



HAL
open science

La remontée de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières tempérées en lien avec le réchauffement climatique récent

Jonathan Roger Michel Henri Lenoir, Jean-Claude Gégout

► To cite this version:

Jonathan Roger Michel Henri Lenoir, Jean-Claude Gégout. La remontée de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières tempérées en lien avec le réchauffement climatique récent. *Revue forestière française*, 2010, 62 (3-4), pp.465-476. 10.4267/2042/38961 . hal-03449666

HAL Id: hal-03449666

<https://hal.science/hal-03449666>

Submitted on 25 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.

LA REMONTÉE DE LA DISTRIBUTION ALTITUDINALE DES ESPÈCES VÉGÉTALES FORESTIÈRES TEMPÉRÉES EN LIEN AVEC LE RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE RÉCENT

JONATHAN LENOIR – JEAN-CLAUDE GÉGOUT

L'augmentation récente des températures sur les continents, de l'ordre de 0,33 °C par décennie entre 1979 et 2006 (IPCC, 2007a), affecte les espèces avec des conséquences d'ores et déjà visibles à la fois sur la physiologie, la phénologie, et la chorologie des plantes (IPCC, 2007b). Il existe à l'heure actuelle de nombreuses observations dans la nature de changements de distribution à la marge froide de la distribution latitudinale (vers les pôles) ou altitudinale (vers les sommets) des espèces animales et végétales (pour une revue, voir Lenoir, 2009). En revanche, de telles observations en situations marginales, bien qu'importantes, ne constituent qu'un aspect des changements de distribution. Des modifications plus subtiles, au cœur même de la distribution des espèces, restent pour l'instant peu étudiées chez les végétaux (Lenoir *et al.*, 2008). Pour le règne animal, contrairement au règne végétal, les changements ont été aussi bien documentés en périphérie qu'au cœur de la distribution des espèces (pour une revue, voir Lenoir, 2009). Si la plupart des animaux sont dotés de la capacité de se déplacer, l'incapacité des végétaux à se mouvoir directement dans l'espace rend plus difficile et indirecte la mise en évidence des changements de distribution en zone centrale de l'aire de distribution de l'espèce. La majorité des observations chez les végétaux correspond donc à des cas emblématiques en situations marginales, mais pas à des migrations massives (Dupouey et Bodin, 2007). Seule une étude récente relate une remontée en altitude de la distribution moyenne pour quelques espèces végétales forestières (Kelly et Goulden, 2008). Néanmoins, cette étude reste localisée à un transect altitudinal et le résultat ne porte que sur 10 espèces. En définitive, les changements de distribution des espèces végétales au cœur de leur distribution, dans des conditions qualifiées d'optimales, et en contexte tempéré restent encore mal connus. C'est pourquoi nous avons étudié, pour un large spectre d'espèces végétales forestières (171 espèces), dans une gamme large de conditions climatiques (écosystèmes forestiers de montagne en climats tempéré et méditerranéen), et sur le long terme (1905-2005), le déplacement des espèces au cœur de leur distribution altitudinale. Pour cela, nous avons mesuré le déplacement de la position altitudinale du maximum de probabilité de présence (optimum altitudinal) de chaque espèce le long du gradient d'altitude entre la période 1905-1985 et la période récente 1986-2005, plus chaude.

En raison du lien très étroit entre température et étagement de la végétation en altitude, le gradient d'altitude constitue un outil intéressant pour observer des changements de distribution de la végétation en lien avec le climat. Considérons l'augmentation de 0,33 °C par décennie entre 1979 et 2006 donnée par le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC, 2007a), soit un réchauffement de l'ordre de 0,7 à 0,9 °C au cours des 2 à 3 dernières décennies. Sur la base de cette augmentation des températures et en considérant un gradient thermique adiabatique de 0,6 °C par 100 m, nous faisons l'hypothèse d'une remontée de l'optimum altitudinal des espèces végétales de l'ordre de 120 à 150 m sur les 2 à 3 dernières décennies.

D'autre part, les plantes annuelles et bisannuelles bénéficient pour une même période, d'un plus grand nombre de générations que les arbres et arbustes, au cycle de vie plus long, ce qui leur permet de coloniser de nouveaux territoires plus rapidement (Hawkins *et al.*, 2008). À partir de ce constat, nous faisons l'hypothèse d'une remontée de l'optimum altitudinal plus importante pour les espèces dont le cycle de reproduction est court.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les forêts de montagnes françaises

La zone d'étude s'étend sur six massifs montagneux : les Alpes françaises, la Corse, le Jura français, le Massif central, les Pyrénées françaises et les Vosges (figure 1, p. 467), inclus dans la région eurosibérienne, exceptée pour le Sud des Alpes, l'Est des Pyrénées et la Corse inclus dans la région méditerranéenne (Lacoste et Salanon, 1969). Les limites de chaque massif ont été définies de manière à respecter une certaine intégrité géologique, géomorphologique, géographique et climatique (Lenoir, 2009). Du point de vue de l'extension spatiale, la zone étudiée représente un ensemble qui s'étend sur 900 km en latitude du sud de la Corse au nord des Vosges et sur 4 500 m en altitude de l'étage supraméditerranéen à l'étage nival, caractérisant ainsi une forte variabilité climatique (figure 1, p. 467).

Les formations végétales forestières étudiées au sein de cette zone d'étude s'étagent entre 0 et 2 600 m en altitude et sont composées principalement par :

- les chênaies et charmaies aux étages collinéen et méditerranéen ;
- les hêtraies et sapinières à l'étage montagnard ;
- les pessières, mélézins et cembraies à l'étage subalpin.

Les analyses ont été menées dans des écosystèmes forestiers mûrs afin d'éviter les stades dynamiques de recolonisation forestière suite à l'abandon des terres agricoles.

Évolution du réchauffement au sein des montagnes françaises

L'étude de l'évolution des températures moyennes annuelles données par Météo-France a montré que les températures ont augmenté d'environ 0,9 °C sur le XX^e siècle en France, dont la décennie 1990 a été jugée la plus chaude du siècle avec des records de températures enregistrés depuis le milieu des années 1980 (Moisselin *et al.*, 2002). Au sein de la zone d'étude, une sélection de 73 postes météorologiques (source : Météo-France) situés entre 10 et 2 010 m en altitude présente une tendance similaire d'augmentation des températures moyennes annuelles entre 1965 et 2006 (figure 2, p. 467). Les anomalies de températures par rapport à la moyenne calculée sur la période 1965-2006 sont quasiment toutes positives à partir du milieu des années 1980 au sein de la zone étudiée.

Échantillonnage dans des bases de données nationales

Les données utilisées au cours de cette étude ont été extraites de deux bases de données floristiques d'envergure nationale : EcoPlant, une base de données phytoécologiques contenant majoritairement des relevés forestiers (Gégout *et al.*, 2005) et Sophy, une base de données phytosociologiques contenant des relevés de tous types de milieux (Brisse *et al.*, 1995). Pour chaque relevé forestier sélectionné, un inventaire complet des espèces vasculaires et des bryophytes présents a généralement été réalisé sur 400 m². Au total, 15 515 relevés forestiers géoréférencés en longitude, latitude, et altitude au sein de la zone d'étude et inventoriés entre 1905 et 2005 ont été présélectionnés. Afin d'évaluer des changements de distribution chez les espèces

FIGURE 1

**VARIABILITÉ SPATIALE DES TEMPÉRATURES MOYENNES ANNUELLES
AU PAS KILOMÉTRIQUE SUR LA PÉRIODE 1961-1990
AU SEIN DES SIX MASSIFS MONTAGNEUX INCLUS DANS LA ZONE D'ÉTUDE.**

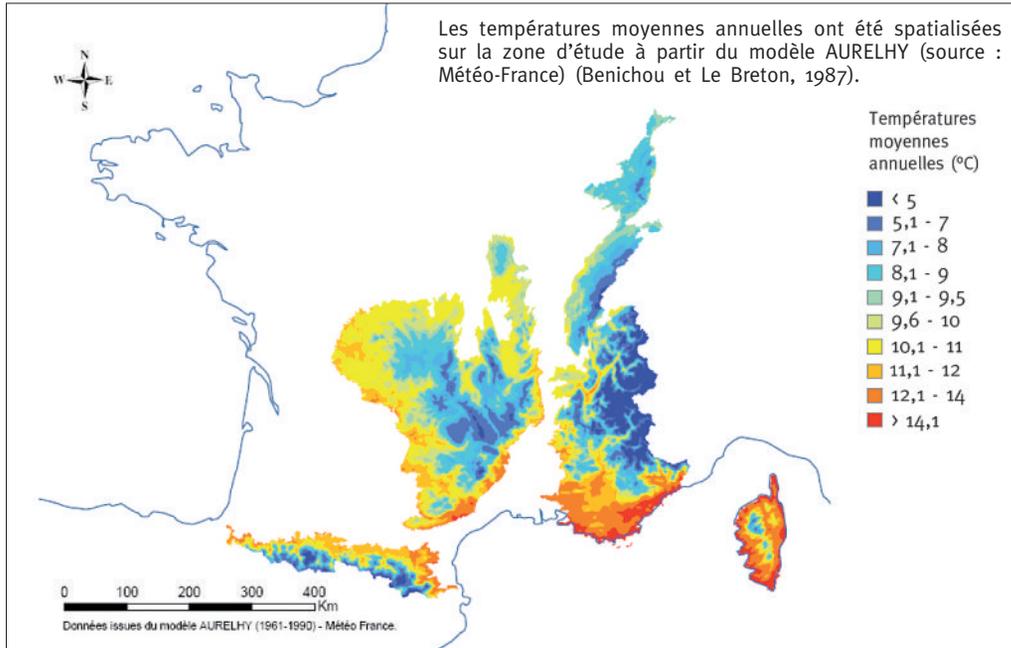
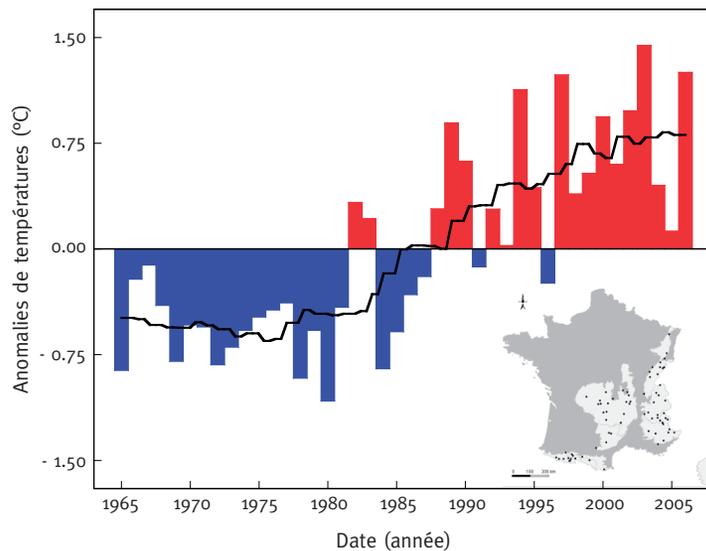


FIGURE 2

**ÉVOLUTIONS DES ANOMALIES DE TEMPÉRATURES MOYENNES ANNUELLES
ENTRE 1965 ET 2006 AU SEIN DE LA ZONE D'ÉTUDE.**

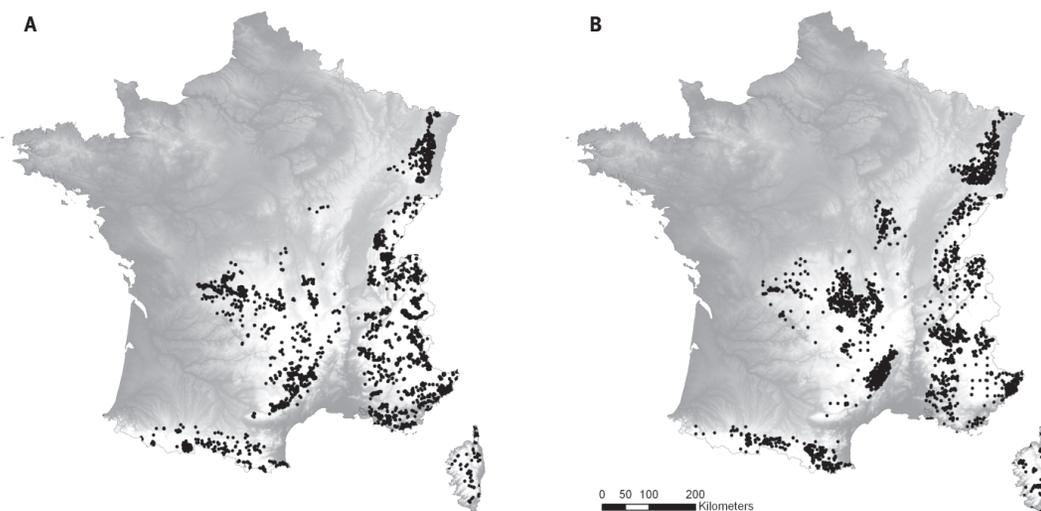
Les anomalies thermiques sont calculées par rapport à la moyenne sur la période 1965-2006. Les températures moyennes annuelles ont été moyennées sur 73 postes météo (source : Météo-France) localisés au sein des montagnes françaises (carte de distribution des postes insérée dans le graphique) et s'étagent entre 10 et 2 010 m en altitude.

Les anomalies positives sont représentées en rouge tandis que les anomalies négatives sont représentées en bleu.



végétales forestières, nous avons comparé une première période (1905-1985) qualifiée de plus “froide” et contenant 6 565 relevés avec une seconde période (1986-2005) qualifiée de plus “chaude” et contenant 8 950 relevés (figure 3).

FIGURE 3
RÉPARTITION DES 7 982 RELEVÉS FORESTIERS
ÉTUDIÉS AU SEIN DES MONTAGNES FRANÇAISES AU COURS DES PÉRIODES
(A) 1905-1985 (N = 3 991) ET (B) 1986-2005 (N = 3 991).



Deux relevés proches spatialement se ressemblent plus que deux relevés éloignés. Pour éviter la redondance de l’information localement, un programme semi-automatique de sélection spatiale écrit sous S-Plus (MathSoft, 1999) a été utilisé pour chaque période indépendamment l’une de l’autre. Les relevés trop proches d’un point de vue à la fois spatial (situés dans un rayon de moins de 500 m) et écologique (même contexte écologique) ont été sous-échantillonnés en sélectionnant aléatoirement et de manière uniforme un relevé sur l’ensemble pour limiter le biais d’autocorrélation spatiale (Diniz-Filho *et al.*, 2003). Après cette procédure, 4 979 et 6 482 relevés ont été conservés pour les périodes 1905-1985 et 1986-2005 respectivement.

Des relevés géographiquement situés en contexte plus chaud au cours de la période 1986-2005 (localisés plus au sud, positionnés plus bas en altitude ou exposés plutôt sur des versants sud) entraînent un réchauffement artificiel lié à la variabilité spatiale de l’échantillon. Pour éviter ce type de déséquilibre dans les conditions thermiques échantillonnées, un programme semi-automatique de sélection a été écrit sous S-Plus (MathSoft, 1999). Le programme utilise la variable de température moyenne annuelle donnée pour la période 1961-1990 et issue du modèle climatique AURELHY au pas du km² (source : Météo-France) (Benichou et Le Breton, 1987), afin de se caler sur la même température de référence pour les deux périodes étudiées, indépendamment du réchauffement temporel ayant eu lieu principalement au cours de la période 1986-2005 (figure 2, p. 467). Pour chacun des six massifs étudiés et pour chaque tranche de 1 °C de la température de référence le long du gradient de température, les relevés ont été sélectionnés aléatoirement de manière à satisfaire un équilibre du nombre de relevés entre les périodes 1905-1985 et 1986-2005. Pour conserver le maximum de relevés, le nombre de relevés sélectionnés par période et par tranche de température au sein d’un massif correspond au minimum des deux périodes (tableau I, p. 469). Le tirage aléatoire uniforme d’élimination de relevés a été lancé sur

TABLEAU I Nombre de relevés potentiels par tranche de 1 °C de température moyenne annuelle, par massif et par période

P1 désigne la période 1905-1985 et P2 la période 1986-2005. Les nombres en gras correspondent à la valeur minimale du nombre de relevés potentiels par tranche de température et par massif entre P1 et P2 (min [P1, P2]). Le total par massif a été calculé en additionnant les nombres en gras indépendamment de la période d'appartenance. Ce total indique le nombre de relevés utilisés dans cette étude pour chaque massif et pour une période.

T (°C)	Alpes		Corse		Jura		Massif central		Pyrénées		Vosges	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
< 0	2	2										
1,1-2	0	0										
2,1-3	11	1										
3,1-4	59	23			1	0	3	0	7	3		
4,1-5	163	45			35	15	15	20	18	2		
5,1-6	202	151			26	16	50	102	29	8	0	3
6,1-7	317	168			46	32	83	192	45	40	83	77
7,1-8	280	212	5	0	16	78	101	237	99	71	87	192
8,1-9	221	187	12	5	102	93	281	351	89	47	315	669
9,1-10	247	185	21	8	67	109	287	382	74	108	96	275
10,1-11	158	48	51	14	2	5	148	428	35	142		
11,1-12	173	135	37	14			143	316	44	146		
12,1-13	87	200	20	11			44	214	11	49		
13,1-14	138	210	13	5			4	6	16	25		
14,1-15	162	188	11	48					28	12		
15,1-16	38	114	10	5					10	0		
16,1-17	1	19										
> 17	0	19										
Total	1 583		73		241		1 156		363		575	

la période dont le nombre de relevés dans la tranche est le plus grand et ceci jusqu'à obtenir le même nombre de relevés que celui de l'autre période dans la même tranche de température. Cette procédure a permis d'échantillonner dans des conditions similaires de températures entre les deux périodes au sein des six massifs étudiés. Au total, 7 982 relevés ont été échantillonnés dont 3 991 dans chaque période (figure 3, p. 468).

Modélisation de la distribution le long du gradient d'altitude

La distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude a été modélisée pour chacune des deux périodes étudiées à l'aide des données de présence-absence des espèces au sein des relevés. Le tracé de la courbe de réponse d'une espèce *i* en fonction de l'altitude *z* est défini par la probabilité conditionnelle de présence de cette espèce connaissant l'altitude *p* (*i/z*). La forme conceptuelle de cette courbe est généralement associée à un tracé en cloche évoquant une distribution normale (courbe gaussienne) des espèces le long du gradient d'altitude. Cette hypothèse conceptuelle de normalité de la distribution en fonction de l'altitude est discutable du fait du caractère symétrique de la réponse, mais elle est adaptée à notre objectif d'évaluer le déplacement en zone centrale de la distribution des espèces, à l'optimum altitudinal (sommet de la cloche). D'un point de vue mathématique, un tracé en cloche de la probabilité de

présence de l'espèce i en fonction de z signifie que $p(i/z)$ soit liée, sous une forme transformée, à une fonction quadratique de z (Ter Braak et Looman, 1986 ; Coudun, 2005) :

$$\log\left(\frac{p(i/z)}{1-p(i/z)}\right) = b_0 + b_1 \cdot z + b_2 \cdot z^2$$

où b_0 , b_1 , et b_2 sont les paramètres de la régression dite logistique issus d'une fonction exécutée avec le logiciel S-Plus (MathSoft, 1999). L'optimum altitudinal d'une espèce à une période est déterminé par la formule (Ter Braak and Barendregt, 1986 ; Coudun, 2005) :

$$z_{opt} = \frac{-b_1}{2 \cdot b_2}$$

La significativité des paramètres b_0 , b_1 , et b_2 a été testée sous S-Plus (MathSoft, 1999) par un test du Khi-2 (au seuil de 0,001) sur la perte de déviance entre le modèle logistique constant (courbe uniforme : b_1 et b_2 égal à zéro), le modèle logistique linéaire (courbe sigmoïdale : b_2 égal à zéro), et le modèle logistique quadratique (courbe en cloche : b_0 et b_1 positifs et b_2 négatif) (McCullagh et Nelder, 1997). D'autres familles de modèles ont été utilisées afin de tenir compte de l'asymétrie potentielle des courbes de réponses, toutes conduisant aux mêmes résultats (pour plus de détail, voir Lenoir, 2009).

Sélection des espèces

Dans le cadre de cette étude ont été sélectionnées uniquement les espèces végétales forestières (mousses, fougères, herbes, arbustes et arbres) présentes au minimum dans 50 localités différentes et dont la courbe de réponse présente un tracé en cloche, et ceci pour chacune des deux périodes étudiées. Le seuil de 50 présences au minimum a été choisi afin d'éliminer les espèces les plus rares pour lesquelles il est difficile d'ajuster une courbe de réponse (Coudun et Gégout, 2006). Le critère de forme en cloche de la courbe répond à l'objectif d'estimer la position de l'optimum altitudinal, étant donné qu'il n'est pas possible de calculer un optimum pour des courbes de réponses uniformes ou sigmoïdales. Parmi les espèces présentes au sein des 7 982 relevés, 171 vérifient ces critères de sélection, représentant une proportion de 62 % du total des présences. Cette procédure de sélection assure une bonne estimation de la position de l'optimum altitudinal des principales espèces végétales forestières au cours des deux périodes étudiées.

Significativité des déplacements au barycentre de la distribution

Pour chaque espèce, le déplacement du cœur de la distribution correspond donc à la différence de position de l'optimum altitudinal entre 1905-1985 et 1986-2005. Afin de tester la significativité de ce déplacement contre un déplacement aléatoire lié à la dynamique des populations en environnement stable (stochasticité) ou au caractère idiosyncratique des données, nous avons adopté une méthode visant à comparer, pour chaque espèce, le déplacement mesuré avec un déplacement obtenu de manière aléatoire en conditions climatiques stables. Pour cela, deux jeux de données contenant 3 991 relevés chacun et issus de tirages aléatoires uniformes avec remise au sein de la période 1905-1985 ont été créés. Le choix de la période 1905-1985 pour obtenir les deux jeux de données issus d'expériences aléatoires a été préféré à celui de la période 1986-2005 en raison du caractère plus stable des températures avant la période de réchauffement qui a débuté dans le milieu des années 1980. De la même manière que pour la comparaison de la position de l'optimum altitudinal entre les périodes 1905-1985 et 1986-2005, nous avons calculé pour les 171 espèces sélectionnées la différence de position de l'optimum altitudinal entre les deux jeux de données issus de tirages aléatoires. Cette procédure a été répétée 1 000 fois à l'aide de la fonction *boot issue* du package *boot* (Canty et Ripley, 2008) pour le logiciel R (R Development Core Team, 2009). Pour chaque espèce dont le déplacement réel de l'optimum altitudinal est positif, la proportion de déplacements aléatoires supérieurs au déplacement réel a été utilisée

comme estimation de la probabilité que le déplacement réel soit considéré comme aléatoire, et inversement pour chaque espèce dont le déplacement réel de l'optimum altitudinal est négatif.

Durée du cycle de vie

Pour chacune des 171 espèces sélectionnées, nous avons recueilli l'information liée aux types biologiques définis dans la base Catminat (Julve, 1998) afin de créer deux groupes d'espèces dont la durée du cycle de vie diffère :

- les espèces ligneuses (phanérophytes hautes et basses, chaméphytes arbustives et hémicryptophytes ligneuses) qui regroupent 57 espèces à durée de vie longue, dont les tissus pérennes sont des bourgeons aériens qui passent la mauvaise saison généralement protégés par des écailles ;

- les espèces herbacées (cryptophytes, hémicryptophytes herbacées et thérophytes) à durée de vie courte, qui regroupent 114 espèces dont les tissus pérennes passent la mauvaise saison soit sous forme de bourgeons cachés ou semi-cachés, soit sous forme de graines.

Dans le but d'examiner l'effet de la durée du cycle de vie sur l'amplitude des déplacements observés au cœur de la distribution altitudinale, nous avons effectué sous le logiciel S-Plus (MathSoft, 1999) une analyse de variance à un facteur avec le déplacement observé en tant que variable dépendante et le type biologique (2 modalités) en tant que variable indépendante.

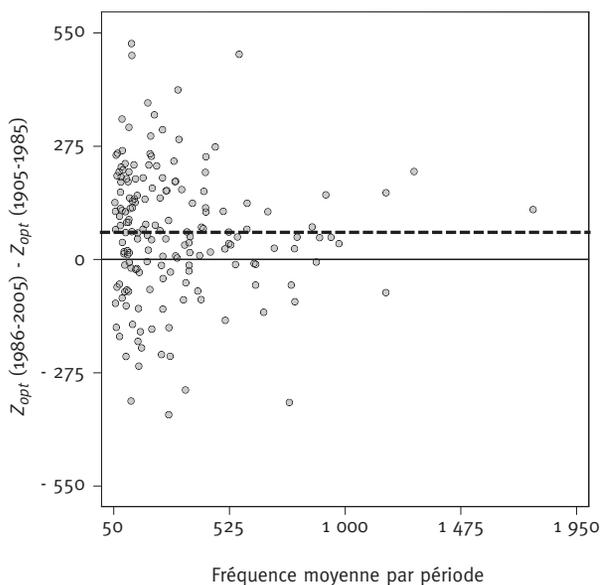
RÉSULTATS ET DISCUSSION

Entre les deux périodes étudiées, le déplacement moyen de l'optimum altitudinal représente une remontée globalement significative de 65 m (± 24 m, test t apparié de Student, $t = 5,33$, $P < 10^{-4}$), effective entre 1971 (année moyenne de la période 1905-1985) et 1993 (année moyenne de la période 1986-2005), soit une remontée moyenne d'environ 30 m par décennie. Il est difficile, à partir de ce résultat, d'attribuer directement la remontée altitudinale observée à un effet climatique seul. Néanmoins, le déplacement général observé est très cohérent avec l'épisode de réchauffement récent et celui-ci complète, pour les milieux tempérés, les observations jusqu'ici emblématiques faites pour les végétaux dans les écosystèmes alpins, subalpins, arctiques et boréaux. Par exemple, dans les Alpes suisses et au-delà de la limite supérieure forestière, une remontée de la distribution altitudinale des espèces végétales des pelouses alpines de l'ordre de 28 m par décennie a été observée (Walther *et al.*, 2005). Une étude plus récente portant sur 10 espèces végétales forestières distribuées le long d'un gradient altitudinal d'environ 2 300 m au sud de la Californie rapporte un résultat très similaire, avec une remontée altitudinale moyenne de l'ordre de 65 m entre 1977 et 2007, soit environ 20 m par décennie (Kelly et Goulden, 2008). À une échelle plus globale portant sur six massifs montagneux et 171 espèces végétales forestières, notre résultat confirme donc une remontée des espèces végétales en altitude, pas seulement en périphérie, mais également au cœur de leur distribution, s'ajoutant aux nombreuses observations déjà documentées pour le règne animal (pour une revue, voir Lenoir, 2009).

L'ampleur de la remontée observée reste néanmoins inférieure à nos suppositions de départ qui prévoyaient une remontée de 120 à 150 m de l'optimum altitudinal pour un réchauffement de 0,7 à 0,9 °C au cours des 2 à 3 dernières décennies, soit 60 à 75 m de remontée attendue par décennie. En considérant l'effet du réchauffement climatique seul, le déplacement général observé est donc moitié moins important qu'attendu. Cette différence entre déplacement attendu et observé implique l'existence de freins qui limitent la migration des espèces végétales forestières vers des altitudes devenues plus favorables d'un point de vue thermique. Les capacités de dispersion et de colonisation faibles des plantes forestières, adaptées aux conditions environne-

mentales relativement stables qui règnent dans le sous-étage (Hermy *et al.*, 1999), ajoutées à une fragmentation importante des paysages (Honnay *et al.*, 2002), pourraient constituer autant de freins expliquant le retard observé entre intensité du réchauffement et vitesse des déplacements.

Deux tiers des espèces végétales forestières étudiées (118 sur 171) présentent un optimum altitudinal positionné plus haut en altitude au cours de la période 1986-2005 en comparaison avec la période 1905-1985, contre seulement un tiers des espèces (53 sur 171) qui présentent un optimum positionné plus bas en altitude (figure 4, ci-dessous). Au total, 69 espèces présentent un déplacement significatif ($P < 0,05$) de l'optimum altitudinal vers des altitudes supérieures, contre 15 espèces dont le déplacement est significatif vers les altitudes inférieures. La figure 4 montre également que plus les espèces sont fréquentes (avec un niveau d'occurrences élevé dans les deux périodes étudiées), moins le message est variable. La précision du déplacement de l'optimum altitudinal par espèce est donc meilleure pour les espèces les plus fréquentes, comme démontré par Coudun (2005) pour la précision d'approximation de l'optimum réel en régression logistique qui est meilleure pour des nombres d'occurrences plus élevés. D'autre part, l'importance des déplacements observés semble dépendre des types biologiques des espèces. À titre d'exemples, la figure 5 (p. 473) montre des déplacements importants de l'optimum altitudinal pour des plantes herbacées comme la Moehringie à trois nervures (*Moehringia trinervia*), une thérophyte annuelle ou bisannuelle, la Lâche digitée (*Carex digitata*), une hémicryptophyte cespiteuse, ou la Dentaire (*Cardamine heptaphylla*), une géophyte à rhizome. Les ligneux par contre, comme le Noisetier (*Corylus avellana*) et le Charme (*Carpinus betulus*), présentent des déplacements beaucoup plus faibles (figure 5, p. 473). Par conséquent, la durée du cycle de vie semble influencer l'intensité des déplacements observés au cœur de la distribution altitudinale, de façon d'autant plus importante que le cycle de vie est court. Ainsi, les herbacées à durée de vie courte (114 espèces) présentent une remontée moyenne de l'ordre de 40 m par décennie, significativement supérieure à celle des ligneux à durée de vie longue (57 espèces), dont la remontée moyenne est de l'ordre de 15 m par décennie (analyse de variance à un facteur, $F = 4,21$, $P = 0,04$). Le déplacement plus important observé chez les herbacées forestières semble paradoxal bien supérieur aux observations de capacité de dispersion de ce groupe d'espèces au sein d'une matrice forestière continue : 1,5 m/an (Bossuyt *et al.*, 1999). Ce paradoxe est d'autant plus important que nos résultats concernent des déplacements verticaux, ce



qui implique des déplacements géographiques le long des pentes des massifs qui sont bien plus importants encore. Par conséquent, il semblerait que des processus d'extinctions s'opèrent à la limite altitudinale inférieure de distribution des espèces à durée de vie courte qui pourraient expliquer des déplacements importants du cœur de la distri-

FIGURE 4
DÉPLACEMENT DE L'OPTIMUM ALTITUDINAL (Z_{OPT}) ENTRE 1905-1985 ET 1986-2005 EN FONCTION DE LA FRÉQUENCE MOYENNE PAR PÉRIODE (moyenne des occurrences entre la période 1905-1985 et la période 1986-2005, basée sur 2 séries de 3 991 relevés) POUR 171 ESPÈCES VÉGÉTALES FORESTIÈRES

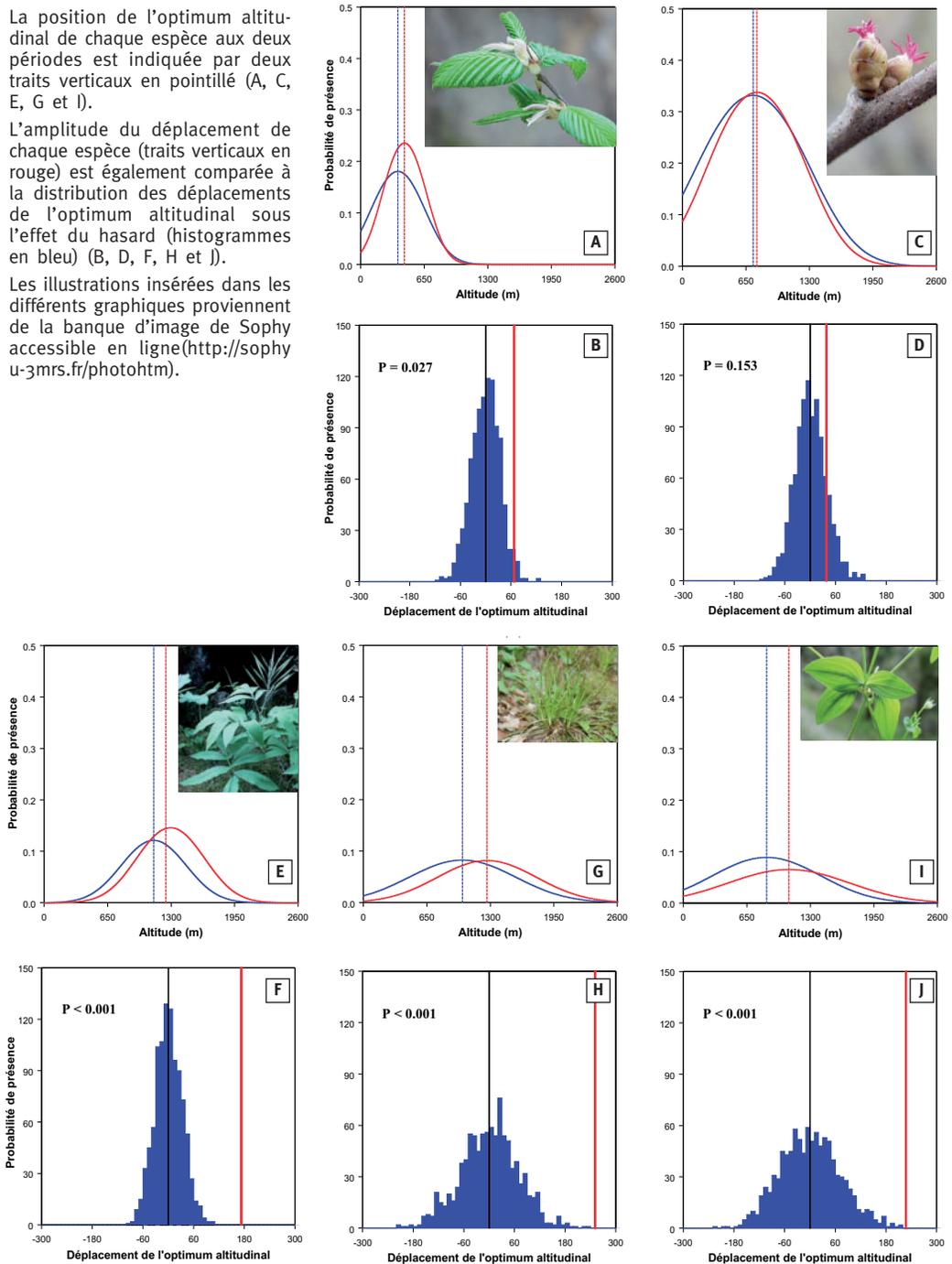
La droite horizontale en pointillé indique le déplacement moyen en altitude (+ 65 m) entre 1905-1985 et 1986-2005.

FIGURE 5 DÉPLACEMENT DE L'OPTIMUM ALTITUDINAL DU CHARME (A et B), DU NOISETIER (C et D), DE LA DENTAIRE (E et F), DE LA LAÏCHE DIGITÉE (G et H), ET DE LA MOEHRINGIE À TROIS NERVURES (I et J) ENTRE 1905-1985 (courbes de réponse en bleu) ET 1986-2005 (courbes de réponse en rouge)

La position de l'optimum altitudinal de chaque espèce aux deux périodes est indiquée par deux traits verticaux en pointillé (A, C, E, G et I).

L'amplitude du déplacement de chaque espèce (traits verticaux en rouge) est également comparée à la distribution des déplacements de l'optimum altitudinal sous l'effet du hasard (histogrammes en bleu) (B, D, F, H et J).

Les illustrations insérées dans les différents graphiques proviennent de la banque d'image de Sophy accessible en ligne (<http://sophy.u-3mrs.fr/photohtm>).



bution des espèces sans phénomènes de colonisation marqués à la marge altitudinale supérieure de leur distribution. Quel que soit le phénomène, beaucoup de petits déplacements successifs (herbacées forestières à cycle de vie court) entraînent inévitablement des changements plus rapidement décelables sur une période courte que de grands déplacements peu fréquents (ligneux forestiers à cycle de vie long) (Lenoir, 2009).

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES DE GESTION

À l'échelle de l'ensemble des montagnes françaises, nos résultats démontrent que l'optimum altitudinal moyen pour 171 espèces végétales forestières est remonté d'environ 30 m par décennie depuis le milieu des années 1980. Même si les déplacements observés impliquent une multitude de causes possibles à l'échelle locale ou spécifique, ces dernières se compensent mutuellement lorsque l'on augmente l'échelle spatiale d'étude ou le nombre de taxons étudiés, de sorte que seuls des facteurs globaux sont susceptibles d'expliquer la remontée générale observée. Le caractère global de notre résultat a donc été méticuleusement discuté vis-à-vis des différents facteurs globaux potentiellement en cause (Lenoir, 2009) : réchauffement climatique, changements d'utilisation des sols, eutrophisation et acidification des sols, dynamique de vieillissement des peuplements forestiers, et influence du gibier. Nous n'excluons pas la possibilité d'une influence complexe de plusieurs de ces facteurs sur la distribution des espèces. En revanche, le réchauffement climatique constitue le facteur explicatif le plus cohérent vis-à-vis de nos observations (Lenoir, 2009). Considérant l'influence du réchauffement climatique, il est difficile de faire la part entre l'effet lié à l'augmentation de la température seule, et l'effet combiné avec le niveau des précipitations lié à l'alimentation hydrique. Les variations du climat n'affectent pas seulement les températures, les régimes des précipitations et des bilans hydriques varient également dans l'espace et dans le temps entraînant également des changements de distributions des espèces. À cela s'ajoute l'augmentation de l'occurrence des extrêmes climatiques tels que les fortes chaleurs et les fortes précipitations. Quoi qu'il en soit, le déplacement général observé est moitié moins important qu'attendu sous le seul effet du réchauffement climatique, suggérant ainsi l'intervention de processus limitants : faibles capacités de dispersion des herbacées forestières, isolation des habitats par fragmentation des territoires, contraintes édaphiques, mais également inertie temporelle de certaines espèces dont le cycle de reproduction implique le long terme.

En termes de gestion, la remontée globale de l'optimum altitudinal des espèces végétales forestières intéresse directement le gestionnaire pour qui la première incertitude porte sur le choix des essences objectif. Nous avons montré qu'il était plus aisé de déceler sous le couvert forestier des changements de distributions pour le cortège des espèces herbacées à durée de vie courte que pour celui des espèces ligneuses à durée de vie longue (arbres et arbustes). Par conséquent, l'évolution de la composition du cortège des espèces à durée de vie courte en montagne constitue une vigie forestière que le gestionnaire pourrait interroger régulièrement pour le guider dans le choix des essences objectif (Lenoir, 2009). En effet, quels que soient les facteurs en cause, ces espèces indiquent au gestionnaire un état minimum du changement en cours et donc du retard minimal des essences par rapport aux conditions présentes. Enfin, en termes d'exploitation de la ressource, l'inertie temporelle des essences à durée de vie longue implique des risques de perte d'exploitabilité non négligeable à la limite altitudinale inférieure de présence de certaines essences. En l'absence de phénomène de plasticité phénotypique de certains individus, la révision à la baisse de l'âge d'exploitabilité aux altitudes limites permettrait de diminuer la probabilité de sacrifices d'exploitabilité. Il est également important de prendre en compte l'augmentation de la pression de production au sein des écosystèmes forestiers de montagne qui pourrait entraîner localement des conflits d'intérêts entre gestion conservatoire, gestion à but de protection contre

les risques naturels et production forestière. L'effort de conciliation entre les divers objectifs assignés à la forêt de montagne est donc plus que jamais important dans les contextes actuel et futur de changements environnementaux.

Jonathan LENOIR
 UMR1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois
 (LERFoB)
 AgroParisTech ENGREF
 14 rue Girardet CS 14216
 F-54042 NANCY Cedex

Actuellement

Ecoinformatics & Biodiversity Group
 Department of Biological Sciences
 AARHUS UNIVERSITY
 Ny Munkegade 114
 DK-8000 AARHUS C (DENMARK)
 (lenoir.john@gmail.com)

Jean-Claude GÉGOUT
 UMR1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois
 (LERFoB)
 AgroParisTech ENGREF
 14 rue Girardet CS 14216
 F-54042 NANCY Cedex
 (jean-claude.gegout@engref.agroparistech.fr)

Remerciements

Les auteurs remercient vivement tous ceux qui ont contribué à l'élaboration des bases de données utilisées dans le cadre de cette étude et plus particulièrement Ingrid Seynave et Patrice de Ruffray en tant qu'interlocuteurs privilégiés des bases EcoPlant et Sophy respectivement. Les auteurs adressent également leurs remerciements aux chercheurs du LERFoB ainsi qu'à P.A. Marquet (CASEB, Santiago, Chili) et J.-L. Dupouey (INRA Nancy) pour leur collaboration scientifique ou technique. Cette étude a été financée par une bourse de thèse INRA.

BIBLIOGRAPHIE

- BENICHO (P.), LE BRETON (O.). — Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. — *La Météorologie*, 7^e série, n° 19, 1987, p. 12.
- BOSSUYT (B.), HERMY (M.), DECKERS (J.). — Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. — *Journal of Ecology*, 87, 1999, pp. 628-638.
- BRISSE (H.), de RUFFRAY (P.), GRANDJOUAN (G.), HOFF (M.). — European vegetation survey. The phytosociological database "Sophy". — *Annali di botanica*, vol. LIII, 1995, pp. 191-223.
- CANTY (A.), RIPLEY (B.). — Boot: Bootstrap R (S-PLUS) functions. — Site internet : <http://www.R-project.org>.
- COUDUN (C.). — Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France. — Nancy : École nationale du Génie rural, des Eaux et Forêts, 2005 (Thèse de doctorat en sciences forestières).
- COUDUN (C.), GÉGOUT (J.-C.). — The derivation of species response curves is sensitive to position of the optimum, species' prevalence and size of the data set. — *Ecological Modelling*, 199, 2006, pp. 164-175.
- DINIZ-FILHO (J.A.F.), BINI (L.M.), HAWKINS (B.A.). — Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. — *Global Ecology & Biogeography*, 12, 2003, pp. 53-64.
- DUPOUEY (J.-L.), BODIN (J.). — Changes already observed in plant species: various key cases but not massive migrations. — *Rendez-Vous techniques de l'Office national des forêts*, 2007, pp. 34-39.
- GÉGOUT (J.-C.), COUDUN (C.), BAILLY (G.), JABIOL (B.). — EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. — *Journal of Vegetation Science*, 16, 2005, pp. 257-260.
- HAWKINS (B.A.), SHARROCK (S.), HAVENS (K.). — Plants and climate change: which future? — Botanic Gardens Conservation International, 2008.
- HERMY (M.), HONNAY (O.), FIRBANK (L.), GRASHOF-BOKDAM (C.), LAWESSON (J.E.). — An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. — *Biological Conservation*, 91, 1999, pp. 9-22.
- HONNAY (O.), VERHEYEN (K.), BUTAYE (J.), JACQUEMYN (H.), BOSSUYT (B.), HERMY (M.). — Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. — *Ecology Letters*, 5, 2002, pp. 525-530.

- IPCC. — Climate Change 2007: The Physical Science Basis. — Cambridge University Press, 2007a.
- IPCC. — Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. — Cambridge University Press, 2007b.
- JULVE (P.). — Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France. — 1998. — Version 9 février 2006. — Site internet : <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- KELLY (A.E.), GOULDEN (M.L.). — Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 2008, pp. 11823-11826.
- LACOSTE (A.), SALANON (R.). — Éléments de biogéographie et d'écologie. — Paris: Nathan, 1969. — 189 p.
- LENOIR (J.). — Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude. — Nancy : AgroParisTech, 2009 (Thèse en Sciences forestières). — Site internet : <http://pastel.paristech.org/5231/>.
- LENOIR (J.), GÉGOUT (J.-C.), MARQUET (P.A.), DE RUFFRAY (P.), BRISSE (H.). — A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. — *Science*, 320, 2008, pp. 1768-1771.
- MATHSOFT I. — S-Plus 2000, Programmer's Guide. — MathSoft, Inc., 1999.
- MCCULLAGH (P.), NELDER (J.A.). — Generalized linear models. — London : Chapman & Hall, 1997.
- MOISSELIN (J.-M.), SCHNEIDER (M.), CANELLAS (C.), MESTRE (O.). — Les changements climatiques en France au XX^e siècle ; Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. — *La Météorologie*, 38, 2002, pp. 45-55.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM I. — R: A Language and Environment for Statistical Computing. — In : R Foundation for Statistical Computing, 2009. — Site internet : <http://www.R-project.org>.
- TER BRAAK (C.J.F.), BARENDREGT (L.G.). — Weighted averaging of species indicator values: Its efficiency in environmental calibration. — *Mathematical Biosciences*, 78, 1986, pp. 57-72.
- TER BRAAK (C.J.F.), LOOMAN (C.W.N.). — Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. — *Vegetatio*, 65, 1986, pp. 3-11.
- WALTHER (G.R.), BEIBNER (S.), BURGA (C.A.). — Trends in the upward shift of alpine plants. — *Journal of Vegetation Science*, 16, 2005, pp. 541-548.

LA REMONTÉE DE LA DISTRIBUTION ALTITUDINALE DES ESPÈCES VÉGÉTALES FORESTIÈRES TEMPÉRÉES EN LIEN AVEC LE RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE RÉCENT [Résumé]

Les changements de distribution des espèces vers les pôles en latitude ou vers les sommets de montagnes en altitude sont généralement associés à des déplacements observés en périphérie de la distribution, dans des conditions climatiques extrêmes. En revanche, de tels changements au cœur de la distribution, dans des conditions climatiques optimales, sont peu étudiés chez les espèces végétales forestières en climat tempéré. À l'aide de bases de données nationales, nous avons étudié ce type de déplacement en zone de montagne, où l'étude des changements de distribution est facilitée par des conditions thermiques qui varient rapidement et de manière unidirectionnelle avec l'altitude. À l'échelle de l'ensemble des montagnes françaises, nos résultats démontrent que l'optimum altitudinal des espèces végétales forestières est remonté en moyenne de 30 m par décennie depuis le milieu des années 1980 et que cette remontée est d'autant plus rapide à déceler chez les espèces dont le cycle de reproduction est court. Ces résultats apportent de nouveaux éléments qui confirment une remontée des espèces végétales en altitude, non seulement en périphérie, mais également au cœur de leur distribution. Cependant, nos résultats montrent également que la remontée observée est moitié moins importante que celle attendue sous le seul effet du réchauffement climatique, suggérant l'intervention de processus limitants.

MOVEMENT TO HIGHER ELEVATIONS OF THE RANGE OF TEMPERATE FOREST PLANT SPECIES IN CONNECTION WITH RECENT GLOBAL WARMING [Abstract]

Movement of the latitudinal distribution of species towards the poles and altitudinal distribution towards the tops of mountains are generally associated with changes observed at the margins of distribution under extreme climatic conditions. However, changes of this type in the heart of the distribution area under optimal climatic conditions have been poorly investigated for forest plant species in a temperate climate. Using national data bases, we studied this type of movement in montane areas where the study of changes in distribution is made easier by the fact that, as altitude increases, temperature conditions vary rapidly and in the same direction. On the scale of all French mountain ranges, our results show that the altitudinal optimum for forest plant species has climbed by 30 m every decade since the middle of the 1980's and that this upward drift is more easily detected in species with short reproductive cycles. These results provide additional material that confirms that species are moving to higher ground, not just at the margins but also in the heart of their range. However, our results also show that the ascent observed is half as large as the predicted change under the effect of global warming alone, suggesting that limiting processes may be at work.