



HAL
open science

Evolution récente des sols, de la végétation et de la productivité des forêts de montagne françaises

Jean-Luc Dupouey, Michel Becker, Didier Bert, G. Cadel, Yves Lefevre, J
Francois J. F. Picard, Anne Thimonier

► **To cite this version:**

Jean-Luc Dupouey, Michel Becker, Didier Bert, G. Cadel, Yves Lefevre, et al.. Evolution récente des sols, de la végétation et de la productivité des forêts de montagne françaises. *Ecologie*, 1998, 29 (1-2), pp.341-349. hal-02694539

HAL Id: hal-02694539

<https://hal.inrae.fr/hal-02694539>

Submitted on 1 Jun 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.

ÉVOLUTION RÉCENTE DES SOLS, DE LA VÉGÉTATION ET DE LA PRODUCTIVITÉ DES FORÊTS DE MONTAGNE FRANÇAISES*

Jean-Luc DUPOUEY⁽¹⁾, Michel BECKER⁽¹⁾, Didier BERT⁽¹⁾, Gérard CADEL⁽²⁾,
Yves LEFEVRE⁽³⁾, Jean-François PICARD⁽¹⁾ & Anne THIMONIER⁽¹⁾

⁽¹⁾Équipe Phytoécologie, I.N.R.A., 54280 Champenoux, France (dupouey@nancy.inra.fr)

⁽²⁾Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Grenoble I, B.P. 53 X, 38041 Grenoble Cedex, France.

⁽³⁾Équipe Sols et Nutrition, I.N.R.A., 54280 Champenoux, France.

SUMMARY

(original scientific paper)

RECENT CHANGES OF SOIL, VEGETATION AND PRODUCTIVITY IN FRENCH MOUNTAIN FORESTS.

Our knowledge of the real impact on forests of rapid environmental changes which occurred during the last century is still very limited. Between in situ studies, which started only very recently, and palaeoecological data, the time or spatial resolution of which does not allow a fine description of the last decades, we present here a synthesis of our work on current dynamics in the French mountains. We used a diachronic (resampling studies) or dendrochronological (tree-ring based information) approach. In the Vosges mountains, we observed an acidification of soils and an increase of acidophilous species, as well as a decrease of the C/N ratio in the soil. In the Alps, a significant upward shift of vegetation occurred during the last 22 years. Radial growth of trees increased by a large amount for all species, in all regions under study. These changes can be partly ascribed to atmospheric deposition and global change (climate change, CO₂ increase). However, direct human impact, mainly pastoralism and silviculture, or natural processes linked to tree ageing and ecosystem maturation, and possible methodological bias could also explain part of our results. Some research perspectives are finally given.

KEY WORDS: Soil - Vegetation - Forest - Productivity - Water-use - Efficiency - Dynamics - Mountain.

RÉSUMÉ

(travail original)

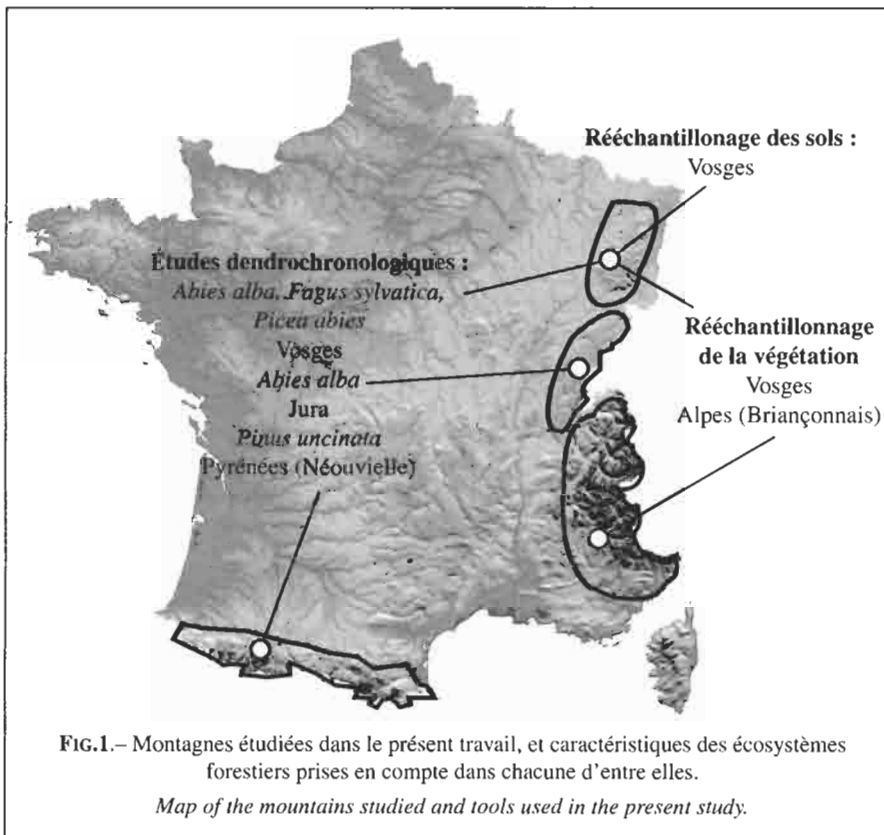
Notre connaissance de la réaction des forêts aux changements environnementaux intervenus au cours du siècle écoulé est encore très partielle. Entre les études de suivi in situ d'écosystèmes forestiers, démarrées très récemment, et la paléoécologie classique dont la résolution temporelle ou spatiale ne permet pas l'étude fine des dernières décennies, nous présentons ici une synthèse de nos travaux portant sur la dynamique récente des forêts de montagne françaises. Notre approche est diachronique (rééchantillonnage de la végétation ou des sols) ou dendrochronologique (utilisation de l'information contenue dans les cernes des arbres). Dans les montagnes vosgiennes, nous observons une acidification des sols et de la végétation, ainsi qu'un accroissement de la disponibilité en azote. Dans les Alpes, une progression en altitude de la végétation est mise en évidence. On constate enfin une augmentation de la croissance radiale des arbres, quelle que soit l'espèce ou la région étudiée. Ces évolutions sont en partie imputables aux dépôts atmosphériques et aux changements globaux (climat, CO₂). Les actions humaines directes, principalement le pastoralisme et la sylviculture, mais aussi les modifications liées au vieillissement des arbres ou à la maturation des écosystèmes, et d'éventuels biais méthodologiques non encore décelés pourraient aussi expliquer certaines de nos observations. Quelques perspectives de recherches issues de ces résultats sont données.

MOTS CLÉS : Sol - Végétation - Forêt - Productivité - Efficience d'utilisation de l'eau - Dynamique - Montagne.

INTRODUCTION

L'homme a profondément modifié son environnement, en particulier forestier, dès l'époque néolithique. Les changements d'usage et d'occupation des milieux naturels ont

accompagné les progrès techniques et les évolutions sociales. Depuis la révolution industrielle du XIX^e siècle, l'impact humain sur l'environnement terrestre a pris une ampleur inégalée jusqu'alors, en provoquant des modifications significatives de l'environnement physique et chi-



mique de la biosphère terrestre. Il est rapidement apparu que de nombreuses informations nous manquaient sur l'impact réel de ces changements environnementaux sur l'état et le fonctionnement des écosystèmes.

Les études expérimentales réalisées au cours du XX^e siècle ont apporté de très nombreuses informations sur les mécanismes de base qui régissent la réaction des êtres vivants aux changements environnementaux. Malheureusement, les résultats de ces études en milieux contrôlés ne peuvent pas être directement extrapolés aux milieux naturels. Ces expériences ne sont le plus souvent réalisées que sur de jeunes plants, pendant de très courtes périodes de temps (quelques années au maximum) en comparaison avec la durée de vie des peuplements forestiers. De plus, on ne peut contrôler lors de ces expériences qu'un très faible nombre de paramètres, alors qu'en milieu naturel, de très nombreux facteurs interagissent. Notre connaissance de la réaction réelle des peuplements naturels est donc très faible. Les études *in situ* du fonctionnement des peuplements adultes n'ont démarré que très récemment, et ne peuvent porter que sur un nombre limité de cas. La voie de la modélisation permet, mais là aussi de façon encore très simplifiée, d'approcher le fonctionnement de ces systèmes naturels complexes. Il apparaît donc nécessaire de développer une approche de type diachronique, basée sur le suivi permanent de placettes forestières, ou sur l'utilisation de paléoindicateurs ayant une haute résolution spatiale et

temporelle, pour caractériser les changements des écosystèmes forestiers au cours des dernières décennies. Cette approche, à la jonction entre paléoécologie et étude du fonctionnement actuel, est nécessaire à la validation des résultats expérimentaux ou de modélisation, et peut permettre la mise en évidence de nouveaux mécanismes de changement des écosystèmes forestiers. Elle n'a été que peu développée jusqu'à maintenant à cause de la rareté et du manque de fiabilité des données anciennes disponibles, mais surtout parce que l'idée même que les écosystèmes forestiers aient pu évoluer significativement en un laps de temps très court sous l'effet de changements environnementaux est relativement neuve.

Le domaine montagnard présente naturellement un terrain particulièrement propice à l'étude des effets des changements environnementaux : gradients de variation extrêmement rapides pour de nom-

breux facteurs, qui offrent donc un fort potentiel de détection précoce des variations environnementales, même faibles ; présence d'objets biologiques à leur limite de répartition et donc, là encore, possédant une capacité de réponse accrue aux modifications environnementales. LANDMANN & BONNEAU (1995) et GUISAN *et al.* (1995) analysent l'impact des changements régionaux (pollution atmosphérique) et globaux (CO₂, climat) sur les montagnes françaises. Les efforts de recherche ont surtout porté jusqu'alors sur l'étude et la modélisation du fonctionnement actuel des écosystèmes forestiers ou les reconstructions paléoécologiques de leur évolution à l'échelle de l'Holocène.

À la suite de ces travaux, nous présentons ici une synthèse de nos études sur les changements intervenus dans les forêts de montagne au cours des dernières décennies ou du siècle écoulé, par des approches de type diachronique : rééchantillonnage des sols, de la végétation et études dendrochronologiques. On présentera tout d'abord brièvement les échantillons sur lesquels ont porté nos études (FIG. 1) et les problèmes méthodologiques posés par chacune des approches employées. On donnera ensuite les principaux résultats obtenus. On en discutera enfin l'interprétation, en insistant sur certaines pistes de recherches ouvertes par ces résultats.

MÉTHODES D'ÉTUDE DES CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX EN FORET

CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ DES ARBRES

Différentes méthodes existent pour étudier les modifications de productivité des arbres à long terme, selon l'échelle adoptée. À l'échelle du peuplement, seules les études de générations successives de peuplements dans des placettes permanentes, traitées de la même façon, sont utilisables. À l'échelle régionale, la dendrochronologie ou les comparaisons d'inventaires forestiers (KAUPPI *et al.*, 1992) permettent d'apporter des éléments de réponse. Enfin, à l'échelle globale, l'étude des flux entre biosphère et atmosphère par l'intermédiaire du suivi à long terme de la composition de l'air (en isotopes en particulier) peut aussi apporter quelques éléments d'information. Nous ne disposons en France d'aucune placette de suivi à long terme de la productivité forestière ayant déjà porté plusieurs générations d'arbres, contrairement à nos voisins allemands (KENK *et al.*, 1989). Les seules voies d'exploration possibles pour les montagnes françaises sont donc les comparaisons d'inventaires forestiers et la dendrochronologie. Les cernes de croissance fournissent en effet un enregistrement à long terme de la productivité des arbres. Les méthodes d'échantillonnage et d'analyse que nous avons employées sont expliquées en détail par BECKER *et al.* (1995). La principale caractéristique de notre approche est la réalisation d'un échantillonnage de plusieurs centaines d'arbres de toutes classes d'âge, afin de pouvoir séparer les effets des changements environnementaux de ceux du vieillissement naturel des arbres sur leur croissance radiale.

CHANGEMENTS D'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU DES ARBRES

Le contenu relatif du bois en carbone 13 et carbone 12 permet de reconstituer l'évolution à long terme de l'efficacité intrinsèque pour l'eau, qui est une composante de l'efficacité d'utilisation de l'eau des arbres, c'est-à-dire du rapport entre carbone fixé par la plante et eau consommée. Ce paramètre joue un rôle fonctionnel important dans le bilan hydrique et carboné des écosystèmes forestiers. L'approche théorique sous-jacente est décrite par DUPOUEY *et al.* (1995). Nous l'avons appliquée à l'étude de l'évolution, au cours du siècle écoulé, de l'efficacité intrinsèque pour l'eau du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. On trouvera une description précise de l'échantillonnage réalisé dans BERT (1993).

ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE SOLS

Les études diachroniques d'évolution des sols se heurtent à la quasi absence de points d'observations anciens précisément localisés. Les travaux démarrés dans le cadre du

programme DEFORPA (BONNEAU & LANDMANN, 1992) ou antérieurement offrent maintenant un recul suffisant pour permettre l'étude des tendances à long terme dans la fertilité et la chimie des sols. Nous présentons ici une synthèse des résultats de trois études de rééchantillonnage concernant le massif vosgien. La première avait été mise en place en 1970 afin de caractériser la variabilité stationnelle globale (sols, végétation et productivité) des hêtraies du Nord-Est de la France (THIMONIER, 1994). La seconde concerne une expérience de fertilisation des sapinières vosgiennes mise en place en 1970 (voir BECKER *et al.*, 1992, pour une description du dispositif). La troisième correspond aux sols échantillonnés en vue de la réalisation de la carte des sols de Saint-Dié en 1970 (LEFÈVRE, 1997).

ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE VÉGÉTATION HERBACÉE

Des dizaines de milliers de relevés de végétation ont été effectuées dans les montagnes françaises depuis le début de ce siècle, grâce aux travaux des phytosociologues. Bien qu'en faible proportion, certains de ces relevés ont été localisés avec précision et sont donc utilisables pour le suivi de la dynamique de la végétation herbacée à l'échelle du peuplement (SOLICHON, 1993). Pour les montagnes françaises, nous avons réalisé trois études de rééchantillonnage de la végétation. L'une, menée dans l'ensemble des hêtraies du Nord-est de la France, inclut 5 placettes se situant dans les montagnes vosgiennes (THIMONIER, 1994). La seconde a été réalisée dans une expérience de fertilisation d'une sapinière vosgienne, où l'évolution de 25 placeaux témoins a pu être comparée à celle des placeaux fertilisés, à vingt ans d'intervalle (BECKER *et al.*, 1992). La dernière s'est basée sur la relocalisation dans le Briançonnais de 73 placettes dans les étages montagnard et subalpin.

PRINCIPAUX RÉSULTATS ACQUIS AU COURS DES 10 DERNIÈRES ANNÉES

ÉVOLUTION DES SOLS

On observe deux tendances dans les analyses des sols vosgiens à 20 ans d'intervalle. D'une part, une désaturation forte et très significative des horizons superficiels du sol (TAB. I). Cette désaturation apparaît clairement proportionnelle au taux de saturation initial (FIG. 2). La vitesse relative de désaturation est identique pour les sols sous peuplements résineux ou feuillus, même si la valeur absolue de la désaturation sous feuillus (-6 %) est plus importante que sous résineux (-2 %). Cette baisse du taux de saturation est la conséquence de deux phénomènes : d'une part, une augmentation de la capacité d'échange cationique de la quasi-totalité des sols étudiés, d'autre part, une baisse de la teneur en cations échangeables, principalement calcium, mais

TABLEAU I.— Modifications des propriétés chimiques observées entre 1970 et 1990 dans 29 horizons de surface de sols vosgiens. Valeurs initiales et variation au cours des 20 dernières années (hypothèse nulle de stabilité des valeurs rejetée avec un risque de première espèce de 1 % : ***, 1 % : **, 5 % : * ou non rejetée : ns).

Changes of chemical characteristics in the top layer of 29 soils from the Vosges mountains between 1970 and 1990: initial value and magnitude of change.

	FEUILLUS (12 placettes)		RÉSINEUX (17 placettes)	
	valeur initiale (1970)	valeur modifiée (1990-1970)	valeur initiale (1970)	valeur modifiée (1990-1970)
Azote (g/100 g)	0.39	+0.06ns	0.35	+0.12**
Carbone (g/100 g)	7.1	-0.2ns	6.6	+2.1**
C/N	17.9	-1.8*	20.8	-1.7ns
Calcium (meq/100 g)	1.48	-0.8*	0.65	-0.2*
Magnésium (meq/100 g)	0.38	-0.12**	0.23	-0.04ns
Taux de saturation	14.0	-5.7***	6.8	-2.1***

aussi magnésium. On observe ainsi en moyenne dans les hêtraies acides du Nord-Est de la France des pertes de l'ordre de 1 kg/ha/an de calcium et de 2 à 3 kg/ha/an de magnésium. Cette baisse du taux de saturation s'accompagne d'une baisse de pH, de 0.5, dans les hêtraies de montagne. Sous résineux, le pH ne varie pas significativement.

L'autre résultat marquant est la baisse très significative du rapport C/N (TAB. I), sans augmentation du taux de carbone dans les peuplements de feuillus. Dans les peuplements de résineux, la baisse du C/N n'est pas significative. De plus, les très fortes augmentations des taux de carbone et d'azote qui y sont observées suggèrent un problème de fiabilité du rééchantillonnage dans ces peuplements.

Dans les horizons minéraux sous-jacents, on retrouve les mêmes tendances : désaturation et diminution du rapport C/N. Mais la variabilité des évolutions entre sites est beaucoup plus forte que dans le cas des horizons organominéraux.

CHANGEMENTS DE VÉGÉTATION

Les relevés refaits dans les Vosges montrent une forte progression, au cours des 20 dernières années, de la fréquence de présence et du recouvrement de nombreuses espèces. Ce sont principalement des espèces à caractère neutro- ou nitrophile (*Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus*) ou des espèces de coupes et milieux ouverts (*Sorbus aucuparia*, *Solidago virgaurea*, *Digitalis purpurea*, *Galeopsis tetrahit*), mais aussi des espèces à tendance acidophile (*Polytrichum formosum*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula luzuloides*, *Dryopteris carthusiana*). Deux espèces caracté-

ristiques du mull régressent dans les hêtraies (*Lamiastrum galeobdolon*, *Galium odoratum*). En sapinière, la myrtille (*Vaccinium myrtillus*), acidophile stricte, est une des rares espèces à ne pas progresser. Par rapport à la situation initiale, on observe globalement une acidification dans les hêtraies et une eutrophisation dans la sapinière. La modification de la flore observée en sapinière est, en terme de changements de fréquence de présence des espèces, comparable à celle observée après un amendement calcaire modéré. Le nombre d'espèces observées par relevé (diversité α) augmente sensiblement (de 24 à 30 espèces par relevé en moyenne dans les hêtraies). Ces changements modifient la physionomie du sous-bois. On trouvera une description détaillée de ces résultats dans THIMONIER (1994) et BECKER *et al.* (1992).

Dans les Alpes du Sud, le calcul de l'altitude moyenne à laquelle on rencontre une espèce donnée à chaque date (moyenne des altitudes de tous les relevés dans lesquelles l'espèce est présente) montre une très nette progression en altitude de la majorité des espèces : 159 espèces progressent en altitude, alors que 99 espèces voient leur altitude moyenne baisser (TAB. II). Parmi ces dernières espèces dont l'altitude moyenne régresse, une large proportion (60 %) montre un déplacement significatif de leur aire locale de répartition vers les versants plus froids. Le déplacement altitudinal moyen, calculé sur l'ensemble des 316 espèces observées, est une progression, statistiquement très significative, de +16 mètres en 22 ans.

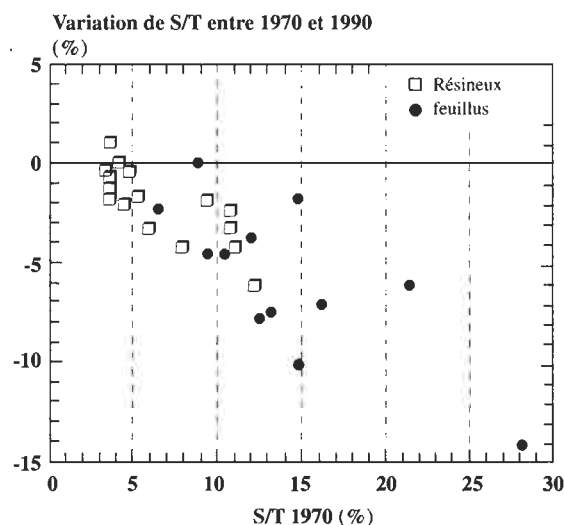


FIG. 2.— Évolution du taux de saturation des sols de 29 pédons sous feuillus (principalement hêtre) ou résineux (principalement sapin) dans les Vosges entre 1970 et 1990, en fonction de la valeur initiale.

*Changes of base saturation in the upper layer of 29 soils in the Vosges mountains, under broadleaves (mainly *Fagus sylvatica*) or conifers (mainly *Abies alba*) between 1970 and 1990, in relationship with the initial 1970 value.*

TABLEAU II.— Nombre d'espèces végétales de 73 sites des forêts du Briançonnais présentant une montée, une descente, ou des déplacements de versant au cours des 22 dernières années.

Number of plant species displaying an upward, downward, northward or southward shift in 73 plots of the Briançonnais region (Alps) during the last 22 years.

	Déplacement vers l'exposition Sud	Stabilité	Déplacement vers l'exposition Nord	Total
Déplacement vers le haut	78	7	74	159
Stabilité	1	57	0	58
Déplacement vers le bas	36	3	60	99
Total	115	67	134	316

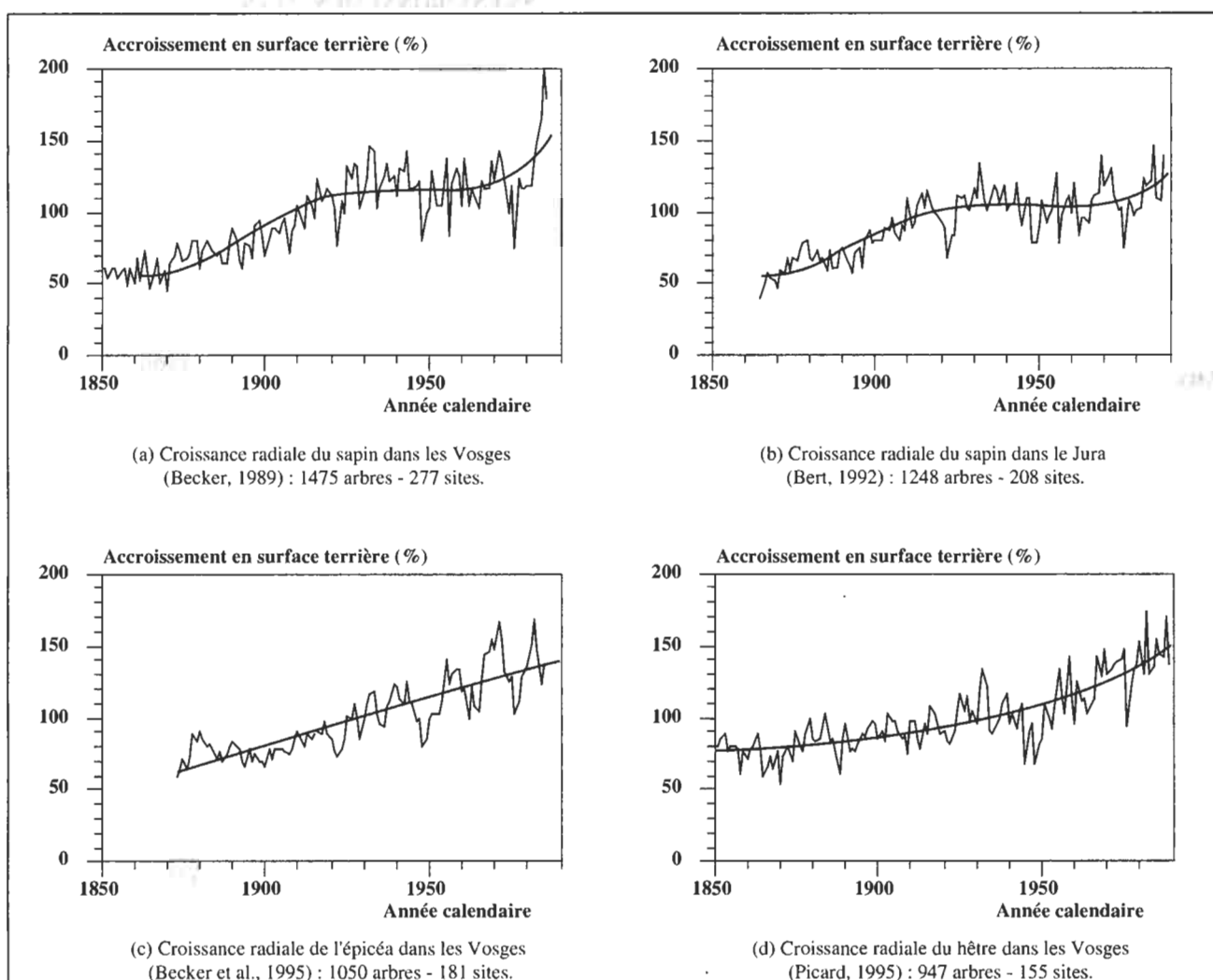
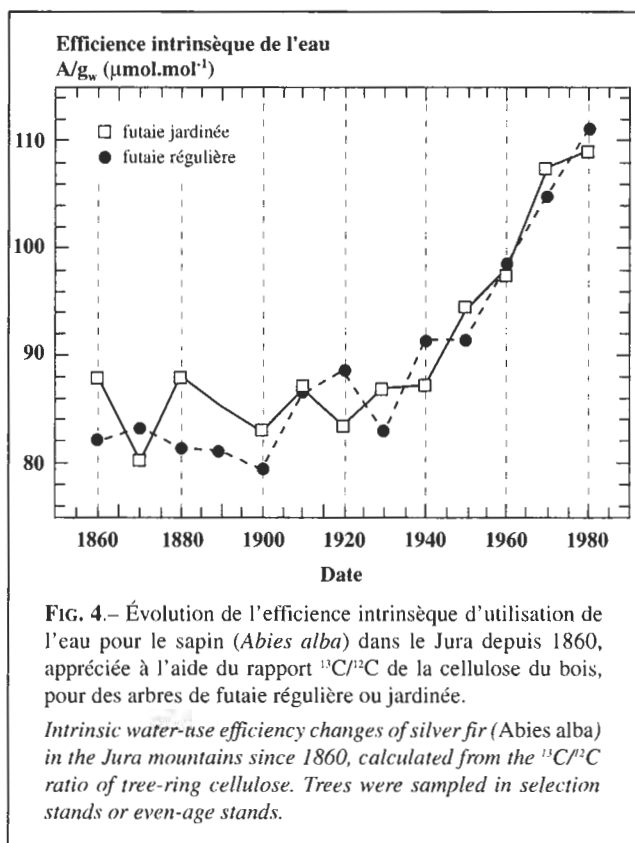


Fig. 3.— Évolution de la croissance radiale individuelle des arbres dans 2 régions de montagnes françaises depuis un siècle, pour 3 espèces différentes (*Abies alba* dans les Vosges et le Jura, *Fagus sylvatica* dans les Vosges, et *Picea abies* dans les Vosges).

Tree radial growth changes in two mountain regions of France since the last century, for three different species (*Abies alba* in the Vosges -1475 trees- and in the Jura -1248 trees-, *Fagus sylvatica* in the Vosges -947 trees-, *Picea abies* in the Vosges -1050 trees-).



MODIFICATIONS DE LA CROISSANCE DES ARBRES

Les outils dendrochronologiques ont permis de mettre en évidence une forte augmentation de la croissance radiale individuelle des arbres, à âge fixé, quelle que soit la région ou l'espèce étudiée (BECKER, 1989; BERT, 1993). Ces augmentations sont souvent très fortes : +90 % pour le hêtre dans les Vosges (PICARD, 1995), +120 % pour le pin à crochets dans les Pyrénées, +130 % pour l'épicéa dans les Vosges, +150 % pour le sapin dans le Jura, et +160 % pour le sapin dans les Vosges (FIG. 3). On les observe dans les forêts anciennement gérées et exploitées de l'étage montagnard des Vosges ou du Jura, en peuplements de futaies régulières ou de futaies jardinées, mais aussi pour des arbres poussant isolément, à la limite supérieure de la forêt pyrénéenne, en l'absence de toute exploitation forestière. On trouvera une synthèse détaillée de ces résultats dans BADEAU *et al.* (1996).

ÉVOLUTION DE L'EFFICACIT E INTRINSEQUE D'UTILISATION DE L'EAU POUR LE SAPIN DANS LE JURA

On observe une augmentation de 30 % de l'efficacit e intrinsèque d'utilisation de l'eau pour le sapin dans le Jura depuis 1860, à âge constant (FIG. 4), calculée à partir de l'évolution du rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de la cellulose du bois. Ce changement s'observe aussi bien en futaie régulière qu'en

futaie jardinée. Il est le résultat d'une baisse du rapport des concentrations interne et externe en CO_2 calculé sur le siècle écoulé (BERT *et al.*, 1997).

DISCUSSION : CAUSES POSSIBLES DES CHANGEMENTS OBSERVÉS

On peut regrouper les causes possibles des changements observés en trois grandes catégories : les causes "internes", liées à la dynamique "normale" des écosystèmes forestiers, les causes "externes", liées à des changements de l'environnement forestier depuis un siècle, et les biais liés aux méthodes employées.

CAUSES ENVIRONNEMENTALES

Les modifications environnementales pouvant expliquer les évolutions précédentes sont :

- les dépôts atmosphériques, acides ou fertilisants ;
- les changements du taux de CO_2 atmosphérique ;
- les changements climatiques ;
- les changements de mode d'utilisation de la forêt par l'homme.

Les dépôts atmosphériques azotés ont très fortement augmenté en Europe depuis un siècle (voir ERISMAN & DRAAIJERS, 1995, et ULRICH & WILLIOT, 1993, pour une synthèse). Cette tendance s'est accélérée après la seconde guerre mondiale. Les Vosges et, dans une moindre mesure, le Jura font partie des zones européennes où les dépôts atteignent des niveaux significatifs (de l'ordre de 10 à 20 kg/ha/an d'azote). Les autres systèmes montagnards français ne sont que peu touchés par ces dépôts, si ce n'est localement. Ainsi, on mesure un dépôt total annuel, dans des pluviomètres hors couvert constamment ouverts, de moins de 5 kg/ha/an d'azote dans les Pyrénées et les Hautes-Alpes, d'environ 7 kg/ha/an dans l'Isère, et qui atteint 10 kg/ha/an dans les Alpes du Nord (ULRICH *et al.*, 1995). Nos résultats montrent que la végétation et les sols vosgiens enregistrent probablement ces modifications. Les dépôts acides soufrés sont en forte régression pendant la période étudiée sur l'Europe de l'Ouest (1970-1990), mais les dépôts cationiques capables de neutraliser ces apports acides aussi (HEDIN *et al.*, 1994). La désaturation des sols et l'accroissement de la fréquence des espèces acidoclines ou acidophiles observés dans les Vosges pourraient donc être liés à un bilan positif actuel des apports de protons, ou à un effet de dépôts acides plus importants mais plus anciens. Le mode de dispersion, souvent peu efficace, des espèces végétales forestières pourrait expliquer ce dernier effet retard.

L'augmentation de la productivité pourrait être aussi liée à ces apports d'azote fertilisants. Pourtant, son observa-

tion dans les Pyrénées, ou les niveaux de dépôts sont très faibles (ULRICH *et al.*, 1995), permet de conclure que l'azote ne peut être le seul facteur responsable de l'augmentation de la productivité. Le doublement du taux de CO₂ atmosphérique actuel (de 350 à 700 ppm) provoque, en milieu contrôlé, des augmentations de biomasse de l'ordre de 40 % en moyenne pour les résineux (CEULEMANS & MOUSSEAU, 1994). On connaît beaucoup moins bien quelle a pu être la conséquence du passage de 270 à 350 ppm intervenue au cours du siècle écoulé. On peut cependant penser qu'elle est en partie responsable des augmentations observées. Cette hypothèse est renforcée par l'observation de l'augmentation d'efficacité d'utilisation de l'eau pour les sapins du Jura. Les observations en milieu contrôlé de l'effet d'une augmentation du taux de CO₂ ont en effet montré, de façon très générale et constante, une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Nous confirmons pour la première fois, en milieu naturel montagnard, un tel changement à long terme de l'efficacité d'utilisation de l'eau.

L'augmentation de température rapportée pour la plupart des longues séries météorologiques des montagnes d'Europe de l'Ouest (voir par exemple BÜCHER & DESSENS, 1991) peut bien sûr favoriser aussi la croissance, puisque les températures agissent directement sur la photosynthèse, le fonctionnement cambial, et indirectement sur la longueur de la saison de végétation. Ces augmentations de température à long terme pourraient aussi intervenir dans les changements de végétation que nous avons observés dans les forêts du Briançonnais. De tels déplacements ont aussi été observés dans les étages supra-forestiers de Suisse (HOFER, 1992) et d'Autriche (GRABHERR *et al.*, 1994). Toutefois, ces tendances climatiques globales ne sont pas toujours retrouvées au niveau des stations météorologiques locales. Si l'on observe bien une augmentation de la température annuelle moyenne au Pic du Midi de Bigorre (BÜCHER & DESSENS, 1991), à Besançon, Bâle et Strasbourg (BERT, 1992), ce n'est pas le cas à Briançon.

À côté de ces facteurs non directement contrôlés par l'homme, les rôles de la sylviculture et du pastoralisme sont certainement importants, mais difficiles à quantifier avec exactitude. Au cours du siècle écoulé, les forestiers rapportent divers changements d'intensité de la sylviculture des forêts de montagne, en fonction de la desserte et des moyens financiers disponibles, sur l'ampleur et la réalité desquels il n'est pas possible de se prononcer. Ce n'est que très récemment, au cours des dernières décennies, que des modifications allant dans le sens d'une gestion plus dynamique des peuplements sont documentées (coupes plus fréquentes visant à obtenir des peuplements de plus faible densité, choix plus raisonné et précis des provenances de graines employées lors des reboisements). Ces actions peuvent augmenter la productivité des peuplements, et modifier leur environnement (fertilité, climat lumineux...). Le pastoralisme, par contre, a clairement évolué depuis le

siècle dernier, dans les Alpes et les Pyrénées. Son évolution pourrait donc jouer un rôle dans les changements observés dans le Briançonnais. Nous avons cependant évité, au cours de cette étude, les forêts ayant justement subi le plus de variations, à savoir les mélézeins (SOLICHON, 1993). Dans les Pyrénées, la pression de pâturage a fortement diminué dans la zone que nous avons étudiée. Nous ne savons pas cependant si cette diminution joue un rôle positif ou négatif sur la croissance radiale des arbres à la limite supérieure de la forêt.

FACTEURS INTERNES D'ÉVOLUTION DES PEUPELEMENTS

Le vieillissement des arbres modifie profondément leur fonctionnement physiologique. Leur productivité évolue et ils explorent des strates différentes de l'écosystème au cours de leur vie. Les recyclages de matière (azote, cations basiques, mais aussi carbone) tant internes à l'arbre (translocation) qu'externes (chute de litière et branches, exsudats foliaires ou racinaires) provoquent une redistribution des éléments. Ces facteurs de variation ont des effets qui peuvent se confondre avec ceux liés aux changements externes, et expliquent la nécessité d'échantillonner toutes les gammes d'âge lorsque l'on étudie les changements à long terme du fonctionnement des arbres.

Si les effets liés au vieillissement des arbres ont en effet été éliminés des études dendrochronologiques par un échantillonnage approprié, il n'en est pas de même pour les études de changements de végétation herbacée ou de contenu chimique des sols. En effet, au cours de l'évolution d'un peuplement forestier à partir de sa naissance (plantation, régénération naturelle succédant à une série de coupes ou à une perturbation naturelle destructrice...), des changements continus interviennent. La perturbation initiale provoque une modification du microclimat, et, le plus souvent, une minéralisation importante de la matière organique. Ce stock de matière organique peut ensuite se reconstituer lentement par accumulation. De même, la reconstitution ultérieure de l'indice foliaire provoque une diminution de la lumière au sol et donc, affecte aussi les processus de décomposition de la matière organique. Ces modifications, qui interviennent même en dehors de tout changement de l'environnement global, peuvent en partie expliquer certaines des évolutions que nous avons observées.

On observe, en parallèle avec la croissance, une acidification liée au prélèvement de cations dans la biomasse, qui peut être d'ampleur comparable à celle provoquée par les dépôts atmosphériques acides (TAMM & HALLBÄCKEN, 1985). Ainsi, l'immobilisation annuelle courante mesurée dans les troncs et branches de hêtre du Solling, en Allemagne, varie suivant les âges de 7,7 kg/ha/an à 29,3 kg/ha/an pour le calcium et de 0,9 à 1,9 kg/ha/an pour le magnésium (COLE & RAPP, 1981). Ces valeurs sont de l'ordre

de grandeur des pertes que nous avons observées dans les sols des hêtraies du Nord-Est de la France. Nous ne disposons pas pour nos sites de bilans précis, prenant en compte l'immobilisation dans la biomasse, les apports par l'altération du sol et les dépôts atmosphériques, qui seuls permettraient de juger si les pertes actuellement observées sur le complexe absorbant mettent en cause, à terme, la pérennité du stock d'éléments minéraux de ces écosystèmes.

BIAIS LIÉS AUX MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE

Nous ne citerons que quelques-uns des nombreux biais qui peuvent apparaître au cours de ces études. Lors des rééchantillonnages de sols, il faut non seulement relocaliser avec précision les sites d'étude, mais aussi les profondeurs de prélèvement, ce qui est plus délicat. Dans les sols à humus épais, un faible déplacement de la profondeur de prélèvement dans les horizons de surface peut induire de fortes variations des caractéristiques chimiques analysées. On peut ainsi expliquer la très forte variation des taux de carbone et d'azote observée dans les peuplements résineux des Vosges (mais non la variation du C/N). Il faut aussi s'assurer de la constance des méthodes analytiques employées. Par ailleurs, les relevés de végétation sont entachés d'un effet auteur connu de longue date (LEPS & HADINCOVA, 1992).

Avec l'outil dendrochronologique, le principal biais est lié à l'hypothèse que les vieux arbres aujourd'hui vivants nous offrent un échantillonnage adéquat des jeunes peuplements qui existaient il y a plusieurs dizaines d'années. Si cette hypothèse est sans doute valable lorsqu'on ne remonte pas trop loin dans le temps, elle devient inapplicable sur de très longues périodes de temps. Le domaine temporel exact de validité de cette hypothèse est aujourd'hui inconnu.

CONCLUSION : QUELQUES PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Il faut noter que si l'approche diachronique de l'évolution des sols et de la végétation s'est principalement basée jusqu'à maintenant sur le rééchantillonnage de points parfaitement localisés, il reste un énorme potentiel de recherche en rééchantillonnant des régions entières. Cette dernière approche a deux avantages : d'une part, elle ne nécessite pas de retrouver exactement les points anciens ; d'autre part, puisque le but devient l'évaluation de tendances régionales, il n'est plus nécessaire d'avoir une grande précision de mesure, à chaque placette, du phénomène étudié. Par contre, il faut pouvoir disposer d'un grand nombre de points. Cette approche fournira certainement des résultats intéressants dans les années à venir, car il existe plusieurs petites régions naturelles en France où nous disposons de nombreuses données anciennes, mais non précisément localisées.

Il apparaît fondamental, dans ce type d'études, de séparer les effets de maturation interne des écosystèmes forestiers (vieillesse des arbres, âge du peuplement depuis la dernière coupe, âge post-glaciaire...) des effets dus à des changements environnementaux. Or, nous ne connaissons encore que peu de chose sur ces effets de maturation. Au niveau de l'arbre, les différences entre fonctionnement des jeunes plants et des arbres adultes sont encore très peu connues. Au niveau de l'écosystème, les effets à long terme des perturbations naturelles ou anthropiques qui viennent régulièrement réinitialiser le système sont aussi très mal connus : vitesse d'évolution du stock organique, acidification liée au prélèvement par les arbres, évolution de l'indice foliaire et donc de la lumière au sol...

Un autre écueil rencontré lors de l'interprétation des études en milieu naturel est la multiplicité des facteurs potentiellement responsables des changements constatés. On en observe le résultat combiné, sans grande possibilité de séparer leurs effets respectifs. Une voie de recherche possible serait l'échantillonnage sélectif de zones où l'influence de certains facteurs pourrait être écartée. Certaines régions boréales ou tropicales offrent de telles possibilités, avec des pressions anthropiques directes (sylviculture, pâturage) ou indirectes (pollutions diverses) limitées ou nulles.

Enfin, on notera que des progrès importants ont été permis au cours des dernières années par la maîtrise de nouveaux bio-indicateurs des variations environnementales, tels les variations isotopiques du contenu du bois (isotopes du carbone bien sûr, mais il reste à exploiter les possibilités offertes par les isotopes de l'azote ou de l'oxygène). À ce titre, la dendrochimie au sens large (LÉVY *et al.*, 1996), ainsi que les analyses chimiques multi-élémentaires devraient apporter de nouveaux outils. L'analyse chimique foliaire pourrait aussi permettre d'apprécier les changements à long terme de la nutrition des arbres de montagne, comme le suggèrent les résultats déjà obtenus dans quelques rares forêts d'Europe (voir par exemple LANDMANN *et al.*, 1997). Concernant la productivité des forêts, aucune étude portant directement sur l'évolution des biomasses (c'est-à-dire prenant en compte l'évolution de la densité et du volume du bois, où, plus délicat encore, celle de la biomasse souterraine) n'a été encore menée. Concernant les conséquences à long terme des actions humaines, l'exploitation historique des archives en vue d'interprétations écologiques reste à développer (cadastres, écrits historiques, iconographies diverses).

Nous avons commencé il y a à peine quelques années à enregistrer les archives de notre environnement, grâce à des programmes tels que RENECOFOR (ONF, 1996). Il nous reste encore beaucoup de travail afin de reconstituer le passé des écosystèmes forestiers, même le plus récent.

REMERCIEMENTS

Les travaux présentés ici n'auraient pu être réalisés sans la mise en place des dispositifs d'origine, assurée par MM. Maurice BONNEAU, François LE TACON, Michel GURY et Jean TIMBAL que nous remercions d'avoir mis à notre disposition les données correspondantes. Erwin ULRICH nous a fourni les résultats de l'étude de l'épicéa dans les Vosges et nous l'en remercions. Ces travaux ont bénéficié de l'appui de plusieurs équipes de techniciens, que nous remercions tous ici. Enfin, de nombreux financeurs sont intervenus à divers stades : Union Européenne, Programme DEFORPA, Ministère de l'Agriculture, INRA, ONF, Région Lorraine. Qu'ils en soient remerciés, ainsi que les deux relecteurs anonymes de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- BADEAU, V., BECKER, M., BERT, G.D., DUPOUEY, J.L., LEBOURGEOIS, F. & PICARD, J.-F., 1996.— Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. In : SPIECKER, H., MIELIKAINEN, K., KÖHL, M. & SKOVGAARD, J.P. (eds.), *Growth trends in European forests*, Springer-Verlag, Berlin : 167-181.
- BECKER, M., BONNEAU, M. & LE TACON, F., 1992.— Long-term vegetation changes in an *Abies alba* forest : natural development compared with response of fertilization. *J. Veget. Sci.*, 3 : 467-474.
- BECKER, M., 1989.— The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Can. J. For. Res.*, 19 : 1110-1117.
- BECKER, M., BERT, G.D., BOUCHON, J., DUPOUEY, J.L., PICARD, J.F. & ULRICH, E., 1995.— Long-term changes in forest productivity : the dendroecological approach. In : LANDMANN, G. & BONNEAU, M. (eds.), *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*, Springer Verlag : 143-153.
- BERT, G.D., 1992.— Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Nancy I : 200 p. + ann.
- BERT, G.D., 1993.— Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains : an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecologica*, 14 : 229-246.
- BERT, G.D., LEAVITT, S. & DUPOUEY, J.L., 1997.— Variations of wood $\delta^{13}C$ and water-use efficiency of *Abies alba* (Mill.) during the last century. *Ecology*, 78 : 1588-1596.
- BONNEAU, M. & LANDMANN, G., 1992.— *Pollution atmosphérique et dépérissement des forêts dans les montagnes françaises. Programme DEFORPA. Rapport 1992.* Ministère de l'Environnement : 365 p.
- BÜCHER, A. & DESSENS, J., 1991.— Secular trend of surface temperature at an elevated observatory in the Pyrénées. *J. of Climate*, 4 : 859-868.
- CEULEMANS, R. & MOUSSEAU, M., 1994.— Tansley review n° 71 : Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytol.*, 127 : 425-446.
- COLE, D.W. & RAPP, M., 1981.— Elemental cycling in forest ecosystems. In : REICHLER, D.E. (ed.), *Dynamic properties of forest ecosystems*, Cambridge University Press, Cambridge : 341-409.
- DUPOUEY, J.L., BERT, G.D., LEAVITT, S.W. & BECKER, M., 1995.— Utilisation des isotopes stables du carbone dans les cernes du bois comme bio-indicateurs des variations environnementales. In : MAILLARD, P. & BONHOMME, R. (eds.), *Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes*, INRA, Paris : 103-113.
- ERISMAN, J.W. & DRAAIJERS, G.P.J., 1995.— *Atmospheric deposition in relation to acidification and eutrophication*, Elsevier, Amsterdam : 405 p.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H., 1994.— Climate effects on mountain plants, *Nature*, 369 : 448.
- GUISAN, A., HOLTEN, J.I., SPICHTER, R. & TESSIER, L., 1995.— *Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains*, Conservatoire et Jardins botaniques de Genève, Genève : 193 p.
- HEDIN, L.O., GRANAT, L., LIKENS, G.E., BUISSAND, T.A., GALLOWAY, J.N., BUTLER, T.J. & RODHE, H., 1994.— Steep declines in atmospheric base cations in regions of Europe and North America, *Nature*, 367 : 351-354.
- HOFER, H.R., 1992.— Veränderungen in der Vegetation von 14 Gipfeln des Berninagebietes zwischen 1905 und 1985. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 58 : 39-54.
- KAUPPI, P., MIELIKAINEN, K. & KUUELA, K., 1992.— Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. *Science*, 256 : 70-74.
- KENK, G., ROMMEL, W.D. & SPIECKER, H., 1989.— Weitere Ergebnisse zum aktuellen und früheren Wachstumsverhalten von Fichten. *KfK-PEF*, 50 : 117-126.
- LANDMANN, G. & BONNEAU, M., (eds.) 1995.— *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*. Springer-Verlag, Berlin : 461 p.
- LANDMANN, G., HUNTER, I.R. & HENDERSHOT, W., 1997.— Temporal and spatial development of magnesium deficiency in forest stands in Europe, North America and New Zealand. In : HÜTTL, R.F. & SCHAAF, W. (eds.), *Magnesium deficiency in forest ecosystems*, Kluwer Academic Publishers : 23-64.
- LEFÈVRE, Y., 1997.— Essai de mise en évidence d'une évolution récente du pH et de la teneur en cations "basiques" de quelques sols forestiers des Vosges (Nord-Est de la France). *Ann. Sci. For.*, 54 : 483-492.
- LEPS, J. & HADINCOVA, V., 1992.— How reliable are our vegetation analyses? *J. Veg. Sci.*, 3 : 119-124.
- LÉVY, G., BRÉCHET, C. & BECKER, M., 1996.— Element analysis of tree rings in pedunculate oak heartwood : an indicator of historical trends in the soil chemistry, related to atmospheric deposition. *Ann. Sci. For.*, 53 : 685-696.
- OFFICE NATIONAL DES FORÊTS, 1996.— *Notice de présentation du Réseau National de suivi à long terme des Écosystèmes Forestiers*, O.N.F., Département des Recherches Techniques, Fontainebleau : 38 p.
- PICARD, J.-F., 1995.— Évolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann. Sci. For.*, 52 : 11-21.
- SOLICHON, J.-M., 1993.— *Structuration et évolution des mélèzes des Alpes-Maritimes à partir de méthodes diachroniques comparatives ; régénération et dynamique spatiale.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 90 p. + ann.
- TAMM, C. & HALLBÄCKEN, L., 1985.— Changes in soil pH over a 50-yr period under different canopies in SW Sweden. In : MARTIN, H.C. (ed.), *International conference on acid precipitation*, Muskoka, Canada, Part 2., Riedel Publ. Co. : 337-341.
- THIMONIER, A., 1994.— *Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970-1990. Rôle possible des apports atmosphériques.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris XI : 178 p.
- ULRICH, E. & WILLIOT, B., 1993.— *Les dépôts atmosphériques en France de 1850 à 1990.* O.N.F., Département des Recherches Techniques, Fontainebleau : 133 p. + ann.
- ULRICH, E., LANIER, M. & SCHNEIDER, A., 1995.— *RENECOFOR. Dépôts atmosphériques et concentrations des solutions du sol. Rapport scientifique sur les années 1993 et 1994.* O.N.F., Département des Recherches Techniques, Fontainebleau : 165 p.