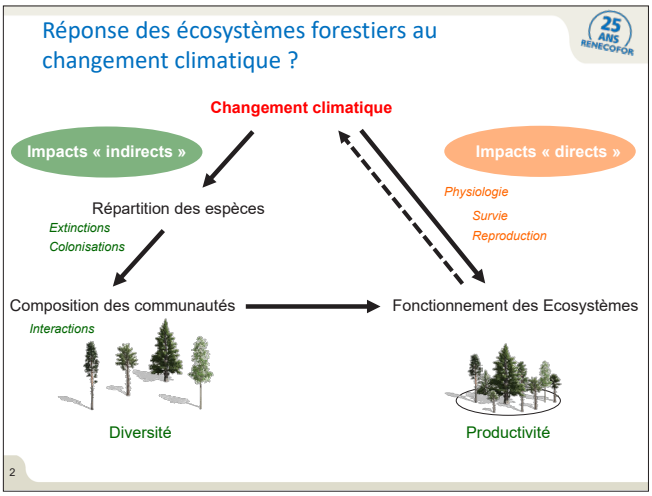
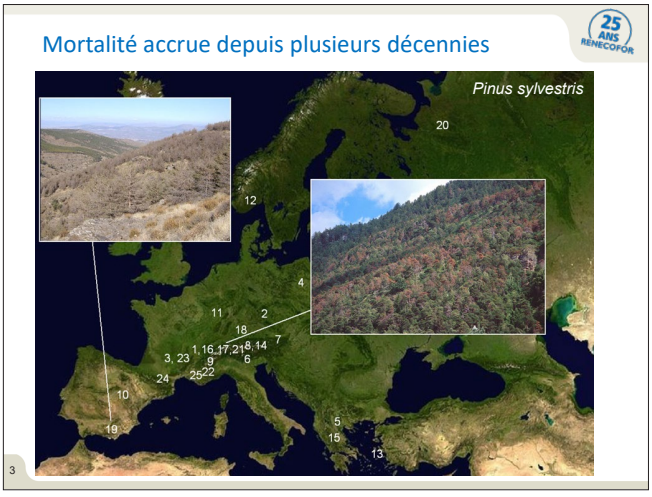
MIEUX COMPRENDRE LES PROCESSUS D'INFLUENCE DU CLIMAT SUR LES ARBRES POUR ANTICIPER LES EFFETS DE SON ÉVOLUTION SUR LA COMPOSITION ET SUR LE FONCTIONNEMENT DES FORÊTS

Xavier Morin
Isabelle Chuine
CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive



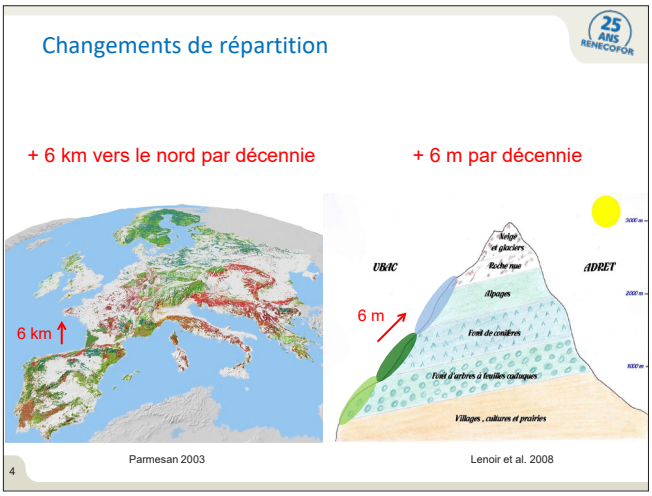


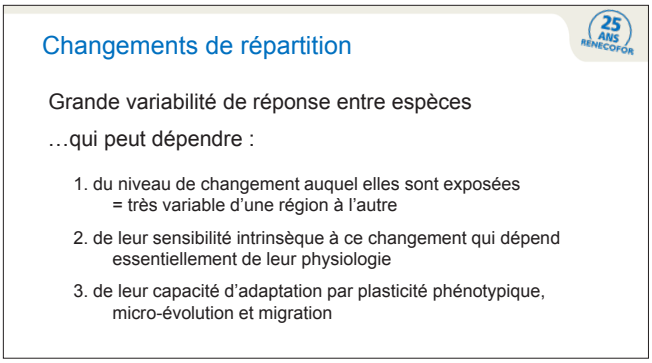
Je suis content d'intervenir juste après François Lebourgeois, parce que ça me permet de simplement dézoomer un peu, pour passer de la réponse des arbres à celle des forêts, en termes de composition.

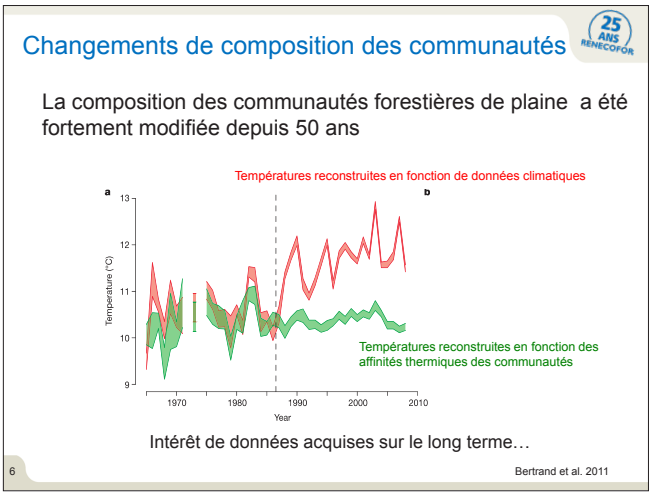
Les impacts directs et indirects du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes

Nous venons de voir que l'analyse des données du réseau RENECOFOR permet d'approcher l'impact du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers en général et en particulier sur les changements au niveau de la physiologie, la croissance et la reproduction notamment. C'est ce que j'appelle les **impacts directs** du changement climatique sur les forêts.
De façon un peu artificielle on peut aussi voir une autre famille d'impacts, **les impacts indirects**, qui portent plutôt sur l'aspect composition, diversité de ces écosystèmes forestiers. On sait que le changement climatique agit sur la répartition des essences forestières, avec des extinctions locales qui, dans l'hémisphère nord, surviennent plutôt au sud de l'aire actuelle de répartition, et des événements de colonisation plutôt au nord (ou en haute altitude). Ces changements de répartition ont des impacts à l'échelle plus locale sur la composition des communautés, et ensuite sur les interactions entre espèces et individus au sein de ces communautés.
De plus, on sait qu'il y a un lien fort entre la composition des communautés et le fonctionnement des écosystèmes ; c'est très étudié depuis 15 ou 20 ans, pour savoir par exemple si des forêts mélangées sont plus ou moins productives que les forêts pures. Ça permet de boucler la boucle avec un effet possible de ce que j'appelle les impacts indirects du changement climatique (dans la partie gauche du diagramme) sur le fonctionnement des écosystèmes (à droite).

Je ne m'étends pas sur les impacts directs, relatifs à la croissance, la survie, la phénologie, la fructification… et dont François Lebourgeois vient de parler. Mais je complète en signalant les impacts sur la mortalité. Il y a de nombreux exemples, notamment en France, d'événements de mortalité accrue sur des essences forestières. Voici un exemple extrait d'une synthèse bibliographique ou d'une méta-analyse datant d'il y a 7 ans, qui montrait pour le pin sylvestre différents événements de mort à l'échelle des populations, aussi bien au niveau latitudinal (au sud de l'Espagne) que sur une dynamique altitudinale (dans la vallée du Valais en Suisse). Ce qui nous amène aux impacts indirects, car ces événements de mortalité accrue induisent des changements de répartition.







On observe depuis plusieurs décennies un décalage vers le Nord des répartitions des espèces, arbres compris, de l'ordre de 6 km par décennie (selon une méta-analyse regroupant divers organismes). Je n'ai mis en guise d'illustration que la carte des différents types forestiers européens, mais il y a des études qui montrent très concrètement des événements de colonisation et de changements de répartition, en Scandinavie notamment. En parallèle, on observe également des changements de répartition altitudinale. Voir par exemple l'étude coordonnée par Jonathan Lenoir pour les forêts de montagne françaises, sur la remontée altitudinale de l'optimum de répartition des espèces forestières (dont les arbres, mais pas seulement).

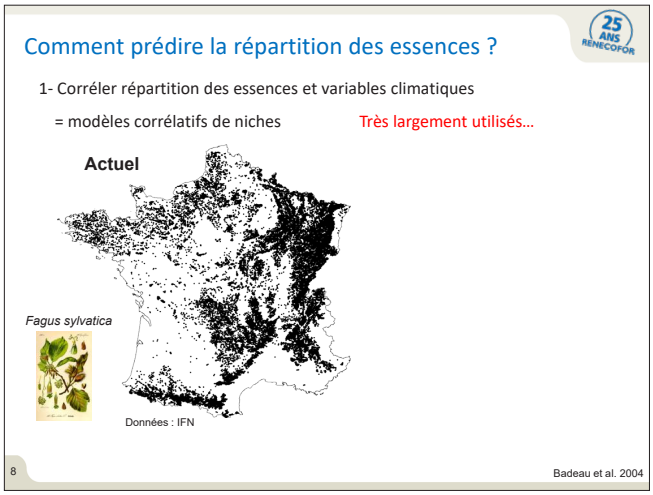
Ces changements de répartition se caractérisent évidemment par une grande variabilité de réponse. Variabilité qui peut dépendre du niveau de changement auquel sont confrontées les essences, car toutes les régions ne sont pas égales face au réchauffement climatique ou à l'augmentation des événements de sécheresse. Mais les espèces ne sont pas non plus égales dans leur réponse au changement climatique : la sensibilité varie entre les espèces ou même au sein de chaque espèce, ce qui joue sur leurs capacités d'adaptation, par la plasticité ou par évolution génétique. Je n'ai hélas pas le temps de détailler.

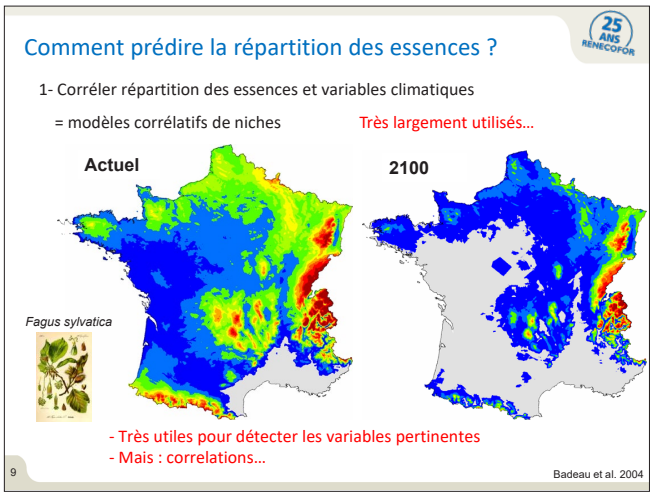
Il y a donc des changements de répartition avérés mais variables, en réponse (entre autres) au changement climatique, qui se traduisent en conséquence par des changements de composition des communautés. Et ces recompositions se font à une vitesse qui elle-même varie, notamment, selon qu'on est en plaine ou en montagne. C'est ce que montre une étude pilotée par Romain Bertrand qui compare l'évolution au cours du temps de la température observée et de la température bio-indiquée par les suivis floristiques en forêt : on voit sur le graphe qu'en plaine les communautés peinent à se recomposer et accusent un décalage avec les températures observées (alors qu'en montagne les deux courbes restent assez cohérentes).

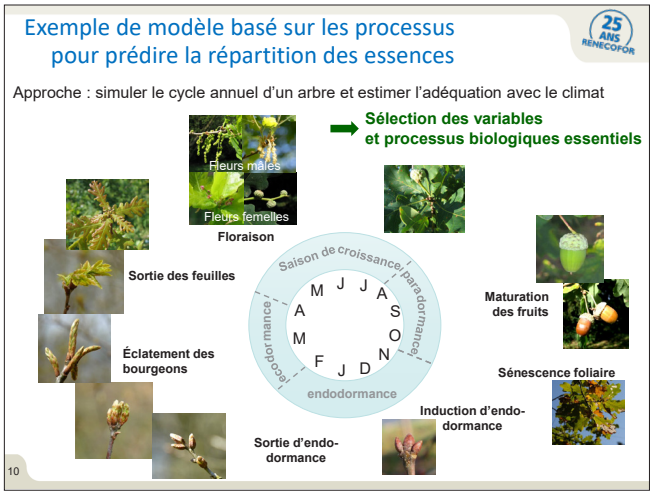
En fil rouge, ici comme dans la suite de la présentation, je signale l'intérêt des données acquises sur le long terme. Même si je ne présente pas des analyses faites avec les données du réseau RENECOFOR, il est utile de pointer les cas pour lesquels ce genre de données est irremplaçable.

Cascade des impacts : comment prédire pour anticiper la réponse des écosystèmes ?

Faute de pouvoir tout traiter, je vais me focaliser sur deux grandes questions : tout d'abord, à l'échelle régionale, comment prédire le changement de répartition des espèces en réponse au changement climatique ? Et ensuite, à l'échelle locale, comment peut-on essayer d'étudier l'effet du changement de composition sous l'angle de l'adaptation des forêts au changement climatique ? C'est-à-dire en gros : le mélange d'essences forestières pourrait-il être plus résistant que, par exemple, des forêts monospécifiques ?
Autant que faire se peut, je présenterai des approches dites (de façon un peu présomptueuse) mécanistes, ou du moins j'essaierai d'intégrer le plus possible dans les approches la compréhension des mécanismes qui sous-tendent les réponses des espèces et des communautés au changement climatique.







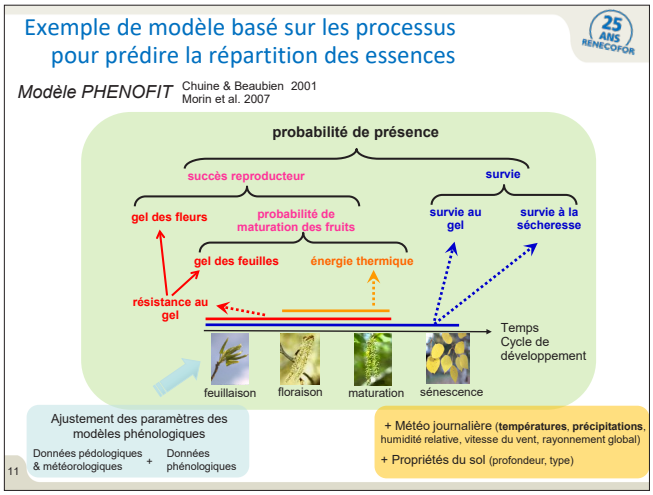
Échelle régionale : prédire la répartition des essences

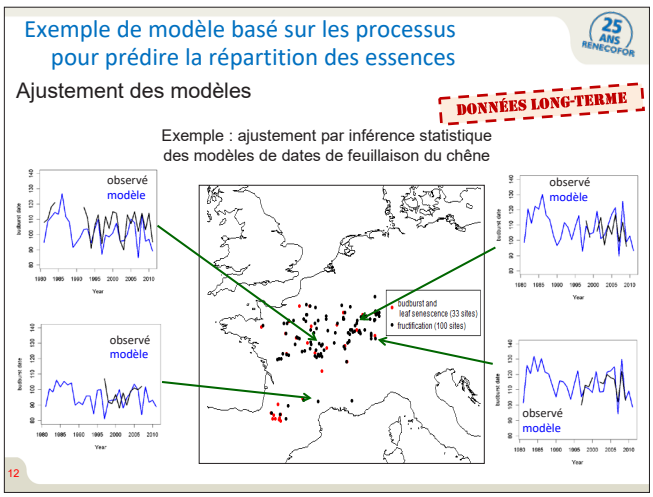
Je commence donc par le problème de la prédiction des changements de répartition. La démarche la plus utilisée actuellement, à la fois pour essayer de comprendre le déterminisme climatique de la répartition des espèces et leur réponse au changement climatique, utilise ce qu'on appelle des modèles corrélatifs de niche.
L'exemple que je présente ici vient d'une étude bien connue de Vincent Badeau, qui est présent dans la salle. On part des données de l'inventaire (IFN), en l'occurrence celles du hêtre. Ce sont des données de présence/absence, qu'on peut très bien mettre en relation avec des données climatiques, ce qui permet d'obtenir une carte d'affinités climatiques de l'espèce en fonction de sa présence ou de son absence.

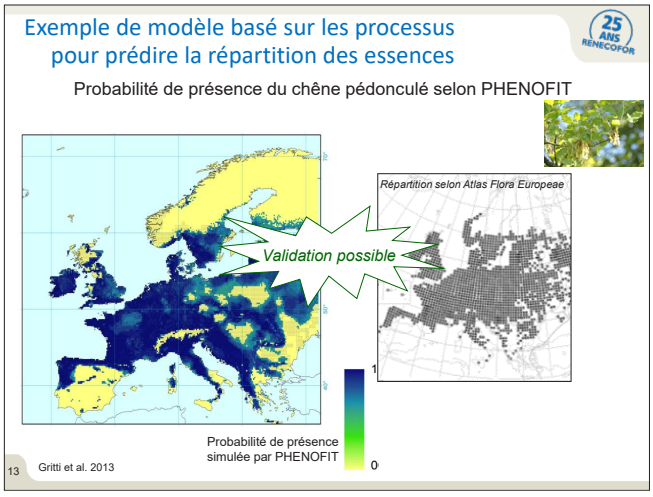
En utilisant les données des scénarios de changement climatique, on peut projeter, par exemple à la fin du siècle actuel, la répartition attendue (la répartition future du hêtre) si on garde dans le temps ce même lien entre présence et affinités climatiques.
Cette approche a un gros avantage, c'est de pouvoir être développée pour un grand nombre d'espèces, parce qu'on a simplement besoin de répartitions fiables et de données climatiques. Et elle est très utile pour essayer de détecter les variables pertinentes et commencer à comprendre à quels mécanismes les espèces sont particulièrement sensibles, vis-à-vis de leur répartition. Mais il ne s'agit que de corrélations et on peut donc s'interroger : la corrélation qu'on observe aujourd'hui sera-t-elle conservée telle quelle dans le temps ?

Pour essayer de se départir de cette corrélation, on peut adopter une approche complémentaire, qui consiste à essayer de comprendre les mécanismes à déterminisme climatique qui peuvent jouer sur la répartition des espèces. Je vais présenter brièvement un modèle, développé à l'origine par Isabelle Chuine, qui recourt à cette approche en prenant l'angle de la phénologie (modèle Phénofit). L'idée est de se dire que si une espèce peut être présente en un site donné, c'est parce que les conditions climatiques lui permettent de survivre, d'abord, puis de réaliser un cycle de vie complet : développer des feuilles, faire des fleurs, des fruits et produire des graines viables.

Il s'agit donc de reproduire le cycle de vie annuel d'un arbre, en fonction du climat. Et pour cela, on a besoin de données qui permettent de sélectionner des variables pertinentes pour reproduire ces mécanismes, en l'occurrence phénologiques, et aussi de sélectionner les processus biologiques essentiels qui sous-tendent ce cycle.







Le cycle de vie annuel de l'arbre est à la base du modèle avec, pour chaque événement phénologique, un modèle sous-jacent qui dépend du climat. À partir de la simulation de ce cycle biologique, le modèle va estimer la survie d'un arbre moyen (ici au gel et à la sécheresse). Mais surtout les modèles phénologiques vont servir à estimer à la fois la possibilité pour l'arbre de faire des feuilles et les dommages infligés à ces feuilles au cours de l'année, notamment par le gel ; même chose pour les fleurs ou les fruits. Ensuite on simule la maturation des fruits en fonction de la machinerie disponible au niveau de l'arbre et de l'énergie thermique due au climat. Tout ça pour estimer au final un succès reproducteur. La dernière étape fait intervenir une notion d'écologie évolutive, à savoir la valeur sélective ou fitness, c'est-à-dire le produit du succès reproducteur et de la survie, qui permet d'estimer une probabilité de présence d'une espèce donnée en un site donné, caractérisé en l'occurrence par son climat et ses conditions de sol.

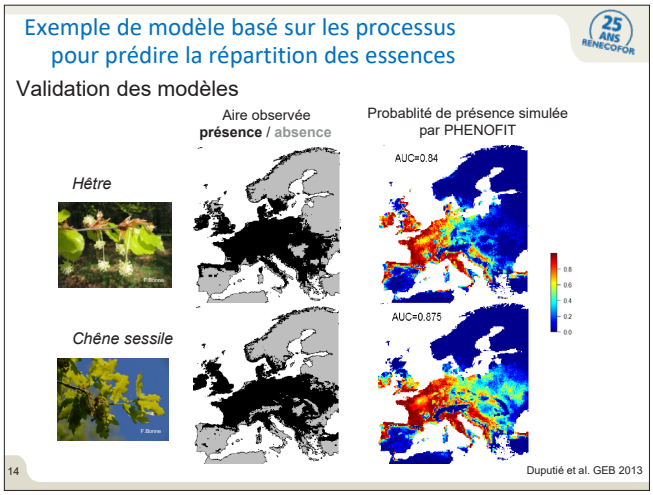
Le nerf de la guerre, c'est d'ajuster les paramètres de ces modèles phénologiques, chose qui n'est possible qu'avec de longues séries de données phénologiques et d'autres types de données (climatiques et pédologiques dans notre cas).

Voici un exemple d'ajustement de ces modèles. Il s'agit du chêne pédonculé, je crois. La carte montre l'ensemble de sites pour lesquels nous avons des séries d'observations de dates phénologiques, en l'occurrence pour la feuillaison, et typiquement les placettes RENECOFOR en font partie. L'objectif est de calibrer les paramètres des modèles phénologiques au niveau de chaque site, donc de chaque climat local, avant de les rentrer ensuite dans le modèle phénofit pour prédire les aires de répartition. Là encore, ce n'est possible qu'en ayant de longues séries temporelles d'observations phénologiques.

Voilà un exemple de sortie pour le chêne pédonculé (carte de gauche) : celle des probabilités de présence, entre 0 et 1, en l'occurrence sur une grille climatique européenne. On peut comparer, à droite, avec la répartition observée, même à une échelle assez grossière, de l'Atlas Flora Europeae. C'est un avantage de cette approche « mécaniste » : on peut vraiment la valider en comparant la répartition simulée avec l'observé, puisque l'observé n'est pas utilisé pour calibrer le modèle.

Photo : Luc Croisé, ONF

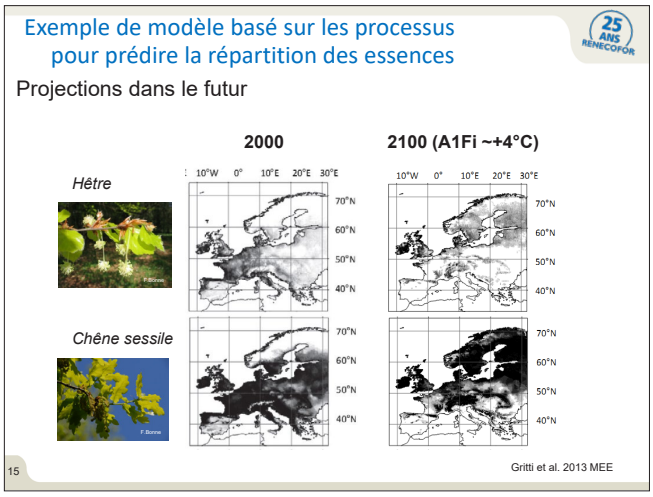
Chêne - phénologie de la feuillaison



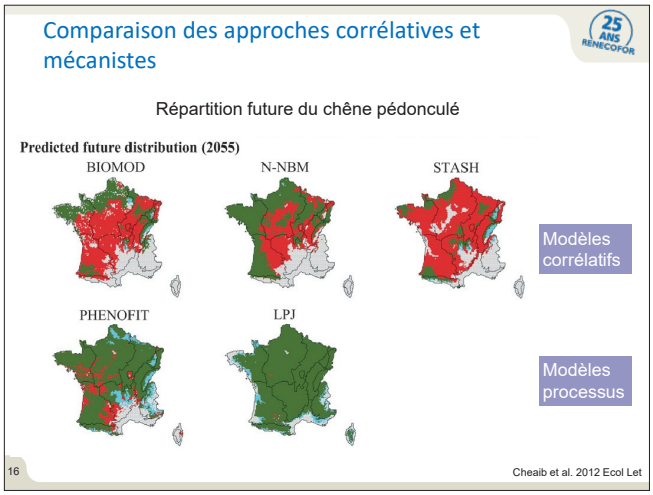
Le modèle PHENOFIT est calibré aujourd'hui pour presque une dizaine d'espèces forestières européennes. Par exemple ici, le hêtre et le chêne sessile avec, de la même façon, la répartition simulée (à droite) qui montre un assez fort accord avec l'aire observée (à gauche, en noir).

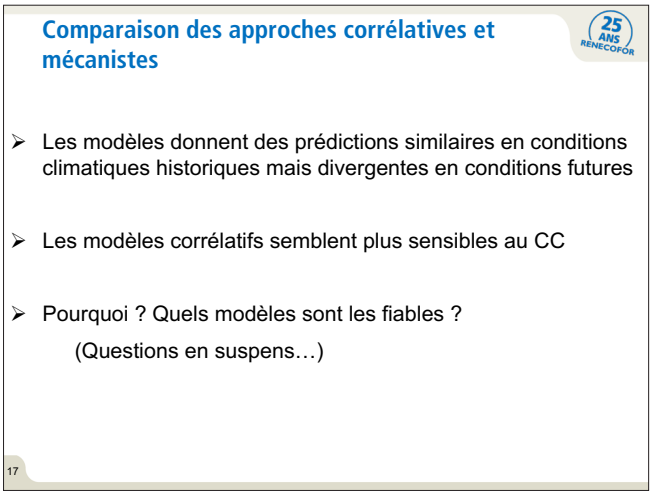
À partir de là, on peut simuler, en utilisant des données de modèles climatiques, des répartitions futures pour tel ou tel scénario climatique.

Ce qui est intéressant, bien sûr, c'est de comparer l'approche corrélative, qui est la plus utilisée (et la plus simple), avec des approches plus mécanistes comme PHENOFIT (en bas à gauche) ou un autre modèle, disons « hybride », qui s'appelle LPJ. On voit ici les différences de prédictions entre ces deux approches, pour le chêne pédonculé en 2055 (vert = aire viable conservée ; rouge = aire viable perdue ; bleu = aire viable nouvelle). Je ne détaille pas…



Ce qu'il faut simplement retenir c'est que globalement on arrive à des prédictions similaires, pour des simulations à l'échelle européenne, de perte de populations au sud de l'aire de répartition ou de colonisation au nord. Mais globalement les modèles corrélatifs sont plus sensibles, montrent plus de variations, que les modèles plus mécanistes. Reste l'éternelle question : ça ne nous renseigne pas sur ce qui serait l'approche est la plus fiable.





Échelle locale : modéliser le comportement des mélanges

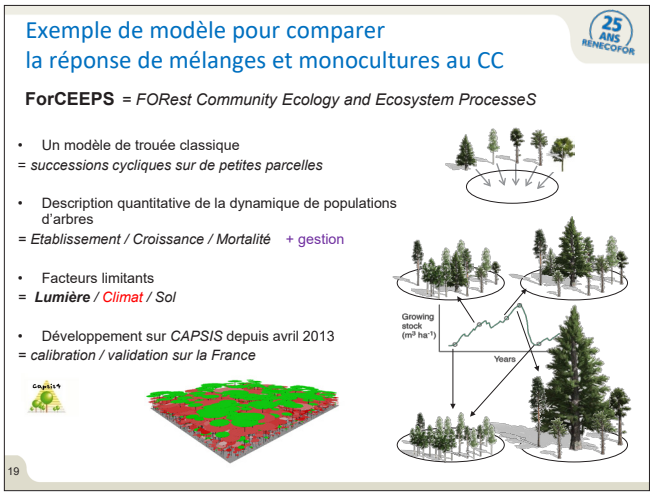
J'en arrive maintenant à la seconde grande question, à l'échelle locale cette fois : comment prendre en compte l'importance de la diversité pour le fonctionnement des écosystèmes en réponse au changement climatique ? Là encore on s'appuie sur des modèles.

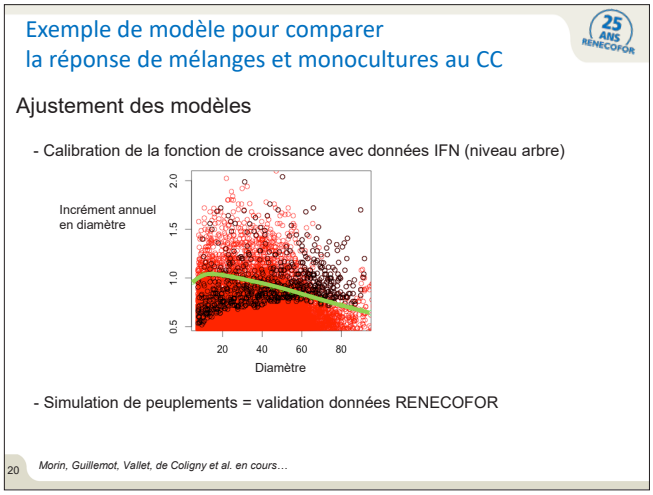
Il y a de nombreux types de modèles que j'appelle de communautés d'arbres (pour ne pas parler de dynamiques forestières), et qui prennent plus ou moins en compte les facteurs climatiques : courbes de production, modèles de peuplements, ou modèles individu-centrés…

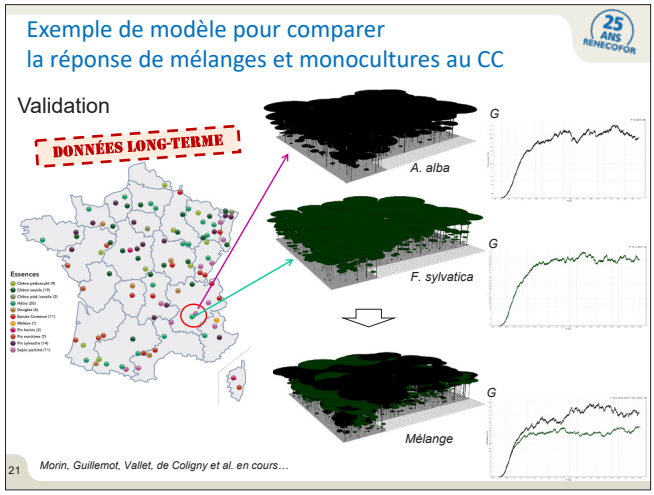
Je vais parler brièvement d'un modèle de type individu-centré, qui s'appelle ForCEEPS. Il découle du modèle ForClim sur lequel j'avais travaillé au cours d'un post-doctorat en Suisse. C'est un modèle qui permet de reproduire sur de petites parcelles l'établissement, la croissance et la mortalité des arbres - et plus récemment de prendre un peu plus en compte certaines mesures de gestion -, en fonction de facteurs limitants, notamment la lumière mais aussi le climat.

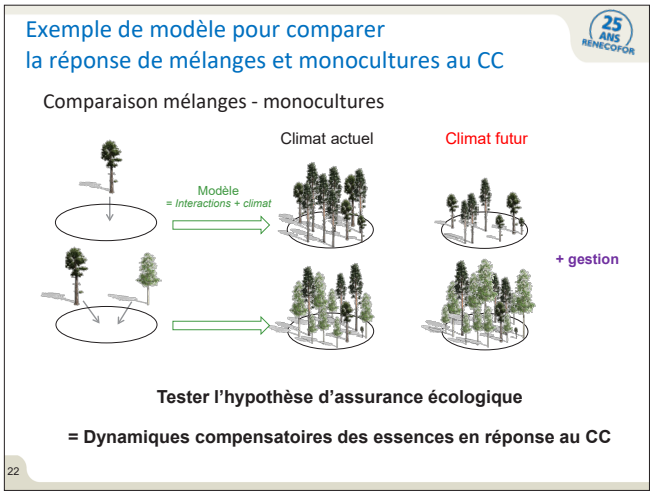
Nous sommes actuellement en train de calibrer et valider ce modèle sur la France, et j'insiste ici sur l'importance des données de l'IFN, qui nous ont permis d'avoir une plus grande gamme climatique que les données RENECOFOR pour la calibration de certains processus. Nous faisons aussi des simulations de peuplements sur différentes placettes, et notamment sur les placettes RENECOFOR, lesquelles sont utilisées en tant que placettes de validation.

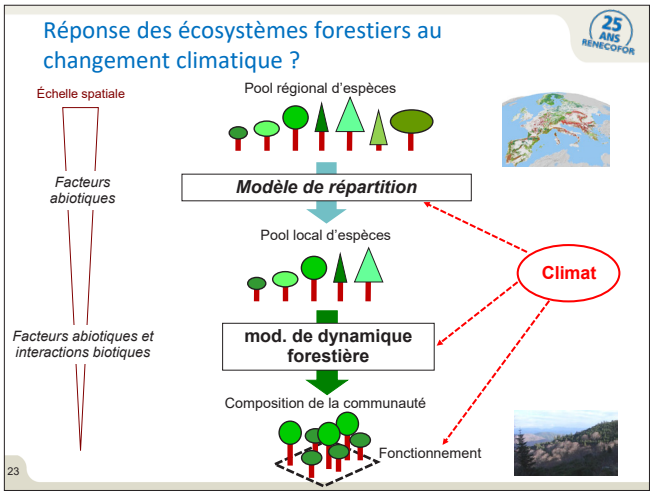
Dans la Drôme, par exemple, on peut comparer des peuplements purs et des peuplements mélangés de hêtre et sapin en validant les sorties de peuplement pur avec les placettes RENECOFOR et en faisant des tests sur un mélange théorique avec le modèle.
C'est hélas du travail encore en cours, mais je tiens encore à insister sur le fait que ça nécessite impérativement des données de long terme, parce qu'en gros, on a besoin d'un « avant » et d'un « après ».

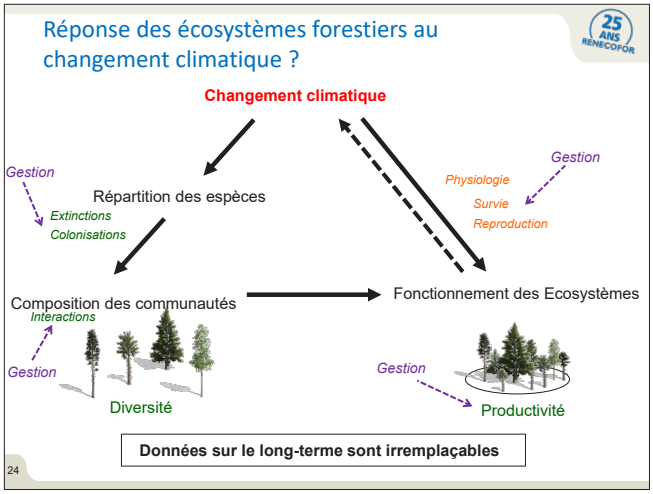












Ce qu'on cherche à tester ensuite c'est, par exemple, ce qu'on appelle l'hypothèse d'assurance écologique. Lorsqu'on a un mélange, y a-t-il une dynamique compensatoire entre les deux (ou trois) essences ? Autrement dit, est-ce que le mélange d'essences permet d'obtenir un fonctionnement minimal (par exemple un niveau de productivité) ou un fonctionnement plus stable dans le temps, par rapport à des peuplements purs ? Et cela, grâce à des différences de comportement entre les espèces face au climat ?

Il y a encore du boulot !

Reste enfin l'intérêt du couplage des deux approches : nourrir l'approche locale avec l'approche régionale.

Mais là encore, c'est un travail en cours.

L'idée générale repose sur la complémentarité d'échelle des modèles de répartition d'espèces et des modèles de dynamique forestière. Les seconds considèrent un « pool » d'espèces pour simuler des communautés forestières et leur fonctionnement associé, en mettant en compétition des arbres des différentes espèces du pool, tout en simulant aussi l'effet des conditions abiotiques sur la régénération, croissance et mortalité des arbres. Ce pool d'espèces pourrait être fourni par les modèles de répartition, qui prédisent quelles espèces peuvent être potentiellement présentes dans un même site (en fonction du climat essentiellement), mais sans considérer les relations entre individus (compétition notamment).

Et j'en termine en soulignant la nécessaire prise en compte de la gestion dans cette cascade d'impacts. Ce qui, là encore, n'est possible qu'avec le genre de données que produit le réseau RENECOFOR. Un genre de données plus que jamais irremplaçable.