

Le regard de l'écologue

Des antagonismes exacerbés par le changement climatique et des solutions à inventer

par Xavier MORIN

Le regard de l'écologue nous éclaire sur une forêt méditerranéenne présentant une forte biodiversité mais soumise à de fortes pressions anthropiques. Il se soucie tout particulièrement de l'impact des changements globaux, et notamment du changement climatique, non seulement sur la diversité et la composition spécifiques mais aussi sur le fonctionnement des écosystèmes méditerranéens. Ce défi constitue une occasion unique de concertation et de recherche de solutions entre les différents acteurs impliqués.

Comment concilier préservation de la nature dans des systèmes productifs fournissant biens et services aux populations humaines ? Si cette question est de plus en plus centrale pour de nombreux écosystèmes, elle se pose particulièrement en forêt méditerranéenne. En effet la forêt méditerranéenne, ou plutôt les forêts méditerranéennes, étant donné la diversité des types de peuplement concernés, occupent une place particulière dans le paysage forestier en général, et français en particulier, et ce notamment pour deux raisons majeures.

Des écosystèmes à forte diversité mais soumis à de fortes pressions anthropiques

En premier lieu, les forêts méditerranéennes hébergent une très forte biodiversité. En effet les écosystèmes méditerranéens sont parmi les plus riches (en termes de nombre d'espèces par exemple) de France métropolitaine. Ceci est notamment dû à une diversité d'habitats, des gradients environnementaux marqués et un fort taux d'endémisme (QUÉZEL & MÉDAIL 2003), et le bassin méditerranéen dans son ensem-

Photo 1 (ci-dessous) :

A Puechabon, dans l'Hérault, le CEFE-CNRS a mis en place un site expérimental de mesures pour évaluer les réactions de l'écosystème de la chênaie verte au changement climatique.

Photo D.A.

Photo 2 (en bas) :

Illustration de la diversité ligneuse locale en forêt méditerranéenne, à Colombières-sur-Orb (Hérault)

Photo X.M.



ble est considéré comme un *hot spot* de diversité (CUTTELOD *et al.* 2009). Aussi ces forêts abritent-elles de nombreuses espèces protégées emblématiques végétales comme animales (par exemple la tortue d'Hermann qui fait l'objet d'un programme Life), et sont partie prenante des trois parcs nationaux que compte désormais la zone méditerranéenne française. Mais au-delà de la richesse spécifique et de l'identité des espèces, ces écosystèmes sont aussi constitués d'une diversité d'interactions biotiques (inscrites dans des réseaux trophiques ou non) qui participent tout autant à cette biodiversité originale. Les enjeux de conservation de ces écosystèmes, des espèces rares et de la richesse d'interactions qui les constituent y sont donc très forts, et trouvent un écho important au travers d'une demande sociétale marquée pour davantage de naturalité dans ces forêts.

La deuxième singularité des forêts méditerranéennes, réside dans le fait qu'elles ont été fortement marquées par les activités humaines depuis plusieurs millénaires. En effet, le pourtour méditerranéen a été un des berceaux de l'installation des hommes et de la création de villes au cours de l'Antiquité. Ces écosystèmes ont donc été profondément perturbés, modifiés et remodelés au cours des siècles. En effet, les populations humaines tirent nombre de bénéfices des forêts, que ce soit au niveau de leur fonctionnement, comme la production de biomasse ligneuse et de produits non-ligneux (fruits), mais aussi de

l'habitat qu'elles représentent (pour les loisirs par exemple), ou encore de leur rôle dans la filtration de l'eau ou de la protection contre les avalanches. Ces bénéfices sont souvent regroupés sous le terme de services écosystémiques (TEEB 2010). S'il n'est pas ici l'objet de critiquer cette notion et notamment la vision utilitariste de la nature qu'elle peut sous-tendre, force est de constater par exemple que les écosystèmes forestiers méditerranéens ont fourni et fournissent toujours beaucoup de ces services. Par exemple, ces forêts sont d'importants puits de carbone, en dépit d'une forte limitation en eau liée à la sécheresse estivale caractéristique du climat méditerranéen (ALLARD *et al.* 2008). Quoiqu'il en soit, les forêts méditerranéennes sont donc particulièrement soumise et impactées par les activités et pressions humaines.

Ainsi, entre forts enjeux de conservation de ces écosystèmes et demande sociétale pour plus de naturalité d'un côté, et pressions anthropiques accrues de l'autre, les antagonismes potentiels quant au devenir des forêts méditerranéennes apparaissent particulièrement importants. Or ces antagonismes pourraient s'aggraver au cours des prochaines décennies, voire des prochaines années.

Des écosystèmes en première ligne face aux impacts des changements globaux

Les forêts méditerranéennes sont en effet particulièrement exposées face aux impacts des changements globaux, et notamment du changement climatique. Celles-ci apparaissent comme spécialement vulnérables puisque les scénarios climatiques pour la région méditerranéenne prévoient une augmentation des températures et une diminution des précipitations estivales ainsi qu'une augmentation de la fréquence des épisodes de sécheresse extrême (IPCC 2013), pouvant conduire à des événements extrêmes tels qu'en 2003, et mener à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des feux de forêt. De fait, ces changements sont d'ores et déjà visibles puisque le réchauffement dans le sud de la France se produit plus rapidement que pour la moyenne mondiale des températures, et que la sécheresse estivale

s'intensifie ou devient plus précoce dans de nombreuses zones de la région (RUFFAULT *et al.* 2013).

Ainsi, le changement climatique influençant toutes les échelles écologiques, depuis la physiologie des individus, jusqu'aux dynamiques des populations, composition des communautés et fonctionnement des écosystèmes (VALLADARES 2008), il existe déjà de nombreux exemples d'impacts sur les forêts méditerranéennes. Par exemple, la phénologie des essences méditerranéennes a été modifiée, avec des avancées printanières du débourrement des bourgeons végétatifs et floraux (GORDO & SANZ 2005). Un autre exemple d'impact consiste en une mortalité plus forte des arbres en lien avec la sécheresse dans le sud de l'Europe (ALLEN *et al.* 2010), phénomène visible par exemple dans les populations de sapin sur le mont Ventoux. Enfin, ces changements altèrent *in fine* la répartition géographique des populations et des espèces, modifiant la composition des communautés, comme récemment montré sur la flore forestière française (BERTRAND *et al.* 2011). Comme elles abritent des populations en marges de répartition (nord et/ou sud) pour de nombreuses espèces — de par leur situation géographique, les gradients environnementaux le long desquels elles sont réparties et leur richesse en espèces — les forêts méditerranéennes semblent là encore promises à de grands bouleversements en termes de changements de composition. De plus, les projections de modèles de répartition d'espèces, réalisées à l'aide de modèles statistiques (BADEAU *et al.* 2004) ou bien de modèles basés sur les processus biologiques et écologiques (CHEAIB *et al.* 2012) confirment que des changements importants de diversité des communautés forestières (que ce soit en nombre d'espèces ou en composition) sont très probables sous l'effet du réchauffement climatique. Ainsi d'après ces projections, la biodiversité de la région méditerranéenne apparaît comme la plus touchée par le *turn-over* d'espèces (THULLER *et al.* 2005). Quant au fonctionnement de ces écosystèmes forestiers, et notamment leur productivité, de nombreuses incertitudes demeurent quant à la prédiction de leur réponse. Cependant, des expérimentations sur le long terme suggèrent que l'augmentation du stress en période estivale entraînera des baisses significatives de production de biomasse (RAMBAL *et al.* 2014). Pourtant, les projections futures liées à la ressource bois laissent supposer que les pré-

lèvements devraient s'accroître en forêt, notamment via à une croissance forte du bois-énergie.

Diversité et fonctionnement des écosystèmes forestiers sont intimement liés

Les impacts du changement climatique semblent donc ne pouvoir mener qu'à une aggravation des antagonismes, avec une nature encore davantage fragilisée, ou du moins modifiée, et des pressions anthropiques accrues sur les services liés au fonctionnement de ces écosystèmes forestiers méditerranéens. Pourtant, la diversité joue un rôle essentiel dans les processus écosystémiques, comme la productivité ou la décomposition. En effet, ces processus écosystémiques sont particulièrement sensibles à la diversité et à la composition en espèces d'un écosystème (SCHERER-LORENZEN *et al.* 2005). Ce rôle de la diversité a d'abord été étudié dans des prairies expérimentales, qui permirent de montrer un effet généralement positif du nombre d'espèces sur la production de biomasse (HECTOR *et al.* 1999). Concernant les écosystèmes forestiers, la relation diversité-fonctionnement (essentiellement centrée sur la productivité) a été principalement étudiée via des mesures empiriques de terrain, notamment grâce aux données d'inventaire forestier (VILA *et al.* 2007) ou sur des dispositifs expérimentaux *in situ* (MONTÈS *et al.* 2008). Si cette approche peut comporter certains inconvénients, notamment de biaiser la relation par des facteurs confondants environnementaux, elle a cependant pu mettre en évidence certains processus causaux, qui varient selon les conditions des sites.

Mais s'il existe ainsi de nombreux travaux sur la relation diversité-productivité en forêt, peu d'études se sont intéressées à l'effet de la diversité en ligneux (arbustes compris) sur la stabilité des processus écosystémiques, et encore moins en interaction avec la problématique du changement climatique. La stabilité de l'écosystème comporte plusieurs facettes, notamment la résistance (capacité d'un écosystème forestier à maintenir sa structure et leurs propriétés après une perturbation ou un stress), et la résilience (vitesse de récupération après une perturbation ou un stress). Les expérimentations en

milieu forestier, similaires à celles sur les herbacées, initiées depuis une décennie, devraient apporter des éléments, notamment sur les processus, mais nous manquons encore de recul sur leurs résultats. Quant aux travaux portant sur des forêts naturelles, il n'existe à ce jour que des études ponctuelles sur des mélanges bien spécifiques tels que sur les peuplements de sapin pectiné dans les Vosges (LEBOURGEOIS *et al.* 2013) et donc peu ou pas d'études en forêt méditerranéenne. Cependant, selon l'hypothèse d'assurance écologique (YACHI & LOREAU 1999), les différentes espèces d'une communauté pourraient se compenser les unes les autres du fait de leurs réponses différentes aux conditions de milieu (qu'elles soient abiotiques ou biotiques). Par exemple durant une année sèche, l'essentiel de la productivité serait assurée par une espèce tolérante au stress hydrique, alors que lors d'une année plus humide, la productivité d'une autre espèce serait plus forte.

De plus, il a été montré que la diversité en essences augmentait la résistance aux perturbations des peuplements, comme les tempêtes ou les attaques d'insectes (JACTEL & BROCKERHOFF 2007). Les résultats sont plus contrastés concernant le risque d'incendie.

En résumé, l'effet de la diversité biologique, notamment en espèces ligneuses, sur la stabilité des écosystèmes forestiers reste très peu connue, et a fortiori les processus impliqués. Pourtant, dans un contexte de changement climatique, mieux connaître la résistance des peuplements et leur résilience semble primordial, que l'on se place du point de vue de la conservation de diversité à l'échelle locale, ou de la préservation de certains services écosystémiques. Ce constat est encore renforcé si on considère le point de vue du gestionnaire, pour qui cette préservation de services (comme la productivité forestière) est aussi importante, sinon plus, que la recherche d'un gain de productivité d'un mélange d'essences par rapport à des peuplements monospécifiques.

Plus spécifiquement au sujet du prélèvement de bois en forêt, il existe également des pistes de gestion adaptative qui pourraient permettre d'assurer ce service tout en préservant le fonctionnement de l'écosystème forestier. Par exemple, des mélanges d'espèces avec des profondeurs d'enracinement et/ou des besoins en eau différents pourraient constituer une solution au maintien d'un niveau de productivité nécessaire. De même,

il a été montré que des éclaircies raisonnées pourraient permettre une augmentation du contenu en eau du sol et une diminution du stress hydrique (RODRIGUEZ-CALCERRADA *et al.* 2011). Plus généralement, la problématique du choix des essences à favoriser ou à choisir pour le devenir des peuplements futurs, et la conduite sylvicole de ces peuplements est actuellement au cœur des préoccupations des forestiers. Mais si l'urgence de la situation et l'importance des enjeux peut encourager ou forcer à des solutions radicales (comme par exemple des plantations d'espèces non-indigènes), il ne faut cependant pas sous-estimer les capacités de persistance et d'adaptation des populations en place.

Il faut enfin ici rappeler qu'il existe encore de nombreuses zones d'ombre qui entravent notre compréhension de l'importance des interactions biotiques et de leur diversité sur le fonctionnement de ces écosystèmes. Aussi les applications directes sur la foresterie notamment sont encore en attente, à inventer et à expérimenter.

Conclusion

En conclusion, les écosystèmes forestiers méditerranéens, bien que d'une richesse écologique remarquable, sont de plus en plus fortement impactés par l'homme qui en modifie la diversité et le fonctionnement, et le changement climatique en accélère désormais les conséquences. Mais enjeux conservatoires et pressions anthropiques ne sont pourtant pas irréconciliables. Ainsi la préservation de la biodiversité doit être plus intégrée, en ne se limitant pas à des listes d'espèces, mais en prenant également en compte le rôle clé de la diversité dans le fonctionnement des forêts méditerranéennes. Par exemple, la préservation de la connectivité entre habitats apparaît comme un facteur déterminant pour permettre la meilleure adaptation possible de ces écosystèmes au changement climatique. Enfin si le contexte global de crise de la diversité et d'altération du climat représente un défi majeur à relever pour les écologues et les forestiers, il constitue également une occasion unique pour la recherche concertée de solutions entre les différents acteurs impliqués dans la conservation et la gestion de ces écosystèmes.

X.M.

Références citées

- Allard, V., J. M. Ourcival, S. Rambal, R. Joffre, & A. Rocheteau. 2008. Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Global Change Biology* 14:714-725.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J. H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, & N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684.
- Badeau, V., J. L. Dupouey, C. Cluzeau, J. Drapier, & C. L. Bas. 2004. Modélisation et cartographie de l'aire de répartition potentielle des grandes essences forestières françaises. in r. f. d. p. CARBOFOR, editor. *Séquestration de carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France*. ECOFOR.
- Bertrand, R., J. Lenoir, C. Piedallu, G. Riofrío-Dillon, P. de Ruffray, C. Vidal, J. C. Pierrat, & J. C. Gegout. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479:517-520.
- Cheab, A., V. Badeau, J. Boe, I. Chuine, C. Delire, E. Dufrene, C. Francois, E. S. Gritti, M. Legay, C. Page, W. Thuiller, N. Viovy, & P. Leadley. 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15:533-544.
- Cuttelod, A., N. Garcia, D. A. Malak, H. J. Temple, & V. Katariya. 2009. The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. *Wildlife in a Changing World—An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species* 89.
- Gordo, O. & J. J. Sanz. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146:484-495.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J.-S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E.-D. Schulze, A.-S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, & J. H. Lawton. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286:1123-1127.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jactel, H. & E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10:835-848.
- Lebourgeois, F., N. Gomez, P. Pinto, & P. Merian. 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management* 303:61-71.
- Montès, N., F. T. Maestre, C. Ballini, V. Baldy, T. Gauquelin, M. Planquette, S. Greff, S. Dupouyet, & J.-B. Perret. 2008. On the relative importance of sampling and complementarity effects as drivers of diversity-productivity relationships in Mediterranean shrublands. *Oikos*, 117 : 1345-1350.
- Quézel, P. & F. Médail. 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- Rambal, S., M. Lempereur, J. M. Limousin, N. K. Martin-St Paul, J. M. Ourcival, & J. Rodriguez-Calcerrada. 2014. How drought severity constrains gross primary production (GPP) and its partitioning among carbon pools in a *Quercus ilex* coppice? *Biogeosciences* 11:6855-6869.
- Rodriguez-Calcerrada, J., I. M. Perez-Ramos, J. M. Ourcival, J. M. Limousin, R. Joffre, & S. Rambal. 2011. Is selective thinning an adequate practice for adapting *Quercus ilex* coppices to climate change? *Annals of Forest Science* 68:575-585.
- Ruffault, J., N. K. Martin-St Paul, S. Rambal, & M. F. 2013. Differential regional responses in drought length, intensity and timing to recent climate changes in a Mediterranean forested ecosystem. *Climatic Change* 117:103-117.
- Scherer-Lorenzen, M., C. Körner, & E.-D. Schulze. 2005. *Forest Diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer, Berlin.
- TEEB. 2010. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity Ecological and Economic Foundations*. Earthscan, London and Washington.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araújo, M. T. Sykes, & I. C. Prentice. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A* 102:8245-8250.
- Valladares, F. 2008. A mechanistic view of the capacity of forest to cope with climate change. Pages 11-35 in F. Bravo, V. Le May, R. Jandl, and K. von Gadow, editors. *Managing Forest Ecosystems: the challenge of climate change*. Springer Verlag, Berlin.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J. Ibanez, T. Mata, & B. Obon. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10:241-250.
- Yachi, S. & M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:1463-1468.

Résumé

Concilier nature et systèmes productifs en forêt méditerranéenne : des antagonismes exacerbés par le changement climatique et des solutions à inventer

Abritant une très forte biodiversité, parmi les plus riches de France métropolitaine, et concentrant de multiples enjeux sociétaux, relevant aussi bien de production que de loisirs, tout en étant imprégnée d'une longue histoire d'impacts humains, les forêts méditerranéennes constituent un parfait exemple actuel de milieux devant faire face à de nombreux défis écologiques. En effet, comment concilier conservation d'une biodiversité de plus en plus menacée et demande sociétale pour davantage de naturalité d'un côté, et une pression anthropique toujours plus forte pour satisfaire des besoins économiques sans cesse accrus de l'autre ? De plus, ces questions sont actuellement exacerbées par le contexte de changement climatique, puisque les forêts méditerranéennes y sont particulièrement sensibles. En effet le réchauffement et l'augmentation de l'intensité et de la fréquence des épisodes de sécheresse affectent directement les processus écosystémiques liés aux forêts et les services qui en découlent, mais influent également indirectement sur les écosystèmes forestiers en modifiant leur biodiversité. Ce rôle de la diversité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers méditerranéens pourrait constituer la clé de voûte d'une conciliation des nombreux défis posés, qui de toute façon ne peut passer que par des compromis, et des solutions à inventer.

Summary

Reconciling nature and production systems in Mediterranean forests : antagonisms aggravated by climate change and solutions needed

While being steeped in a long history of human impact, Mediterranean forests are among the most diverse ecosystems in France, but they are also faced with multiple societal challenges, from both production and leisure activities. In fact, how can we reconcile both the conservation of biodiversity that is under increasing threat and society's demand for more wilderness on the one hand, with increasingly anthropogenic pressures to satisfy economic needs on the other? Furthermore, these issues are being magnified by the climate change that is strongly affecting Mediterranean forests. In effect, the warming and increasing intensity and frequency of droughts directly affect forest-related ecosystem services and processes but also alter forest ecosystems indirectly by modifying their biodiversity. The role of diversity in the functioning of Mediterranean forest ecosystems could well be the keystone to reconciling numerous challenges which, in any case, can only be achieved through as-yet-to-be-invented compromise and solutions.

Resumen

Conciliar naturaleza y sistemas productivos en el bosque mediterráneo : antagonismos exacerbados por el cambio climático y las soluciones a inventar

Albergando una gran biodiversidad, entre las más ricas de Francia metropolitana, y centrándose en múltiples desafíos sociales, aumentando la producción así como el tiempo libre, estando todo impregnado de una larga historia de impactos humanos, el bosque mediterráneo constituye un perfecto ejemplo actual de los medios que deben hacer frente a numerosos retos ecológicos. De hecho, ¿cómo conciliar, por una parte la conservación de una biodiversidad cada vez más amenazada y la demanda social por una mayor naturalidad, y por otra parte una presión antrópica todavía mas fuerte para satisfacer las necesidades económicas cada vez mayores? Además, estas preguntas están actualmente exacerbadas por el contexto del cambio climático, ya que el bosque mediterráneo es particularmente sensible. De hecho el calentamiento y el aumento de la intensidad y la frecuencia de episodios de sequía afectan directamente a los procesos ecosistémicos ligados al bosque y a los servicios derivados, pero influyen igualmente de manera indirecta sobre los ecosistemas forestales modificando su biodiversidad. Este rol de la diversidad en el funcionamiento de los ecosistemas forestales mediterráneos podría constituir la columna vertebral para una conciliación de muchos de los retos planteados, que de todas maneras no pueden pasar más que por compromisos y soluciones a inventar.