

Quel avenir pour le sapin et l'épicéa ? Synthèse bibliographique sur l'autécologie et la vulnérabilité comparée du sapin et de l'épicéa dans le cadre des changements climatiques

Cet article répond à une commande destinée à faire le point des connaissances sur l'autécologie comparée du sapin et de l'épicéa dans la perspective de l'adaptation des forêts au changement climatique. On y trouvera donc des indications bien documentées pour guider les choix sylvicoles... dans la limite de l'exercice et des connaissances disponibles. Car ce panorama autécologique global ne donne pas toutes les clés ; il n'explore pas par exemple toutes les ressources de variabilité et d'adaptabilité et il reste des réponses progressives à construire, notamment pour l'épicéa, dans le cadre d'une réflexion plus « intégrée ».



J.-F. Perreaud, ONF

Régénération naturelle de sapin ; le nouveau peuplement connaîtra des changements importants avant son terme d'exploitabilité

Il n'est plus besoin de démontrer qu'un changement climatique mondial est en cours. Ainsi, en France, l'augmentation de la température au cours du siècle dernier a été comprise entre 0,7 et 1,1°C (Moisselin et al. 2002). De plus, tous les scénarii prospectifs (IPCC 2007) prévoient la poursuite et même l'amplification du phénomène. Les modifications des conditions écologiques vont avoir des conséquences sur la distribution des essences (Lenoir et al. 2008) et la croissance des peuplements forestiers (Boisvenue et Running 2006). D'ailleurs, de récentes études ont mis en évidence un déplacement vers le nord (ou vers les hautes altitudes) de l'aire de distribution des espèces végétales (Lenoir et al. 2008 ; Bertrand, Gégout, et Bontemps 2011), ainsi qu'une augmentation de la croissance au cours du siècle dernier (Bontemps, Hervé, et Dhôte 2009 ; Charru et al. 2010).

Les arbres, du fait de leur longévité et de leurs moindres capacités de déplacement que les espèces herbacées, seront plus sensibles aux effets d'un changement climatique global. En effet, avant d'atteindre leurs âges d'exploitabilité, les essences forestières vont connaître des changements climatiques pouvant devenir défavorables à leur vitalité et à leur croissance.

Dans ce contexte, et puisque la forêt de la fin de ce siècle se décide maintenant, le forestier a un rôle central à jouer. Il doit permettre l'adaptation des peuplements forestiers aux changements globaux¹ tout en prenant en compte les dimensions socio-économiques de la question. Par exemple, il se devra d'intégrer dans son raisonnement la demande croissante de bois résineux, non seulement pour la construction mais aussi pour l'énergie (Lefebvre 2010). Le premier objectif du

¹ Les changements globaux comprennent bien sûr le changement climatique, mais aussi les autres changements d'origine anthropique ayant des conséquences globales.

forestier est donc de vérifier l'adéquation entre les besoins physiologiques de l'arbre et le climat actuel et/ou futur.

C'est dans ce cadre de réflexion que se situe cette synthèse bibliographique sur l'autécologie et la vulnérabilité comparée de l'épicéa commun (*Picea abies* Karst.) et du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Même si l'autécologie de ces essences est relativement connue et maîtrisée, il est important de les replacer dans le cadre des changements globaux.

Deux essences résineuses importantes et en expansion, mais à l'avenir incertain

Le sapin et l'épicéa sont, avec respectivement 335 000 ha et 214 000 ha, la première et la deuxième essences résineuses en superficie dans les forêts publiques (Statistique IFN, par essence principale, campagnes d'inventaire 2006 à 2010).

Au cours du siècle dernier, ces deux essences ont connu un accroissement de leur surface². Ce phénomène est dû à une forte dynamique de recolonisation suite à la déprise agricole, notamment dans les zones de montagnes (Bartoli 2003 ; Moreau et Schaeffer 1955). Par exemple, pour le sapin en Vanoise, la limite altitudinale supérieure a remonté de plus de 300 m depuis 1950. Cette tendance devrait se poursuivre durant le 21^e siècle en raison de la poursuite de l'abandon des pratiques sylvopastorales (Beilhe, Carcaillet, et Chauchard 2009).

Pourtant actuellement, face au changement climatique et aux dynamiques de recolonisation, le gestionnaire forestier s'interroge sur l'avenir de ces deux essences et notamment sur l'adéquation entre leurs besoins physiologiques à long terme et les conditions pédoclimatiques des nouveaux territoires colonisés. De plus, devant ces deux essences occupant souvent le même habitat et formant des peuplements mélangés, le sylviculteur s'interroge sur la préférence à donner à l'une vis-à-vis de l'autre ; l'épicéa a les préférences des scieurs (Sardin comm. pers.), mais il est sensible aux scolytes notamment sur les stations inadaptées (source DSF).

² Cet article ne traite pas des plantations artificielles, comme notamment dans le cas de l'épicéa, en basse altitude et notamment sur sol filtrant, dont l'inadéquation stationnelle ne fait aucun doute.

Deux essences à l'habitat comparable mais aux dynamiques d'installation différentes

En France, leurs aires naturelles correspondent aux régions montagneuses (Alpes, Pyrénées, Vosges, Massif Central) dans lesquelles les peuplements purs ou mixtes couvrent une gamme variée de substrats et de conditions pédoclimatiques (Lebourgeois 2007). L'habitat des deux espèces est assez comparable, mais le sapin est absent aux altitudes les plus élevées (Becker, Geremia, et Schipfer 1987 ; Pinto et Gégout 2005). L'épicéa est considéré comme une espèce typique de l'étage subalpin et montagnard alors que le sapin est à son optimum à l'étage montagnard.

Au niveau écophysio-écologique, le sapin apparaît comme une dryade, l'épicéa se comporte plutôt comme une espèce post-pionnière (Becker 1970 ; Guehl, Clerc et Desjeunes 1985) ce qui correspond à leur stratégie de colonisation : l'épicéa participe à la recolonisation des milieux ouverts, le sapin s'installe sous couvert tandis que l'épicéa est progressivement exclu du peuplement (Vielledent 2009). L'épicéa qui est physiologiquement adapté à des conditions de forte lumière (Grassi et Bagnaresi 2001) a donc un avantage sur le sapin dans la colonisation des trouées (Gauquelin et Courbaud 2006). Il est à noter aussi que l'épicéa, pour lequel les cervidés éprouvent moins d'appétence que pour le sapin, est favorisé lors de la régénération des peuplements (Heuzé 2002).

Deux espèces différentes, deux autécologies différentes

La majorité des travaux sur l'autécologie de ces deux essences ont été effectués sur des sites séparés (Desplanque, Rolland et Michalet 1998) et ne permettent donc pas de comparer dans les mêmes conditions stationnelles l'autécologie de ces deux essences. Pourtant les connaissances accumulées, que ce soit par le biais de la dendrochronologie, de la modélisation ou l'écophysio-écologie, permettent de différencier la sensibilité de ces essences vis-à-vis du climat.

Deux essences sensibles au régime hydrique...

L'hygrométrie élevée de l'air (Tan 1987 ; Camaret 1997 ; Lévy et al. 1987) et un bilan hydrique favorable, notamment pendant la période estivale (Lévy et al. 1987 ; Seynave et al. 2004 ; Granier et Claustres) sont déterminants pour la croissance des deux espèces et ceci notamment à basse et moyenne altitudes. Mais ces deux essences présentent des sensibilités différentes à la sécheresse.

La comparaison interspécifique révèle une utilisation plus efficace de l'eau du sol par le sapin tandis que l'épicéa est plus sensible à la sécheresse estivale (Desplanque, Rolland et Michalet 1998). Il est reconnu que le sapin transpire moins que l'épicéa. En effet il est plus économe en eau en régulant sa transpiration de façon plus précoce (Gillot 1985). Le sapin semble être capable de résister à des sécheresses sévères grâce à une fermeture soudaine des stomates (Aussenac 2002). Cette relative meilleure adaptation à la sécheresse du sapin face à l'épicéa ne doit pas faire oublier son inadéquation écologique avec les conditions de plaine ; le sapin est extrêmement sensible aux conditions de sécheresse dans les basses altitudes, les sols avec une réserve utile en eau faible ou les expositions chaudes en montagne (Lévy et al. 1987 ; Alger 2010).

...Mais deux essences qui se différencient par la sensibilité au régime thermique

D'après Lebourgeois et Mérian (2011), toutes les études menées sur ces essences montrent que le régime thermique joue un rôle plus important que le régime hydrique, particulièrement durant l'automne (septembre) et l'hiver (février) précédant la saison de végétation, avec des réductions de croissance liées au froid qui augmentent avec l'altitude (Becker 1989 ; Bert 1993 ; Desplanque, Rolland et Michalet 1998 ; Lebourgeois, Rathgeber et Ulrich 2010 ; Macias et al. 2006).

Si les comportements du sapin pectiné et de l'épicéa sont relativement proches, l'épicéa est cependant moins sensible au froid (Desplanque, Rolland et Michalet 1998 ; Lebourgeois, Rathgeber et Ulrich 2010 ;

*Sapin subalpin
montagnard
moins sensible à la sécheresse
plus économe en eau*





M. Gilibert, ONF

Sapinière dépérissante dans l'Aude : après 2003 : les sapinières de basse altitude (<1000 m) ou en exposition chaude n'ont pas résisté

Rolland et Lempérière 2004) ce qui explique sa présence en altitude élevée (Guehl, Clerc et Desjeunes 1985). Le sapin apparaît plus thermophile, ce qui le limite en altitude : son optimum photosynthétique est de 20°C, tandis que celui de l'épicéa est de 15°C. On notera ici l'étude de Andreassen et al. (2006) qui constatent, à 12-13 °C de température moyenne pour juin, un seuil en deçà duquel les épicéas réagissent positivement à un été chaud et sec, alors qu'au-delà ils réagissent négativement. Carrer et al. (1998) annoncent un effet seuil de température moyenne de 13-16° C en juin juillet, à partir duquel l'épicéa ne profite plus des journées chaudes et ensoleillées.

Dans les régions montagneuses françaises, la période la plus déterminante pour la croissance diffère entre les deux essences : - pour l'épicéa, le rôle de la période estivale (de la saison de végétation concernée) prédomine. Dans la majorité des cas, **des températures élevées réduisent la largeur du cerne** (Lebourgeois 2007 ; Spiecker 1995). L'effet des températures estivales a été également observé en Finlande (Mäkinen, Nöjd, et Mielikäinen 2000 ; Miina 2000) et en Allemagne (Wimmer et Grabner 2000) ; - chez le sapin, la croissance est fortement sous la dépendance des conditions de l'année précédente, notamment celles du mois août (Lebourgeois 2007 ; Rolland et al. 1999 ; M. Carrer et al. 2010). Dans

le même ordre d'idées, les températures clémentes durant la première partie de la saison (février de l'année de végétation) ainsi que l'approvisionnement en eau de l'année précédente sont les facteurs clés et positifs pour l'élaboration du cerne (Becker 1989 ; Toromani, Sanxhaku et Pasho 2011).

Une sensibilité variable en fonction du facteur limitant

De plus la croissance de ces deux essences est d'autant plus sensible aux températures que l'altitude augmente (Mäkinen, Nöjd et Mielikäinen 2000 ; Miina 2000 ; Neumann et Röhle 2001 ; Savva et al. 2006) alors qu'en conditions sèches, la croissance dépend d'abord du bilan hydrique pendant la période de végétation. En d'autres termes, si dans les milieux humides c'est la température, elle-même liée à l'altitude, qui est un facteur limitant, dans les milieux secs c'est le bilan hydrique qui limite la croissance des arbres (Lebourgeois et Mérian 2011).

Dans le futur, des aires de répartition en forte diminution

Il est important de replacer ces résultats dans le contexte des changements climatiques car les instabilités thermiques et hydriques observées durant le siècle dernier vont certainement augmenter au cours du siècle à venir.

Quel que soit le modèle utilisé pour projeter dans le futur l'aire de répartition de ces deux essences (Badeau et al. 2005 ; Piedallu et al. 2009 ; Röhrig-Weisbrod et Michiels 2009 ; Falk et Mellert 2011), les résultats des simulations sont concordants et aboutissent à un fort recul des probabilités de présence des espèces étudiées. **Le réchauffement climatique va avoir pour effet de rendre rapidement défavorables de nombreuses zones où ces essences sont présentes**, en commençant par les secteurs les plus chauds ou secs (situation de plaine et de basse altitude) en marge de leur distribution. Néanmoins il existera de petites zones de colonisation potentielle qui se situent toutes en montagne, à des altitudes plus élevées que les aires de présence actuelles.

La diminution future des aires de répartition peut s'expliquer, selon Piedallu (2009), par la faible amplitude écologique des espèces vis-à-vis des facteurs climatiques. Alors que les intervalles de température moyenne annuelle considérés comme favorables à la distribution de l'épicéa et du sapin sont respectivement de 3,1-8,5 et 6-12,5 °C, la prévision d'augmentation d'ici la fin du siècle est comprise entre 3 °C et 4,2 °C.

Quelles préconisations sylvicoles dans la perspective du changement climatique ?

Malgré les incertitudes, notamment liées aux scénarii climatiques et aux capacités d'adaptation des essences, les connaissances actuelles nous permettent de faire des choix sylvicoles raisonnés concernant le sapin et l'épicéa.

La dynamisation de la sylviculture, grâce à la gestion de la densité, peut permettre une meilleure adaptation aux nouvelles conditions contraignantes du milieu, notamment en régulant la demande en eau (Kohler et al. 2010 ; Camarero et al. 2011). Mais, au vu de l'augmentation de température attendue pour la fin de ce siècle, une simple adaptation de la sylviculture ne suffira pas à garantir le potentiel de productivité de nos forêts.

À cause de sa faible amplitude écologique et de sa sensibilité à la température, il semble faire consensus (Stübner 2006) que **l'épicéa sera le grand perdant du changement climatique**. Les pertes de croissance liées à l'augmentation de température et d'aridité vont s'accroître au cours de ce siècle. Ce constat nous pousse à en tirer les conséquences suivantes : **l'épicéa ne sera bientôt plus adapté aux conditions écologiques de son habitat actuel** (l'étage subalpin et montagnard) et son aire de répartition risque, au mieux, de se restreindre à l'étage subalpin. Le choix, dans ces peuplements d'altitude mélangés, de favoriser le sapin par rapport à l'épicéa peut être une décision qui permet d'ores et déjà de préparer l'adaptation des peuplements forestiers aux changements climatiques.

L'espace libéré en hautes altitudes par l'épicéa pourrait être colonisé, sur les contextes stationnels appropriés, par le sapin (Pinto 2006 ; Ficko, Poljanec et Boncina 2011), mieux adapté aux augmentations de températures, à la sécheresse ou même à la tempête (Elling et al. 2009). D'autant plus que l'absence actuelle du sapin est souvent due à l'action de l'homme plutôt qu'à celle du climat (par exemple en Tarentaise au dessus de 1400 m, (Desplanque, Rolland, et Michalet 1998)).

De façon concrète, le seuil des 12-13 °C de température moyenne mensuelle en juin pourrait être un indicateur pour le gestionnaire pour apprécier la place de l'épicéa. Puisqu'en montagne, la décroissance de la température avec l'altitude est en moyenne de 0,55 °C par 100 m (gradient variable selon les massifs), on peut estimer grossièrement (sans tenir compte du sol, de l'exposition ou des interactions entre différents facteurs) que chaque élévation de 1 °C de la température globale va correspondre à l'augmentation de 180 m de l'altitude limite inférieure de l'aire de répartition de l'épicéa et du sapin.

Face aux changements globaux, l'enjeu est de réussir à mettre en place des adaptations mesurées, progressives et appropriées au contexte local des forêts

alpines (Courbaud et al. 2011). Dans ce cadre là, le travail sylvicole en faveur du sapin vis-à-vis de l'épicéa dans l'étage montagnard et subalpin inférieur peut être une des stratégies d'adaptation au changement climatique.

Nicolas GOMEZ
ONF, département R&D
Pôle de Nancy

Bibliographie

Alger E., 2010. Guide des sylvicultures - Sapinières des Pyrénées. ONF. 146 p.

Andreassen, K., Solberg S., Tveito O.E., Lystad. S.L., 2006. Regional differences in climatic responses of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Norway. *Forest Ecology and Management*, vol. 222 (1-3) pp. 211-221

Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* vol. 59 (8) pp. 823-832. doi:10.1051/forest:2002080

Badeau V., Dupouey J.-L., Cluzeau C., Drapier J., 2005. Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. *Forêt-Entreprise* n°162, 2005, pages 25-29.

Bartoli M., 2003. La dynamique naturelle de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karts.) dans les Pyrénées françaises. *Acta Botanica Barcinonensia* n° 49, pp. 281-290

Becker M., 1970. Transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten., *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). *Annales des Sciences Forestières* vol. 27 (4) pp. 401 - 420. doi:10.1051/forest/19700404

Becker M., 1989. 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 (9) pp. 1110-1117

Becker M., Geremia F., Schipfer R., 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annales des Sciences Forestières* vol. 44 (4) pp. 379 - 402. doi:10.1051/forest:19870401

Beilhe F., Carcaillet C., Chauchard S., 2009. Elévation de la limite supérieure du Sapin pectiné (*Abies alba*) depuis 1950 en Maurienne. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise - Tome XXIV*

Bert G.D., 1993. Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura Mountains: an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecologica* vol.14 (2) pp. 229-246

Bertrand R., Gégout J.-C., Bontemps J.-D., 2011. Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny. *Oikos* vol.120 (10), pp. 1479-1488

Boisvenue C., Running S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity - Evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* vol.12 (5), pp. 862-882

Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Dhôte J.-F., 2009. Long-term changes in forest productivity: A consistent assessment in even-aged stands. *Forest Science* vol. 55 (6), pp. 549-564

Camarero J.J., Bigler C., Linares J.C., Gil-Pelegrín E., 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 262 (5) pp. 759-769

Camaret S., 1997. Rôle des perturbations dans la dynamique des pessières d'altitudes. Impact des ouvertures artificielles et naturelles sur la régénération et le développement d'un peuplements forestier. Thèse, université de Savoie. 272 p.

Carrer M., Nola P., Motta R., Urbinati C., 2010. Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward

Epicéa
Sapin
Favoriser le
Sapin

Déplacement en
altitude des
espèces
1°C ⇒ 180m alt

Le sapin pectiné en peuplement mélangé est moins sensible à la sécheresse qu'en peuplement pur (une étude dans le Massif vosgien)

par F. Lebourgeois¹⁾, N. Gomez²⁾, P. Pinto¹⁾, S. Daviller¹⁾, F. Spicher¹⁾, P. Mérian¹⁾

1) AgroParisTech, Centre de Nancy, Inra-UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB), 14 rue Girardet, F-54000 Nancy.

2) Office national des forêts, Département Recherche et Développement, 11 rue Île de Corse, F-54000 Nancy.

¹⁾ Hooper *et al.*, 2005 ; Pérot *et al.*, 2011 ; Pinto *et al.*, 2008.

²⁾ Callaway *et al.*, 2002.

L'adaptation des essences est-elle différente en peuplement mélangé qu'en peuplement pur ? Dans le massif vosgien, la complémentarité de la ressource est étudiée pour 151 peuplements purs et mélangés de sapin pectiné.

Le mélange, une question de complémentarité de l'utilisation des ressources

Les changements environnementaux affectent déjà non seulement la distribution de certaines espèces végétales, mais également la croissance et la vitalité de la forêt européenne. Dans le futur, ces changements se traduisent pour la majorité des projections par une augmentation de la sécheresse pendant la saison de végétation. Même si des incertitudes demeurent, le gestionnaire forestier dispose de trois leviers pour anticiper les effets de ces changements :

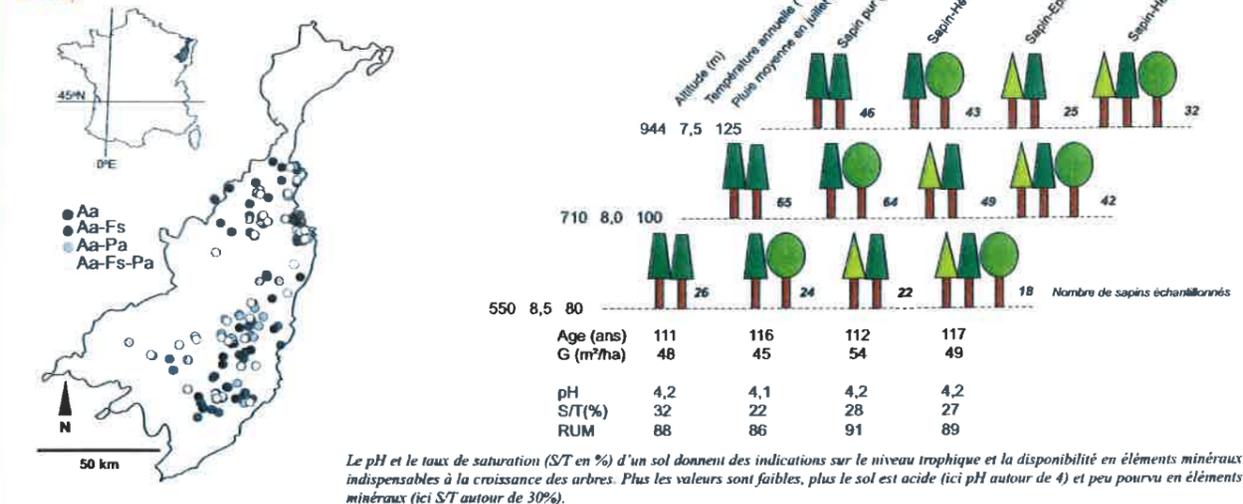
- améliorer le diagnostic pédologique pour mieux appréhender la capacité des sols à stocker l'eau ;
- choisir des essences (ou des variétés) plus thermophiles et/ou xérophiles permettant de mieux résister à des sécheresses plus fortes et plus fréquentes ;
- adapter sa gestion de façon à minimiser les contraintes hydriques pendant la saison de végétation.

Concernant l'adaptation de la gestion, la réduction du nombre de tiges, de la surface terrière ou encore le maintien ou l'augmentation des mélanges dans les peuplements, sont les voies les plus fréquemment évoquées. Concernant ce dernier point, différents auteurs ont montré qu'un mélange de deux ou plusieurs espèces avec des stratégies variées d'utilisation des ressources peut se traduire par des croissances et des réponses des essences aux contraintes environnementales différentes de si ces espèces avaient été en peuplements purs¹⁾.

D'autres études menées essentiellement sur les communautés herbacées ont également montré que ces « complémentarités des niches écologiques » variaient fortement le long des gradients écologiques²⁾ dans le sens où des espèces aux stratégies différentes d'utilisation de la ressource cohabitent d'autant plus « facilement » que les ressources sont limitées.

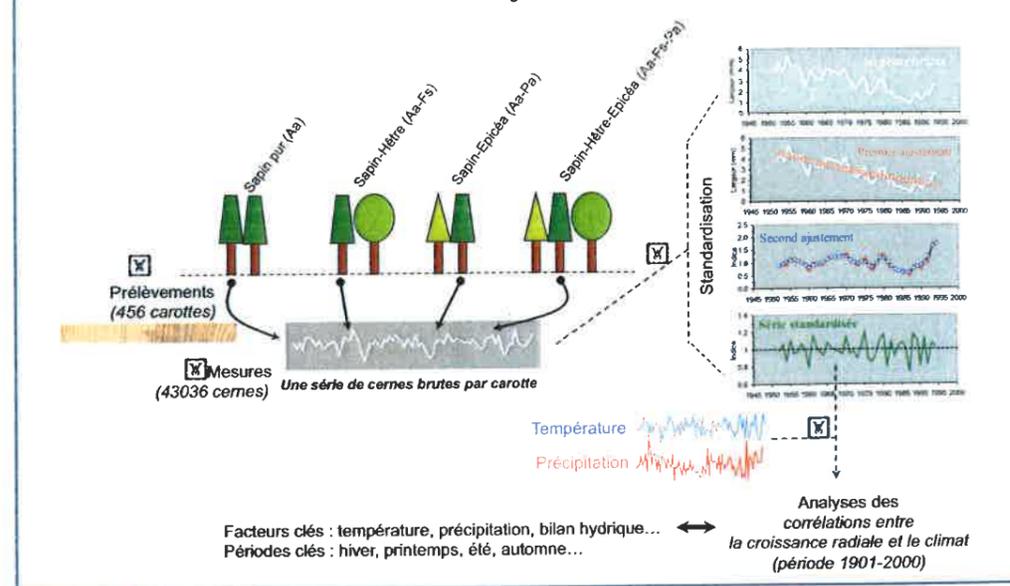
Figure 1 - Localisation géographique et caractéristiques des 151 sapinières pures et mélangées étudiées (456 sapins).

Pour le climat, les données correspondent à la moyenne 1961-1990. pH et taux de saturation (S/T en %) du premier horizon minéral. RUM = réserve maximale en eau du sol calculée sur 1 mètre (en mm). G = surface terrière du peuplement (en m²/ha).



Le pH et le taux de saturation (S/T en %) d'un sol donnent des indications sur le niveau trophique et la disponibilité en éléments minéraux indispensables à la croissance des arbres. Plus les valeurs sont faibles, plus le sol est acide (ici pH autour de 4) et peu pourvu en éléments minéraux (ici S/T autour de 30%).

Figure 2 - Schéma simplifié des 4 étapes nécessaires au traitement du signal climatique contenu dans les largeurs de cernes annuels



Les mesures (étape 2) sont faites avec une précision du centième de mm. La standardisation (étape 3) permet d'éliminer les signaux « non climatiques » contenus dans les largeurs de cernes.

151 peuplements purs et mélangés à base de sapin pectiné dans les Vosges

Dans cette étude, nous avons cherché à savoir si le sapin pectiné, poussant en mélange dans le contexte climatique des Vosges, présente les mêmes variations de croissance radiale et la même sensibilité au climat qu'en peuplement pur et si les différences de sensibilité varient aussi selon les conditions de sécheresse. Pour ce travail, 151 peuplements et 456 sapins sont échantillonnés dans les Vosges cristallines (Figure 1). La réponse des peuplements purs est comparée à celle de trois mélanges : avec l'épicéa (Aa-Pa), avec le hêtre (Aa-Fs) et avec le hêtre et l'épicéa (Aa-Fs-Pa). Trois contextes climatiques sont pris en compte :

- un contexte « sec » caractérisé par des pluies moyennes en juillet de 80 mm et une température annuelle de 8,5 °C (moyenne 1961-1990) (altitude moyenne des peuplements échantillonnés : 550 m).
- un contexte « mésophile » avec des pluies estivales de 100 mm et une température annuelle de 8 °C (altitude : 710 m).
- un contexte « humide » avec un régime pluviométrique de 125 mm et une température de 7,5 °C (altitude : 944 m).

Au total, 12 modalités (3 strates climatiques x 4 types de peuplements) avec entre 18 et 65 sapins par modalité (Figure 1) sont étudiées.

L'effet du climat sur la croissance radiale des sapins est analysé à partir des séries de cernes établies après des mesures de « carottes » de sondage (Figure 2). Ces carottes sont des petits « bâtonnets » de bois prélevés à hauteur d'homme sur chaque arbre à l'aide d'une tarière de Pressler, à partir desquelles les cernes d'accroissement peuvent être mesurés.

Ces séries de croissance sont ensuite « standardisées » de façon à ne conserver que le signal climatique. Les variations inter-annuelles de ces indices de croissance sont alors mises en relation avec les variations des conditions climatiques. Cette analyse corrélative qui couvre, pour cette étude, la période 1901-2000 permet de mettre en évidence les facteurs et les périodes clés expliquant le mieux la croissance radiale des arbres.

Les données climatiques utilisées sont issues des stations du réseau Météo-France les plus proches possibles des sites étudiés. Ici, nous avons considéré des températures et des bilans hydriques pour expliquer la croissance. Les bilans hydriques prennent en compte à la fois les apports d'eau par les pluies, l'évapotranspiration potentielle et la capacité du sol à stocker de l'eau³⁾. Des bilans positifs traduisent un « excès » d'apport en eau par rapport aux besoins des arbres et les valeurs négatives un déficit et donc une sécheresse.

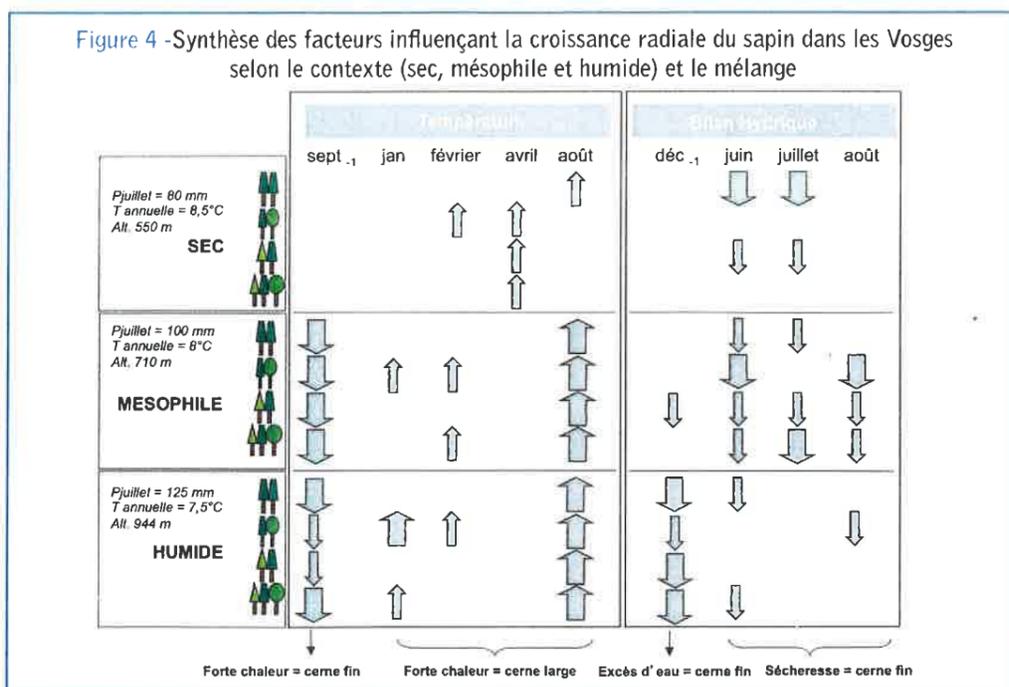
Le mélange minimise les effets des sécheresses dans les situations les plus sèches

Sur la période 1901-2000, les sécheresses exceptionnelles (Figure 3) ou les gels hivernaux extrêmes (1956, 1986) se sont traduits par des réductions d'accroissement de 20 à 40 % par rapport à la croissance des années précédentes. Concernant la sécheresse, les pertes de croissance sont d'autant plus élevées que les conditions sont sèches. Par exemple, pour les peuplements purs, la croissance en 1976 est réduite de 37 % dans le contexte sec, 33 % dans le contexte mésophile et 30 % dans le contexte humide.

³⁾ Lebourgeois *et al.*, 2013.

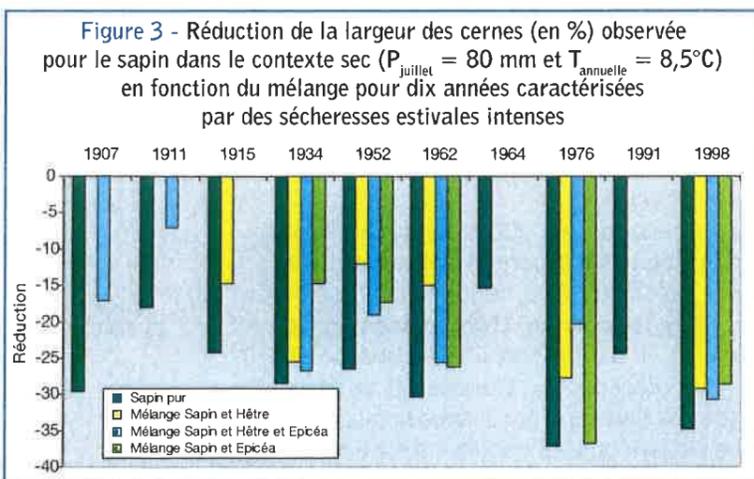
Légende :

-1 : années précédant la mise en place du cerne.
 ⇒ **Effet fort** (corrélation élevée et significatif au seuil statistique de 5 %).
 ⇒ **Effet modéré** (corrélation faible et significative au seuil statistique de 10 %).
 Dans chaque cas, le sens d'action du facteur (flèche montante ou descendante) est précisé.



Si l'on considère les 10 années particulièrement sèches, on constate que la présence d'autres espèces permet au sapin de minimiser les effets négatifs de fortes sécheresses et ceci essentiellement dans les conditions les plus sèches (Figure 3). Dans ce contexte, deux cas de figure sont observés : aucun effet de la sécheresse pour les sapins en mélange (pour les années 1964 et 1991 par exemple) ou croissance moins affectée (1952, 1962).

L'analyse sur le long terme montre que la réponse du sapin à la sécheresse diminue quand l'altitude augmente, c'est-à-dire avec l'amélioration du régime hydrique, mais que sa sensibilité aux températures hivernales augmente (Figure 4). Il apparaît également que le mois d'août joue un rôle central avec un cerne



La réduction correspond à l'écart relatif (en %) entre la croissance de l'année considérée et celle de l'année précédente. Par exemple, pour le sapin pur, la croissance de 1907 a été réduite de près de 30 % par rapport à son niveau de 1906. L'absence de barre indique une croissance non affectée par la sécheresse.

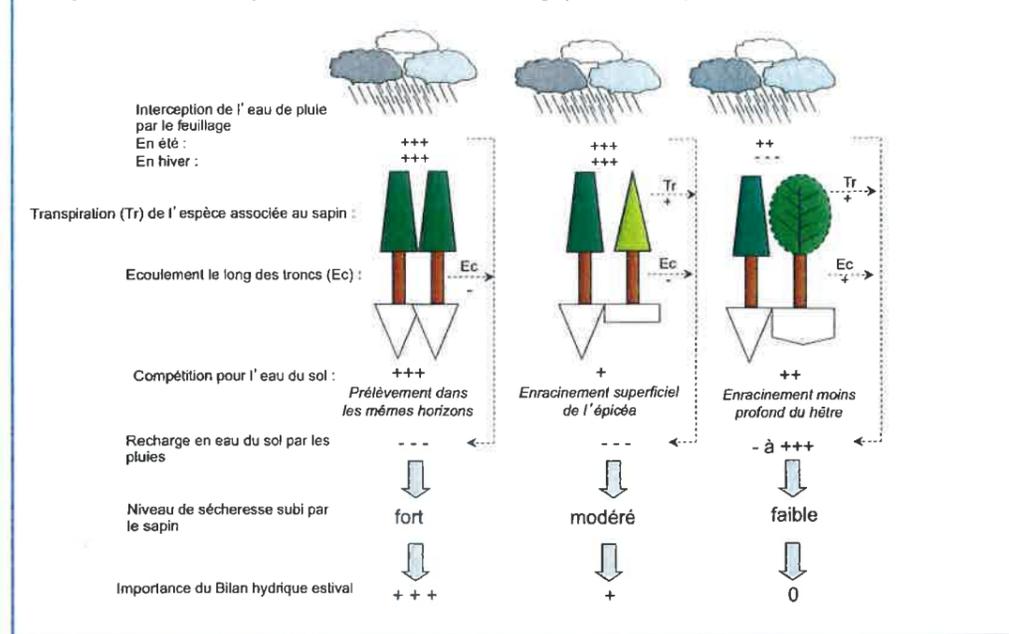
d'autant plus large que la température est élevée. En revanche, des fortes chaleurs en septembre réduisent la croissance l'année suivante, ainsi que des hivers trop pluvieux dans les altitudes les plus élevées. Pour expliquer ces résultats, on évoque souvent des perturbations dans la mise en place des réserves carbonées utilisées l'année suivante pour le redémarrage de la croissance. Concernant l'effet des mélanges, les différences les plus fortes apparaissent dans le contexte le plus sec avec une moindre réponse voire une perte de réponse du sapin à la sécheresse estivale quand il est associé à d'autres essences. Ceci suggère que, malgré un régime pluviométrique plus défavorable, la disponibilité en eau est « suffisante » pour répondre à la demande de ce conifère et ceci particulièrement quand il est associé avec le hêtre.

Comment expliquer la moindre sensibilité du sapin en mélange ?

Différentes études montrent qu'un système racinaire important favorise les prélèvements en eau (et en éléments minéraux) tout au long de la saison de végétation et plus particulièrement lors d'années sèches. Le sapin pectiné a un enracinement plus profond que le hêtre et l'épicéa, ainsi le mélange permet aux sapins de mieux utiliser les ressources en eau du sol (Figure 5).

Des études menées notamment en forêt européenne tempérée (sur le hêtre en mélange avec le douglas, l'épicéa ou le chêne sessile) montrent que le mélange favorise la production de racines fines et améliore fortement la prospection dans les différents horizons du sol rendant ainsi les essences moins sensibles à

Figure 5 - Essai de synthèse des interactions biologiques entre espèces dans les mélanges étudiés



des épisodes secs. En ce qui concerne le sapin, les mélanges avec le hêtre et l'épicéa sont très peu étudiés jusqu'à présent d'un point de vue fonctionnel. Cependant, une étude récente menée en Pologne montre que la présence de hêtre avec le sapin permet au sol de se maintenir « humide » plus longtemps alors qu'avec l'épicéa, les horizons supérieurs du sol sont plus secs. Pour le mélange hêtre-sapin, les auteurs expliquent ces observations par une plus faible interception des pluies par le feuillage du hêtre (par rapport aux résineux), un écoulement de l'eau le long des troncs plus fort ce qui rapporte de l'eau dans le sol (écorce lisse du hêtre versus écorce « écailluse » du sapin) et des niveaux de transpiration moindre du feuillu.

L'effet positif des températures de fin d'hiver et de début du printemps observable avec le hêtre pourrait être l'expression de l'effet positif de l'hétérogénéité de la structure des houpiers ou des différences de développement foliaire. Ainsi, on peut imaginer qu'avec le hêtre, le sapin tire avantage d'une augmentation de la température ou de rayonnement en fin d'hiver alors que le hêtre est défeuillé. Dans ces conditions, le résineux accumulerait plus rapidement des « températures chaudes » ; accumulation, dont de nombreux travaux montrent qu'elle joue un rôle central dans les processus physiologiques de mise en place

des nouvelles feuilles et de fonctionnement du cambium.

Quelles conséquences pour le gestionnaire ?

Notre étude suggère une sensibilité moindre du sapin à la sécheresse, quand il est mélangé avec d'autres essences (notamment le hêtre) et ceci particulièrement dans les situations hydriques les plus contraignantes. Même si ces résultats doivent être confirmés dans d'autres contextes et pour d'autres espèces, on peut penser que le mélange est un des moyens dont dispose le gestionnaire pour atténuer les effets du changement climatique sur le sapin pectiné. Ceci pourrait être particulièrement important dans l'avenir car on sait que l'accumulation de stress hydrique est très souvent à l'origine des dépérissements forestiers et de la mortalité des arbres. Actuellement, même si les sapinières des altitudes plus élevées ne semblent pas être soumises à des contraintes hydriques fortes, on peut imaginer que les sapins subiront également dans un avenir plus ou moins proche des sécheresses plus fréquentes et plus intenses. D'un point de vue de la « gestion de l'eau », il semble donc que le maintien des mélanges soit souhaitable, voire à développer dans des contextes plus larges que ceux étudiés. ■

Résumé

Une étude comparative de 151 peuplements purs et mélangés de sapin pectiné dans le massif vosgien détermine la complémentarité d'utilisation des ressources face aux contraintes environnementales, sécheresse notamment. Certaines espèces adaptent leur usage de la ressource différemment suivant la compétition ou l'accès aux ressources d'eau. Le sapin pectiné est moins sensible à la sécheresse en peuplement mélangé qu'en peuplement pur.

Mots-clés : sapin pectiné, peuplement pur, peuplement mélangé, résistance à la sécheresse.

Remerciements

Les auteurs remercient Daniel Rittié et Nicolas Foy pour leur aide technique. L'étude a été financée par l'Office national des forêts, le ministère de l'Agriculture, le réseau mixte technologique Aforce et la Société forestière de la Caisse des Dépôts.

Bibliographie

- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D., Cook B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature, vol. 417, n° 6891, 2002, pp. 844-848.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecological Monographs, vol. 75, n° 1, 2005, pp. 3-35.
- Lebourgeois F., Gomez N., Pinto P., Mérian P., 2013. Mixed stands reduce Abies alba tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. Forest Ecology and Management, vol. 303, n° 9, 2013, pp. 61-71.
- Pérot T., Deleuze C., Jarret P., Morneau F., 2011. Mélanges d'essences et productivité : application au mélange chêne sessile - pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans. Rendez-Vous Techniques, vol. 33-34, n° 2-3, 2011, pp. 11-17.
- Pinto P.E., Gegout J.C., Herve J.C., Dhote J.F., 2008. Respective importance of ecological conditions and stand composition on Abies alba Mill. dominant height growth. Forest Ecology and Management, vol. 255, n° 3-4, 2008, pp. 619-629.

