèmes forestiers

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

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

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

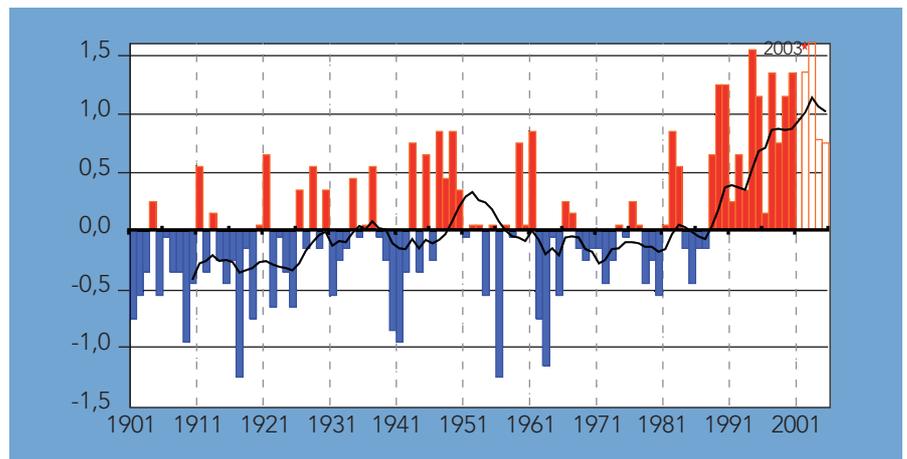


Fig. 1 : évolution des températures en France métropolitaine depuis 1901, en « anomalies » par rapport à la moyenne de la période de référence 1961-1990 (données Météo-France)

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

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

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

## L'effet des accidents climatiques

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

La conséquence du déficit d'assimilation de carbone, même si les pertes par respiration se trouvent réduites, est que la croissance des arbres est rapidement affectée par la sécheresse, avec des effets différés les années suivantes à cause du caractère pérenne des arbres ; ceci est souvent mis en évidence par les approches de dendroécologie. L'hypothèse sur laquelle travaille l'UMR Écologie et écophysiologie forestières<sup>1</sup> est que les arbres constituent des réserves carbonées et azotées, en partie utilisées les années suivantes, et qui peuvent être déprimées par des contraintes comme la sécheresse.

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

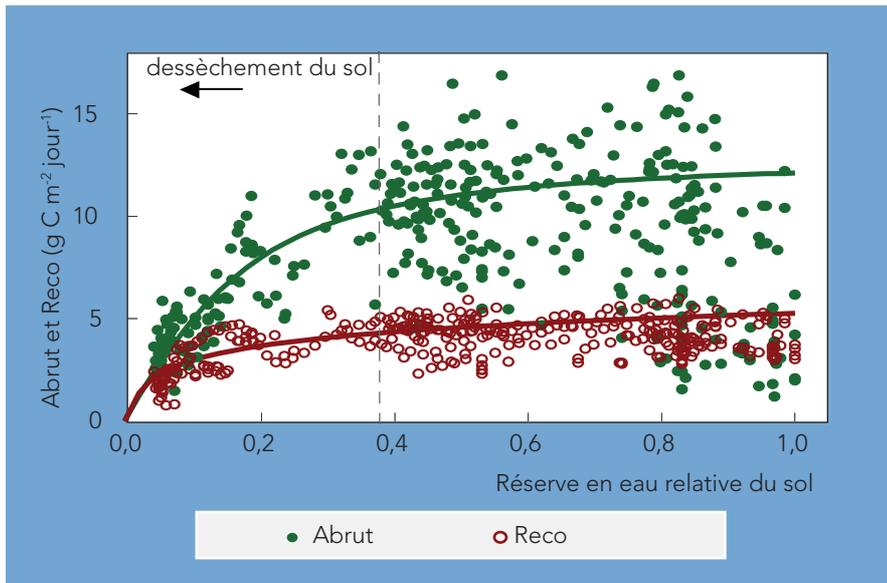


Fig. 2 : flux de photosynthèse brute (Abrut) et de respiration de l'écosystème (Reco) : effet du dessèchement du sol lors de l'année 2003 sur la hêtraie de Hesse (site-atelier de l'ORE F-ORE-T)

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

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

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

### Les variations climatiques à long terme

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

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

### L'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique : un effet « fertilisant » limité par la disponibilité en eau et en azote

L'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère est un phénomène bien établi, précisément quantifié et durable. En 1959, la station de Mauna Loa dans le pacifique enregistrait 316 ppm de concentration ; elle était de 376 ppm en 2003, soit 19 % d'augmentation en seulement 43 ans. Même les prévisions les plus optimistes de contrôle des émissions anthropiques conduisent à prévoir une augmentation. Celle-ci se situerait entre 700 et 1200 ppm en 2100.

De nombreuses expérimentations sur l'effet de l'augmentation de CO<sub>2</sub> atmosphérique sur la physiologie et l'écophysio-physiologie des arbres ont été réalisées depuis une vingtaine d'années, dans des milieux confinés (chambres climatiques, serres) et plus récemment en conditions naturelles avec des systèmes d'enrichissement en CO<sub>2</sub> à l'air libre, appelés FACE (Free air CO<sub>2</sub> enrichment, voir photos).

Les mesures réalisées sur de jeunes plants en conditions contrôlées montrent qu'en moyenne, **la photosynthèse est stimulée** d'environ 40% en condition de forte concentration en CO<sub>2</sub>, de l'ordre de 700 ppm (voir la synthèse de Gunderson et Wullschlegel, 2004 réalisée sur 39 espèces). Très fréquemment, le phénomène d'**acclimatation** est rapporté (voir la revue de Curtis et al., 1996) : on constate que l'écart de photosynthèse nette entre le traitement enrichi et le témoin



Le système d'enrichissement en CO<sub>2</sub> (FACE) à Oak Ridge (Tennessee, USA) sur des espèces forestières tempérées feuillues américaines. Source : <http://www.esd.ornl.gov/facilities/ORNL-FACE/>

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

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

Ainsi, les mesures réalisées sur des arbres adultes au moyen des systèmes FACE donnent certainement des indications plus réalistes sur les effets probables de l'augmentation en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère. Un article récent (Körner *et al.*, 2005) rapporte les mesures réalisées *in situ* sur des arbres d'espèces feuillues européennes enrichis en CO<sub>2</sub> (hêtre, chêne, charme et tilleul) : on observe une stimulation immédiate de l'assimilation nette, qui se poursuit au bout des 4 années d'enrichissement. Ainsworth et

Long (2005) ont analysé l'ensemble des résultats obtenus avec les systèmes FACE, installés dans divers écosystèmes : arbres résineux, feuillus, prairies naturelles et artificielles, cultures en C3 et C4\*, végétation sub-désertique. On constate (voir tableau 1) que les arbres sont plus réactifs à l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> que les plantes herbacées, prairies ou cultures. En

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

L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> a aussi, pour certaines espèces d'arbres, un autre effet majeur sur la physiologie: une **diminution de la conductance stoma-**

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

Tab. 1 : réponse de plantes de différents groupes fonctionnels à l'élévation de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, à partir de l'analyse de mesures effectuées dans les systèmes FACE (d'après Ainsworth et Long, 2005).

tique, qui réduit la transpiration. Cet effet a été observé par des mesures d'échanges gazeux foliaires (porométrie) en conditions contrôlées chez *Quercus petraea*, mais pas chez *Pinus pinaster* (Picon *et al.*, 1996), ni chez *Fagus sylvatica* (Guehl, communication personnelle). En conditions naturelles, avec un système FACE, Ellsworth *et al.* (1995) ont mesuré une diminution de flux de sève brute chez *Pinus taeda* dans l'atmosphère enrichie en CO<sub>2</sub> par rapport aux témoins. Les espèces chez qui la conductance stomatique diminue et l'assimilation photosynthétique augmente voient donc une **amélioration de leur efficacité d'utilisation de l'eau\***. L'effet sur la respiration est moins documenté et reste controversé, avec des données de la littérature contradictoires.

Dans certains cas, l'accroissement en biomasse n'est pas stimulé par l'enrichissement en CO<sub>2</sub>. Il semble maintenant établi qu'il existe au moins deux grandes limitations à l'effet fertilisant du CO<sub>2</sub> atmosphérique : l'alimentation en eau et la disponibilité en azote. Les manipulations de la teneur en CO<sub>2</sub> et de la **disponibilité en eau** montrent clairement que l'effet de stimulation par les fortes teneurs en CO<sub>2</sub> se réduit voire disparaît en situation de sécheresse (voir Picon *et al.*, 1996, pour le chêne sessile et le pin maritime). Körner *et al.* (2005) ne constatent pas d'augmentation l'accroissement radial des espèces feuillues étudiées lors de l'année très sèche 2003, ni pour l'année suivante. Concernant la **nutrition**, en azote en particulier, les résultats expérimentaux sont analogues : pour les stations à faible richesse minérale, l'enrichissement en CO<sub>2</sub> ne conduit pas à une stimulation de l'accroissement en biomasse chez *Pinus taeda* (Oren *et al.*, 2001) au-delà de trois années de traitement.

## Ce p è r e s \*

### ■ Cavitation :

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

### ■ C3 et C4 :

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

### ■ Efficacité d'utilisation de l'eau :

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

### ■ Respiration autotrophe :

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

### ■ Respiration hétérotrophe :

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

En dehors de la question de l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, les prévisions des modèles sur l'Europe de l'Ouest pour le siècle en cours (à l'horizon 2100) sont :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

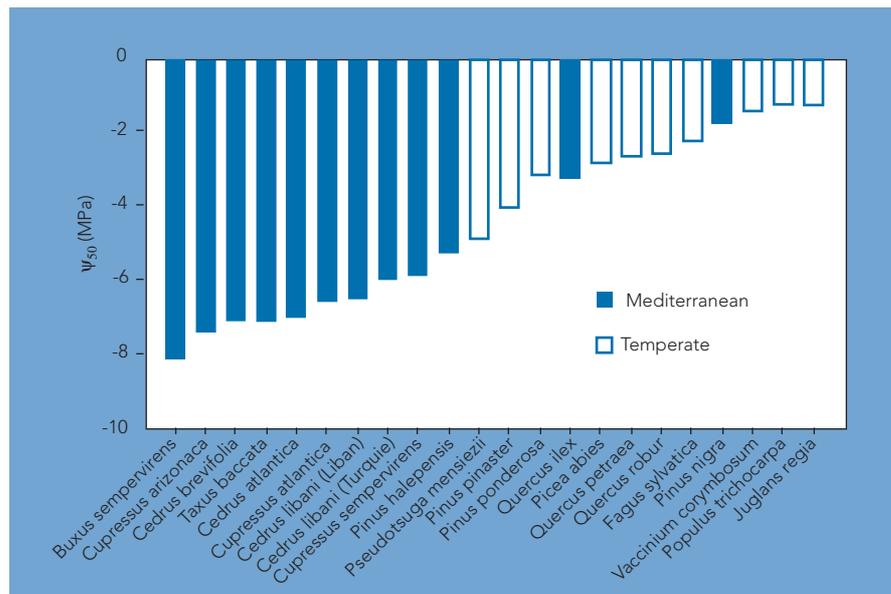


Fig. 3. : exemple de caractère d'adaptation à la sécheresse des espèces ligneuses : la vulnérabilité à la cavitation, estimée par la tension du xylème où la conductivité hydraulique chute de 50 % ( $\Psi_{50}$ ) ;

d'après Bréda et al. (2006)

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

plus longues (voire pluriannuelles) et plus intenses, d'autant plus que les prévisions des modélisateurs du climat global prévoient les changements climatiques sur une courte durée par rapport à la durée de vie des arbres ou à la longueur de révolution des peuplements. Peu de données sont à ce jour disponibles, seule la modélisation semble pouvoir donner des éléments de réponse. Les simulations de bilan hydrique et de carbone, basées sur les scénarios climatiques à 50 ou 100 ans ouvrent quelques perspectives. On peut montrer par exemple que, toutes choses égales par ailleurs<sup>2</sup>, les peuplements d'espèces à feuilles persistantes, les résineux en particulier, seront plus affectés par la sécheresse, non pas à cause de leur physiologie, mais parce qu'ils peuvent continuer à transpirer de la fin de l'automne au début du printemps : durant cette

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

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

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

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

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

**Stockage et bilan du carbone** - Différentes approches de calcul de stock de carbone de la biomasse des forêts françaises ont conduit à une révision à la hausse de près de 20% des valeurs proposées antérieurement. L'incrément net annuel en carbone de 1979 à 1991 dans la biomasse des forêts est estimé à 18,7 Mt C/an (hors tempête) contre 10,5 Mt C/an précédemment. Par ailleurs, une synthèse des résultats obtenus sur les flux d'énergie et de masse échangés entre les couverts forestiers et l'atmosphère mesurés par le réseau de sites de l'ORE F-ORE-T a permis de mettre en évidence les effets de la structure du couvert, les particularités et points communs des espèces étudiées et le rôle de la sylviculture dans les échanges de CO<sub>2</sub> et le bilan de carbone de ces écosystèmes.

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

**Distribution des maladies** - L'impact du changement climatique sur les pathosystèmes se traduit par de fortes extensions d'aires potentielles pour les espèces pathogènes dont la survie hivernale est limitée par les températures basses (oïdium, *Phytophthora*, rouilles). Par contre, l'évolution du régime hydrique (baisse des précipitations pendant la saison de croissance) affecte très différemment les espèces selon leur biologie. Les changements projetés de distribution et impact des parasites conduisent à préconiser une gestion anticipative et préventive des risques, en particulier pour éviter ou limiter la dissémination des parasites dans leurs enveloppes climatiques potentielles. Le choix des espèces ou variétés pour les reboisements devra tenir compte de ces risques.

En proposant les premières simulations d'impacts au niveau régional, ce projet ouvre la voie à des études opérationnelles sur la gestion des écosystèmes forestiers soumis à un climat en évolution.

Denis Loustau

disponibilité en carbone et azote sur le fonctionnement des arbres adultes sont insuffisamment connues. La réaction des arbres sera variable selon l'espèce mais aussi selon le niveau de richesse minérale initiale de la station.

### Conclusion

Accidents et dérives climatiques ont, et auront, des impacts sur le fonctionnement et la croissance voire la durabilité des écosystèmes forestiers. A la lumière des connaissances actuelles, il apparaît que la contrainte hydrique soit un des facteurs les plus déterminants. Une limitation importante dans nos capacités de prévision provient des incertitudes des modèles globaux, incertitudes plus fortes sur les précipitations et leur répartition spatiale et temporelle, que sur les températures.

Nous avons vu que deux facteurs antagonistes sont à attendre : l'effet fertilisant positif de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub>, combiné dans nos régions à celui des dépôts azotés, et les effets limitants et négatifs de la sécheresse, qui pourraient conduire à des renversements de la tendance d'augmentation de la productivité observée. Au-delà de ces tendances à moyen et long terme, les accidents climatiques développés ci-dessus pourront constituer des facteurs aggravants, comme déjà observé dans certains massifs ou zones forestières ; le massif de la Harth en Alsace (voir Dubois-Coli et al., 2006) en est un exemple actuel.

André GRANIER  
Nathalie BRÉDA

UMR écologie et écophysiologie  
Forestières  
INRA, Nancy

## Bibliographie

BRÉDA N., GRANIER A., AUSSE-  
NAC G., 2000. Évolutions possi-  
bles des contraintes climatiques et  
conséquences pour la croissance  
des arbres. *Revue Forestière  
Française*, vol. 52, n° spécial  
"Conséquences des changements  
climatiques pour la forêt et la sylvi-  
culture", pp. 73-90

AINSWORTH E.A., LONG S.P.,  
2005. What have we learned from  
15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrich-  
ment (FACE)? A meta-analytic  
review of the responses of photo-  
synthesis, canopy properties and  
plant production to rising CO<sub>2</sub>.  
*New Phytologist*, vol. 165, n° 2, pp.  
351-371

DUBOIS-COLI C., NAGELEISEN  
L.M., BRÉDA N., 2006. Suivi d'un  
massif forestier très sensible à la  
sécheresse : l'observatoire de la  
Harth, historique et perspectives.  
*Rendez-vous techniques*, n° 13,  
pp. 85-92

BRÉDA N., GRANIER A., AUSSE-  
NAC G., 2004. La sécheresse de  
2003 dans le contexte climatique  
des 54 dernières années : analyse  
écophysiological et influence sur  
les arbres forestiers. *Revue  
Forestière Française*, vol. 56, n° 2,  
pp. 109-131

BRÉDA N., HUC R., GRANIER A.,  
DREYER E., 2006. Temperate forest  
trees and stands under severe  
drought: a review of ecophysiological  
responses, adaptation pro-  
cesses and long-term conse-  
quences. *Annals of Forest Science*,  
vol. 63, n° 6, pp. 625-644

CURTIS P.S., 1996. A meta-analysis of  
leaf gas exchange and nitrogen in  
trees grown under elevated carbon  
dioxide. *Plant, Cell and Environment*,  
vol. 19, n° 2, pp. 127-137

DEWAR R.C., MEDLYN B.E.,  
MCMURTRIE R.E., 1999.  
Acclimation of the respira-  
tion/photosynthesis ratio to tem-  
perature: insights from a model.  
*Global Change Biology*, vol. 5, n°  
5, pp. 615-622

ELLSWORTH D.S., OREN R.,  
HUANG C., PHILLIPS N., HEN-  
DREY G.R., 1995. Leaf and canopy  
responses to elevated CO<sub>2</sub> in a  
pine forest under free-air CO<sub>2</sub>  
enrichment. *Oecologia*, vol. 104,  
n° 2, pp. 139-146

GRANIER A., REICHSTEIN M.,  
BRÉDA N., JANSSENS I.A. et al.,  
2007. Evidence for soil water  
control on carbon and water dyna-  
mics in European forests during  
the extremely dry year: 2003.  
*Agricultural and Forest  
Meteorology*, vol. 143, n° 1-2, pp.  
123-145

GUNDERSON C.A., WULLSCHLE-  
GER S.D., 2004. Photosynthetic  
acclimation in trees to rising  
atmospheric CO<sub>2</sub>: a broader pers-  
pective. *Photosynthesis Research*,  
vol. 39, n° 3, pp. 369-388

IPCC, 2001 *Climate change 2001:  
the scientific basis*. Cambridge :  
Cambridge University Press. 881 p.

KÖRNER C., ASSHOFF R., BIGNU-  
COLO O., HÄTTENSCHWILER S.,  
KEEL S.J., PELÁEZ-RIEDL S.,  
PEPIN S., SIEGWOLF R.T.W., ZOTZ  
G., 2005. Carbon flux and growth  
in mature deciduous forest trees  
exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Science*,  
vol. 309, n° 5739, pp. 1360-1362

LEFÈVRE Y., LEBOURGEOIS F.,  
BRÉDA N., 2007. Comportement  
des essences forestières sur sol à  
nappe temporaire. *Revue  
Forestière Française*, vol. 58, n° 4  
spécial « L'eau et la forêt », pp.  
295-304

MELILLO J.M., STEUDLER P.A.,  
ABER J.D., NEWKIRK K., LUX H.,  
BOWLES F.P., CATRICALA C.,  
MAGILL A., AHRENS T., MORRIS-  
SEAU S., 2002. Soil warming and  
carbon-cycle feedbacks to the cli-  
mate system. *Science*, vol. 298,  
n° 5601, pp. 2173-2176

OREN R., ELLSWORTH D.S.,  
JOHNSON K.H., PHILLIPS N. et al.,  
2001. Soil fertility limits carbon  
sequestration by forest ecosys-  
tems in a CO<sub>2</sub>-enriched atmos-  
phere. *Nature*, vol. 411, n° 6836,  
pp. 469-472

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

PICON C., GUEHL J.M., FERHI A.,  
1996. Leaf gas exchange and car-  
bon isotope composition res-  
ponses to drought in a drought-  
avoiding (*Pinus pinaster*) and a  
drought-tolerant (*Quercus  
petraea*) species under present  
and elevated atmospheric CO<sub>2</sub>  
concentrations. *Plant, Cell and  
Environment*, vol. 19, n° 2, pp. 182-  
190

WALTHER G.R., POST E., CONVEY  
P., MENZEL A., PARMESAN C.,  
BEEBEE T.J.C., FROMENTIN J.M.,  
HOEGH-GULDBERG O., BAIRLEIN  
F., 2002. Ecological responses to  
recent climate change. *Nature*, vol.  
416, n° 6879, pp. 389-395