



HAL
open science

La mortalité des sapinières au mont Ventoux.

Hendrik Davi, Maxime Cailleret, Marie Nourtier, William Brunetto, Florence Courdier, Jouineau Arnaud, Mariotte Nicolas

► **To cite this version:**

Hendrik Davi, Maxime Cailleret, Marie Nourtier, William Brunetto, Florence Courdier, et al.. La mortalité des sapinières au mont Ventoux.. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2020, 63-64, pp.25-28. hal-03727612

HAL Id: hal-03727612

<https://hal.inrae.fr/hal-03727612>

Submitted on 2 Feb 2023

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.

4. LA MORTALITÉ DES SAPINIÈRES DU MONT VENTOUX

Hendrik Davi⁽¹⁾, Maxime Cailleret⁽¹⁾, Marie Nourtier⁽²⁾, William Brunetto⁽¹⁾, Florence Jean⁽¹⁾, Arnaud Jouineau⁽¹⁾, Nicolas Mariotte⁽¹⁾

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) INRAE - UAPV (Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse), UMR 1114 EMMAH

Beaucoup d'études indiquent une augmentation ces dernières décennies du déficit foliaire, du taux de mortalité, des risques de pullulation d'insectes ravageurs et d'incendie dans les forêts européennes. En zone méditerranéenne, pour des espèces comme le chêne vert et le pin d'Alep, le déficit foliaire s'est accentué à basse altitude, alors que le taux de mortalité a augmenté aux altitudes intermédiaires. Si les facteurs déclenchant une mortalité massive sont variés, les sécheresses apparaissent comme une des causes majeures. Deux mécanismes physiologiques principaux expliquant la mortalité en réponse à la sécheresse ont été proposés, à savoir la privation de carbone et la cavitation hydraulique (voir encadré : Les causes de la mortalité - où en est la recherche ?). Nos recherches ont contribué à démêler les causes de la mortalité à partir de l'étude des dépérissements du sapin pectiné au Ventoux.

Le dépérissement des sapinières est plus marqué au Ventoux que sur d'autres sites

Des dépérissements massifs de sapins ont eu lieu dans le sud des Alpes françaises (Cailleret *et al.*, 2013). Ces dépérissements sont dus à la succession de sécheresses, qui ont eu lieu entre 2003 et 2006 et se poursuivent encore aujourd'hui. Nous avons étudié le phénomène sur différentes parcelles localisées sur 3 sites : le mont Ventoux, et les versants en ubac des vallées de la Vésubie et de l'Issole. Les taux de mortalité et le déficit foliaire varient selon les sites, mais les parcelles sélectionnées sur le Ventoux sont celles qui sont les plus touchées. Ces différences sont cohérentes avec les différences de fertilité entre sites révélées par l'analyse des courbes hauteur – âge, mais elles ne semblent pas s'expliquer facilement par la climatologie. Il est donc probable qu'elles proviennent du sol. Enfin au sein de chaque site, le dépérissement est plus prononcé en basse altitude et sur les situations de crête.

Comparer la croissance passée des arbres morts et vivants pour comprendre les causes de la mortalité

La croissance passée a été estimée à partir de l'analyse de cernes sur des carottes prélevées sur des arbres vivants et morts. La confrontation du climat passé et de la croissance des arbres a permis de montrer que la croissance du sapin est surtout déterminée par les sécheresses estivales de l'année en cours. La croissance passée a été comparée entre individus vivants et morts au cours de la thèse de Maxime Cailleret. Les arbres les plus impactés par les sécheresses anciennes en 1976 et 1989, ont été plus vulnérables aux sécheresses récentes qui sont

clairement le facteur déclenchant du dépérissement. Au Ventoux, en comparant les niveaux de croissance passée des arbres vivants et morts, nous avons montré qu'à une même altitude les arbres morts avaient eu une croissance juvénile significativement supérieure à celle des arbres vivants (Fig. 4.1). Au moins deux raisons peuvent expliquer ce résultat *a priori* paradoxal. Les arbres à forte croissance juvénile se situaient sur des sols qui en surface étaient plus favorables et ils n'ont pas développé de systèmes racinaires pour accéder aux ressources en eau de l'épikarst (voir ci-dessous). L'autre hypothèse est que les arbres à forte croissance juvénile ont aussi développé un aubier et un houppier plus importants et donc présentent plus de respiration, ce qui déséquilibre le ratio entre photosynthèse et respiration lors des années sèches. Mais ce résultat ne se retrouve pas systématiquement sur d'autres espèces et d'autres sites. Plus généralement, nous avons montré que la baisse de croissance était un bon prédicteur du risque de mortalité.

Les effets directs de la sécheresse sur la transpiration ont pu être quantifiés par les mesures de flux de sève au cours de la thèse de Marie Nourtier. Des arrière-effets du stress hydrique ont pu être révélés, avec une baisse de la conductivité un an après la sécheresse. Ces arrière-effets peuvent être dus à une perte de conductivité dans les vaisseaux du xylème mis en place les années précédentes à cause de la cavitation dans certaines branches. Une autre hypothèse est qu'il existerait une désactivation du prélèvement racinaire en profondeur due à une surmortalité racinaire.

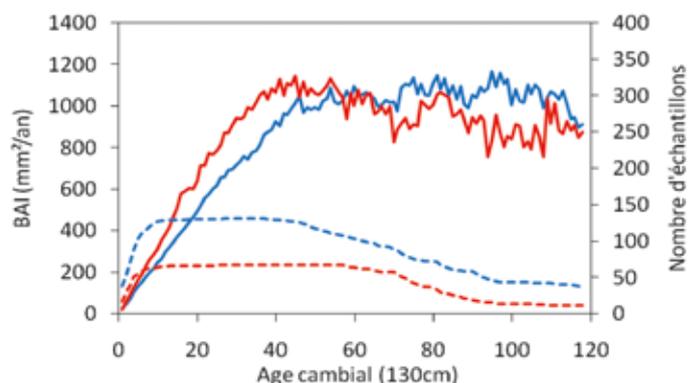


Figure 4.1. Évolution de l'accroissement de la surface terrière des arbres (BAI) avec l'âge cambial des arbres pour deux cohortes d'arbres, les morts (en rouge) et les vivants (en bleu).

En pointillé le nombre d'échantillons correspondant à chaque âge cambial.

Les causes de la mortalité : où en est la recherche ?

(Hendrik Davi)

L'objectif de cet encadré est de résumer l'état actuel des connaissances sur les processus conduisant à la mortalité des arbres. Lors d'une sécheresse, la diminution de la teneur en eau du sol augmente la tension dans le continuum d'eau entre le sol et la feuille, et peut conduire à une embolie du xylème (Tyree et Ewers, 1991) : c'est le phénomène de cavitation. La formation de trop nombreuses bulles d'air dans le tissu conducteur du bois (le xylème) peut entraîner une perte de la fonction de conduction de la sève (exactement comme si on désamorçait une pompe). Les arbres peuvent éviter la cavitation en fermant rapidement leurs stomates au cours de la sécheresse, mais cette réponse se fait au détriment de l'absorption du carbone. Pour cette raison, au cours d'une longue sécheresse, ces arbres sont confrontés à une sorte de dilemme cornélien, celui de mourir soit par embolie (mort de soif) soit par manque de carbone (mort de faim).

La marge de sécurité hydraulique, qui mesure la différence entre le potentiel hydrique minimum et le potentiel hydrique induisant de l'embolie est faible pour de nombreuses espèces et ce à travers les biomes (Choat *et al.*, 2012). Par conséquent, le risque de cavitation peut être important pour de nombreuses espèces même si les arbres peuvent récupérer des capacités de conductivité grâce à la production de nouveaux vaisseaux de xylème (Brodribb *et al.*, 2010), et à travers le renouvellement des branches.

D'autre part, l'hypothèse de la privation de carbone du fait de la fermeture stomatique est avant tout une considération théorique venant de la connaissance acquise sur le fonctionnement de l'arbre. Mais au début d'un épisode de sécheresse, les plantes arrêtent leur croissance avant la fermeture des stomates, ce qui conduit paradoxalement à une augmentation de la concentration en glucides non structuraux, c'est à dire à un stockage de réserves (Sevanto *et al.*, 2014). Si la sécheresse se prolonge, la différence entre la production primaire brute (l'absorption du carbone) et la respiration diminue, ce qui devrait conduire à une baisse des réserves (Sala *et al.*, 2010). Mais le rythme de cette diminution dépend de l'économie globale du carbone, et le seuil de réserves auquel la mort survient reste difficile à déterminer (McDowell *et al.*, 2013).

De plus, sur le long terme, les arbres peuvent s'acclimater et modifier l'allocation du carbone face à des sécheresses récurrentes : diminution de la surface foliaire, augmentation de la croissance des racines, acclimatation de la respiration (Martin-St Paul *et al.*, 2013). En outre, la présence de parasites peut induire la mort de l'arbre avant qu'il n'atteigne le seuil en dessous duquel aucune réserve ne peut plus être mobilisée (Herms et Mattson, 1992).

Pour anticiper la mortalité : mieux mesurer le stress hydrique

Les hydrosystèmes karstiques sont des milieux hétérogènes et complexes et il existe potentiellement des ressources en eau importantes au niveau de l'interface entre le sol et le sous-sol au niveau de la partie fracturée que l'on appelle l'épikarst. Au cours de la thèse de Marie Nourtier, le sous-sol du mont Ventoux a été caractérisé en utilisant la tomographie électrique (Fig. 4.2), une méthode d'imagerie qui permet de définir un milieu en termes de résistivité électrique. De façon inattendue, nous avons dénombré plus d'arbres morts sur les sols moins résistifs, c'est à dire avec moins d'éléments grossiers. Nous avons aussi montré par le biais d'analyses isotopiques que les arbres étaient capables de puiser plus de 50% de leur eau en saison sèche en profondeur, largement en dessous de la valeur de 60 cm mesurés sur les fosses pédologiques.

Des stress multiples

Si les dépérissements sont déclenchés par des sécheresses répétées, les peuplements ont des capacités de résilience qui leur permettent dans certains cas d'éviter la mort et de profiter du retour de conditions favorables. Un facteur déterminant ces possibilités de résilience est la présence ou non de facteurs aggravants de type biotique. Parmi ces facteurs biotiques, les scolytes font partie des parasites les plus importants, et c'est sur ces espèces que s'est focalisée la thèse de Marion Durand-Gillmann. Nous avons montré que les scolytes s'attaquent à des arbres présentant une croissance passée déclinante et leur présence est un des facteurs aggravant le dépérissement au Ventoux.

Modéliser et prédire la mortalité

L'ensemble des données acquises sur le fonctionnement du sapin pectiné a permis de paramétrer et de valider le modèle biophysique et écophysique CASTANEA* sur cette espèce. Il a ensuite été utilisé pour tester différentes hypothèses concernant les mécanismes impliqués dans la mortalité. Nos simulations suggèrent que, lors de sécheresses successives, l'apport net en carbone est réduit pendant plusieurs années. Cette baisse du niveau des réserves est d'autant plus forte que le sol est peu profond, ce qui est cohérent avec les patrons de dépérissement observés entre sites, mais en contradiction avec les mesures en intrasite au Ventoux. Mais lorsque le sol présente une forte réserve en eau, le diamètre et les biomasses foliaire et racinaire s'accroissent rapidement pendant la phase juvénile. Ceci peut être défavorable, car la respiration nécessaire à la maintenance des organes en place devient plus élevée. L'interaction entre croissance juvénile et eau du sol peut donc en partie expliquer les résultats obtenus précédemment. Une autre raison est l'existence de ressources hydriques dans le sous-sol (voir plus haut) dont la variabilité n'est pas encore prise en compte dans la modélisation.

Le modèle a aussi été utilisé en prospectif pour projeter la croissance et le risque de mortalité future à différentes altitudes et selon une gamme de réserves utiles. Le modèle projette d'ici 2100 (scénario A1B du GIEC) (i) une mortalité encore plus massive à basse altitude, le sapin survivant seulement lorsque les conditions pédologiques sont très favorables ; (ii) 80% de mortalité à 1350 m où il y a peu de mortalité actuellement.

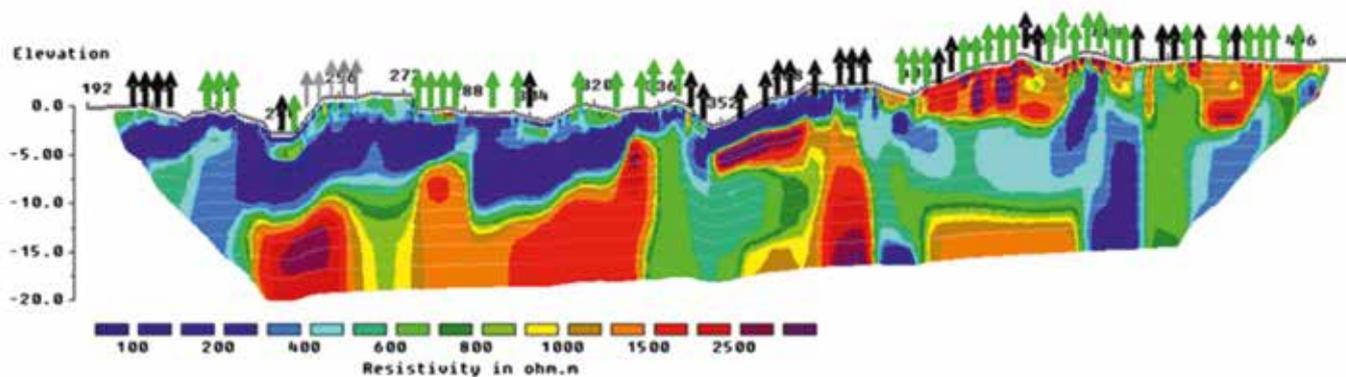


Figure 4.2. Un transect de 300 m de long présentant la résistivité électrique (en $\Omega.m^{-1}$) en 2D à différentes profondeurs (0 - 20 m)

La résistivité augmente avec la charge en éléments grossiers. L'état de santé des arbres situés sur le transect est indiqué par des flèches noires, grises et vertes correspondant respectivement aux arbres morts, en déclin et en bonne santé.



© Hendrik Davi, INRA

Sur les pentes du Mont Ventoux on peut observer les différents stades de dépérissement des arbres provoqué par le changement climatique.

Messages pour les gestionnaires

- Pour limiter les prélèvements en eau, la diminution des densités semble une mesure adaptative efficace, comme nous l'avons mentionné au chapitre 3, mais est-elle compatible avec les objectifs de production et les sapinières supportent-elles une conduite à faible densité ?
- Le retrait des arbres morts sur pied permettrait d'éviter des réservoirs de bois pour les scolytes, mais à condition que cette intervention ait lieu dans l'année d'observation de la mortalité. En effet, au-delà, l'arbre n'est globalement plus attractif ni exploitable par les scolytes qui s'attaquent aux arbres dépérissants. L'arbre mort sera colonisé par d'autres espèces consommatrices de bois mort, et qui *a priori* ne représentent aucun risque aggravant pour les arbres encore vivants même mal en point. Par ailleurs, en cas de dépérissements progressifs et ponctuels, les coûts d'extraction des arbres morts sur pied peuvent rapidement devenir rédhibitoires. Pour tenir compte à la fois des enjeux sanitaires et de l'intérêt des bois morts en termes de conservation et biodiversité, on pourrait envisager d'extraire en priorité et rapidement les arbres morts dans les zones de dépérissement massif. Dans tous les cas, nos travaux suggèrent qu'il est urgent de s'interroger sur les capacités actuelles de détecter les dépérissements induisant la présence de scolytes et sur les capacités d'intervention.

***Définition**

CASTANEA est un modèle hébergé sur la plateforme de simulation CAPSIS qui permet de simuler les flux de carbone et d'eau à l'échelle du peuplement, et de calculer la croissance et les probabilités de survie.

Pour en savoir plus...

Cailleret M., 2011. Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. Thèse de doctorat de l'Université Aix Marseille 3

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. *Annals of Forest Science* 71, 643–657

Cailleret M., Bigler C., Bugmann H., Camarero J.J., Cufar K., Davi H., Mészáros I., Minunno F., Peltoniemi M., Robert E.M.R., Suarez M.L., Tognetti R., Martínez-Vilalta J., 2016. Towards a common methodology for developing logistic tree mortality models based on ring-width data. *Ecological Applications* 26, 1827–1841. <https://doi.org/10.1890/15-1402.1>

Cailleret M., Jansen S., Robert E.M.R., Desoto L., ..., Martínez-Vilalta J., 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology* 23, 1675–1690. <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>

Davi H., Cailleret, M., 2017. Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. *Agricultural and Forest Meteorology* 232, 279–290

Durand-Gillmann M., 2014. Interactions plantes-insectes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera Curculionidae Scolytinae) en région méditerranéenne. Thèse de doctorat de l'Université Aix-Marseille 3

Durand-Gillmann M., Cailleret M., Boivin T., Nageleisen L.-M., Davi H., 2012. 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. *Annals of Forest Science* 1–15. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0251-y>

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. *Annals of Forest Science* 71, 683–695. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0229-9>

Références de l'encadré :

Brodrribb T.J., Bowman D.J.M.S., Nichols S., Delzon S., Burrett R., 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* 188, 533–542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03393.x>

Choat B., Jansen S., Brodrribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–755 <https://doi.org/10.1038/nature11688>

Hermes D.A., Mattson W.J., 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology* 67, 283–335

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. <https://doi.org/10.1111/gcb.12215>

McDowell N.G., Fisher R.A., Xu C., Domec J.C., Hölttä T., Mackay D.S., Sperry J.S., Boutz A., Dickman L., Gehres N., Limousin J.M., Macalady A., Martínez-Vilalta J., Mencuccini M., Plaut J.A., Ogée J., Pangle R.E., Rasse D.P., Ryan M.G., Sevanto S., Waring R.H., Williams A.P., Yezzer E.A., Pockman W.T., 2013. Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel–experiment framework. *New Phytol* 200, 304–321. <https://doi.org/10.1111/nph.12465>

Sala A., Piper F., Hoch, G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186, 274–281. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x>

Sevanto S., McDowell N.G., Dickman L.T., Pangle R., Pockman W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ* 37, 153–161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>

Tyree M.T., Ewers F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119, 345–360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x>