



HAL
open science

Evolutions possibles des contraintes climatiques et conséquences pour la croissance des arbres.

Nathalie Bréda, André Granier, Gilbert Aussenac

► **To cite this version:**

Nathalie Bréda, André Granier, Gilbert Aussenac. Evolutions possibles des contraintes climatiques et conséquences pour la croissance des arbres.. *Revue forestière française*, 2000, 52 (sp), pp.73-90. 10.4267/2042/5407 . hal-03443397

HAL Id: hal-03443397

<https://hal.science/hal-03443397>

Submitted on 23 Nov 2021

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.

ÉVOLUTIONS POSSIBLES DES CONTRAINTES CLIMATIQUES ET CONSÉQUENCES POUR LA CROISSANCE DES ARBRES

N. BRÉDA – A. GRANIER – G. AUSSENAC

CONTEXTE

L'analyse de séries climatiques longues, sur les 50 à 100 dernières années d'observations, permet de mettre en évidence, d'une part, dans certaines zones de la France une tendance à long terme, par exemple sur les températures (Pfister, 1999 ; Lebourgeois *et al.*, 1999), mais aussi, d'autre part, une très forte variabilité inter-annuelle des principales variables climatiques, qui rend d'autant plus difficile la mise en évidence des tendances à long terme.

En dépit des écarts entre les sorties des différents modèles utilisés par les spécialistes du climat (voir l'article de M. Déqué, dans ce numéro ou Joussaume et Guiot, 1999), les prédictions climatiques fournies par les modèles de circulation globale semblent converger vers une augmentation de la température moyenne de l'air, et vers une diminution des précipitations estivales sur une grande partie de la France. Toutefois, les modèles de prédiction des changements climatiques ne peuvent pas, pour le moment, nous donner des informations précises sur la structure réelle des futurs climats, notamment au niveau saisonnier. Par exemple, peu d'informations existent encore sur les fréquences de répartition des précipitations au cours de l'année, ainsi que sur les niveaux des extrêmes et donc sur les amplitudes.

La prévision des effets possibles des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers comporte différentes voies d'approche :

— on peut tenter d'extrapoler les observations passées, ce qui conduit évidemment le plus souvent à prévoir une poursuite de l'augmentation de la croissance radiale des arbres initiée depuis le milieu du XX^e siècle (Becker, 1989 ; Becker *et al.*, 1994 ; Badeau *et al.*, 1996). Toutefois, le maintien de cette tendance positive est hypothétique à la fois en durée et en intensité, car il est possible que des mécanismes de régulation de croissance actuellement secondaires (disponibilité en éléments minéraux, risques phytosanitaires, comme illustré dans d'autres articles de ce numéro) deviennent prépondérants. On peut malgré tout tester la sensibilité de la croissance radiale aux différents facteurs de l'environnement pris indépendamment : température, pluie, concentration atmosphérique en dioxyde de carbone (CO₂). C'est ce que tentent de faire certaines équipes à partir d'analyses rétrospectives croissance/climat.

— on peut utiliser des modèles “complets” de fonctionnement et de croissance des écosystèmes forestiers, incluant jusqu’à la gestion forestière. C’est le cas du modèle ITE de l’Université d’Edimbourg en Écosse (Thornley et Cannell, 1996). Un problème majeur de ces approches réside dans le grand nombre de variables et de paramètres du modèle (dont beaucoup sont assez mal connus) qui déterminent le fonctionnement et la croissance à l’échelle de l’arbre et du peuplement. D’autre part, en ce qui concerne les effets de l’augmentation de la concentration en CO₂ dans l’atmosphère, les informations expérimentales n’ont été jusqu’à maintenant obtenues que sur de jeunes plants, soumis à des enrichissements en conditions contrôlées. Aucun résultat complet et à moyen terme n’a encore été obtenu sur des arbres adultes. Ces modèles représentent malgré tout des outils précieux pour la recherche, permettant de simuler et quantifier de nombreuses interactions et compensations entre les différents processus. On montre par exemple, avec de tels outils, que l’augmentation de température aurait un effet négatif, toutes choses égales par ailleurs, sur la productivité forestière (Dewar, communication personnelle).

Notre approche sera principalement axée sur les réactions des arbres vues au travers de deux des principaux facteurs limitant la croissance, à savoir la température et la contrainte hydrique. L’effet de ces deux paramètres sera analysé séparément, sans tenir compte d’interactions possibles. Aucun effet direct de l’augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ ne sera abordé, par manque de connaissances expérimentales sur les modifications de fonctionnement à moyen terme des arbres adultes. De même, le vent ne sera pas pris en compte en tant que contrainte directe ou risque pour la stabilité des écosystèmes ; cependant, indirectement, les variations d’évapotranspiration simulées pourraient résulter en partie d’une modification de la vitesse du vent.

CONTRAINTES THERMIQUES

Au-delà de considérations générales, nous n’envisagerons qu’un certain nombre de situations simples (figure 1, p. 75), par exemple l’influence d’un réchauffement hivernal sur les phénomènes de photosynthèse chez les résineux, les risques d’accroissement de dégâts liés aux gelées tardives en liaison avec des débourrements plus précoces et la diminution des risques de gelées précoces à l’automne.

Les gelées tardives de printemps

La période de débourrement constitue une composante essentielle de l’adaptation des arbres au climat dans les zones tempérées et boréales ; en effet, un débourrement trop précoce a fréquemment pour conséquences des dégâts de gelées qui peuvent, dans des situations particulières, compromettre le développement et la croissance de certaines espèces. Il s’agit d’un point important qui doit être pris en considération par les reboiseurs utilisant des espèces ou provenances en dehors de leur aire naturelle. En effet, dans les populations naturelles, le débourrement des arbres est synchronisé avec le cycle annuel de la température qui constitue le facteur principal (avec, pour certaines espèces comme le Hêtre, la photopériode) conditionnant le développement des bourgeons.

Pendant la période de repos automno-hivernale, une exposition plus ou moins longue, selon les espèces, à des températures comprises entre - 5 °C et + 5 °C, est nécessaire pour lever la dormance des bourgeons. Le développement de ces derniers va alors dépendre de l’augmentation des températures. Pour plusieurs espèces d’arbres de régions tempérées, le débourrement a pu être mis en relation avec la somme des degrés-jours précédant ce stade phénologique, calculée en additionnant les moyennes journalières de température. Aussenac (1973) a pu ainsi déterminer les sommes de degrés-jours nécessaires au débourrement du Sapin pectiné, du Sapin de Nordmann, de l’Épicéa et du Douglas vert. En combinant les probabilités de gelées à différentes dates et dans

différentes stations avec les degrés-jours nécessaires au débourrement, cet auteur a évalué les risques de dégâts de gelées tardives (tableau I, ci-dessous) pour ces espèces. Cette étude montre que, d'une part, les risques importants de dégâts de gelées tardives ne se rencontrent pas uni-

Figure 1 **INCIDENCES SUR LA PHÉNOLOGIE, LA PHOTOSYNTÈSE ET LA CROISSANCE DES ARBRES D'UNE AUGMENTATION DE LA TEMPÉRATURE AUTOMNALE, HIVERNALE ET PRINTANIÈRE**

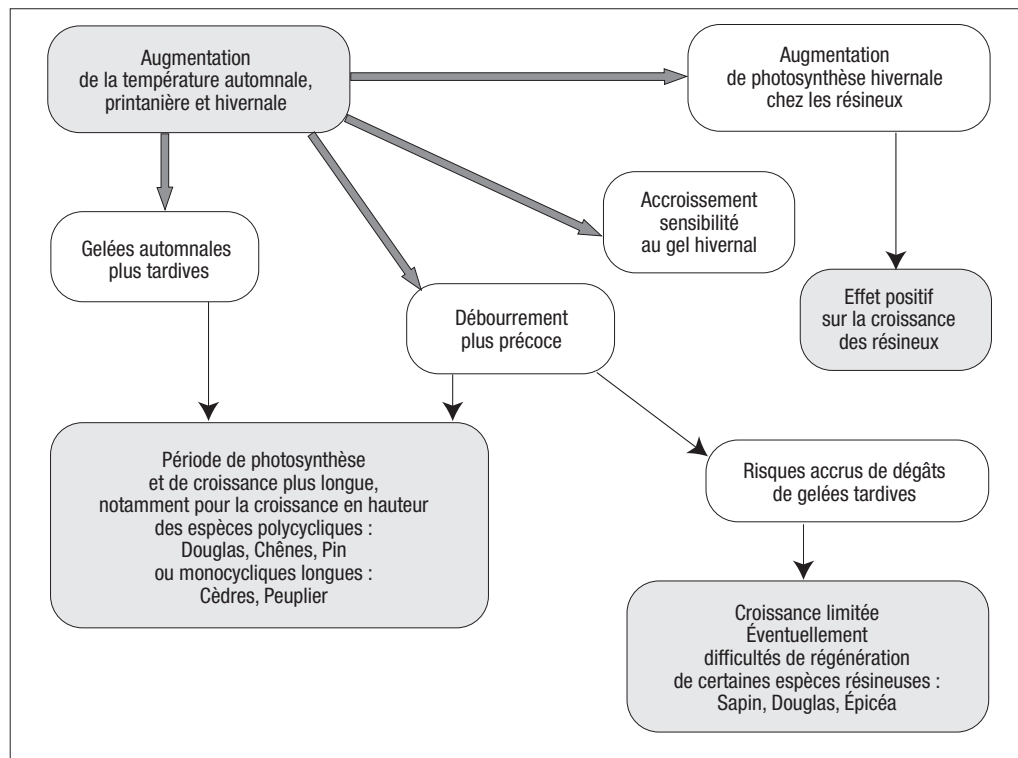


Tableau I **Fréquences d'années à gelées tardives susceptibles d'affecter le débourrement du Sapin, du Douglas et de l'Épicéa dans différentes régions françaises**

Stations	Nombre d'années (%) avec gelée au moment du débourrement		
	Sapin	Douglas	Épicéa
Saint-Quentin	47,6	28,6	19,1
Nancy	57,1	33,3	23,8
Besançon	61,9	28,6	14,3
Bourges	66,6	47,6	33,3
Orléans	76,2	52,3	28,5
Le Mans	90,4	90,4	57,1
Rennes	76,2	47,6	38,1

quement dans les zones les plus froides mais concernent aussi des zones à climats plus doux, océaniques par exemple, et que, d'autre part, certaines espèces comme le Sapin pectiné sont actuellement tout à fait inadaptées à certaines zones climatiques (débourrement trop précoce). Ainsi, malgré une température moyenne annuelle plus élevée de 2 °C, le risque de dégâts de gelées tardives est aussi grand à Rennes qu'à Nancy pour le Sapin pectiné, l'Épicéa et le Douglas vert.

Face aux prévisions de changement climatique, on peut alors se demander quelles seraient les conséquences d'une augmentation de température au plan des dégâts de gelées tardives et du maintien de plusieurs espèces dans certaines régions. La réponse à cette question n'est pas facile dans la mesure où il s'agit à la fois d'estimer l'effet de la modification climatique sur la précocité du débourrement et sur les risques de gelées au printemps. En effet, si l'on peut "facilement" simuler l'effet d'un réchauffement hivernal et printanier modéré sur le développement plus précoce des bourgeons, il est beaucoup plus difficile de prévoir l'évolution des phénomènes pour ce qui concerne la fréquence et l'importance des gelées tardives dont le déterminisme est lié à différents facteurs météorologiques (caractéristiques des masses d'air, bilan radiatif nocturne, importance du vent). Cannell et Smith (1986), ainsi que Hanninen (1991), ont abordé cette question et montrent que, très probablement, l'augmentation de température devrait se traduire par un accroissement des risques de dégâts au printemps en Grande-Bretagne et en Finlande. Aux Pays-Bas et en Allemagne, Kremer (1996) conclut que les risques pourraient diminuer notamment pour le Hêtre, les Chênes rouge, sessile et pédonculé, le Frêne et le Pin sylvestre.

Dans les zones forestières françaises, sur la base des travaux d'Aussenac (1973) et dans l'hypothèse où les besoins thermiques des essences forestières pour atteindre le stade de débourrement ne changeraient pas, on peut penser que, pour les espèces dont le débourrement est essentiellement conditionné par le relèvement thermique printanier comme les résineux (Sapin pectiné, Épicéa et Douglas vert), une augmentation de la température moyenne de 2 °C ne diminuerait pas les risques de dégâts et sans doute les accroîtrait. Par contre, en ce qui concerne les feuillus comme le Hêtre, l'intervention de phénomènes physiologiques liés au photopériodisme pourrait avoir pour conséquence de diminuer le risque de gelées tardives.

Les gelées automnales et hivernales

En automne, le réchauffement pourrait avoir un aspect positif en retardant l'apparition des premières gelées qui constituent un facteur limitant dans certaines régions (Aussenac, 1977) pour certaines espèces résineuses et feuillues (Cèdre, Douglas, Épicéa de Sitka, Peupliers, Chênes sessile et pédonculé) à période de croissance longue. En France, ce phénomène d'accroissement de la durée de la période de croissance pourrait concerner le Nord-Est et les zones de montagne. Par ailleurs, on sait que la croissance, notamment en hauteur, est étroitement liée à la température, et l'accomplissement total de cette phénophase nécessite, comme pour le débourrement, une somme standard de degrés-jours. Dans certaines situations septentrionales ou montagnardes et pour certaines essences polycycliques (Douglas) ou monocycliques longues (Cèdre), cette somme n'est pas atteinte avec, pour conséquence, des potentialités de croissance limitées ; le réchauffement pourrait alors être un facteur d'amélioration de la production (Aussenac, 1975). Pour certaines espèces à feuilles caduques (Mélèze d'Europe, Chêne pédonculé), Kremer (1996) indique qu'au contraire le réchauffement pourrait avoir pour effet de rendre plus précoce la sénescence des feuilles. De fait, pour les Chênes pédonculé et sessile comme pour les autres espèces polycycliques, c'est la disponibilité en eau et la photopériode qui seront décisives pour permettre, ou non, un allongement de la période de croissance en fin d'été et automne.

Paradoxalement, l'augmentation des températures en automne et en hiver pourrait rendre certaines espèces ou provenances plus sensibles aux froids hivernaux. En effet, la tolérance des tissus végétaux au froid (endurcissement) est conditionnée par la baisse progressive des températures en automne. Par ailleurs, un radoucissement de la température entraîne une diminution de la résis-

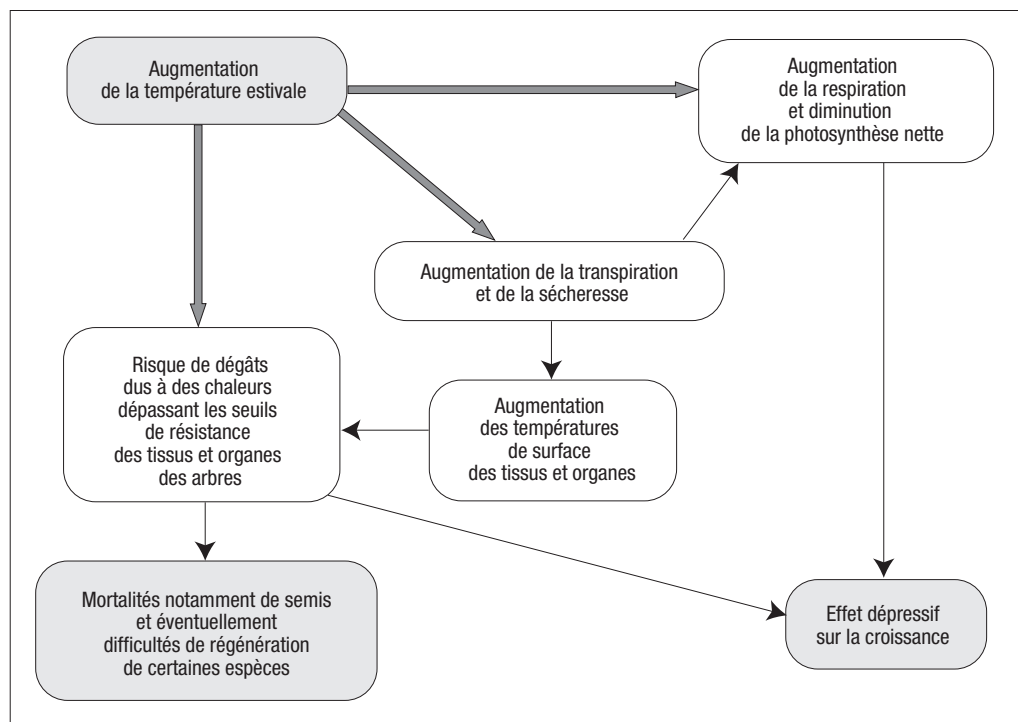
tance au froid. Avec des températures de + 5 °C à 0 °C, les arbres atteignent le premier stade d'endurcissement qui leur permettra de résister aux premiers froids modérés. Ensuite, une nouvelle phase qui intervient vers - 3 à - 5 °C permet à l'arbre de résister à des froids importants. La tolérance maximale aux froids est atteinte en 5 à 10 jours. Ainsi, un endurcissement insuffisant, combiné avec un type de climat caractérisé par des possibilités de baisses accusées et rapides de température, pourrait aboutir à des situations voisines de celles de l'hiver 1985 où des dégâts de froids importants ont été observés sur le Pin maritime dans les Landes (Aussenac et Pardé, 1985).

Pour les résineux, la photosynthèse est possible en hiver tant que la température est supérieure à 0 °C (Guehl, 1982, 1985 ; Guehl et al., 1985) et les cartes de potentialité hivernale de photosynthèse (Choisnel et al., 1990), qui ont pu être établies par exemple pour le Douglas vert, montrent des potentialités importantes dans l'Ouest, le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France. Un réchauffement devrait donc augmenter la photosynthèse pendant la période hivernale, notamment dans l'Est et en montagne, et jouer un rôle positif pour l'amélioration de la croissance. Cependant, des différences notables existent entre les essences, par exemple chez l'Épicéa et le Cèdre de l'Atlas, une nette dépression hivernale de l'activité photosynthétique se superpose aux effets immédiats des épisodes de froid intense.

Les températures estivales très élevées (figure 2)

Les arbres de nos régions tempérées sont susceptibles de supporter sans dommage majeur des températures très élevées de l'ordre de 40 °C. Actuellement, les grandes chaleurs (température de

Figure 2 **INCIDENCES D'UNE AUGMENTATION DE LA TEMPÉRATURE ESTIVALE SUR LA TRANSPIRATION, LA PHOTOSYNTÈSE, LA RESPIRATION ET LA CROISSANCE DES ARBRES**



l'air de 35-40 °C) ont un effet limité sur la végétation et ne deviennent véritablement dommageables (mortalité de tout ou partie de l'arbre) que lorsque s'y ajoute l'influence d'une forte sécheresse. Dans cette situation à la fois de sécheresse et de températures élevées, les stomates se ferment et n'assurent plus de refroidissement du feuillage par évaporation : les températures des feuilles peuvent alors devenir supérieures à la température de l'air. Ainsi seulement, des effets létaux irréversibles peuvent intervenir sur une partie du feuillage.

Les fortes chaleurs entraînent une augmentation de la respiration et une baisse du rapport assimilation de carbone/photorespiration par suite d'une double réponse, à la température, des phénomènes physiques sensibles (solubilisation différentielle de l'oxygène et du CO₂ dans les feuilles) et des mécanismes enzymatiques résultant en une baisse de l'assimilation photosynthétique nette (l'enzyme fixant le CO₂ voit son affinité relative pour ce dernier baisser avec la température). Les seuils thermiques susceptibles d'affecter la machinerie photosynthétique sont encore mal connus et difficiles à mesurer. Le transport des électrons, par exemple, pourrait diminuer à partir de températures de 33-35 °C, alors que la carboxylation serait affectée à des températures supérieures (40 °C). La stabilité des transporteurs d'électrons serait fortement compromise au-delà de 47 °C (E. Dreyer, communication personnelle). Bien entendu, ces différents seuils thermiques ne sont encore qu'indicatifs et varient selon les espèces et leurs provenances.

De fait, il est à ce jour encore hasardeux de prédire l'effet d'un relèvement important de la température estivale maximale sur le fonctionnement photosynthétique des arbres de nos régions. En effet, il faut aussi tenir compte d'interactions complexes qui pourraient intervenir sur la conductance stomatique par voie hydraulique (modification de la viscosité spécifique de l'eau, modification des réponses au déficit de saturation de l'air)...

Par ailleurs, il faut remarquer que la situation peut être plus difficile pour les semis et jeunes plants forestiers qui ont un enracinement plus superficiel et dont la partie aérienne se trouve dans un environnement (proximité du sol) où la température peut être beaucoup plus élevée que la température de l'air mesurée sous abri. Là encore, l'interaction défavorable entre sécheresse et température élevée serait à redouter. Ainsi, une augmentation des températures estivales serait susceptible d'entraîner une mortalité importante et des effets limitants sur la régénération des peuplements. Des techniques sylvicoles spécifiques devraient alors être mises en œuvre.

En conclusion, on peut dire que, compte tenu des différents phénomènes concernés et de la complexité des interactions possibles, il est très difficile de prévoir précisément les effets de l'augmentation de température. Si on dispose maintenant, notamment au plan de l'écophysiole des essences et des peuplements, d'éléments scientifiques solides, des recherches sont en cours pour préciser ces seuils de sensibilité thermique et leur variabilité.

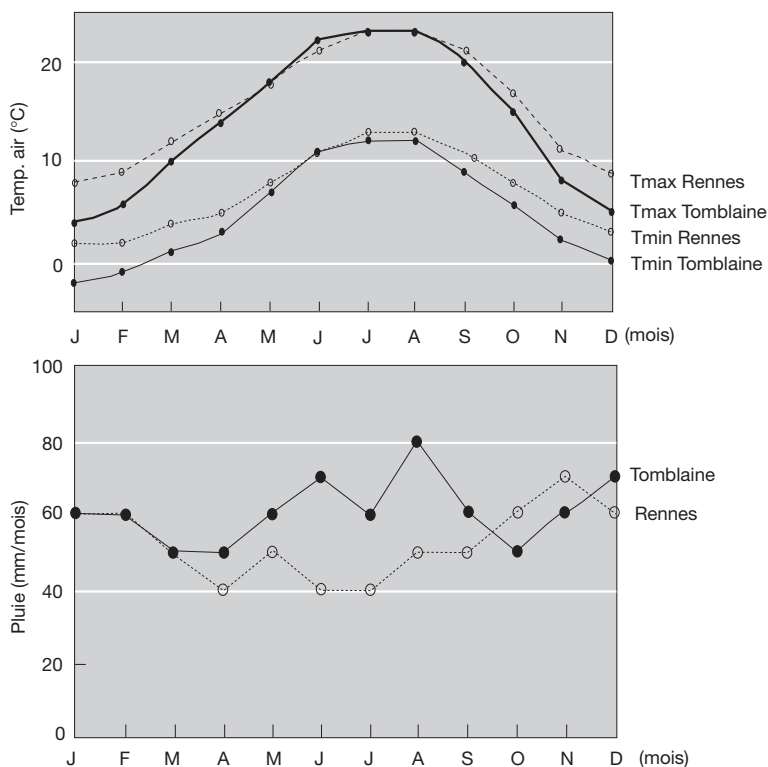
CONTRAINTES HYDRIQUES

En ce qui concerne les aspects hydriques, nos hypothèses seront les suivantes : on considère qu'il existe, sur une station donnée, une valeur moyenne et optimale de la croissance des arbres, qui correspond à la potentialité de cette station et dépend de la disponibilité en ressources trophiques (azote, CO₂, éléments minéraux, etc.) ; on considère de même qu'une réduction de la croissance résulte des contraintes hydriques de l'année en cours, voire d'une ou plusieurs années antérieures. On s'intéressera donc ici aux facteurs du climat et à la structure du peuplement, qui présentent un effet sur la contrainte hydrique à l'échelle du peuplement.

Les incertitudes dans la répartition régionale des sorties de climat modifié fournies par les groupes de modélisation climatique sont encore très grandes ; aussi travaillerons-nous sur des variations climatiques par rapport à des valeurs observées, et non pas sur des données prédites par les

modèles. Mais pour prendre malgré tout en compte une gamme réaliste de conditions climatiques, nous utiliserons deux séries d'observations climatiques françaises : celle des stations Météo-France de Rennes (Ille-et-Vilaine) et de Tomblaine-Nancy (Meurthe-et-Moselle), qui présentent une répartition relativement contrastée des variables climatiques (figure 3).

Figure 3 **MOYENNES SUR 30 ANS DES TEMPÉRATURES MAXIMALES, MINIMALES ET DES PRÉCIPITATIONS OBSERVÉES À RENNES ET À TOMBLAINE** (données Météo-France)



Le climat de Rennes représente ainsi une situation où la contrainte hydrique est plus forte et plus fréquente qu'à Tomblaine, en relation avec des températures et un rayonnement plus élevés, et des précipitations plus faibles pendant la saison de croissance. La durée et l'intensité de la contrainte hydrique seront quantifiées à partir de simulations de bilan hydrique au moyen d'un modèle au pas de temps journalier, qui utilise comme données d'entrée la pluie et l'évapotranspiration potentielle (ETP, calculée à partir de la formule de Penman). Les paramètres requis pour ce calcul caractérisent le sol (réserve utile, porosité, etc.) et le peuplement (indice foliaire, phénologie, espèce, distribution des racines). Ce modèle de bilan hydrique, présenté en 1995 (Granier *et al.*, 1995 ; Granier *et al.*, 1999), effectue la gestion des entrées et sorties d'eau de l'écosystème : pluie au sol, interception des pluies, transpiration des arbres et du sous-étage. Les fichiers climatiques de ces deux stations couvrent les 50 dernières années d'observations.

Les variations temporelles de réserve en eau du sol simulées sont en bon accord avec les mesures réalisées dans le sol (figure 4, p. 80). On montre qu'il existe un seuil de réserve en eau égal à 40 % de la réserve utile du sol, indépendamment de l'espèce et du type de sol, qui limite le fonctionnement hydrique et carboné, ainsi que la croissance des arbres. On peut alors calculer deux variables à

Réserve du sol extractible (mm)

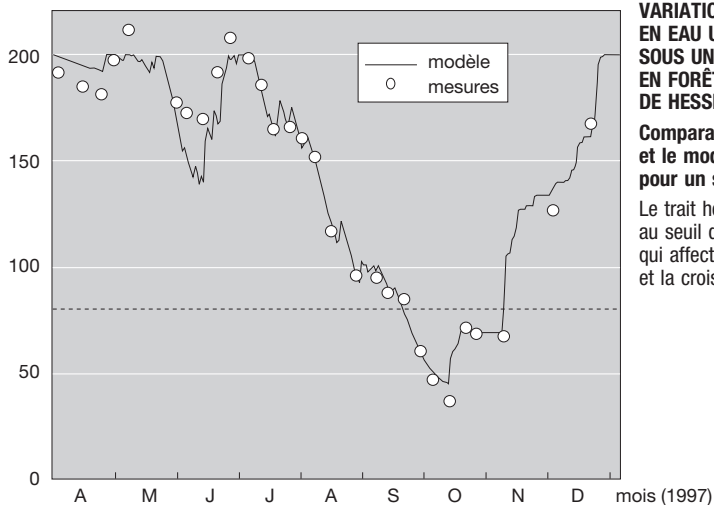


Figure 4

VARIATION DE LA RÉSERVE EN EAU UTILISABLE SOUS UNE PARCELLE DE HÊTRES, EN FORÊT DOMANIALE DE HESSE (MOSELLE)

Comparaison entre les mesures et le modèle de bilan hydrique, pour un sol à réserve utile de 200 mm

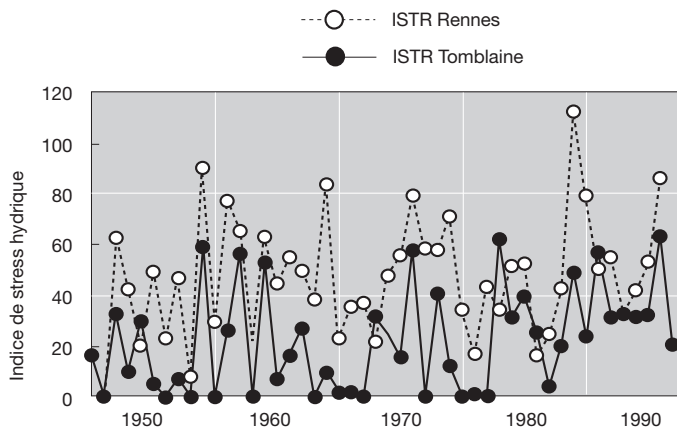
Le trait horizontal correspond au seuil de contrainte hydrique qui affecte le fonctionnement et la croissance des arbres

partir des simulations : le nombre de jours où la réserve passe au-dessous de cette limite (NJSTR), et l'intégrale de cette courbe au-dessous de la limite, pondérée par la réserve utile, que l'on appellera indice de stress hydrique (ISTR), calculé sur la saison de végétation. La figure 5 (ci-dessous) représente la variation inter-annuelle de l'indice de stress sur chacune des deux stations, pour les mêmes hypothèses de sol et de peuplement. On visualise bien ici les différences de contraintes hydriques entre Rennes et Tomblaine, liées uniquement au climat. On peut remarquer sur la figure 5 que la dernière décennie a été remarquablement sèche dans l'Est de la France : c'est la séquence la plus sèche depuis 1950.

Figure 5

VARIATION INTER-ANNUELLE DE L'INDICE DE STRESS HYDRIQUE CALCULÉ SUR LES STATIONS DE RENNES ET DE TOMBLAINE SUR 48 ANNÉES

Hypothèses : hêtraie, indice foliaire = 6, réserve utile = 150 mm



Scénarios d'évolution

Les simulations présentées dans ce qui suit ont été effectuées selon les étapes suivantes :

- on fait varier individuellement et systématiquement (au pas de 5 %) les variables climatiques (précipitation, ETP) autour des valeurs observées, dans une gamme plausible ($\pm 25\%$), qui est celle de la variabilité inter-annuelle réellement observée au cours des dernières décennies, mais sans prendre en compte d'interactions entre les variables. Ce type de variations respecte la distribution observée au cours de l'année ;

- on simule ensuite le bilan hydrique sur les deux stations, pour deux peuplements-types, un feuillu, le Hêtre, et un résineux, le Douglas. La réserve utile du sol sera fixée à la valeur relativement élevée de 150 mm, pour qu'elle ne soit pas trop limitante et permette de s'attacher surtout aux effets climatiques. Les sorties du modèle seront le nombre de jours de stress et l'intensité du stress sur la saison de végétation ; on a pu montrer par ailleurs que l'indice de stress représentait un meilleur estimateur de la contrainte hydrique, dont il prend en compte non seulement la durée mais aussi l'intensité ;

- on calcule un effet moyen de ces variations imposées, sur l'ensemble des années ;

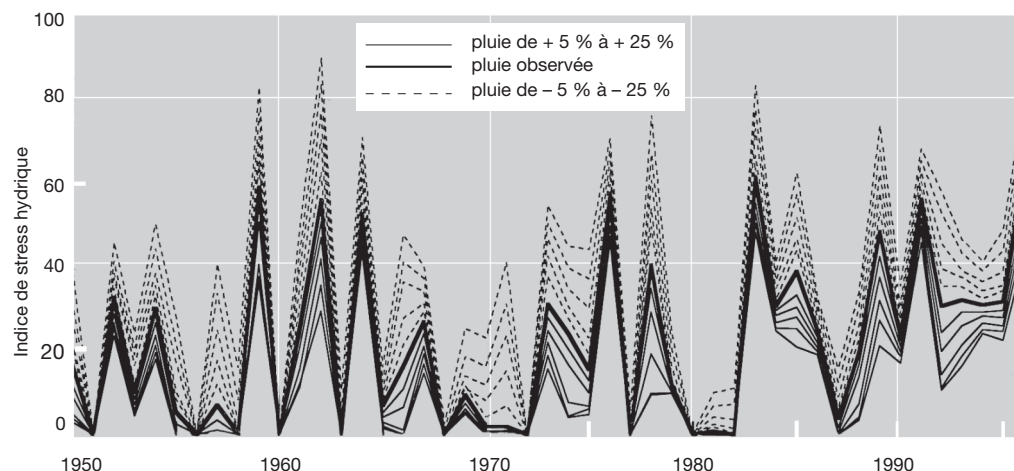
- ces variations ont été appliquées aux deux variables climatiques d'entrée du calcul de bilan hydrique : la pluie et l'ETP. Rappelons qu'une modification de l'ETP peut résulter d'une variation de n'importe quel paramètre élémentaire gouvernant l'évaporation (vitesse du vent, rayonnement et nébulosité, température, humidité de l'air), mais nous n'entrerons pas dans l'analyse de chaque variable élémentaire. On a aussi examiné l'effet des variations de la phénologie : l'indice foliaire et la durée de la saison de végétation, qui pourrait être modulée, comme nous l'avons vu précédemment, par des modifications thermiques au printemps et à l'automne.

Pluie, ETP et indice de stress

On voit clairement sur la figure 6 (ci-dessous) que les variations imposées à la pluie ont un effet marqué sur l'indice de stress annuel, pour la plupart des années. Seules les années très humides, comme 1972 ou 1980, ou au contraire très sèches, comme 1964 ou 1976, ne montrent pas de

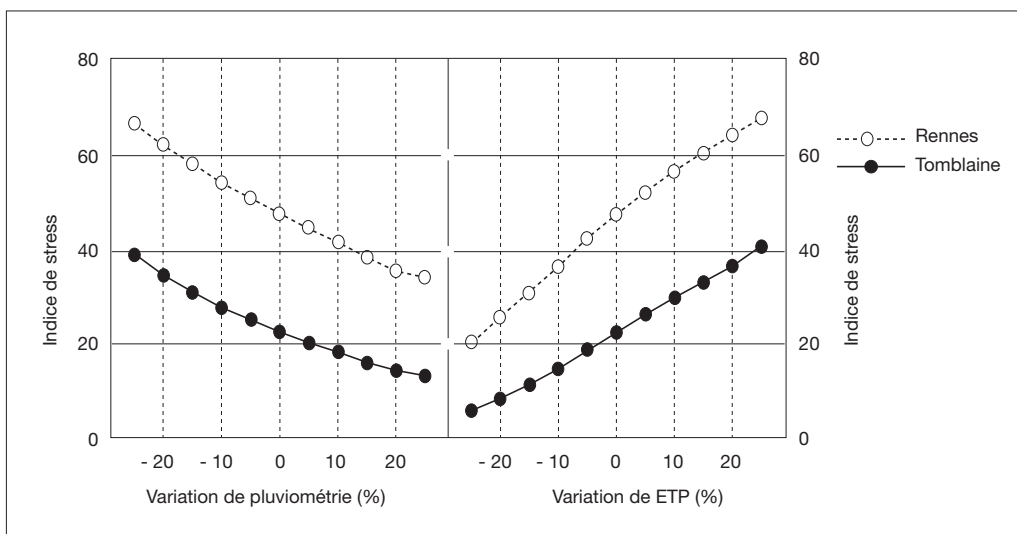
Figure 6 **EFFET DES VARIATIONS DE LA PLUVIOMÉTRIE SUR L'INDICE DE STRESS HYDRIQUE ANNUEL**

Le trait épais correspond à la situation observée, les pointillés à une diminution des précipitations de - 5 % à - 25 % et les traits fins à son augmentation de 5 % à 25 %
Cas du Hêtre, données climatiques observées à la station Météo-France de Tomblaine, réserve utile = 150 mm, indice foliaire = 6



variations importantes. Ainsi, on peut déjà en tirer la conclusion que des modifications climatiques n'auront pas les mêmes conséquences selon le niveau initial de la variable prise en compte. L'effet moyen des variations de pluie imposées, sur les deux stations, est présenté sur la figure 7 (ci-dessous). On constate une fois encore que le niveau de stress hydrique est plus élevé à Rennes, d'environ 100 % en moyenne. L'augmentation de pluviométrie se traduit évidemment par une réduction du niveau de stress hydrique moyen. Toutefois, la diminution de la pluviométrie "marque" plus que son augmentation : la pente de la relation est d'autant plus forte que la pluie diminue, car l'augmentation de la pluie lors des années humides joue relativement peu sur le stress hydrique et l'intensité du déficit hydrique n'est pas simplement proportionnelle à la pluviométrie. Les variations d'évapotranspiration potentielle (ETP) (figure 7) ont des effets comparables mais opposés sur le niveau de la contrainte hydrique, avec une réponse presque linéaire tant aux faibles qu'aux fortes valeurs d'évapotranspiration potentielle.

Figure 7 **EFFET DE VARIATIONS SYSTÉMATIQUES DES PRÉCIPITATIONS ET DE L'ÉVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE (ETP) JOURNALIÈRES autour de la moyenne trentenaire observée au poste Météo-France de Tomblaine, entre - 25 % et + 25 %, sur l'indice de stress hydrique pendant la saison de végétation**
Hypothèses : peuplement de Hêtre, réserve utile = 150 mm, indice foliaire = 6



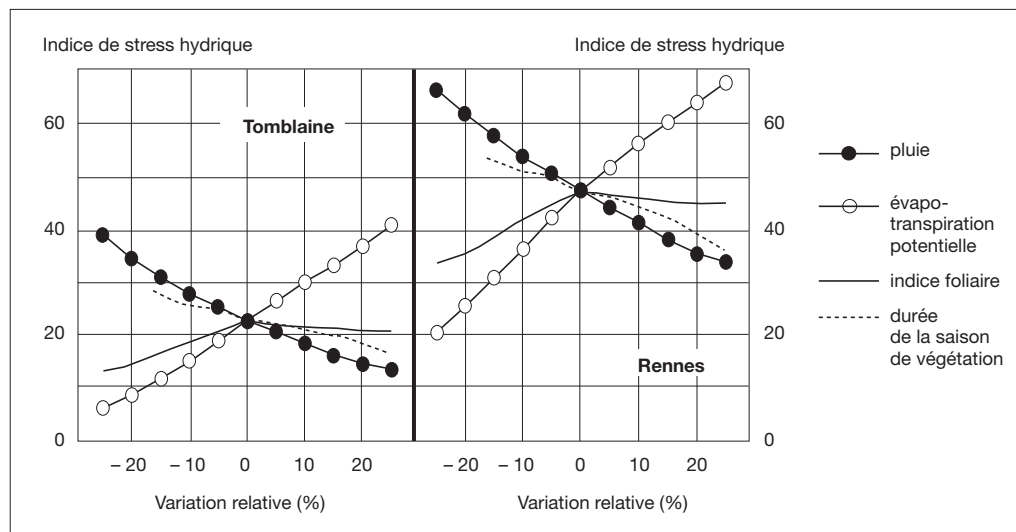
L'indice de stress calculé pour les mêmes hypothèses de variation de la pluviométrie sera différent sous couvert de feuillus et de résineux. En moyenne, les résineux subiront une contrainte hydrique supérieure à celle des feuillus, et la diminution des précipitations autour de la valeur moyenne, pour les résineux, sera encore plus drastique que pour les feuillus. Ceci est lié à une transpiration non négligeable des résineux au printemps et en automne au moment où les feuillus sont en phase défeuillée.

Phénologie et indice de stress

Pour les feuillus, on constate que des variations de dates de débournement et de chute des feuilles ont un effet beaucoup plus réduit que les variations de la pluviométrie ou de l'évapotranspiration potentielle sur la contrainte hydrique subie par les arbres. Un débournement plus précoce de 20 jours a pour conséquence d'augmenter l'indice de stress d'environ 5 unités seulement.

Figure 8

**POIDS RELATIF DES VARIATIONS DES VARIABLES CLIMATIQUES
(pluviométrie et évapotranspiration potentielle ETP),
DE L'INDICE FOLIAIRE ET DE LA LONGUEUR DE LA SAISON DE VÉGÉTATION
SUR L'INTENSITÉ DU STRESS HYDRIQUE MOYEN SUBI PAR LES ARBRES**
Cas de la hêtraie, réserve utile = 150 mm, indice foliaire de référence = 6



La gamme de variation choisie pour les dates de débourrement est de l'ordre de grandeur de celle calculée sur les 20 dernières années (Lebourgeois, communication personnelle). Ceci est lié aux plus faibles demandes climatiques à ces dates, au fait qu'en général au printemps la réserve hydrique du sol est presque maximale en conditions climatiques tempérées, et que le printemps est plus arrosé que l'été. Enfin, la date de chute des feuilles ne semble pas avoir beaucoup d'effet sur la contrainte hydrique. Un retard dans la chute des feuilles de deux semaines augmente seulement l'indice de stress de deux unités, en raison des faibles valeurs d'ETP à l'automne (réduction de la durée du jour, baisse de rayonnement) et de la forte pluviométrie.

La figure 8 (ci-dessus) permet de comparer les effets de la variation de chacune de ces variables prises individuellement. La pluviométrie et l'évapotranspiration potentielle (ETP) conduisent aux effets les plus forts sur la contrainte hydrique : l'intensité du stress hydrique double presque lorsque l'ETP moyenne passe de - 10 à + 10 %. La longueur de la saison de végétation a beaucoup moins d'effet sur la contrainte hydrique. L'indice foliaire a enfin un poids intermédiaire, dans la mesure où l'hypothèse choisie dans ces simulations (LAI = 6) est déjà une valeur de couvert fermé. Son augmentation ne joue presque plus sur la transpiration et sur l'interception des précipitations, alors que sa diminution se traduit par une amélioration des conditions hydriques moyennes. Les relations expérimentales reliant les différents flux d'eau et le déficit hydrique à l'indice foliaire ont été déjà décrites par Bréda (1999). On note que les résultats obtenus sur les données de Rennes sont comparables à ceux de Tomblaine, mais avec un niveau moyen de stress plus élevé, en liaison avec le caractère en moyenne plus sec de son climat.

Les exemples des figures 7 et 8 illustrent les modifications de la valeur moyenne de stress hydrique, dérivées d'une série d'observations climatiques de 50 années. Mais il faut garder à l'esprit que l'impact des modifications du climat n'est pas constant toutes les années (figure 6, p. 81) en raison des fortes variations inter-annuelles du stress hydrique. D'autre part, les effets climatiques dépendent évidemment beaucoup des conditions locales de sol et du peuplement (Granier *et al.*, 1995).

Répercussions sur la croissance

La contrainte hydrique subie par les arbres peut donc être considérablement aggravée par une réduction de la pluie estivale ou une augmentation de l'évapotranspiration potentielle. Quelles sont les conséquences de telles variations de contraintes hydriques sur la croissance des arbres ?

Il existe encore peu de données chiffrées qui quantifient l'impact de modifications du bilan hydrique sur la production ligneuse. On sait que la contrainte hydrique joue à la fois sur la croissance en hauteur et en diamètre des arbres. Ceci est illustré par ces résultats obtenus par Aussenac (1980) sur la croissance en hauteur de Douglas (figure 9, ci-dessous) dont certains étaient soumis à une forte sécheresse, celle de 1976, tandis que d'autres étaient bien alimentés en eau par irrigation. On constate que le déficit hydrique affecte la croissance moyenne annuelle de façon forte. Les effets de la sécheresse sur la croissance radiale ont été mieux analysés grâce à l'approche dendroécologique. La figure 10 (p. 85), tirée de la thèse de Badeau (1995), illustre l'exemple de la croissance radiale du Hêtre sur plateau calcaire. On a reporté sur ce graphique un indice de croissance radiale (afin de tenir compte des effets de l'âge) de hêtres de différentes stations de Lorraine depuis 1950, et les variations inter-annuelles de l'indice de stress calculé par le modèle de bilan hydrique (noter que cet indice est figuré négativement : plus le stress est important, plus la valeur est négative). On observe un très bon synchronisme entre ces deux courbes. Ce jeu de données a permis de construire un modèle climatique simple de croissance radiale, en mettant en relation la croissance d'une année avec l'indice de stress de la même année, et celui de l'année précédente, qui joue dans le cas du Hêtre un rôle non négligeable. Ce type de modèle permet d'expliquer près de 65 % de la variance inter-annuelle de croissance (Granier *et al.*, 1995).

Ce modèle a été utilisé pour quantifier les effets probables de modifications du climat sur la croissance radiale. En effet, on peut traduire, pour le Hêtre en Lorraine, une variation de la pluviométrie en termes d'indice de stress, puis prédire les modifications attendues de l'indice de croissance radiale. Ainsi, des variations de la pluviométrie de - 20 % à + 20 % se traduisent en moyenne par des variations de croissance radiale de - 15 à + 15 % (figure 11, p. 85). Il s'agit de valeurs moyennes et, selon les années, l'amplitude des variations de la croissance peut être encore plus importante.

Ceci est représenté sur la figure 12 (p. 86) qui illustre l'impact sur la croissance, toujours pour le Hêtre en Lorraine, de modifications de bilan hydrique induites par des variations de la pluie de 5 en 5 % autour des valeurs observées. Une fois encore, on constate que nos hypothèses de variations

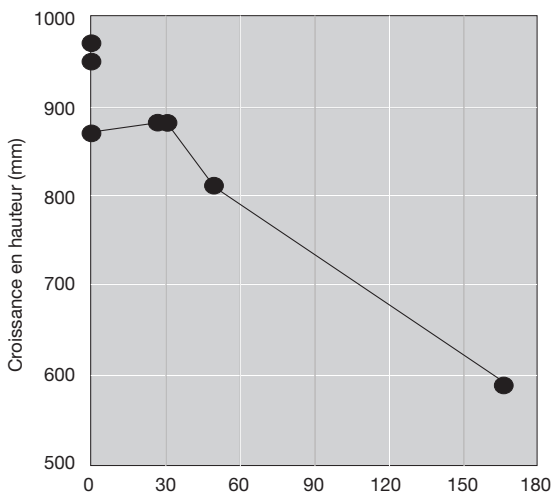


Figure 9

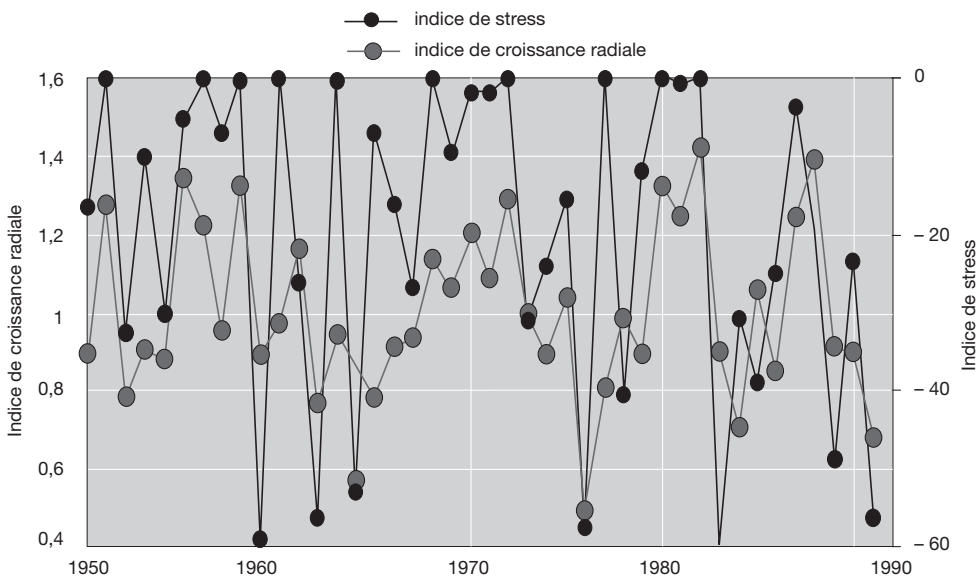
**EFFET DU DÉFICIT HYDRIQUE DU SOL
PENDANT LA SAISON DE VÉGÉTATION
SUR LA CROISSANCE EN HAUTEUR
DU DOUGLAS**

D'après Aussenac, 1980

Déficit hydrique
de l'été (mm)

Figure 10

**EFFET DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE SUR LA CROISSANCE RADIALE DU HÊTRE
SUR PLATEAU CALCAIRE DANS LE NORD-EST DE LA FRANCE**
La croissance radiale annuelle a été transformée en indice afin de prendre en compte les effets de l'âge
D'après Badeau, 1995



climatiques n'ont que peu d'effet lors des années humides, comme en 1980. La croissance radiale est affectée de manière différente selon les années, dans des limites extrêmes de - 40 à + 40 % autour de la situation actuelle. Ces résultats conduisent à se poser la question, dans l'hypothèse de variations de la pluviométrie, des risques de dépérissement en relation avec la contrainte hydrique dans de telles conditions de sécheresse intense ou de possibles excès d'eau.

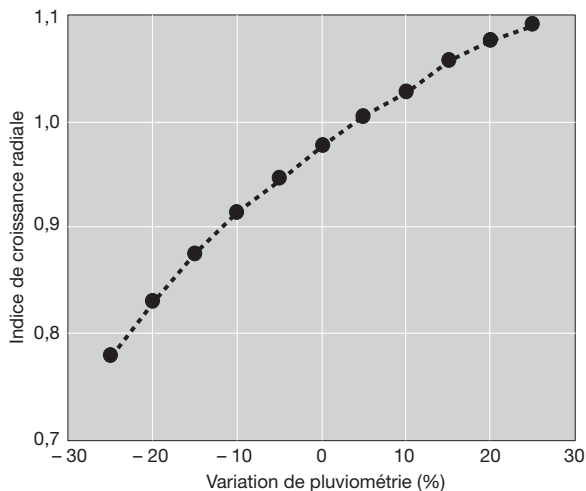


Figure 11
**EFFET SIMULÉ
DES VARIATIONS DE LA PLUVIOMÉTRIE
SUR LA CROISSANCE RADIALE MOYENNE
DU HÊTRE**

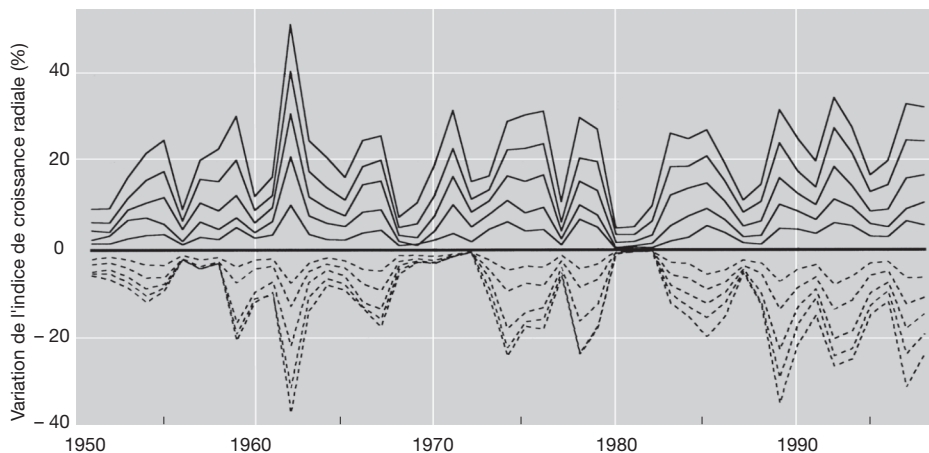
La croissance radiale annuelle a été transformée en indice afin de prendre en compte les effets de l'âge
À partir des données climatiques observées à la station Météo-France de Tomblaine
indice foliaire = 6,
réserve utile = 150 mm

Figure 12

EFFET DE VARIATIONS IMPOSÉES DE LA PLUVIOMÉTRIE SUR LA CROISSANCE RADIALE DU HÊTRE EN PLAINÉ

Les différentes courbes correspondent à l'impact de variations de pluviosité de 5 % en 5 % autour de la moyenne : en trait plein, la pluviosité est plus importante, en trait pointillé, elle est plus faible que les valeurs observées.

À partir des données climatiques observées à la station Météo-France de Tomblaine, indice foliaire = 6, réserve utile = 150 mm



Risques de dépérissement et de mortalité

Il existe encore très peu de données sur cette question : il est difficile de proposer un seuil de sécheresse susceptible d'induire une mortalité. Dans le cas des dépérissements de Chênes dans le massif de la Harth (Alsace), un ordre de grandeur de ce seuil peut être indiqué par la valeur de l'indice de stress hydrique qui semble avoir déclenché la vague de dépérissements récents ayant entraîné la récolte en 5 ans de 35 000 m³ de bois de chênes secs ou dépérissants, soit 3 fois la possibilité de récolte (Bréda et Peiffer, 1999). Ce seuil correspond ici au niveau de contrainte hydrique atteint lors des années 1983, 1985 et 1989. Les simulations de la figure 13 (p. 87) ont pris en compte la faible réserve utile réellement mesurée dans le massif de la Harth : 100 mm au lieu des 150 mm pour les simulations précédentes. Les hypothèses de variations ont porté sur les mêmes variables climatiques que sur les stations de Tomblaine ou Rennes : pluie et évapotranspiration potentielle. En reportant l'évolution des indices de contrainte hydrique calculés à partir du climat observé lors des trente dernières années à la station de Bâle-Mulhouse, on constate que ce seuil a été atteint en trois occasions (1983, 1985, 1989), l'intensité de la sécheresse de 1976 étant moins accentuée sur ce site. Les conséquences des variations des facteurs climatiques imposées sont ici encore quantifiées par l'indice de stress. On voit que certaines hypothèses de variation de la pluie ou de l'évapotranspiration potentielle conduiraient à augmenter la fréquence d'atteinte de ce seuil critique, qui serait d'une fois toutes les 5 à 6 années selon les variations testées, ce qui revient à doubler la fréquence des années à fort risque de dépérissement.

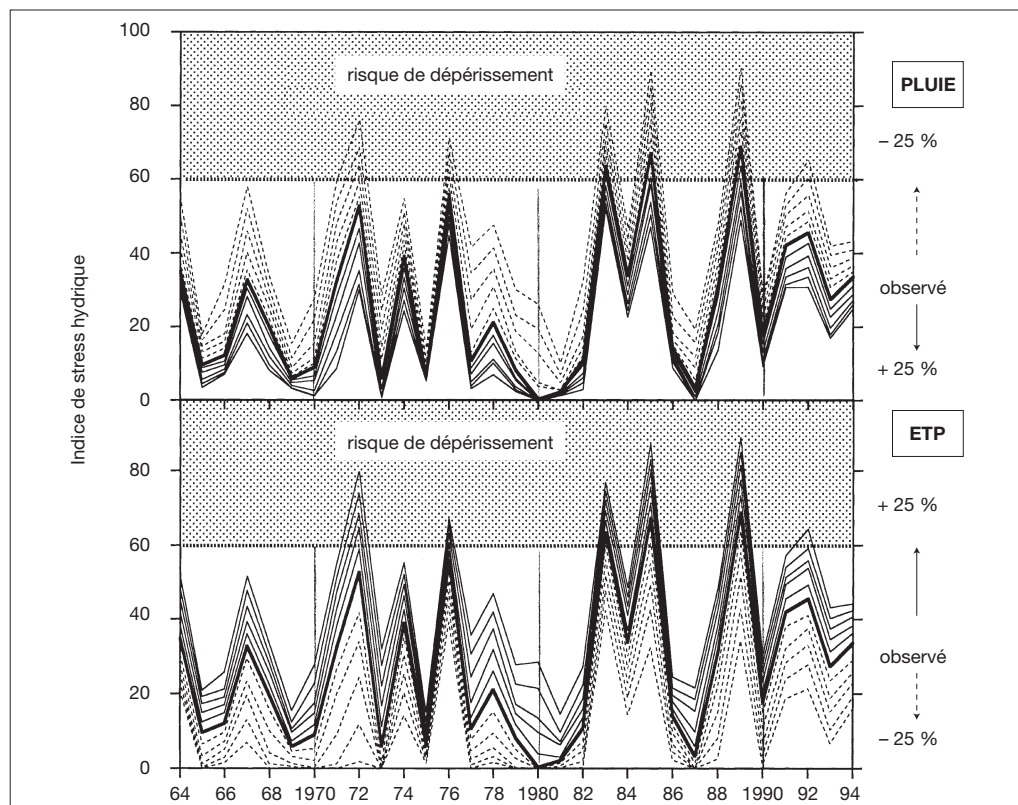
CONCLUSIONS

Cette approche du fonctionnement des écosystèmes forestiers en climat modifié n'est que partielle. Notamment, les effets physiologiques de l'enrichissement en CO₂ n'ont pas été présentés ici, car il y a encore peu de certitudes sur la réaction des écosystèmes forestiers. Les résultats obtenus dans

Figure 13 **IMPACT DE VARIATIONS DE PLUVIOMETRIE ET D'ÉVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE (ETP)**
($\pm 25\%$ par classe de 5%)

SUR L'INDICE DE DÉFICIT HYDRIQUE D'UN SOL DE 100 mm DE RÉSERVE UTILE

La courbe en gras correspond aux indices de stress calculés à partir des observations climatiques de la station Météo-France de Bâle-Mulhouse, les pointillés correspondent à une diminution du paramètre, et les traits fins à une augmentation. Le seuil de risque de dépérissement avec mortalité correspond à l'intensité de la sécheresse ayant induit le dépérissement récent des chênes du massif de la Harth (Haut-Rhin)



des programmes de recherche récents (comme ECOCRAFT, projet de l'Union européenne) ont concerné la réaction de jeunes plants. Une des conclusions sur l'analyse de ces résultats est que les arbres adultes vont probablement tempérer les modifications physiologiques ou structurelles induites par l'augmentation du CO_2 . On constate par exemple une stimulation de la photosynthèse qui n'est assez souvent que provisoire (phénomène d'acclimatation).

D'autre part, on sait que le CO_2 tend à fermer les stomates des feuilles et ainsi à réduire les pertes en eau des arbres. Cet effet semble différer selon les espèces : Chêne et Hêtre par exemple ont des réactions contrastées. De plus, l'interaction entre l'enrichissement en CO_2 et la sécheresse semble aussi dépendre de l'espèce.

On pense que l'indice foliaire pourrait augmenter sous l'effet conjugué du CO_2 et des dépôts azotés, entraînant une augmentation de la photosynthèse et de la croissance aérienne. Mais ceci irait vers une augmentation des besoins en eau des arbres, sauf si l'efficacité d'utilisation de l'eau est améliorée par la fermeture des stomates, ce qui semble être le cas chez certaines espèces.

Dans cette hypothèse, il pourrait se produire un ajustement vers le bas de l'indice foliaire suite à un accroissement des niveaux et de la durée des contraintes hydriques.

Les perspectives en matière de gestion forestière font ressortir deux aspects contradictoires :

— l'évolution positive de la productivité forestière, récemment mise en évidence, qui semble déjà bien amorcée depuis plusieurs décennies, impliquerait des modifications des règles de gestion, car les normes traditionnelles de sylviculture pourraient être dépassées. Un accroissement simultané de la croissance des peuplements et de leur biomasse sur pied semblerait entraîner une augmentation de la vulnérabilité de ceux-ci : accroissement de l'indice foliaire, des besoins trophiques (éléments nutritifs, eau), que le milieu n'est pas forcément capable de fournir. Une des conséquences pourrait être que, sur certains sites, le régime d'éclaircie, voire de traitement du sous-étage, serait à revoir. On a observé en effet que les peuplements trop denses sont souvent les plus vulnérables, notamment face aux accidents climatiques tels que des sécheresses décennales ;

— au contraire, la demande internationale d'utiliser la forêt comme moyen de stockage du CO₂ atmosphérique semble favoriser l'immobilisation du carbone dans la biomasse des forêts, et augmenter ainsi la biomasse sur pied.

Le compromis devrait alors combiner l'augmentation de la vigueur des éclaircies et la recherche de moyens pour augmenter le temps de résidence du carbone dans les produits forestiers.

Nathalie BRÉDA
André GRANIER – Gilbert AUSSENAC
Unité d'Écophysiologie forestière
INRA Centre de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre de trois projets analysant les interactions entre le climat et le fonctionnement des écosystèmes forestiers, portant plus particulièrement sur les changements climatiques globaux. Le premier projet est une action européenne intitulée "Analyse du bilan hydrique et de la croissance des arbres forestiers dans le réseau RÉNÉCOFOR", qui est axée sur l'analyse des données du réseau RÉNÉCOFOR. Le second projet est une convention entre l'ONF et l'INRA, dont les objectifs sont d'analyser les causes du dépérissement des chênes dans le massif forestier de la Harth, en Alsace. Le troisième projet "Régionalisation des effets climatiques" (REGCLIM), qui fait suite au programme ECLAT, émane du ministère de l'Environnement, et a pour objectif de quantifier les effets de différents scénarios de changements climatiques fournis par des modèles de circulation globale en climat modifié, en termes de contraintes subies par les peuplements forestiers. Ce projet est mené en collaboration avec Météo-France et avec le Laboratoire de Météorologie dynamique de l'Université de Paris VI.

BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC (G.). — Étude de la croissance en hauteur chez quelques résineux. Effet de la température. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 32, n° 1, 1975, pp. 1-16.
- AUSSENAC (G.). — Étude des gelées tardives en relation avec les problèmes de reboisement. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 30, n° 2, 1973, pp. 141-155.
- AUSSENAC (G.). — Premiers résultats d'une étude de l'influence de l'alimentation en eau sur la croissance des arbres dans un peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). — *Revue forestière française*, vol. XXXII, n° 2, 1980, pp. 167-172.
- AUSSENAC (G.). — Quelques données statistiques sur les premières gelées automnales en France. — *Revue forestière française*, vol. XXIX, n° 6, 1977, pp. 452-456.
- AUSSENAC (G.), PARDÉ (J.). — Forêts, climats et météores. — *Revue forestière française*, vol. XXXVII, n° spécial "Regards sur la santé de nos forêts", 1985, pp. 83-104.
- BADEAU (V.). — Étude dendroécologique du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. — Université Henri-Poincaré, Nancy I, 1995. — 205 p. (Thèse).
- BADEAU (V.), BECKER (M.), BERT (D.), DUPOUEY (J.-L.), LÉBOURGEOIS (F.), PICARD (J.-F.). — Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. *In* : Growth trends in European Forests / H. Spiecker, K. Mielikäinen, M. Köhl, J.P. Skovsgaard Eds. — Berlin : Springer Verlag, 1996. — pp. 167-181.
- BECKER (M.). — The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, 1989, pp. 1110-1117.
- BECKER (M.), BERT (G.D.), BOUCHON (J.), PICARD (J.-F.), ULRICH (E.). — Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du XIX^e siècle. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 4, 1994, pp. 335-341.
- BECKER (M.), NIEMINEN (T.M.), GEREMIA (F.). — Short-term variations and long term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 51, 1994, pp. 477-492.
- BRÉDA (N.). — L'Indice foliaire des couverts forestiers : mesure, variabilité et rôle fonctionnel. — *Revue forestière française*, vol. LI, n° 2 spécial "Fonctionnement des arbres et écosystèmes forestiers : avancées récentes et conséquences sylvicoles", 1999, pp. 135-150.
- BRÉDA (N.), PEIFFER (M.). — Bilan hydrique et impact des épisodes de sécheresse sur la croissance radiale des Chênes. Dépérissement forestier en Vallée du Rhin. — Rapport ONF-INRA, 1999. — 60 p.
- CANNELL (M.G.R.), SMITH (R.I.). — Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. — *Journal of Applied Ecology*, 23, 1986, pp. 177-191.
- CHOISNEL (E.), JACQ (V.), GUEHL (J.-M.), AUSSENAC (G.). — Simulation de la variabilité de la photosynthèse hivernale du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) dans les conditions climatiques françaises. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 47, n° 5, 1990, pp. 495-508.
- GRANIER (A.), BADEAU (V.), BRÉDA (N.). — Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois", 1995, pp. 59-68.
- GRANIER (A.), BRÉDA (N.), BIRON (P.), VILLETTE (S.). — A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. — *Ecological Modelling*, 116, 1999, pp. 269-283.
- GUEHL (J.-M.). — Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 42, n° 1, 1985, pp. 23-38.
- GUEHL (J.-M.). — Potentiel de photosynthèse hivernale du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) en relation avec le régime thermique. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 39, 1982, pp. 239-258.
- GUEHL (J.-M.), AUSSENAC (G.), DE VITRY (C.). — Photosynthèse hivernale du Douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) et du Cèdre (*Cedrus atlantica* Manetti et *Cedrus libani* Loud.). Essai de modélisation à l'échelle du rameau. — *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*, vol. 6 (20), n° 2, 1985, pp.139-160.
- HANNINEN (H.). — Does Climatic Warming Increase the Risk of Frost Damage in Northern Trees ? — *Plant, Cell and Environment*, 14, 1991, pp. 449-454.
- JOUSSAUME (S.), GUIOT (J.). — Reconstruire les chauds et froids de l'Europe. — *La Recherche*, n° 321, juin 1999, pp. 54-59.
- KREMER (K.). — Phenology and growth of european trees in relation to climate change. — Wageningen : Landbouw Universiteit, ibn-dlo, 1996 (ISBN 90-5485-464-2) (Ph D. Thesis).
- LÉBOURGEOIS (F.), GRANIER (A.), BRÉDA (N.). — Une nette tendance à l'augmentation des températures en France depuis les années 1950. — Paris : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - DERF. — *Les Cahiers du DSF*, n° 1-1999 (La santé des Forêts [France] en 1998).

PFISTER (C.). — Le Puzzle climatique des historiens. — *La Recherche*, n° 321, juin 1999, pp. 64-71.

THORNLEY (J.H.M.), CANNELL (M.G.R.). — Temperate forest responses to carbon dioxide, temperature nitrogen : A model analysis. — *Plant, Cell and Environment*, vol. 19, n° 12, 1996, pp. 1331-1348.

ÉVOLUTIONS POSSIBLES DES CONTRAINTES CLIMATIQUES ET CONSÉQUENCES POUR LA CROISSANCE DES ARBRES (Résumé)

Les conséquences probables de l'évolution des principales variables climatiques (pluie, température, évapotranspiration potentielle) sur la croissance et le dépérissement des arbres forestiers sont analysées, dans la gamme de variation prédite par les modèles climatiques globaux. La sensibilité de la phénologie (effets thermiques) et des niveaux de contrainte hydrique pendant la saison de végétation (modification de pluviométrie et d'évapotranspiration potentielle) sont développées. À partir des relations expérimentales entre la croissance radiale et le climat, établies par dendroclimatologie (approche rétrospective), les conséquences des variations des conditions climatiques sur la croissance radiale du Hêtre et la mortalité des Chênes sont discutées.

POSSIBLE CHANGES IN CLIMATE CONSTRAINTS AND CONSEQUENCES ON TREE GROWTH (Abstract)

The probable consequences of changes in the major climate variables (rainfall, temperature, potential evapotranspiration) on growth and dieback of forest trees are analysed for the range of variations forecasted by global climate change models. The sensitivity of phenology (temperature effects) and levels of water constraints during the growing season (change in rainfall and potential evapotranspiration) are developed. On the basis of the relations established by a retrospective dendroclimatological approach between radial increment and climate, the consequences of climate variations on the radial increment of beech and on oak mortality are discussed.
