

# *Paroles de chercheurs*

## Les enjeux écologiques pour la forêt méditerranéenne du XXI<sup>e</sup> siècle

### **Introduction**

Ce thème avait fait l'objet d'un article, en 2008, dans le numéro spécial de *Forêt Méditerranéenne* publié à l'occasion de l'anniversaire des trente ans de l'association. Il avait été abordé sous forme d'un texte de synthèse de programmes en cours et des perspectives d'avenir. Changeant de formule, nous avons souhaité, en 2018, avoir les réactions personnelles de chercheurs quant aux enjeux dans des spécialités différentes relevant principalement de l'écologie forestière. Nous leur avons, simplement, demandé des textes courts (d'une page environ avec ou sans bibliographie). Pour cela, nous avons contacté une quinzaine de nos collègues représentant un large éventail de recherches concernant les forêts méditerranéennes. Les réponses à nos sollicitations n'ont pas été immédiates, mais neuf équipes ou chercheurs isolés se sont prêtés à cet exercice. Les autres se sont abstenus en s'excusant ou n'ont pas réagi. Il convient de préciser que nous n'avons pas donné de directives précises aux intéressés, ni sur le fond, ni sur la forme. Il faut constater à la lecture de ces textes, qu'à travers des expériences différentes, le changement climatique et ses effets constituent le facteur déterminant qui sous-tend leur démarche. On pouvait s'attendre à un tel constat, c'est pourquoi, j'ai pensé utile de faire appel, aussi, à Joël Guiot, directeur de recherche au CEREGE CNRS, qui n'est ni écologue, ni forestier, mais spécialiste reconnu du changement climatique. J'ai sollicité ce collègue, sans en informer les autres personnes contactées pour ne pas influencer leurs propos.

Gilles Bonin

### La forêt méditerranéenne a un rôle important à jouer, si toutefois le réchauffement planétaire reste conforme aux Accords de Paris

Joël GUIOT

Joël GUIOT  
Directeur  
de recherche  
CNRS, CEREGE,  
AMU, IRD, INRA,  
Collège  
de France  
guiot@cerege.fr

Le réchauffement planétaire a maintenant atteint le seuil symbolique de +1°C au-dessus du niveau préindustriel (fin du XIX<sup>e</sup> siècle). Le responsable est l'augmentation des gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère, provoquée par l'homme. Comme la température continue de s'accroître en moyenne de 0,2°C tous les 10 ans, le seuil de 1,5°C, déclaré comme objectif par l'Accord de Paris en 2015, sera atteint vers 2040 (entre 2030 et 2052). C'est une valeur moyenne à l'échelle du globe. La région méditerranéenne se réchauffe 20% plus vite que le globe et les maxima journaliers ont déjà dépassé une augmentation de 2°C. Les projections pour la fin du siècle sont établies à partir d'ensemble de simulations issues de plus de près de 30 modèles selon des scénarios appelés « *Representative Concentration Pathways* » (RCP). Si on continue à émettre des GES au même rythme que maintenant on suivra la trajectoire dite RCP8.5 qui conduira la région méditerranéenne en 2100 à un réchauffement de +4 à +6°C par rapport à la période industrielle, avec une diminution approximative des précipitations de 4% par °C de réchauffement.

Les deux limites des Accords de Paris (+2°C et idéalement +1,5°C) sont contenues dans les marges d'incertitude du scénario RCP2.6. Elles correspondent, pour le sud de la France, à des réchauffements annuels respectivement de 1,5 à 2°C et de 2 à 2,5°C. Au niveau des précipitations, on ne note aucune tendance significative sauf en été (avec une diminution respective de 5 à 10% et de 10 à 20%). Le nombre de jours de canicules va augmenter fortement surtout sur les reliefs. Le climat méditerranéen défini selon Köppen-Geiger va sans doute se réduire fortement à sa marge sud à cause de la progression du climat aride vers le nord (Afrique du Nord, Moyen-Orient, extrême sud de l'Europe), mais il va doubler sa surface dans le sud de la France, en montant en latitude et altitude. Il va s'étendre également sur la côte Atlantique. Sur la France méditerranéenne actuelle, la saison estivale à déficit hydrique va s'étendre d'un à deux mois.

Les espèces méditerranéennes vont s'adapter en migrant vers le nord et/ou en altitude, en supposant que les conditions édaphiques le permettent. Ces nouvelles zones de conquêtes auront un climat plus variable que les zones traditionnelles, avec un risque plus grand de gelées tardives et donc de maladaptation. D'autres risques de maladaptation existent comme le manque de plasticité phénologique des arbres, le découplage des réponses des plantes et de leurs insectes polliniseurs, etc. C'est un enjeu important pour les forestiers méditerranéens de mettre en place des solutions d'adaptation viable. D'autre part, la forêt méditerranéenne est actuellement un puits de carbone et l'extension future des surfaces boisées est une opportunité pour contribuer à l'atténuation du réchauffement par l'accroissement de la capacité de puits de carbone des forêts et des sols associés, sous la condition également d'une bonne gestion.

### Une modeste contribution à propos du changement climatique

Bernard SEGUIN

Bernard SEGUIN  
Ancien chercheur  
en bioclimatologie  
INRA  
bernard-seguin@laposte.net

Si ma carrière de chercheur a surtout porté sur l'action du climat sur la production agricole, elle m'a amené à côtoyer assez souvent les collègues de la bioclimatologie forestière à l'INRA (Institut national de la recherche agronomique), qui partageaient les mêmes méthodes et outils, en fait communs pour la caractérisation de tous les couverts végétaux. Mais c'est surtout mon implication dans le champ du changement climatique, en gros au début des années 2000, qui m'a conduit à m'impliquer plus fortement dans les interactions avec les équipes de recherche sur la forêt, en premier lieu à l'INRA comme chargé de la mission « Changement climatique et effet de serre », mais aussi avec les différents laboratoires CNRS ou universitaires par le biais de mon implication dans des comités scientifiques (GICC, ANR, ECOFOR en particulier). Par ailleurs, ce thème du changement climatique a suscité des échanges avec l'association Forêt Méditerranéenne, qui m'ont permis de bénéficier de conférences et visites de terrain très instructives pour moi. Tout cela pour dire

que je n'aurais pas la prétention de me considérer comme un forestier, mais que je peux au moins répondre à l'invitation de Gilles Bonin, et ceci en me concentrant sur la question du changement climatique en lien avec la forêt.

En premier lieu, sur les aspects de son impact. Beaucoup de travaux ont été effectués depuis une dizaine d'années au niveau des connaissances écophysiologiques, et la présence de trois dispositifs d'excellence dans le Sud va sûrement permettre d'approfondir les connaissances, pour peu que les moyens permettent la poursuite des observations sur un temps long. Mais, parallèlement, l'observation des impacts déjà observables a permis de formuler des constats significatifs et instructifs, bien plus vite et clairement que je ne l'aurais cru. Là aussi, il faut souhaiter que les moyens permettent de poursuivre l'observation de l'évolution de peuplements, si possible en élargissant la palette des espèces et peut-être la gamme d'altitude, en vue de préciser les recommandations pour l'adaptation.

Sur un autre plan, la question du stockage de carbone mériterait d'être approfondie, sans doute pas forcément au niveau des connaissances écophysiologiques, mais de leur application pour des décisions de gestion. A tort, sans doute, j'ai l'impression qu'on ne maîtrise pas (en tout cas, moi) le bien fondé de décisions en lien avec l'utilisation du territoire et les implications pour le bilan des émissions de GES. Peut-être suffira-t-il de mettre des spécialistes autour d'une table, après avoir approfondi les options de décision, mais peut-être aussi que des interactions plus ambitieuses avec les autres utilisateurs de l'espace apparaîtront.

## L'impact des changements climatiques sur la forêt méditerranéenne au prisme des cernes de croissance

Frédéric GUIBAL

Du fait de la longévité des arbres, il est probable qu'ils seront autant, sinon plus, impactés par les événements extrêmes que par l'évolution des tendances moyennes des variables climatiques.

Le processus de la croissance secondaire (croissance en diamètre) des arbres fournit



des indicateurs précieux (les cernes annuels) dans les études sur les impacts des changements climatiques sur la forêt méditerranéenne. Ces apports relèvent d'études fondées sur le suivi de la formation du cerne en relation avec les facteurs climatiques locaux et le fonctionnement des arbres (phénologie, flux de sève), et d'autres qui, par une approche rétrospective, mettent en jeu les séries temporelles de cernes de croissance dont l'épaisseur, la densité ou la teneur en isotopes stables de la cellulose sont bien enregistrées dans le bois.

L'étude du suivi de la formation du cerne des pins d'Alep de la station expérimentale de Fontblanche (Roquefort-la-Bédoule, Bouches-du-Rhône) menée à l'IMBE (Institut méditerranéen de la biodiversité et d'écologie marine et continentale) livre des résultats originaux. Elle révèle que la saison de croissance en diamètre de cette essence se déroule aujourd'hui sur une durée de 7 mois et qu'elle s'est allongée de 5 semaines en 40 ans lorsque ces résultats sont comparés à ceux d'une étude similaire menée dans l'agglomération marseillaise à l'aube des années 70.

L'approche rétrospective des longues séries de cernes contribue à tester les modèles de croissance et les modèles écophysiologiques, à reconstituer les climats passés et à connaître comment les essences méditerranéennes ont réagi aux fluctuations passées du climat et quelle fut leur capacité de résilience face à des événements météorologiques exceptionnels, dont la fréquence d'occurrence est appelée à s'accroître dans les futures décennies. Dans ce domaine, des essences particulièrement longévives, tels le pin laricio, le pin de

**Photo 1 :**  
Dépérissement du pin sylvestre dans la vallée du Verdon.  
Photo M. Vennetier.

Frédéric GUIBAL.  
Chercheur CNRS  
IMBE UMR 7263,  
Aix-Marseille  
Université, CNRS,  
Avignon Université,  
CNRS, IRD  
[frederic.guibal@imbe.fr](mailto:frederic.guibal@imbe.fr)

Salzmann et les genévrier de Phénicie des falaises sont loin d'avoir livré tout leur potentiel.

L'épaisseur des cernes et la réponse de la croissance en diamètre au climat constituent des indicateurs tout aussi pertinents pour comparer les performances de génotypes connus plantés dans un environnement commun (jardin commun) et évaluer la diversité génétique de caractères adaptatifs et leur plasticité. L'étude des réponses au climat de certaines populations marginales peut permettre d'évaluer les menaces qu'elles encourrent et de tester leur rôle de ressource pour des opérations de reboisement ou de renforcement génétique.

### Gérer les forêts méditerranéennes pour atténuer les effets du changement climatique

Michel VENNETIER

Michel VENNETIER  
Ingénieur/Cheercheur  
IRSTEA Aix-en-Provence.  
UR RECOVER, équipe  
« Ecosystèmes méditerranéens et risques »  
[michel.vennetier@irstea.fr](mailto:michel.vennetier@irstea.fr)

La forêt méditerranéenne est aux premières loges face au changement climatique. Elle se transforme dans toutes ses composantes biologiques et physiques. La partie la plus visible de ces changements, ce sont les dépérissements qui touchent de nombreux arbres et parfois des versants entiers depuis le début du XXI<sup>e</sup> siècle. Spectaculaires quand ils prolifèrent, mais souvent insidieux, les parasites et maladies gagnent du terrain et contribuent aussi à l'affaiblissement des arbres. De manière plus discrète, mais clairement mesurée par les chercheurs, la perte de productivité se généralise dans les peuplements, de la côte jusqu'aux moyennes montagnes. Très furtivement, révélé seulement par le suivi à long terme de réseaux de plaquettes permanentes, le changement de flore modifie inéluctablement les sous-bois. Enfin, quasi-invisible sous nos pieds, un pan entier de la biodiversité s'étiole avec la transformation et le ralentissement du fonctionnement du sol, dont la qualité physique et parfois la fertilité sont mis à mal. Ajoutez à cela qu'il n'y a plus de saison !... parlez-en aux végétaux et aux animaux qui se prennent à s'activer, fleurir ou pousser avec des mois d'avance, même en plein hiver, tous au risque de se faire givrer par le moindre coup de gel et de consommer prématûrement les réserves en eau du sol. Sans compter que la mort des arbres et des végétaux du sous-bois

produit des quantités de biomasse sèche, le combustible idéal pour les incendies. Les forêts méditerranéennes sont donc menacées dans leur composition et structure actuelle, et parfois même dans leur existence.

Derrière ces transformations, une association de malfaiteurs vite identifiés : chaleur et sécheresse qui battent régulièrement des records d'intensité et de durée. Or il existe une constante en écologie : dans un contexte géographique donné, la surface foliaire cumulée de la végétation (donc sa densité et sa hauteur) est corrélée à l'eau disponible. L'évolution récente de la forêt méditerranéenne française (et européenne en général) contribue à accentuer le problème : avec le début du réchauffement climatique au XX<sup>e</sup> siècle, l'augmentation du taux de CO<sub>2</sub> et l'absence fréquente de gestion, la forêt a poussé plus haute et plus dense. En résulte un déséquilibre entre la végétation et le bilan hydrique : déjà facteur dominant de la composition floristique et de la productivité forestière en Méditerranée, ce dernier s'impose encore plus comme l'une des causes et des solutions au problème.

Les principaux enjeux scientifiques actuels et futurs dans ce domaine sont donc de mieux évaluer, prédire et gérer ce bilan hydrique, qui résulte de la combinaison de trois facteurs : (1) le climat qui apporte l'eau, en quantités variables dans l'espace et le temps en fonction de la pluie et de la température (évaporation), (2) les conditions locales (sol, topographie, exposition, pente...) qui régulent la distribution et le stockage de cette eau, et (3) la consommation d'eau par la végétation, qui dépend de sa composition et de sa densité.

Comme on peut difficilement modifier les deux premiers facteurs, il reste aux chercheurs et forestiers à trouver l'équilibre en jouant sur le troisième : trois méthodes s'imposent qui restent en très grande partie à étudier et ajuster dans les détails : éclaircir, rajeunir, diversifier.

Eclaircir car, dans une majorité de cas, on réduit ainsi la consommation d'eau et donc la compétition entre arbres et plus généralement entre végétaux. La densité idéale dépend de chaque espèce ou combinaison d'espèces et du bilan hydrique local. Presque tout reste à étudier dans ce domaine.

Rajeunir car les jeunes individus sont moins vulnérables que les vieux, et conservent une capacité d'adaptation morpholo-

gique et physiologique aux conditions futures que n'ont plus les individus pleinement développés. La sélection naturelle fera aussi son travail en favorisant les moins gourmands en eau. Mais on ne sait pas encore bien régénérer la forêt méditerranéenne.

Diversifier enfin : car nul ne sait quelle sera l'évolution réelle du climat et de ses conséquences (maladies, parasites...), parce qu'il est dangereux de mettre tous ses œufs dans le même panier, et qu'une forêt mélangée, exploitant l'eau de façon plus variée, est plus résiliente. Des essais sont en cours, mais il faudra du temps et de la constance dans les suivis pour obtenir des résultats.

La survie des forêts passe aussi par un équilibre entre la flore et la faune, qui sont totalement interdépendantes : des polliniseurs indispensables à la fructification aux grands herbivores qui dévorent les régénération, en passant par la faune du sol indispensable à sa fertilité, qui tous subissent avec les plantes, directement ou indirectement, la pression climatique.

De façon plus générale, il est indispensable d'entretenir et suivre les essais scientifiques et réseaux d'observation de placettes à long terme, qui nous permettront de mieux comprendre les conséquences des événements prévisibles du futur, et les imprévisibles, pour mieux y adapter la gestion forestière.

## Face au changement climatique, comment définir des gestions adaptées

Bernard PREVOSTO

Les conséquences du changement climatique à l'échelle régionale restent encore à affiner mais les perturbations majeures qui vont affecter les écosystèmes forestiers méditerranéens sont connues : épisodes de sécheresse plus fréquents et plus intenses, risque d'incendie accru, migration ou disparition d'espèces, problèmes phytosanitaires aggravés...

Un enjeu majeur est de proposer des gestions adaptées capables d'accroître la résistance du système forestier et sa résilience, c'est-à-dire sa capacité à se reconstituer et à retrouver un fonctionnement normal. Ces gestions doivent prendre en compte aussi les demandes de la société qui peuvent être multiples et parfois difficiles à concilier. Il s'agit



par exemple de mettre en œuvre une gestion conservatoire pour la préservation de la biodiversité et des paysages, ou au contraire une gestion interventionniste pour répondre à une demande croissante en produits ligneux ou pour limiter les masses de végétation, et en conséquence le risque incendie.

Une question principale concerne la régénération des écosystèmes forestiers, qui vise non seulement à pérenniser la forêt mais aussi à augmenter sa capacité à répondre aux changements environnementaux. La régénération naturelle permet en effet un brassage génétique et une sélection par l'environnement des arbres les mieux adaptés au climat futur. Cependant, cette régénération est un phénomène rare et stochastique, particulièrement en région méditerranéenne, car elle est contrôlée par de nombreux processus qui chacun peuvent être limitants. Il s'agit de la disponibilité des graines variable selon les individus et au cours du temps, de leur prédation avant et après dispersion. Après la germination, la croissance des plantules dépend des conditions climatiques, des ressources en eau et lumière et notamment de la compétition de la végétation au sol, et enfin de l'action de la faune et des pathogènes. Ces processus et leurs interactions sont loin d'être connus avec précision. Par exemple on ne sait pas régénérer par voie sexuée les taillis âgés de chêne blanc ou chêne vert, et les raisons de ce blocage sont mal comprises (actions de pathogènes, limitation de la disponibilité en lumière, compétition...).

Lorsque le changement climatique est trop rapide, l'écosystème peut ne pas s'adapter

**Photo 2 :**  
Expérimentation de différents modes de gestion dans une pinède de pin d'Alep. Ici un couvert léger permet de réduire la période et l'intensité de stress hydrique.  
Photo JM Lopez.

Bernard PREVOSTO  
Ingénieur/Chef de projet  
IRSTEA Aix-en-Provence.  
UR RECOVER, équipe « Ecosystèmes méditerranéens et risques »  
[bernard.prevosto@irstea.fr](mailto:bernard.prevosto@irstea.fr)



**Photo 3 :**

A l'O3HP des pièges à feuilles et à litière permettent de mieux comprendre le mécanisme de fertilisation des sols. La décomposition de la matière organique est influencée, entre autres, par le stress dû à une sécheresse prolongée.

Photo DA

aux nouvelles conditions et l'on observe des déperissements. Une autre stratégie est donc recourir à la migration assistée qui vise à installer sur un habitat donné d'autres espèces ou la même espèce mais d'une provenance différente, par exemple issue de populations plus méridionales susceptibles d'être mieux adaptées aux sécheresses. Pour une telle stratégie de nombreuses questions se posent, notamment : comment la population introduite va-t-elle se comporter dans cette nouvelle donne climatique ? Les populations les plus adaptées à la sécheresse le sont en effet généralement moins aux gels hivernaux et/ou tardifs. Quelles vont être les interactions avec une végétation, une faune, et des pathogènes qu'elle n'a jamais côtoyées ?

Lorsque le peuplement est installé, un enjeu de la gestion est de limiter les impacts négatifs des sécheresses. L'éclaircie, en limitant la compétition hydrique entre les arbres, est ainsi souvent recommandée. Cependant des effets contrebalançant ce gain ne sont pas à exclure, mais leurs contributions effectives restent encore peu connues. Les arbres restants peuvent ainsi montrer une transpiration plus intense, la strate arbustive peut également se développer et capter une partie de l'eau, enfin le fonctionnement du sol peut être modifié.

A travers ces exemples de gestion de la régénération des peuplements et de leur densité en vue de limiter le stress hydrique, il apparaît que de nombreuses questions se posent encore aux acteurs de la recherche forestière. Une partie des réponses peut certes être obtenue en analysant les essais

forestiers déjà installés et en recourant à la modélisation, mais ces approches ne sont cependant pas suffisantes. Les essais anciens ont été conçus pour des objectifs souvent différents (par ex. pour maximiser la production). Les modèles, outils certes très utiles, ne sont qu'une description simplifiée de la réalité et ne prennent pas en compte la totalité des processus. Le recours à l'expérimentation reste indispensable. Il peut s'agir d'expérimentations en milieu très contrôlé, comme par exemple tester en laboratoire les effets allélopathiques d'une litière sur la régénération permettant d'identifier certains blocages chimiques. Dans un autre registre, les expérimentations *in situ*, intégrant plus de facteurs, décrivent mieux la complexité du milieu forestier et sont donc indispensables. Cette dernière approche est certes lourde à mettre en œuvre et nécessite un suivi sur le long terme, mais ces obstacles peuvent se contourner par une plus grande mutualisation des moyens entre les organismes de recherche et entre la recherche et les services de gestion. Ces expérimentations peuvent servir également de démonstrateur pour les gestionnaires et les propriétaires pour les inciter à conduire eux-mêmes des opérations sylvicoles. C'est en effet par plus de gestion que la forêt méditerranéenne surmontera les défis qui l'attendent !

### Des forêts mélangées pour atténuer l'impact du changement climatique sur un processus clé du fonctionnement des écosystèmes

**Thierry GAUQUELIN**

Une équipe de l'IMBE travaillant sur le site expérimental de l'O3HP (Oak Observatory at OHP<sup>1</sup>) s'intéresse aux effets de la sécheresse accrue prévue à l'horizon 2100 en région méditerranéenne sur le processus de décomposition des litières et sur les acteurs de ce processus dans une chaîne méditerranéenne. Ce processus clé dépend à la fois des conditions climatiques, de la quantité et qualité de la litière en jeu, mais aussi des acteurs divers de cette décomposition (microorganismes et mésofaune). Les auteurs ont notamment comparé la vitesse

Thierry GAUQUELIN  
Professeur Université IMBE, UMR 7263, Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD  
thierry.gauquelin@imbe.fr

1 - <https://o3hp.obs-hp.fr/index.php/fr/>

de décomposition de la litière, constituée expérimentalement d'un mélange de feuilles de 1 à 3 espèces végétales, et les communautés de mésofaune et de microorganismes associés, dans deux parcelles forestières : une parcelle soumise à une sécheresse accrue grâce à un système d'exclusion des pluies printanières et estivales performant et une parcelle témoin. La parcelle où le stress hydrique a été fortement augmenté montre (i) une diminution de l'abondance et de la diversité des microorganismes et de la mésofaune colonisant la litière — à des degrés divers pour les collemboles et acariens, (ii) un ralentissement de la décomposition de la litière et de la remise à disposition du carbone et de l'azote, (iii) que la présence de plusieurs espèces végétales dans la litière atténue cet impact négatif. Ce dernier point souligne l'intérêt de conserver une diversité d'espèces végétales dans les forêts méditerranéennes de manière à limiter les conséquences du changement climatique en cours. Ces recherches s'inscrivent dans une problématique générale visant à mieux comprendre les relations biodiversité-fonctionnement dans les écosystèmes et l'intérêt de conserver une biodiversité élevée face aux contraintes environnementales croissantes. Ils s'inscrivent aussi dans la problématique du rôle des forêts en tant que puits de carbone, la décomposition des litières constituant un élément important de cette séquestration du carbone. Peu de données sont en effet aujourd'hui disponibles concernant les forêts méditerranéennes (plus de 50 millions d'hectares : 25% de la surface totale du bassin méditerranéen !), en première ligne face au changement climatique. Enfin, à l'O3HP, seuls les effets d'une sécheresse accrue ont pu à ce jour être envisagés. Il est prévu de mettre en place dans les parcelles expérimentales des systèmes de panneaux chauffants qui permettront de s'intéresser aussi aux effets conjoints d'une augmentation de la température (de 2° à 4°) et d'une sécheresse aggravée sur l'évolution de la litière et des organismes décomposeurs.

## Référence

Santonja M., Fernandez C., Gers C., Proffit M., Gauquelain T., Reiter I., Cramer W., Baldy V. (2017). Plant litter mixture partly mitigates the negative effects of extended drought on soil biota and litter decomposition in a Mediterranean oak forest. *Journal of Ecology* 105:801-815. DOI: 10.1111/1365-2745.12711

## Vulnérabilité des sols forestiers méditerranéens et changements climatiques : défis et nécessité d'approches spatio-temporelles multidisciplinaires

Anne-Marie FARNET

Les sols représentent un important réservoir de biodiversité incluant les microorganismes (bactéries, champignons et protozoaires) mais également les animaux invertébrés (méso et macrofaune du sol), tous activement impliqués dans la transformation de la matière organique. Dans le contexte du changement climatique, les sols forestiers peuvent contribuer aux mécanismes d'atténuation de ces modifications majeures en participant au stockage du carbone (BARDGETT, 2005). Les processus de transformation de la matière organique dans les sols sont susceptibles d'être impactés à la fois directement via la sensibilité des microorganismes telluriques aux stress hydriques et thermiques et indirectement par les changements qualitatifs et quantitatifs des apports de matière organique dus aux modifications des espèces en place (redistribution des aires de répartitions géographiques) et de leur métabolisme (augmentation de leur composition en molécules phénoliques et terpéniques).

Plusieurs leviers environnementaux agissant à des échelles spatio-temporelles différentes influent sur les réponses des communautés microbiennes face aux stress liés au potentiel hydrique. Les contrastes climatiques s'exerçant à différentes échelles spatiales (par exemple à l'échelle régionale, les étages bioclimatiques et à une échelle plus vaste, les rives septentrionales et méridionales du bassin méditerranéen) constituent des « histoires de stress » différentes qui sont susceptibles de conditionner les vulnérabilités des sols. La pré exposition à des stress a en effet été identifiée comme un facteur favorisant la sélection de populations moins sensibles aux stress hydriques (VAN GESTEL *et al.*, 1993) mais également moins actives et présentant des fonctions cataboliques plus spécialisées (BUTTERLY *et al.*, 2009). Par ailleurs, les assemblages forestiers en termes d'identité des espèces végétales (et des traits fonctionnels associés) modifient également le

Anne-Marie FARNET-  
DA SILVA  
Maître de  
Conférences  
IMBE, UMR 7263  
CNRS, Aix Marseille  
Université, Avignon  
Université, CNRS, IRD  
anne-marie.farnet@imbe.fr

fonctionnement microbien, les espèces caducifoliées (plus riches en composés labiles et nutriments) étant considérées comme améliorant la minéralisation (LAGANIÈRE *et al.*, 2009, BRUNEL *et al.*, 2017). Ainsi, la mixité forestière, par la diversification de la matière organique et donc des ressources, promouvrait la diversité biologique du sol, et favoriserait les réponses au stress lié aux sécheresses plus intenses (WARDLE *et al.*, 2010). Plus récemment encore, des approches assez inédites en écologie fonctionnelle des sols ont été développées prenant en compte la structure paysagère ou l'historique des usages antérieurs des sols. Ainsi, dans une étude pionnière, FLORES-RENTERÍA *et al.*, (2016) ont montré que la fragmentation forestière augmentait la diversité alpha (locales) et au contraire homogénéisait la diversité bêta (à l'échelle du paysage) des communautés microbiennes telluriques. L'usage antérieur des sols a été décrit comme pouvant jouer un rôle central sur son fonctionnement (MURTY *et al.*, 2002) : le palimpseste paysager est particulièrement pertinent à prendre en compte dans le milieu méditerranéen où deux types de forêts cohabitent : des forêts anciennes restées en l'état depuis plusieurs siècles et les forêts récentes qui se sont développées à partir de milieux anthropisés i.e. des cultures en restanques ou des pâturages après abandon des terres lié à la déprise agricole (GOLDBERG *et al.*, 2007). Des études récentes s'attachent à modéliser les signatures chimiques de la matière organique en les reliant aux usages antérieurs par l'utilisation d'approche spectrophotométrique infra rouge (ERTLEN *et al.*, 2015) et cette signature chimique autorise une approche intégrant un pas de temps d'une centaine d'années (SMITH *et al.*, 2007) ce qui constitue une échelle temporelle modeste au regard des études paléoenvironnementales intéressant la période de l'Holocène, mais tout à fait inédite dans les études pédologiques conventionnelles.

Comprendre les conséquences des changements climatiques sur le fonctionnement des sols forestiers et plus particulièrement sur les équilibres liés au cycle du carbone constitue un enjeu scientifique majeur des prochaines années pour les écologues. Il est crucial d'acquérir de nouvelles informations sur la vulnérabilité des sols forestiers en mobilisant des disciplines diverses (pédologie, écologie microbienne, paléoécologie, chimiométrie...) afin de prendre en compte la

multiplicité des leviers agissant à diverses échelles spatio-temporelles contrôlant les processus fonctionnels dont ils sont le siège.

### Références

- Bardgett, R.D., Freeman, C., Ostle, N.J., 2008. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *ISME J.* 2, 805–814.
- Brunel, C., Gros, R., Ziarelli, F., Farnet Da Silva A.M, 2017. Additive or non-additive effect of mixing oak in pine stands on soil properties depends on the tree species in Mediterranean forests, *Science of the Total Environment*, 590: 676-685.
- Ertlen D., Schwartz D., Brunet D., Trendel J.M., Adam P., Schaeffer P., 2015. Qualitative near infrared spectroscopy, a new tool to recognize past vegetation signature in soil organic matter. *Quaternary International* 365, 203-211.
- Flores-Rentería D., Rincon A., Valladares F., Yuste J. C., 2016. Agricultural matrix affects differently the alpha and beta structural and functional diversity of soil microbial communities in a fragmented Mediterranean holm oak forest, *Soil Biology & Biochemistry* 92, 79-90.
- Giorgi, F., Lionello, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change* 63, 90–104.  
<https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.09.005>
- Goldberg, E., Kirby, K., Hall, J. and Latham, J., 2007, The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain, *J. Nat. Conservation*, 15, 109-119.
- IPCC. (2007). Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. In M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden, & C. E. Hanson (Eds.), *Contribution of working group II to the fourth assessment, report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Laganière, J., Paré, D., Bradley, R.L., 2009. Linking the abundance of aspen with soil faunal communities and rates of belowground processes within single stands of mixed aspen–black spruce. *Appl. Soil Ecol.* 41, 19–28.
- Murty, D., Kirschbaum, M.F., McMurtrie,R.E., McGilvray,H., Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature. *Global Change Biology* 8 (2002) 105–123.
- Smith P., Smith J.U., Powlson D.S., McGill W.B., Arah J.R.M., Chertov O.G., Coleman K., Franko U., Frolking S., Jenkinson D.S., Jensen L.S., Kelly R.H. , Klein-Gunnewiek H., Komarov A.S., Li C., Molina J.A.E., Mueller T., Parton W.J., Thornley J.H.M., Whitmore A.P., 1997. A comparison of the performance of nine soil organic matter models using datasets from seven long-term experiments. *Geoderma* 81, 153-225.
- Suseela, V., Tharayil, N., 2018. Decoupling the direct and indirect effects of climate on plant litter decomposition: Accounting for stress-induced modifications in plant chemistry, *Glob Change Biol.* 18, 1–24.
- van Gestel M., Merckx R., Vlassak K., 1993. Soil drying and rewetting and the turnover of 14 C-labeled plant residues: first order decay rates of biomass and non- biomass 14 C. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 125- 134.

Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M., 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89, 11- 23.

## Biodiversité et forêt méditerranéenne

Jacques BLONDEL

Traiter de cet immense sujet nécessiterait un long chapitre qui sortirait du cadre de ce numéro de notre revue. Reconnu comme l'un des grands « points chauds » de biodiversité mondiale, les espaces méditerranéens doivent la diversité de leurs peuplements végétaux et animaux à trois grands facteurs : i) l'histoire tectonique complexe du Bassin méditerranéen qui se situe à la jonction de deux grandes plaques tectoniques, la plaque eurasienne et la plaque africaine auxquelles s'ajoutent plusieurs microplaques, dont la plaque ibérique. Ces plaques porteuses de biotas différents sont à l'origine d'une diversité biologique qui s'est intensifiée grâce à des mécanismes de différenciation postérieurs à leur stabilisation (SUC *et al.* 1995) ; ii) la position géographique du Bassin méditerranéen à la confluence de bioclimats eurosibériens, tropicaux et désertiques. La composition biogéographique des communautés méditerranéennes porte l'empreinte des apports d'espèces liées à ces trois types de bioclimats ; iii) l'extrême hétérogénéité des paysages et habitats qui sont disséqués en une multitude de bassins plus ou moins cloisonnés favorables à une différenciation évolutive qui est à l'origine de taux d'endémisme élevés (Cf. Tab. I).

Les nombres d'espèce de chaque groupe s'inscrivent dans des fourchettes très différentes qui sont liées à des histoires évolutives variées mais les taux d'endémisme, également très variables, méritent explication. Pour faire simple, le taux d'endémisme est toujours associé au pouvoir de dispersion des organismes et à la structure des paysages à de vastes échelles d'espace. Par exemple, les taux d'endémisme élevés des poissons et des amphibiens sont largement dus à de faibles pouvoirs de dispersion et au cloisonnement des bassins hydrographiques qui favorisent les mécanismes de différenciation locale et de spéciation. Quant au faible taux d'endémisme des oiseaux il s'explique par des raisons historiques développées ail-

leurs (BLONDEL 1998) et qui se résument ainsi : l'absence de discontinuités géographiques entre les forêts méditerranéennes et les forêts némoriales d'Europe au cours de l'histoire a toujours empêché la mise en œuvre de processus de spéciation qui nécessitent un isolement spatial des populations (spéciation de type allopatrique). Les continuités géographiques jamais interrompues des ceintures de végétation et de leurs faunes associées expliquent que les peuplements d'oiseaux des forêts méditerranéennes soient composés, à quelques exceptions près, des mêmes espèces que celles qu'on trouve par exemple en Forêt Noire ou dans les forêts du bassin parisien. En revanche, l'ensemble des garrigues et maquis qui appartiennent, pour des raisons de dynamique forestières, au « domaine forestier » comme expliqué ailleurs dans *Forêt Méditerranéenne* (BLONDEL 2015), comporte une avifaune beaucoup plus variée et riche en espèces endémiques à l'échelle du bassin (par exemple les fauvettes du genre *Sylvia*). Ces différences de diversité et d'endémisme entre forêts et garrigues tiennent à ce que, contrairement aux premières, les secondes ont toujours présenté au cours de l'histoire des discontinuités géographiques favorables à des processus régionaux de spéciation. La mise en place de la biodiversité actuelle est la résultante de longs processus de migrations nord-sud des ceintures de végétation lors de l'alternance des périodes glaciaires et interglaciaires du Pléistocène au cours desquelles l'ensemble de la biodiversité se réfugiait dans l'espace méditerranéen puis se répandait à nouveau vers le nord lors des périodes d'amélioration climatique comme celle dont nous bénéficions aujourd'hui. Le rôle d'espace refuge joué à maintes reprises par l'espace méditerranéen, notamment les forêts, au cours des deux derniers millions d'années explique que la région méditerranéenne soit

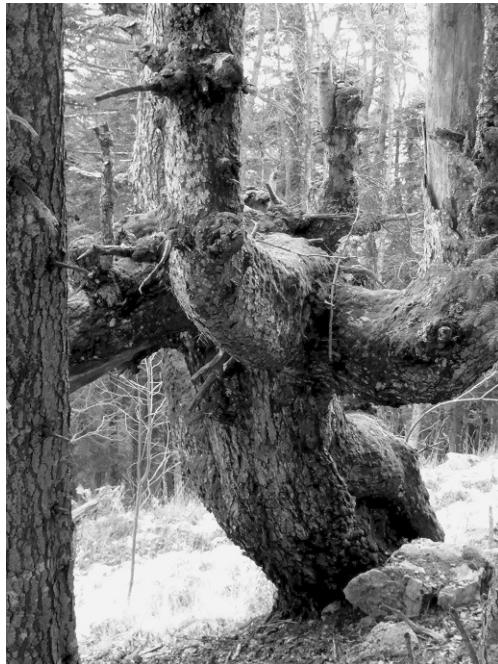
Jacques BLONDEL  
directeur de recherche  
CNRS Emérite  
jac.blondel@wanadoo.fr

**Tab. I :**  
Diversité spécifique et  
taux d'endémisme des  
grands groupes végétaux  
et animaux.  
Références dans Blondel  
*et al.* 2010.

Groupe	Nombre d'espèces	Taux d'endémisme
Plantes vasculaires	25 000	50,0%
Poissons d'eau douce	300	44%
Reptiles	257	40%
Amphibiens	92	44,6%
Mammifères	197	25%
Oiseaux	343	17,0%
Insectes	150 000+++	? (très élevé)

### Photo 4 :

Candélabre du Ventoux.  
Photo J. Blondel.



Eric RIGOLOT,  
Hendrik DAVI,  
Jean-Luc DUPUY,  
Bruno FADY,  
Nicolas MARTIN-St  
PAUL,  
Sylvie MURATORIO  
UR 629 Ecologie  
des Forêts  
méditerranéennes  
(URFM), INRA  
84000 Avignon  
Contribution de  
l'Unité de Recherche  
Ecologie des Forêts  
Méditerranéennes  
de l'INRA d'Avignon  
eric.rigolot@inra.fr

une matrice de diversité génétique particulièrement précieuse en ces temps de dérèglements climatiques.

Un mot pour finir sur les relations entre structure forestière et diversité biologique parce que les techniques de sylviculture ont une grande influence sur la biodiversité. La théorie écologique et l'observation empirique établissent un lien direct entre la diversité de composition spécifique et de structure (agencement dans l'espace) d'un peuplement forestier et la diversité des peuplements d'oiseaux et d'insectes qui l'habitent. C'est ainsi par exemple que les peuplements d'oiseaux forestiers les plus riches de la région étaient la cédraie du mont Ventoux (avant que de nouveaux plans de gestion les aient ramenés il y a une vingtaine d'années à des peuplements équiennes presque dépourvus de feuillus) parce qu'il s'agissait d'une forêt multistrate composée d'un mélange de feuillus et de conifères alors que les plus pauvres sont les boisements de pins d'Alep qui sont de vrais « déserts biologiques » pour des raisons de structure mais aussi d'histoire puisque ces pins ont été construits par l'évolution comme des stades pionniers s'installant après une perturbation naturelle et préfigurant l'installation de la forêt. Etant naturellement de faible superficie et éphémères, ces boisements n'ont jamais permis à l'évolution de fabriquer des organismes qui leur soient spécifiquement adaptés.

## Références

- Blondel, J. 1998. History and evolution of the European Bird fauna. Pages 28-37 in Spina, F. & Grattarola, A. (eds.), Proc. 1st Meeting of the European Ornithologists' Union. *Biol. Cons. Fauna* 102, 28-37.
- Blondel, J. 2015. Les dynamiques en forêt méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne* 36, 415-420.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodou, J.-Y. & Boeuf, G. 2010. *The Mediterranean Region: Biodiversity in Space and Time*. Oxford University Press.
- Suc, J. P., Bertini, A., Combouret-Nebout, N., Diniz, F., Leroy, S., Russo-Ermolli, E., Zheng, Z., Bessais, E. & Ferrier, J. 1995. Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 ma. *Acta Zool. Cracov.* 38, 3-16.

## Enjeux scientifiques pour la forêt méditerranéenne du XXI<sup>e</sup> siècle

### Perturbations et adaptation

Eric RIGOLOT, Hendrik DAVI,  
Jean-Luc DUPUY, Bruno FADY,  
Nicolas MARTIN-St PAUL, Sylvie  
MURATORIO

Les forêts méditerranéennes représentent un modèle d'étude particulièrement intéressant pour traiter des frontières de science en écologie du fait de leurs spécificités : écosystèmes très diversifiés (y compris en terme de diversité génétique), conditions environnementales contraignantes (sécheresses estivales) et très hétérogènes (gradients altitudinaux, hétérogénéités locales sur les substrats karstiques), écosystèmes très fréquemment perturbés (feux, sécheresses, insectes...) avec des dynamiques marquées (colonisation, maturation, dépérissement). Ces caractéristiques en font de bons modèles pour l'étude de la dynamique écologique et micro-évolutive des écosystèmes forestiers, pour une approche fonctionnelle de la réponse aux perturbations, ainsi que pour une analyse intégrée des risques.

Les forêts méditerranéennes sont aussi soumises à des impacts anthropiques anciens et rendent de multiples services écosystémiques, de régulation comme de production. Elles permettent ainsi d'appréhender l'impact des sociétés humaines sur la nature et la biodiversité. A ce titre, les changements climatiques et globaux représentent une menace certaine pour les forêts méditerranéennes qui, dans ce contexte, sont à la

fois un territoire à fort enjeu et un modèle pertinent pour anticiper les risques associés à ces changements, qui impacteront des zones plus septentrionales. Comprendre et prédire les dynamiques, le fonctionnement et l'évolution des forêts méditerranéennes pour évaluer les risques et fournir des stratégies de gestion pour l'adaptation des forêts dans un contexte de perturbations et de changement global est un enjeu scientifique majeur. Dans ce contexte, dix questions scientifiques peuvent être formulées que l'URFM s'attache à traiter dans le contexte des forêts méditerranéennes :

- Comment mieux estimer la vulnérabilité des peuplements forestiers méditerranéens au changement climatique ?

- Comment l'organisation de la diversité génétique et fonctionnelle locale détermine-t-elle le potentiel d'adaptation ?

- Quels sont les rôles respectifs de la plasticité phénotypique, de la migration et de l'adaptation génétique dans la capacité de résilience des peuplements ?

- Quels sont les déterminants fonctionnels des perturbations liées aux sécheresses extrêmes telles que les dépérissements ou les incendies de forêt ?

- Quels sont les régimes de perturbation auxquels ces forêts sont soumises et quels seront-ils sous des scénarios de changement ?

- Quelle est l'influence de ces régimes sur la dynamique des écosystèmes ?

- Quels sont les rôles des processus de dynamique des populations d'insectes, d'interactions plantes-insectes et des facteurs de l'environnement dans la dynamique et le fonctionnement des forêts ?

- Comment intégrer les différentes composantes de la vulnérabilité et de l'adaptation dans une approche de modélisation interdisciplinaire ?

- Quels sont les effets combinés de plusieurs perturbations (synergies, antagonismes) dans la trajectoire des écosystèmes complexes hors équilibre ?

Ces questions sont de portée très générale, et peuvent concerner de nombreux écosystèmes. Mais du fait des propriétés des forêts méditerranéennes listées ci-dessus, répondre à ces questions sur la base d'études en forêts méditerranéennes constitue un enjeu majeur de recherche. Les éléments de connaissances produits sont en effet indispensables pour

anticiper la réponse générale des forêts aux changements climatiques et globaux en cours et prédicts.

Les moyens que nous développons pour y répondre passe par l'étude de peuplements forestiers *in situ* sur des gradients environnementaux ou des sites de suivis à long terme. Ils incluent aussi des expériences en laboratoire ou *in silico*. Nous mettons en œuvre une approche intégrative faisant appel à diverses disciplines incluant l'écologie, la physiologie végétale, la génétique, la biophysique et les mathématiques. De façon à intégrer nos recherches dans les enjeux sociétaux nous développons des collaborations avec d'autres champs tel que l'économie. Le recours à la modélisation est indispensable pour réussir l'intégration et fournir un outil qui permettra d'anticiper les changements et de rationaliser les choix de gestions et d'aménagement de nos territoires faiblement anthroposés.

## Références

- Fady, B. *et al* 2016. Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations. *Forest Ecology and Management*, 375, 66-75. DOI : 10.1016/j.foreco.2016.05.015
- INRA-URFM 2015. Adaptation des forêts méditerranéennes aux changements climatiques. *Innovations Agronomiques* 47 (<https://www6.inra.fr/ciag/Revue/Volumes-publies-en-2015/Volume-47-Decembre-2015>)
- Lefèvre *et al.* 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*, 71:723-739
- Martin St-Paul *et al* 2017. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters* 20(11): 1437-1447. <https://doi.org/10.1111/ele.12851>
- Martin St-Paul *et al* 2018. Live fuel moisture content (LFMC) time series for multiple sites and species in the French Mediterranean area since 1996. *Annals of Forest Science* 75:57. doi:10.1007/s13595-018-0729-3
- Oddou-Muratorio S., Davi H. 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evolutionary Applications* 7: 453-467

## Sigles :

## Résumé

---

CEREGE : Centre de recherche et d'enseignement de géosciences de l'environnement.

CNRS : Centre national de la recherche scientifique.

IRD : Institut de recherche pour le développement.

AMU : Aix-Marseille Université.

INRA : Institut national de la recherche agronomique.

GICC : Gestion et impact du changement climatique.

ANR : Agence nationale de la recherche.

IMBE : Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale.

Face au changement climatique quelle attitude avoir pour préserver le couvert forestier actuel ? Tel est l'enjeu majeur. Les textes rassemblés dans cet article, présentent des solutions pour améliorer la résistance et la résilience des peuplements forestiers, pour favoriser une plus grande diversité biologique par la gestion, dans l'objectif d'assurer un meilleur fonctionnement des écosystèmes forestiers face au déclin, gage d'une meilleure fixation du carbone.

La première étape est l'observation, à l'échelle de l'arbre (cerne, réactions écophysioliques, comparaison des performances de génotypes connus) et à l'échelle du peuplement et de l'écosystème (dégradations, évolution de la litière et bilan hydrique du sol). Le déclin, déjà largement étudié, n'est pas seulement dû au stress hydrique mais aussi aux attaques par des parasites et des maladies. Le suivi de ces observations se déroule en milieu naturel et dans le cadre d'expérimentations.

L'enjeu principal, face à cette situation, est de mettre en œuvre des solutions d'adaptation viables. Il convient de proposer des gestions adaptées afin d'accroître la résilience des écosystèmes forestiers, tenir compte de la relation entre structure forestière et biodiversité, et maintenir les potentialités de fixation du carbone. Pour cela, on peut prévoir la diversification des plantations, favoriser la régénération, mettre en œuvre des clairages propices au maintien d'un bilan hydrique acceptable...

## Summary

---

### The ecological issues concerning Mediterranean forests in the 21<sup>st</sup> century

What is the right attitude towards climate change in order to preserve today's forest cover? This is the major issue. The texts gathered together in this article present solutions for improving the resistance and resilience of forest stands and for favouring greater biological biodiversity through management whose aim is to ensure a better functioning of forest ecosystems in the face of deterioration, thus enhancing their role as carbon sink.

The first step is observation at the level of the individual tree (annual rings, eco-physiological reactions, comparison of the performance of known genotypes) and of the stands and the ecosystem (die-back, evolution of the litter, ground moisture). The die-back, already widely investigated, is not due only to drought pressure but also to parasites and diseases. The monitoring and follow-up of these observations need to be carried out in natural conditions and within an experimental framework.

In the light of the prevailing situation, the major challenge is implementing solutions that encourage suitable adaptation. This requires management adapted to raising the resistance of forest ecosystems, taking into account the relationship between forest structure and biodiversity and maintaining the potential ability for a role as carbon sink. To these ends, one should plan for the diversification of plantations, facilitate regeneration, carry out thinning adapted to maintaining desirable groundwater levels...

## Resumen

---

### La opinión de los investigadores - Los retos ecológicos para el monte mediterráneo del siglo XXI

De cara al cambio climático ¿qué actitud tener para preservar la cubierta forestal actual? Este es el principal reto. Los textos reunidos en este artículo, presentan soluciones para mejorar la resistencia y la resiliencia de las plantaciones forestales, para favorecer una mayor diversidad biológica para la gestión, con el objetivo de asegurar un mejor funcionamiento de los ecosistemas forestales de cara a la degradación, garantía de una mejor fijación del carbono.

La primera etapa es la observación, a escala del árbol (anillo, reacciones ecofisiológicas, comparación de los rendimientos de los genotipos conocidos) y a escala de plantación y del ecosistema (degradación, evolución del manto forestal y balance hídrico del suelo). La degradación, ampliamente estudiada, no se debe solamente al estrés hídrico sino también al ataque de parásitos y enfermedades. El seguimiento de estas observaciones se lleva a cabo en el medio natural y dentro de un contexto de experimentaciones.

El objetivo principal, de cara a esta situación, es de poner en marcha soluciones de adaptación viables. Hay que proponer gestiones adaptadas con el fin de mejorar la resiliencia de los ecosistemas forestales, teniendo en cuenta la relación entre su estructura forestal y la biodiversidad, y mantener el potencial de fijación de carbono. Para ello, podemos predecir la diversificación de las plantaciones, favorecer la regeneración, realizar clareos adecuados para mantener un equilibrio hídrico aceptable...