

Qu'entend-on par écosystème forestier ? Quel est son fonctionnement ?

Un écosystème forestier se caractérise par une extrême complexité liée à sa composition, à sa structure, et aux processus d'interactions qui s'y déroulent. Ces derniers sont marqués à la fois par une forte amplitude temporelle (de la seconde à plusieurs siècles, incluant également le cycle saisonnier), et spatiale (cellule, organe, arbre, peuplement, massif forestier, bassin versant, etc.). Comment définit-on un écosystème forestier ? Comment est-il organisé et structuré ? Quel est son fonctionnement et avec quels mécanismes ? Pourquoi le «bon» fonctionnement des écosystèmes forestiers est-il important pour la société ?

Qu'entend-on par écosystème forestier ?

Un écosystème est un système constitué d'un ensemble d'organismes vivants (végétaux, animaux, champignons, microorganismes) formant une *biocénose*, présents dans un même lieu et entretenant des relations entre eux et avec leur milieu physico-chimique (*biotope*) aérien et souterrain. L'apport d'énergie permettant le fonctionnement de l'écosystème provient essentiellement du soleil (énergies thermique et lumineuse). Il se produit au sein de l'écosystème des échanges et transformations sous forme de cycles de matière et d'énergie, résultant de cette énergie incidente (notamment la photosynthèse) et des interactions mentionnées ci-dessus. Dans un écosystème naturel, la matière constituant les êtres vivants est constamment recyclée par formation et décomposition. Aucun écosystème n'est totalement isolé des écosystèmes voisins : des échanges de matière, d'énergie, de populations se produisent à différents niveaux d'échelle. Dans un écosystème forestier, les arbres par leur taille et leur longévité constituent la «clé de voûte» et constituent le milieu qui va héberger tout le cortège des autres organismes vivants.

Comment les écosystèmes forestiers sont-ils organisés et structurés ?

a) une répartition géographique, reflet des facteurs du milieu

Les géographes et les forestiers ont depuis longtemps observé à différentes niveaux d'échelle, une zonation des types de forêts sous l'influence des facteurs du climat, auxquels se superposent ceux du relief et de la géologie. La figure 1 présente la carte numérisée rassemblant les 64 cartes au 200 000 de la végétation réalisées depuis 1947. Les types de végétation y sont cartographiés selon les étages altitudinaux : planitaire (de plaine), collinéen, montagnard, subalpin, et alpin.

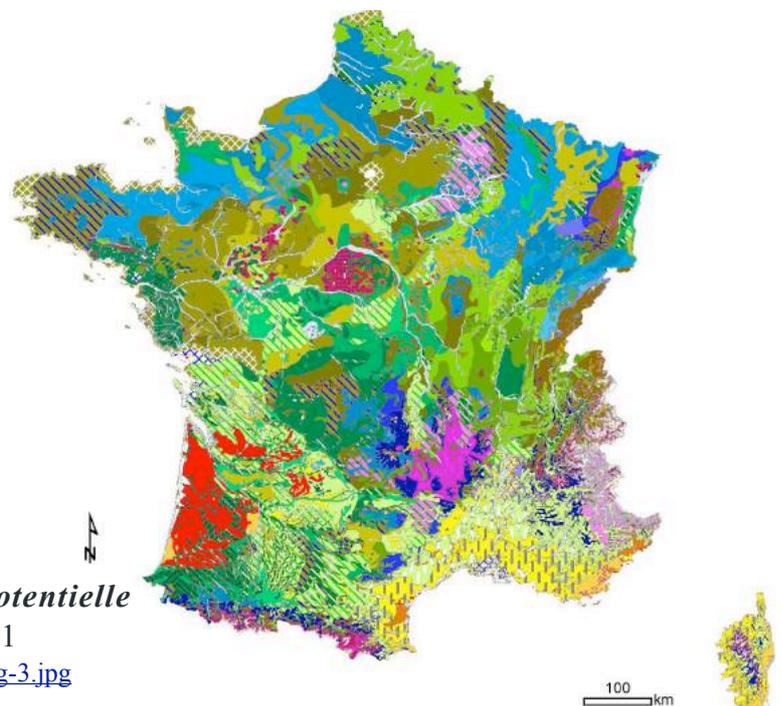


Figure 1. Carte de la végétation potentielle harmonisée de la France. Source CNRS 2011

<http://cybergeorge.revues.org/docannexe/image/24688/img-3.jpg>

b) une structuration verticale du peuplement

La simple observation d'une forêt montre clairement une stratification de bas en haut. Dans le sol et à sa surface, on peut voir les systèmes racinaires des végétaux, la litière (feuilles mortes et débris végétaux) ou encore les champignons et leur mycélium. Au-dessus du sol s'étagent : i) la strate des mousses et des champignons (quelques cm de haut) ; ii) la strate herbacée jusque vers 1 m (herbes, fougères, sous arbrisseaux et jeunes tiges) ; iii) la strate arbustive de 1 à 7 m ; iv) la strate arborée au-dessus de 7 m. Cette stratification participe au microclimat et à sa variabilité à l'intérieur du peuplement, en agissant sur la lumière, la température et l'humidité; ou encore la teneur en gaz carbonique. En forêt, on trouve aussi des conditions particulières : lisières, clairières, fourrés, feuillage dense, troncs creux, qui conviennent au développement de certaines espèces végétales et animales et favorisent la biodiversité.

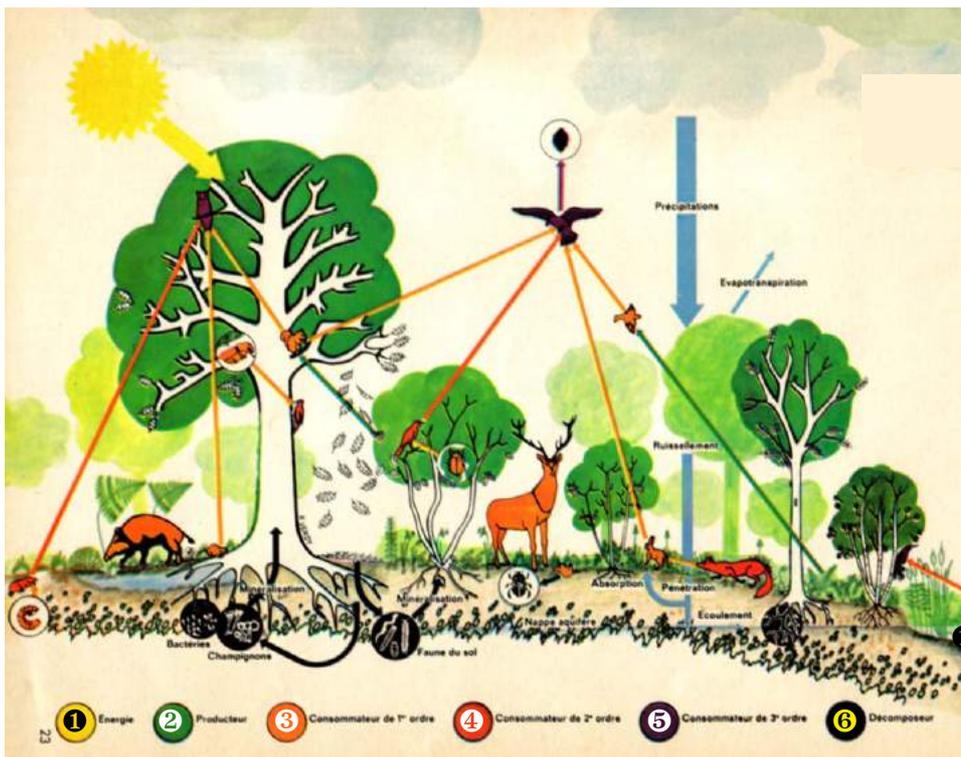


Figure 2. Sous-bois en forêt d'Eawy (Normandie) - Source : P. Lacroix/ONF

c) un ensemble de communautés végétales et animales interdépendantes organisées en réseau alimentaire

La forêt est habitée par de nombreuses communautés qui jouent un rôle indispensable dans le cycle de la vie : i) végétaux producteurs de matière, et source de nourriture, ii) animaux consommateurs de végétaux, prédateurs acteurs de l'équilibre de l'écosystème ; iii) décomposeurs qui transforment tout ce qui est mort (végétaux, animaux, champignons) en CO₂ et éléments minéraux simples assimilables par les plantes (cf fig.3). La forêt se nourrit des éléments minéraux du sol et lui restitue ainsi une partie de ses prélèvements. Les rythmes des saisons et de la journée déterminent également la vie de la faune et de la flore (chute des feuilles, diapause des insectes, hibernation, espèces diurnes ou nocturnes, etc.). L'équilibre de ce réseau alimentaire naturel peut être rompu sous l'effet de mauvaise gestion du milieu, du changement climatique, de l'apparition d'espèces invasives, etc.

Figure 3. Représentation simplifiée de l'écosystème forestier d'après P. Duvigneaud



L'énergie (1) lumineuse est le moteur de la photosynthèse des végétaux, **producteurs (2)** de matière. Ceux-ci sont consommés par les **consommateurs de 1er ordre (3)** (granivores, phytophages ou herbivores, exemple lapin), eux-mêmes consommés par les **consommateurs de 2e ordre (4)**, les carnivores (exemple renard), à leur tour proies pour d'éventuels **consommateurs de 3e ordre (5)** ou super-prédateurs (ex. : le rapace consommateur d'un lézard insectivore). Enfin, on trouve les **décomposeurs (6)** (bactéries, champignons, faune du sol).

Comment les écosystèmes forestiers fonctionnent-ils ? Par quels processus ?

Les écosystèmes forestiers sont le théâtre d'échanges **biophysiques d'énergie** et de **matière**. Parmi les divers échanges d'énergie, on peut citer ceux qui sont le plus directement perceptibles. Ainsi, le couvert forestier absorbe le rayonnement solaire (plus que d'autres couverts végétaux, en raison du développement du feuillage) contribuant ainsi à une élévation de la température. Mais dans le même temps, l'intense évapotranspiration de l'eau puisée dans le sol absorbe de l'énergie et provoque un rafraîchissement du milieu forestier et même du climat alentour. Un autre exemple est relatif à la décomposition et à la minéralisation de la matière organique sous l'effet des microorganismes qui libère du gaz carbonique et des éléments minéraux nutritifs..

Les écosystèmes abritent des communautés d'espèces qui interagissent entre elles à travers des échanges de matière de différentes façons (fig. 4). Ces interactions peuvent être négatives comme : i) la **compétition**, par exemple concurrence pour l'eau entre les arbustes et les arbres ; ii) le **parasitisme**, par exemple développement du gui aux dépens d'un peuplier ; iii) l'**herbivorie**, par exemple consommation du feuillage par les insectes phytophages ; iv) la **prédation**, par exemple lombric avalé par une mésange. Elles peuvent être aussi positives comme : i) la **facilitation**, par exemple une plante d'une espèce va bénéficier d'une disponibilité accrue d'azote dans le sol du fait de son voisinage avec une plante d'une autre espèce fixatrice d'azote ; ii) la **symbiose**, par exemple l'association mycorhizienne champignon-arbre au bénéfice réciproque de nutrition. On peut regarder le fonctionnement de l'écosystème en s'intéressant **aux interactions entre organismes** («boîtes») : effets de la compétition/prédation, mécanismes de coexistence des espèces, etc.) et en supposant que les propriétés des écosystèmes découlent de ces interactions. Mais on doit aussi intégrer d'une façon plus globale les **flux de matière et d'énergie** dans les écosystèmes (flèches entre les «boîtes») : stockage du carbone dans les forêts, recyclage de l'azote, etc.) et considérer que ce sont aussi les caractéristiques physico-chimiques de l'environnement qui structurent les écosystèmes et régulent leur fonctionnement. Les communautés d'espèces constituent donc un «nœud de couplage» des différents cycles biogéochimiques (eau, carbone, azote, éléments minéraux ou nutriments).

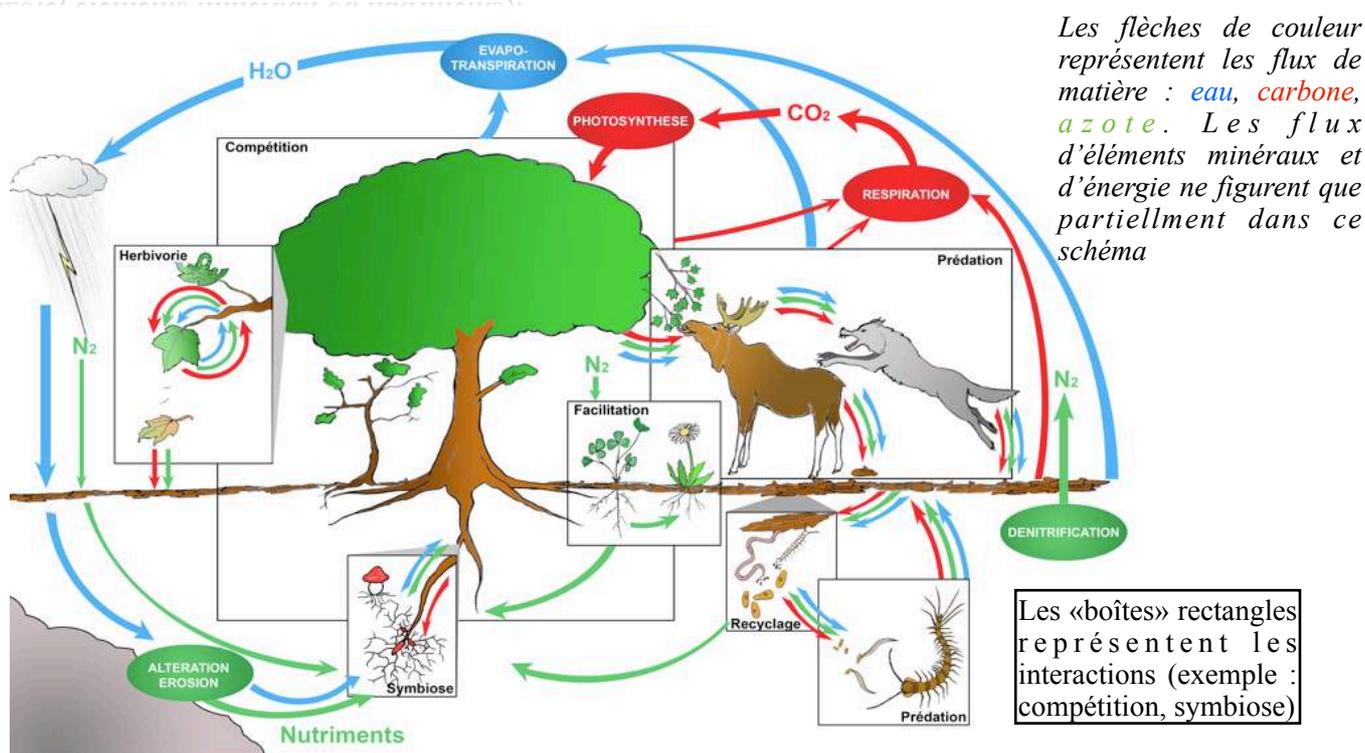


Figure 4. Représentation schématique des interactions et flux dans les écosystèmes.

Source : société française d'écologie - <https://www.sfecologie.org/regard/regards-3-mouquet/>

Certains échanges de matières suivent des cycles dont certaines parties se situent à l'échelle locale tandis que d'autres (azote, CO₂, eau) se déroulent dans un contexte géographique beaucoup plus large, voire planétaire.

L'écosystème forestier que nous appréhendons à un instant donné n'est pas figé dans sa structure. Il est l'objet au fil du temps, et souvent sur longs pas de temps, de changements importants liés à la croissance des arbres, à leur sénescence, à leur mortalité, et bien sûr, à leur renouvellement, condition d'une certaine stabilité de l'écosystème. Cet aspect dynamique des successions végétales, doit être pris en compte dans l'analyse du fonctionnement des écosystèmes forestiers. De manière connexe, un autre point important est de savoir comment la diversité biologique influence la stabilité des communautés écologiques.

Pourquoi le «bon» fonctionnement des écosystèmes forestiers est-il important pour la société ?

Le terme fonctionnement fait référence aux propriétés et/ou processus biologiques et physiques qui se déroulent au sein des écosystèmes. Ils concernent : le cycle de l'eau, la photosynthèse et la production de biomasse, le cycle du carbone et de l'azote, le cycle des éléments minéraux ou encore l'offre d'habitats et la biodiversité. C'est ce fonctionnement qu'il soit naturel ou «pilote» qui permet d'assurer à la société la fourniture des divers services liés aux écosystème (cf. fig. 5 et fiche 4.01), qu'ils soient matériels ou immatériels, marchands ou non marchands. Même donc si les écosystèmes forestiers connaîtront des évolutions structurelles, leur «bon» fonctionnement sur le long terme est capital pour les sociétés humaines.

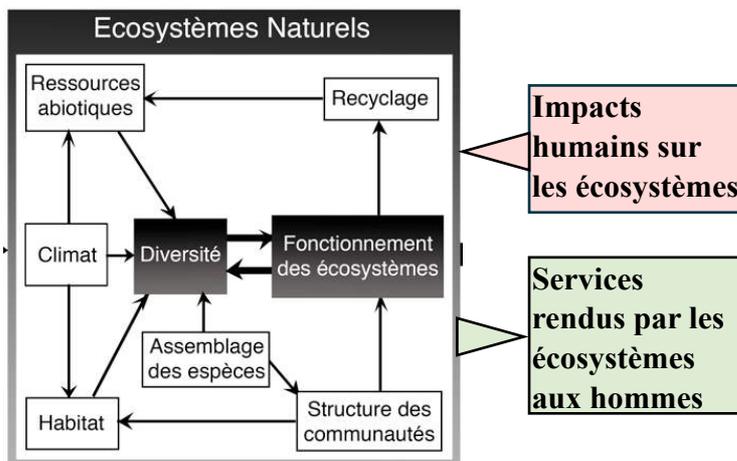


Figure 5. Fonctionnement des écosystèmes et interaction avec les sociétés humaines. Le fonctionnement des écosystèmes naturels (mais le schéma est applicable aussi à des écosystèmes pilotés) est affecté par l'action de l'homme, qui impacte notamment la diversité des communautés. Ceci de façon directe (extinctions par surexploitation ou perte d'habitat par exemple); mais aussi indirecte, en agissant sur les facteurs écologiques qui la détermine, aussi bien les facteurs physiques (climat, pollutions, etc.) que biologiques (introduction de nouvelles espèces, etc.). Le fonctionnement de l'écosystème affecte en retour toute une gamme de services dont l'Homme bénéficie. *Source : Société Française d'Écologie - <https://www.sfecologie.org/regard/regards-3-mouquet/>*

Ce qu'il faut retenir

- Les écosystèmes forestiers présentent une très grande complexité structurelle (composition) et fonctionnelle (processus internes).
- Ils se caractérisent par une zonation géographique reflétant les conditions climatiques et édaphiques, une stratification verticale, des relations trophiques complexes
- Leur fonctionnement est fondé sur des processus biophysiques de transfert de matière et d'énergie
- Leur «bon» fonctionnement est crucial à travers les services divers qu'il fournissent à la société

Recommandations : la lecture de cette fiche peut être utilement complétée par celle des fiches 2.02, 2.03, 2.04, 2.05, 2.06, 2.07, 4.01

Les forêts : poumon de la planète ? Quel rôle dans le cycle du carbone ?

Comme le gaz carbonique (CO₂) contribue au réchauffement de l'atmosphère par effet de serre, il paraît souhaitable de limiter l'augmentation de sa concentration. En absorbant ce gaz, c'est-à-dire en faisant l'inverse de ce que fait un poumon humain, les forêts peuvent elles y contribuer, et jusqu'à quel point ?

Le carbone : un élément très répandu à la surface du globe

Le gaz carbonique très abondant dans l'atmosphère primitive a été absorbé par les êtres vivants, et son carbone a été fixé sous diverses formes : biomasse, humus, roches. Le gaz carbonique peut par ailleurs être dissous dans l'eau. Aujourd'hui, la répartition du carbone à la surface du globe est la suivante :

Localisation	Atmosphère	Biosphère (plantes et sols)	Hydrosphère (océans)	Roches carbonatées (calcaires)	Roches carbonées (charbon, pétrole ..)
Stock de carbone milliard de tonnes (gigatonne, Gt)	750	2 200 (dont 50 % dans les forêts, 60% de ce carbone se trouvant dans leur sol)	39 000	30 millions	7 millions

La circulation – on parle de cycle - du carbone entre ces grands compartiments s'effectue à des vitesses très variables. Dans les roches, le carbone peut être immobilisé pendant plusieurs centaines de millions d'années. Le « cycle court du carbone » se déroule essentiellement entre l'atmosphère, où le carbone séjourne 5 ans en moyenne, l'hydrosphère et la biosphère (durée de séjour de 1 à 250 ans dans la végétation, de 5 000 à 10 000 ans dans les sols). Les activités humaines interviennent dans ce cycle court en émettant chaque année **8 à 10 Gt** (milliard de tonnes) de carbone dans l'atmosphère.

Les échanges de carbone entre l'atmosphère et les forêts

Ces échanges sont schématisés dans la figure 1 dont la légende est donnée dans l'encadré ci-après.

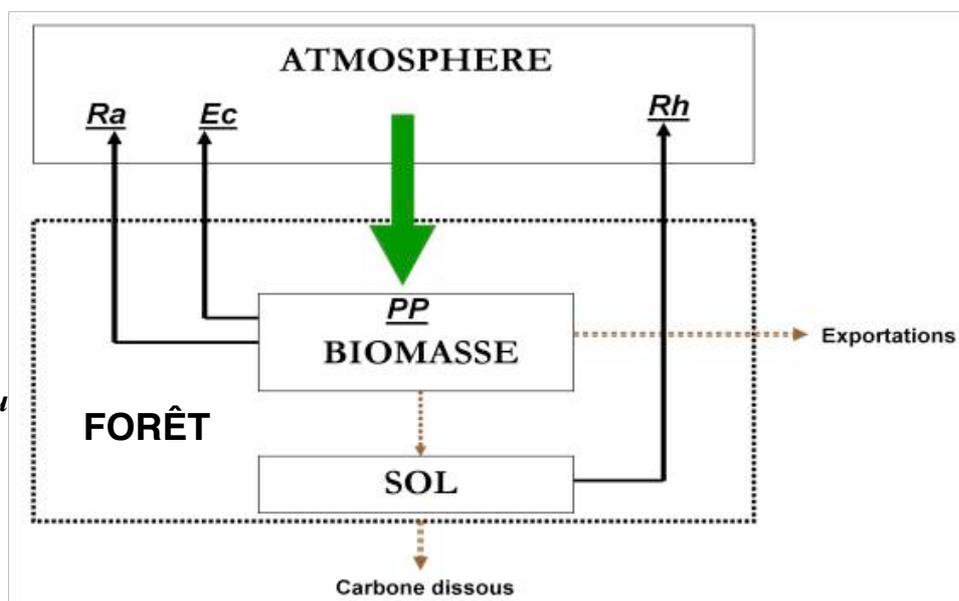


Figure 1. Représentation du cycle du carbone en forêt

Le cycle du carbone en forêt en bref

L'absorption du carbone par la biomasse (« entrée » depuis l'atmosphère, la forêt est un « puits ») est due à la photosynthèse, qui permet aux végétaux d'utiliser l'énergie solaire. Chaque année, la végétation du globe absorbe 385 Gt de gaz carbonique, soit 105 Gt de carbone. 54 % de cette absorption a lieu dans les écosystèmes terrestres. Dans les plantes, l'association des molécules de sucres ainsi obtenues permet de former les tissus végétaux, notamment pour les arbres le bois. Dans 1 kg de bois sec, on trouve en moyenne 500 g de carbone. L'absorption de carbone est appelée « Production primaire brute », PP dans le schéma ci-dessus.

Les émissions de carbone (« pertes » vers l'atmosphère, la forêt est une « source ») sont plus diversifiées ; on distingue :

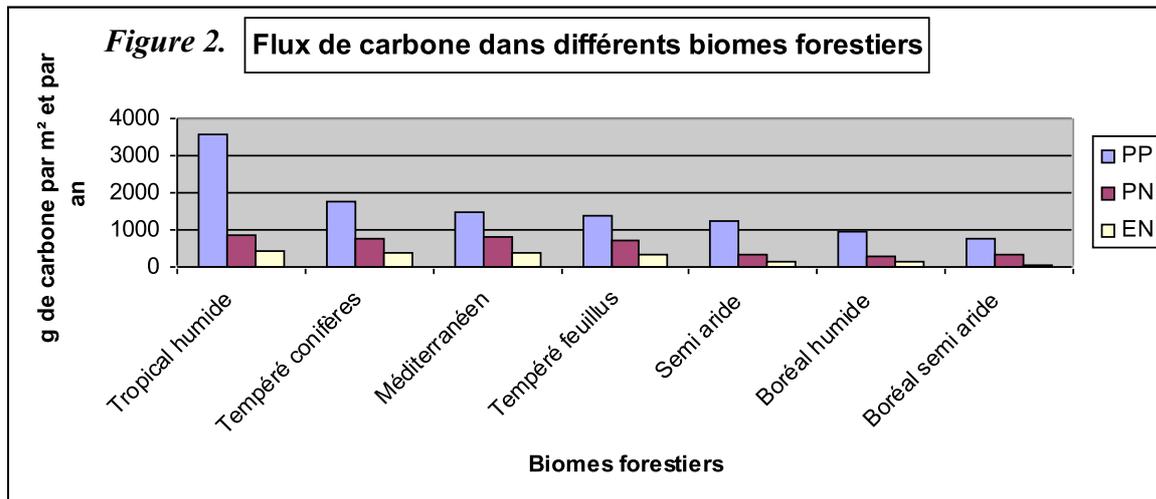
- la respiration des végétaux (ou « respiration autotrophe » : Ra), qui comprend aussi la respiration des racines
- la respiration des êtres vivants du sol, surtout celle des organismes décomposeurs de la biomasse, champignons, bactéries, insectes xylophages (ou « respiration hétérotrophe » : Rh),
- les émissions de molécules carbonées (Ec).

Des quantités importantes de carbone peuvent quitter les forêts sous forme de tissus végétaux (consommation par les animaux, récoltes de bois) ou de gaz (incendies) ; ces exportations ont souvent un caractère discontinu. Enfin, le carbone est exporté des forêts, en faibles quantités, sous forme dissoute dans les eaux du sol. Les scientifiques distinguent schématiquement différents flux, tous difficiles à mesurer, pour lesquels on dispose donc d'estimations plutôt que d'évaluations précises :

- production nette de carbone par la végétation : $PN = PP - Ra - Ec$
- échange net de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère : $EN = PN - Rh$
- bilan net global de carbone de l'écosystème : $BN = EN - \text{ensemble des exportations}$

L'échange net de carbone des forêts varie fortement sous l'effet des facteurs naturels

La figure 2 ci-dessous compare les ordres de grandeur de trois flux annuels de carbone pour les principaux biomes (vaste zone biogéographique s'étendant sous un même climat) forestiers du monde :



En zone tropicale, la production brute est maximale car tous les facteurs sont favorables : température, longueur de la saison de végétation, pluviométrie. En zone boréale semi aride, la production brute n'atteint que le quart de la production de la zone tropicale. L'ensemble des respirations représente de 75 % (méditerranée) à 95 % (boréal semi aride) de la production brute. L'échange net de l'écosystème est du même ordre de grandeur en zones tropicales (du fait d'une importante respiration : Ra + Rh), méditerranéenne et tempérée (conifères), soit 400 grammes de carbone par m² et par an. En zone boréale semi aride, cet échange est dix fois moins important.

Le bilan net de carbone des forêts varie dans le temps

La production primaire dépend de la photosynthèse, donc de la température et de la pluviométrie. Dans une jeune hêtraie de Lorraine (voir fig.3) poussant sur sol et sous climat favorables, la production primaire a pu être réduite de 20 à 30 % lors de certains étés secs. Dans un taillis de chêne vert méditerranéen, la production primaire peut varier d'un facteur 2,5 d'une année à la suivante. L'échange net est très dépendant de la respiration de l'écosystème, en particulier du sol ; sous climat tempéré, la respiration du sol peut être particulièrement active pendant un hiver doux, et réduire fortement l'échange net. Les valeurs de bilans n'ont donc de sens que si elles sont calculées sur au moins dix ans.

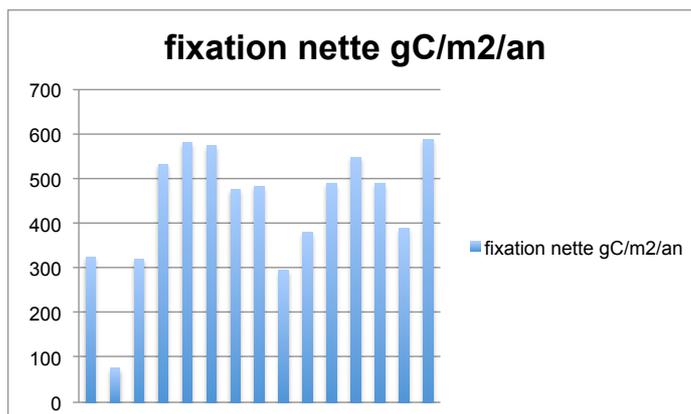


Figure 3. Fixation annuelle nette de carbone par une hêtraie en Lorraine entre 1997 et 2011 (Source : INRA)

Le bilan net de carbone des forêts dépend fortement des activités humaines

Le **déboisement** d'une forêt provoque le retour de son carbone à l'atmosphère, soit en grande quantité et en quelques heures en cas d'**incendie**, soit en partie et sur plusieurs années dans d'autres cas (tempête, invasion d'insectes). Le déboisement actuel se produit essentiellement en zone tropicale, et souvent par incendie : la disparition d'un hectare de forêt émet alors en moyenne 130 tonnes de carbone. On estime que la déforestation touche actuellement chaque année 13 millions d'hectares de forêts et émet 1,6 GT de carbone par an dans le monde, soit environ 20 % des émissions d'origine humaine, et 2,5 fois la production primaire nette de l'ensemble des forêts de l'Union européenne. Dans l'Union européenne, en moyenne 500 000 ha de forêts brûlent chaque année (20 000 ha en France). Après un incendie, il faut plusieurs dizaines d'années à une forêt pour fixer la quantité de carbone perdue. La préservation de l'état boisé et la prévention des incendies de forêts sont donc essentielles pour aboutir à une réduction significative des émissions de carbone depuis les forêts.

Dans les forêts faisant l'objet d'une **silviculture**, les exportations de carbone sont principalement causées par les coupes de bois. Lorsque le peuplement forestier est jeune, ces exportations sont inférieures à la fixation de carbone. Dans une jeune hêtraie par exemple, sur un échange net de 540 g de carbone par m² et par an, l'exportation de carbone réalisée par une éclaircie a représenté 22% de l'échange net de carbone cumulé sur 10 ans ; 78 % du carbone de l'échange net, soit 420 g de carbone par m² et par an, ont donc été stockés dans les arbres. En revanche, lorsque le peuplement est exploité en fin de révolution, le carbone contenu dans les produits récoltés quitte la forêt, et le sol continue de respirer. Par exemple pour un m² de sol forestier dans les Landes de Gascogne et sur un an, l'échange annuel net de carbone est un puits de l'ordre de 500 g pour un peuplement de pins de 30 ans, et une source de 300 g après une coupe rase.

Pour maximiser la fonction de puits de carbone des forêts, faut-il les laisser vieillir le plus longtemps possible, et les densifier en supprimant les récoltes de bois ? Pas forcément, car la production primaire d'une forêt diminue avec l'âge : elle baisse de moitié par exemple chez le pin maritime entre 10 et 90 ans. Les peuplements forestiers très denses sont par ailleurs très sensibles aux accidents du climat (tempêtes, sécheresse) ainsi qu'aux maladies et insectes : la quantité importante de carbone qu'ils renferment risque donc d'être brutalement émise vers l'atmosphère.

Il est possible de limiter fortement l'émission de CO₂ dans les coupes rases : en limitant leur surface, en évitant d'y travailler le sol, en réinstallant rapidement par régénération naturelle ou plantation un peuplement forestier qui couvrira le sol (technique courante en France, cf. fig. 4).



Figure 4. Régénération naturelle de chêne



Pour éviter les coupes rases, on peut adopter un traitement dit « de jardinage » assurant le maintien continu d'un couvert (cf. illustration ci-contre). C'est une méthode qui ne peut être appliquée à toutes les espèces d'arbres, et, par ailleurs, qui impose de limiter le volume de bois du peuplement sous peine de nuire à la régénération des arbres : elle ne permettra donc pas d'obtenir un volume de bois important à l'hectare. Enfin, la fonction de puits de carbone sera maximale dans une plantation d'arbres installée sur un terrain précédemment non boisé.

Enfin, dans tous les cas, **l'utilisation du bois et des produits à base de bois retarde le retour du carbone qu'il contient vers l'atmosphère** ; il y a ici matière à progrès, car la durée moyenne de vie des produits bois est actuellement assez courte : 5 à 15 ans (palette : 7 ans ; meuble 10 ans ; poutres : 50 ans). Des deux points de vue : carbone et aspect économique, il est avantageux de donner plusieurs vies au bois, on parle d'utilisation en cascade, par exemple : poutre, panneau de particules, combustible. Le carbone ne reviendra ainsi à l'atmosphère que lorsqu'aucun autre usage du matériau ne sera plus possible.

Chiffres clés du carbone dans la forêt française métropolitaine (ordres de grandeur, période : 2008-2012)

- **Stocks de carbone**
Sols : 1,1 Gt
Biomasse aérienne : 1,56 Gt
Biomasse totale : 1,95 Gt
- **Production de biomasse aérienne :**
0,054 Gt / an
- **Récolte de biomasse aérienne :**
0,026 Gt / an
- **Puits apparent de la biomasse aérienne :**
0,028 Gt / an

Ce qu'il faut retenir

- La fixation du carbone dans les forêts se fait par un seul mécanisme : la photosynthèse, alors que les pertes de carbone des forêts se réalisent par des voies très diverses.
- Plus de 50% du carbone des forêts est retenu dans leur sol.
- Globalement, les forêts sont des fixatrices nettes de carbone .
- Le bilan carbone des forêts varie fortement dans le temps et dans l'espace .
- Les forêts peuvent émettre beaucoup de carbone quand elles sont détruites, incendiées, victimes d'attaques massives de ravageurs.
- Le stockage de carbone dans les forêts n'est pas illimité
- Une gestion adaptée des peuplements forestiers et l'utilisation du bois d'œuvre dans l'économie optimisent la fonction de « puits de carbone » des forêts.

La fertilité des sols forestiers : quels sont ses déterminants ?

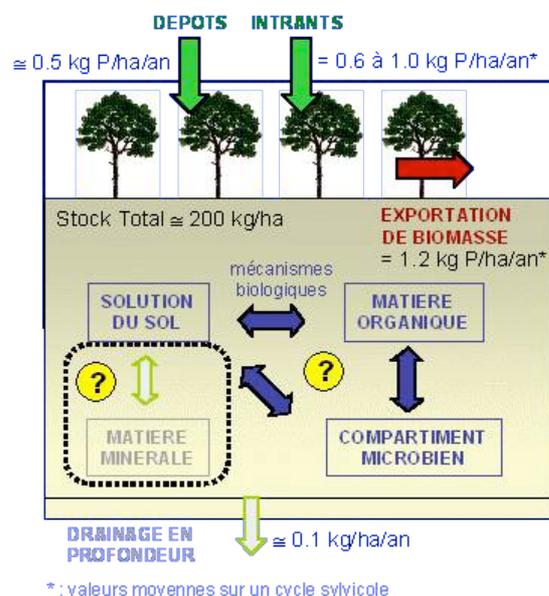
La fertilité d'un sol est sa capacité à soutenir une production plus ou moins élevée et à assurer de nombreuses fonctions essentielles pour la qualité de la vie sur Terre. Elle a trois composantes : physique, chimique et biologique. Le concept de fertilité des sols forestiers est notablement différent de celui appliqué aux sols agricoles, entre autres parce que la gestion des forêts a toujours été extensive (elle utilise très peu d'intrants) et que l'écosystème entier s'est adapté à cet état de fait. Quels sont les déterminants de la fertilité des sols ? Est-elle exposée à des risques ? La gestion forestière peut-elle en tenir compte ?

La fertilité chimique des sols en forêt : état statique ou dynamique ?

Par rapport au concept de **fertilité chimique** des sols agricoles, celui appliqué aux sols forestiers diffère notablement. En effet, pour ces derniers, et en particulier les plus pauvres qui sont aussi les plus abondants, le réservoir en éléments minéraux mobilisables est faible et ne permet qu'une productivité limitée de ces écosystèmes forestiers, bien que significative. La fertilité chimique a une composante **statique** déterminée par la roche mère originelle, l'âge du sol et la réactivité des constituants organiques et minéraux, mais aussi, une composante **dynamique liée à la capacité de recyclage des éléments dans l'écosystème**. De plus, la géométrie du réservoir disponible pour la végétation varie avec l'état hydrique du sol, car les plantes disposent d'un système racinaire dimensionné en profondeur pour parer aux éventuels déficits en eau : cela leur permet des prélèvements de nutriments dans les couches profondes du sol. Le terme de **cycle biogéochimique** caractérise l'ensemble des processus qui conduisent à l'intégration puis au maintien des éléments sous forme active dans le système (cf. fig.1) : capture des apports atmosphériques, prélèvement dans les horizons profonds du sol, recyclage puissant par les litières, transferts internes à la plante d'éléments des organes sénescents vers les organes en croissance, en cycle régulier ou en mobilisation « d'urgence ». Cette dernière a lieu lors des stress hydriques, quand la plante doit prélever dans les horizons profonds du sol, où tous les éléments ne sont pas disponibles pour assurer sa nutrition (c'est le cas de l'azote).

Figure 1. Dynamique du phosphore dans une forêt plantée des Landes

La forêt landaise se caractérise par une grande pauvreté en phosphore (P). Les phases organiques et microbiologiques présentent jusqu'à 60% du P biodisponible. Pour cet élément très conservé dans l'écosystème, les intrants par fertilisation sont les seuls significatifs, alors que l'exportation de biomasse représente l'essentiel des sorties. Selon le type de station, ce niveau de pauvreté de P se fait plus au moins sentir (dans les dunes, l'azote est plus limitant que le P). Des travaux sont en cours pour préciser les différents flux et comment le type de sylviculture va peser sur ce bilan de fertilité en P (source L. Augusto, INRA)



La **biodiversité des sols forestiers** (ensemble des macro et micro organismes qui s’y trouvent) présente des caractéristiques très contrastées liées à leurs caractéristiques physiques et chimiques. Les sols riches au pH neutre, ont une grande diversité. A l’inverse, elle est très réduite en sol acide. Toutefois, la relation entre biodiversité et fonctions est complexe, la biologie s’étant fortement adaptée à l’acidité en système stable, où elle est probablement plus efficace qu’en sol riche. Le maintien d’une activité biologique des sols est une des conditions du recyclage des éléments minéraux, dont le rôle est capital quand la biodisponibilité est limitée. Le fonctionnement des écosystèmes forestiers est bien adapté à la situation de réserves limitées, grâce à l’efficacité remarquable des mécanismes en jeu pour l’utilisation des ressources (eau, éléments minéraux), mais l’**équilibre est fragile**, rendant l’écosystème assez **vulnérable**. Ces caractéristiques doivent absolument être prises en compte pour toute décision d’intensification des pratiques sylvicoles ; celle-ci se traduit souvent par une augmentation de la récolte de bois et donc de l’exportation d’éléments minéraux, qui devrait être compensée par des apports, ce qui n’est généralement pas le cas ; la mécanisation dégradant la structure du sol est tout aussi préoccupante. Les questions de l’entretien des sols forestiers acides par amendement (long terme), voire fertilisation (court terme) restent donc entières, malgré un intérêt largement démontré.

Pourquoi le maintien de la fertilité des sols est-il impératif ?



Figure 2. Dégradation rapide d’un sol sensible en Lorraine

À gauche, le sol limoneux en surface et argileux en profondeur est structuré et sain. À droite, 8 ans après des travaux ayant généré un tassement, sa structure est très dégradée et révèle son hydromorphie (taches rouilles, concrétions, fin horizon ferrugineux). Source INRA

Le sol est une ressource dont les caractéristiques sont peu ou pas renouvelables à l’échelle humaine. Sa dégradation naturelle, ou provoquée par des pratiques inappropriées peut être très rapide, en fonction de ses caractéristiques : quelques mois suffisent après un tassement modéré, pour faire basculer un sol sain mais sensible, vers un milieu hypoxique (déficit d’oxygène) et hydromorphe (excès d’eau), inapte à soutenir une production forestière (cf. fig. 2). De plus, la restauration de la porosité sera d’autant plus lente que le sol sera pauvre chimiquement, soulignant la forte interaction entre physique, chimie et biologie des sols. La collecte des résidus d’exploitation (branches, houppiers) pour la bio-énergie est tout aussi critique en système acide, car ces parties de l’arbre, riches en éléments minéraux, sont la base

de fertilité pour les générations forestières futures : cette énergie ne sera renouvelable que si la fertilité du sol l’est aussi. L’histoire forestière fournit des exemples d’épuisement des sols par les récoltes intensives de bois (Ardennes, Massif Central, Morvan) !

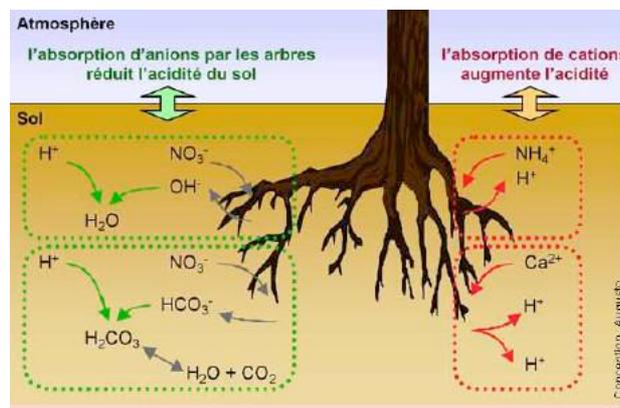
Les essences forestières ont des optimums et des amplitudes écologiques, qui définissent les domaines d’adaptation aux conditions naturelles de milieu, et permettent d’encadrer les pratiques sylvicoles. Toute essence en «station», c’est à dire dans un contexte pédo-climatique qui lui convient, est par définition mieux apte à résister aux stress qu’une essence en limite d’aire. Cette adaptation est mal connue et souvent très complexe, avec de nombreuses confusions d’effets de différents facteurs. Quel que soit le degré de tolérance d’une essence aux contraintes du milieu, plus le sol sera riche avec une structure stable, meilleure sera l’expression du potentiel de l’essence et de sa croissance.

Les sols forestiers et leur fertilité sont-ils exposés à des risques ?

Trois risques primaires pèsent sur les sols forestiers : l'acidification, la dégradation physique et les effets des changements climatiques, avec leur cohorte de conséquences. L'une d'entre elles, majeure, concerne l'évolution de la biodiversité, avec des modifications potentiellement drastiques et rapides de fonctions essentielles, en particulier celles ayant trait à la mise à disposition pour la plante d'éléments sous forme chimique adéquate (minéralisation des matières organiques, biodégradation des structures minérales), mais aussi à l'absorption minérale (associations diverses entre les microorganismes et la racine, symbiotiques ou non favorisant la biodisponibilité ou limitant l'absorption d'éléments toxiques), ceci en très forte interaction avec la richesse chimique actuelle du sol. L'**acidification** est inéluctable (cf.fig. 3) sous nos climats pour tous les sols, mais l'histoire et les pratiques appliquées aux sols forestiers les rendent particulièrement concernés par ce processus : sols pauvres réservés à la forêt, pratiques anciennes appauvrissantes, restitutions quasiment inexistantes, pratiques sylvicoles parfois intensives. Le recours au «bois-énergie», a priori pertinent, soulève la question d'une nouvelle intensification de pratiques à fort impact sur la pérennité du système, en l'absence d'apport minéral de compensation. Les conséquences sont multiples puisque la résilience des sols forestiers, donc leur capacité de restauration, est limitée par leur fertilité minérale actuelle voire par leur biodiversité.

Figure 3. Processus d'acidification des sols

L'arbre, comme tous les organismes vivants, est soumis aux lois de la physiologie : lorsqu'il consomme des cations nutritifs, il doit éliminer d'autres cations pour conserver son équilibre électrique. Par exemple, s'il consomme un calcium (Ca^{2+}), il excrète deux protons (2H^+). Ce faisant, **l'absorption de cations acidifie le sol**. À l'inverse, l'absorption d'anions est alcalinisante : par exemple, la consommation d'un nitrate (NO_3^-) conduit à l'efflux d'un OH^- et donc à la neutralisation d'un proton. Les arbres consommant plus de cations que d'anions, leur croissance **acidifie le sol**. La récolte de biomasse amplifie l'acidification, en exportant des alcalins et alcalino-terreux, diminuant ainsi la capacité du sol à neutraliser les acides (source : INRA).



La dégradation physique des sols forestiers est un problème récent lié au développement rapide de la mécanisation. Tout sol sec est résistant, mais plus sa texture est limoneuse, plus il est sensible au tassement à l'état humide ; sa dégradation peut conduire rapidement à l'évolution hydromorphe du sol, avec des conséquences importantes pour sa biologie. La restauration assistée par voie mécanique n'existe pratiquement pas en milieu forestier, seule la restauration «naturelle» permet à la porosité des sols de se reconstituer ; elle est le fait de facteurs physiques (climat), et/ou biologiques (rôle des racines ou des fongues). Cette restauration sera d'autant plus lente que le sol sera pauvre, l'activité biologique se réduisant considérablement avec l'acidité du sol.

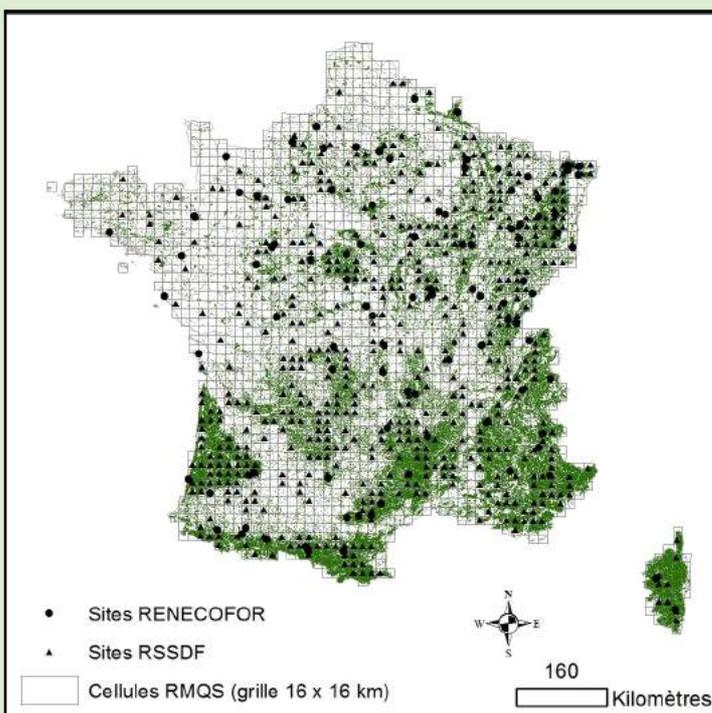
Les sols forestiers aussi sont impactés par les changements climatiques. La longévité des arbres forestiers conduit à prendre en compte les processus d'atténuation des effets et d'adaptation des espèces et des traitements aux évolutions climatiques déjà à l'oeuvre. Les incertitudes pesant sur ces changements compliquent le traitement de cette question et entachent les prévisions des modèles. De plus, la plupart de ces simulations se font à propriétés constantes des sols dans le temps. Or, les changements climatiques sont justement susceptibles d'influer rapidement sur bon nombre d'entre elles, directement ou indirectement (activité biologique, vitesse de minéralisation de la matière organique, nature et restitutions d'éléments, prélèvement racinaire, structuration en horizons, agrégation, infiltration, rétention en eau etc.). La gestion actuelle des écosystèmes nécessite cependant d'intégrer d'ores et déjà le changement climatique, en particulier pour l'adéquation essence-milieu, et le maintien de la qualité des sols.

L'**érosion** et la **contamination** ne concernent que marginalement les sols forestiers en France. Le couvert végétal vivant et mort protège le sol forestier contre l'**érosion** physique. Celle-ci peut survenir dans des situations de forte pente et/ou suite à certaines pratiques (coupe à blanc et maintien du sol nu, tassement excessif), ou en zone méditerranéenne, suite aux incendies : ravinement, ablation de la couche fertile de surface, inondations boueuses en aval, peuvent en résulter. La **contamination ponctuelle ou diffuse** concerne peu les sols forestiers gérés extensivement (peu ou pas d'intrants). Toutefois, les contaminations diffuses d'origine atmosphérique plus ou moins lointaine les affectent significativement par l'interception de couverts denses : les effets de ces apports dépendent de leur nature et de la dose apportée : fertilisant ou polluant.

La **baisse des teneurs en matière organique** concerne peu les sols forestiers qui contiennent en France 2,5 fois plus de carbone organique que les sols cultivés. Les risques de perte de matière organique (et donc de flux de CO₂ associés vers l'atmosphère), proviennent des changements d'usage (déforestation) et d'un effet éventuel du changement climatique (minéralisation de la matière organique et/ou diminution des restitutions de C), voire d'une intensification trop forte des prélèvements de bois. A l'échelle de la France, les sols forestiers sont un puits de carbone en augmentation, principalement du fait de l'extension des surfaces boisées (accrus et forêts).

Évaluer les évolutions de la fertilité : les réseaux de surveillance des sols forestiers

La fertilité des sols résulte de processus induits par des facteurs internes et externes opérant à court et long terme. La stabilité des écosystèmes forestiers et la qualité des sols font l'objet de mesures et observations depuis une vingtaine d'années, grâce à un réseau de dispositifs de plusieurs niveaux, très intensifs (observatoires de recherche), moyennement intensifs (réseau Renecofor), et plus ponctuels (réseau 16 x 16 km RSSDF). Ces réseaux complémentaires ont une triple vocation : surveiller, comprendre et permettre de simuler les évolutions attendues.



- La lecture de cette fiche est à rapprocher de celle de la fiche 2.03
- Pour en savoir plus : n° spécial de la RFF 2014 sur les sols forestiers

Ce qu'il faut retenir

- La fertilité des sols forestiers est conditionnée par la dynamique de processus biologiques, physiques et chimiques au sein de l'écosystème.
- La fertilité des sols est vulnérable du fait des facteurs adverses, dont le changement climatique, auxquels ils ont été exposés
- Les pratiques de la gestion forestière durable doivent intégrer le maintien de la fertilité sur long terme
- Le « monitoring » de l'évolution des sols grâce aux réseaux de mesure et observations est une nécessité

Eau et forêt : quels liens entre les deux ?

Au delà de l'aspect historique de la réunion dans l'administration des Eaux et Forêts de deux milieux et ressources naturels qui sont liés, l'eau, source de vie, joue un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. D'importants flux d'eau les traversent et participent au cycle général de l'eau.

Quels sont les principaux flux d'eau dans une forêt ?

Lorsqu'une pluie tombe sur une forêt composée d'arbres et de plantes herbacées et arbustives, une fraction est captée par le couvert et re-évaporée directement dans l'atmosphère ; cette quantité peut être importante : de 15 à 40 % de la pluie incidente, variable selon l'espèce, la densité du peuplement, et la durée et l'intensité de la pluie.

Une autre fraction de la pluie atteint le sol et se divise en quatre composantes : une partie mouille la surface du sol et est re-évaporée dans l'atmosphère, une seconde ruisselle et alimente les cours d'eau, une troisième s'infiltrate dans le sol d'où elle est extraite par les racines des arbres et des autres plantes, et retourne à l'atmosphère sous forme de vapeur – c'est la transpiration -, et une dernière partie draine en profondeur lorsque le sol est saturé et rejoint les aquifères.

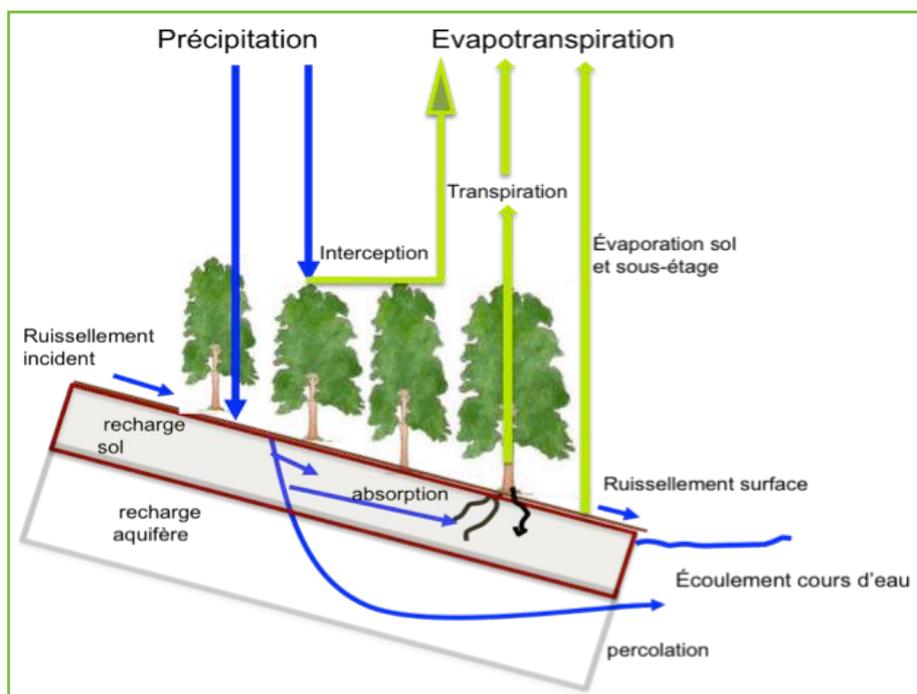


Figure 1. Le cycle hydrologique en forêt : flux d'eau entrants et sortants du système, c'est à dire la parcelle forestière considérée et la partie souterraine explorée par les racines

Les flux d'eau entrant et sortant d'une forêt participent au cycle de l'eau. On appelle évapo-transpiration la somme des quantités d'eau retournant à l'atmosphère par évaporation directe ou par transpiration à travers les plantes. Ce flux d'eau sous forme de vapeur est souvent qualifié d'eau « verte », par opposition à l'eau « bleue », celle qui va alimenter les cours d'eaux et les lacs (naturels ou artificiels), et qui constitue les ressources en eau utilisable pour les besoins humains. À un pas de temps annuel, les quantités d'eau impliquées dans ces différents flux sont très variables ; elles dépendent des essences, de la nature du sol et de sa pente, du régime pluviométrique, de la structure du couvert, de la demande évaporative climatique (elle même très variable selon les éco-régions), etc. Le tableau ci-dessous présente des valeurs observées pour une hêtraie de plaine en Lorraine, sur un sol plat où le ruissellement est négligeable. En année pluvieuse, la fraction des précipitations « évapo-transpirée » par la forêt est de 38% contre 52% en année sèche.

	Année humide	Année sèche
Précipitations	1005	661
Transpiration des arbres	226 22%	197 30%
Interception des précipitations	116 11%	96 15%
Évaporation du sol et du sous-étage	45 4%	46 7%
Drainage	623 62%	322 49%

Tableau 1. Bilan hydrique d'une hêtraie en Lorraine pour une année sèche et une année humide.

Le flux entrant (les précipitations) est exprimé en mm et les flux sortants sont exprimés dans la même unité et en pourcentage des précipitations.

Source : INRA – BILJOU-Modèle

Les forêts occupent en France 27% du territoire, davantage en proportion en zones de montagne, fortement boisées, notamment dans les parties hautes des bassins-versants qui sont aussi les plus arrosées. On comprend alors que leur rôle dans le cycle hydrologique général et leurs interactions avec les ressources en eau puisse être très important.

A quoi l'eau est-elle utilisée dans un écosystème forestier ?

L'eau est nécessaire, non seulement à la vie des arbres, mais aussi à celle de tous les organismes vivants (microorganismes, insectes, animaux, plantes), composantes de la biodiversité forestière et qui sont impliqués dans les processus de base du fonctionnement des écosystèmes forestiers.

L'eau est également un transporteur d'éléments chimiques et minéraux dans l'écosystème : c'est à la fois un vecteur et un solvant. L'eau véhicule les substances nutritives, minérales ou organiques (éléments ou composés chimiques) dont les plantes ont besoin pour leur croissance et un fonctionnement normal. Les plantes et les arbres obtiennent ces éléments minéraux principalement à partir du sol en les absorbant par leurs racines, souvent en symbiose avec des champignons.



Figure 2. Photosynthèse et transpiration.

Les plantes perdent de la vapeur d'eau (transpiration) à travers leurs stomates ; petits orifices à la surface des feuilles visibles sur la photo ci-jointe. Lorsqu'ils sont ouverts et la transpiration est active, les plantes prélèvent simultanément dans l'atmosphère le dioxyde de carbone (CO₂) qui sera utilisé dans la photosynthèse. Le rapport entre le carbone prélevé et la perte d'eau par transpiration à travers les stomates de la plante, est utilisé comme mesure de l'efficacité de l'utilisation de l'eau. Cette valeur peut être instantanée lorsqu'elle est obtenue par des mesures d'échanges gazeux, ou intégrée sur des périodes plus longues grâce au cumul de ces mesures ou estimée par d'autres méthodes indirectes. Source : C. Gracia

Les arbres prélèvent l'eau par leurs racines fines, et la stockent dans différents compartiments (racines, tronc, branche, feuilles). En général, ce stock est d'un ordre de grandeur assez limité : plusieurs centaines de tonnes par hectare (soit seulement quelques dizaines de mm de hauteur d'eau), comparativement à l'énorme flux d'eau qui passe à travers la plante, du fait de la photosynthèse et de la transpiration associée. Contrairement au carbone qui a une longue durée de vie dans les tissus de la plante, l'eau, en effet, ne fait que passer, pratiquement dans sa totalité, à travers la plante, du sol à l'atmosphère : c'est la transpiration. Bien que la photosynthèse elle-même consomme très peu d'eau, les plantes terrestres ont besoin d'une circulation d'importantes quantités d'eau pour permettre la fixation du CO₂. La fixation de 1 g de carbone, nécessite la transpiration d'une quantité d'eau 500 fois supérieure (ceci est un ordre de grandeur). Une partie du carbone fixé est ré-émis par la respiration des plantes. Cela veut dire que la fixation nette d'1 g de carbone demande une quantité d'eau encore plus importante. Pour le chêne vert, on a pu l'estimer à 1.000 ou 1.500 fois plus.

L'écoulement de l'eau dans les sols est aussi un facteur déterminant de l'altération de la roche mère et de la formation du sol, tout spécialement pour les sols forestiers où les fortes activités biochimiques et microbiennes augmentent l'efficacité de l'altération par l'eau. La qualité de l'eau (eau bleue) en sortie de bassins-versants ou dans les captages sous forêt est également liée à ces processus.

La disponibilité en eau assure un bon fonctionnement de tous les mécanismes physiques et biologiques qui opèrent au sein des écosystèmes forestiers, et qui leur permettent de fournir les nombreux biens et services utiles aux sociétés, y compris la fourniture d'une ressource en eau de qualité. En situation de stress hydrique, c'est donc le fonctionnement de base de l'écosystème qui est altéré, et donc corrélativement l'ensemble des biens et services qu'il fournit. Les changements climatiques attendus sont à cet égard très préoccupants.

Combien d'eau une forêt consomme-t'elle ?

Dans le cas de la hêtraie de Lorraine (tableau 1), la quantité d'eau « verte » « consommée » annuellement (par évapotranspiration) varie de 3.500 à 4000 m³. Ce chiffre en lui-même peut sembler important, mais il faut le comparer à d'autres modes d'occupation des sols. Par rapport aux prairies ou aux cultures, les forêts « consomment » plus d'eau du fait de leur surface foliaire plus importante et de leur système racinaire plus profond, capable d'exploiter l'eau dans un volume plus important de sol, et donc de maintenir leur transpiration en période sèche. En climat tempéré par exemple, une prairie « consomme » de 10 à 20 % d'eau en moins qu'une forêt.

Le fait que les forêts évapo-transpirent souvent plus que d'autres couverts végétaux est-il négatif ? C'est le cas si l'on considère la demande en eau au niveau local, en sortie du bassin-versant. Mais si l'on se place dans un contexte géographique plus vaste, le supplément d'eau fourni par la forêt sous forme de vapeur reviendra au sol sous forme de précipitations accrues. Une des fonctions importantes de la forêt réside dans le service majeur qu'elle rend dans le recyclage de l'eau. Un autre service est la régulation du climat, y compris les températures, car l'évapotranspiration consomme de l'énergie.



Figure 3. Nuages au-dessus de la forêt amazonienne une après-midi de saison sèche. Ils sont attribués à une forte transpiration. Voici un cas où l'eau « verte », condensée, est bien visible ! (19 Août 2009) - Crédit : NASA

De même que l'on évalue l'empreinte carbone d'un matériau ou d'un produit, on peut évaluer son empreinte « eau ». La quantité d'eau nécessaire pour élaborer 1 m³ de bois varie grandement selon les essences, leur sylviculture, la nature du sol, le climat. Elle peut aller de 300 à 3.000 m³, pour donner des ordres de grandeur. Pour une essence donnée toutefois, la consommation en eau d'une parcelle va dépendre de sa productivité. Le pin radiata, par exemple, ne consomme que 340 m³ d'eau pour produire 1 m³ de bois, mais sa très forte productivité (20 à 30 m³/ha/an, soit 2 à 3 fois que les essences des forêts tempérées) fait qu'une plantation de ce pin demande beaucoup d'eau.

Quelles relations entre forêt, cycle hydrologique et ressource en eau ?

Voici un domaine où les idées reçues abondent mais aussi où la complexité des phénomènes, interactions et des échelles spatiales en jeu rend toute simplification sujette à caution. On trouvera ci-dessous quelques éléments de synthèse.

- Le couvert forestier intercepte la pluie et réduit sa force érosive. Les sols forestiers, riches en matière organique et pénétrés par des réseaux racinaires importants ont une porosité élevée et sont favorables à l'infiltration de l'eau en profondeur, et limitent le ruissellement, et donc l'érosion.
- Les forêts riveraines « dépolluent » les eaux chargées en nitrates issues des cultures adjacentes.
- La capacité des forêts à réguler les inondations est souvent beaucoup plus faible qu'on ne l'affirme souvent ; elle se limite aux orages pas trop intenses et aux bassins versants de taille réduite. Le couvert forestier permet toutefois d'écarter un pic de crue en cas de pluie violente.
- Les forêts peuvent parfois accroître les débits d'étiage, mais, en général, il est plus probable qu'elles les réduisent.
- Les forêts en général consomment plus d'eau que d'autres écosystèmes.



Figure 4. Le lac artificiel de la Môle (Var) alimente en eau les communes du Golfe de Saint-Tropez. Il collecte les écoulements d'un bassin versant entièrement forestier (chêne-liège). Crédit : C. Birot

Ce qu'il faut retenir

- La consommation en eau nette des forêts excède presque toujours celle d'autres couverts végétaux.
- La moindre disponibilité en eau « bleue » qui peut en résulter peut être compensée par : i) un impact positif du couvert sur la qualité de l'eau de surface et souterraine, et sur la protection des sols ; ii) la fourniture par les forêts d'un ensemble d'autres biens et services.

Les sols forestiers : supports physiques ou écosystèmes vivants ?

Les arbres ne sont que très rarement enracinés directement dans la roche. Leurs racines sont général installées dans des couches de matériaux issus de l'altération de cette roche sous l'effet de processus physiques, chimiques et biologiques. L'ensemble de ces couches forme ce que l'on appelle le sol. La limite entre le sol et l'atmosphère est claire. A l'inverse, la frontière entre le sol et la roche mère est parfois imprécise. Bien sûr, les caractéristiques physiques et chimiques de la roche mère influencent fortement celles du sol. Quelles relations les forêts entretiennent-elles avec leurs sols, et quelle est l'importance de ces relations ?

Comment décrit-on un sol ?

Une observation attentive du sol (photo 1) livre beaucoup d'informations sur :

- **sa profondeur** : sous climat tempéré, elle peut varier de quelques centimètres à 1,5m voire plus ; les sols peu épais sont moins favorables à la forêt que les sols épais ;

- **les différentes couches** (on parle d' « horizons ») qui le constituent : au sommet du sol, les horizons sont riches en matière organique (litière, humus), de couleur sombre ; en profondeur, les horizons peuvent être appauvris ou enrichis en matière organique ou en éléments minéraux, ce qui se traduit souvent dans leur couleur ;

- **sa texture**, qui correspond aux proportions de particules de différentes grosseurs ; la terre fine est constituée d'argiles (< 2 microns), de limons (de 2 à 50 microns), et de sables (> 50 microns) ; les éléments grossiers ont plus de 2 mm : graviers, cailloux et blocs ; seuls la matière organique et les éléments fins, argiles et limons, retiennent l'eau et les éléments minéraux dont se nourrissent les plantes ;

- **sa porosité**, qui dépend de la texture et de l'arrangement des différents constituants dans l'espace, par exemple de la constitution de « structure » en agrégats de différentes formes (grumeaux, polyèdres ; les sols peu poreux, compacts, dans lesquels l'eau et l'oxygène circulent mal, sont difficilement colonisables par les racines des plantes ; les sols très poreux, à cause d'une forte teneur en sable ou éléments grossiers, retiennent mal l'eau et les éléments minéraux.



Figure 1. Sur ce profil de sol, on distingue nettement de haut en bas : un horizon noir de matière organique mal décomposée, un horizon blanc de sable très pauvre, une roche mère en blocs, colonisée par les racines des arbres.

Photo : B. Jabiol

Quelles relations entre les arbres forestiers et le sol des forêts ? D'abord une affaire de physique ...

- Ancré au sol, le système racinaire assure la stabilité mécanique de l'arbre

L'ancrage des racines dans le sol permet à l'arbre de résister au vent et, en montagne, au poids de la neige. L'architecture du système racinaire varie d'une espèce à l'autre et on distingue :

- les systèmes étalés en surface (dits « traçants ») : épicéa commun, hêtre, tilleul à feuilles en cœur, bouleaux, frêne (voir fig. 2)
- les systèmes pivotants : chênes, cèdre de l'Atlas, sapin pectiné, pin sylvestre ;
- les systèmes mixtes : douglas.

En réalité, la forme du système racinaire dépend très fortement du sol (texture, porosité). Les racines, qui respirent, ont besoin d'un sol bien aéré, ce qui suppose d'éviter les excès d'eau et le tassement. Lorsque le sol ne permet pas la croissance des racines en profondeur, soit pour des raisons mécaniques (horizons du sol ou roche mère compacts) soit pour des raisons chimiques (déficit en oxygène), les arbres ne possédant que des racines traçantes, risquent d'être renversés par les vents violents : on parle de « chablis ». Dans les Landes, l'expérience des tempêtes de 1999 et 2009 a montré que les pins maritimes enracinés à moins de 80 cm étaient particulièrement exposés aux chablis.

- Le réservoir du sol alimente l'arbre en eau

L'arbre puise l'eau dans le sol et la transpire par ses feuilles. La *réserve en eau* du sol est calculée sur une profondeur d'un mètre (on sait mal évaluer l'eau disponible pour la végétation à plus grande profondeur), et est exprimée dans les mêmes unités que la pluviométrie : en mm. L'encadré ci-contre présente les différentes quantités d'eau contenues dans un sol. La réserve utile pour les plantes, RU, varie fortement d'un sol à l'autre : entre 25 et 225 mm, la médiane étant de 130 mm environ. Cette réserve est mobilisée quand l'évapo-transpiration dépasse la pluviométrie. En début de printemps, RER = 1 ; pendant la saison de végétation, l'arbre consomme progressivement la réserve utile du sol, en commençant par les horizons supérieurs du sol dans lesquels la matière organique peut retenir jusqu'à 90 % de son poids d'eau.

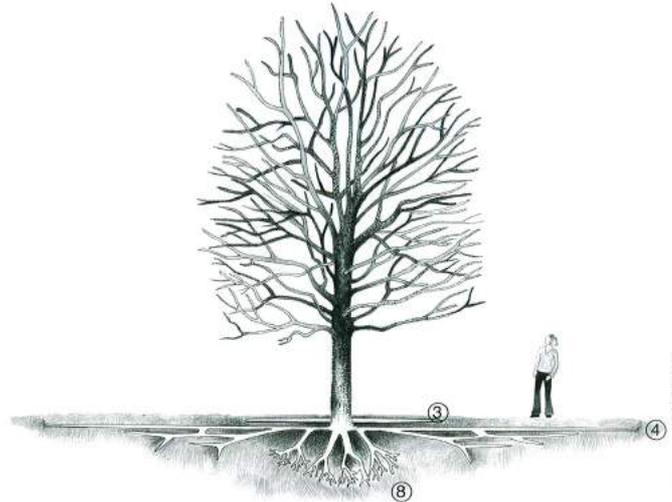


Figure 2. Exemple de système racinaire traçant : le hêtre. Les racines sont principalement superficielles : (3) et (4) ; les racines plongeantes sont minoritaires et courtes : (8). Source : C Drenou, IDF.

Réserve en eau du sol (calculée en général sur une profondeur d'un mètre)

- REM : Réserve maximale : quantité maximale d'eau qui peut être contenue dans le sol ;
- RE_m : Quantité d'eau fortement fixée par le sol et donc inutilisable par les plantes (elles commencent à flétrir) ;
- Réserve utile : RU = REM - RE_m ;
- Réserve courante : RE : quantité d'eau effectivement contenue dans le sol à un moment donné ;
- Réserve en eau relative : RER = (RE - RE_m)/(RU), comprise entre 0 et 1.

En été, seules les racines profondes peuvent absorber de l'eau. Quand RER descend en-dessous de 0,4, la croissance des arbres s'arrête : sans transpiration, pas de photosynthèse. A l'automne, le « réservoir » sol se remplit à nouveau.

... puis une affaire de chimie : l'arbre trouve dans le sol les minéraux dont il a besoin ...

On trouve des forêts sur tous types de sols, mais beaucoup sont sur des sols trop pauvres pour l'agriculture. Plusieurs paramètres permettent d'apprécier la richesse d'un sol en éléments minéraux :

voir encadré ci-contre.

Le rapport C/N est directement lié à la vitesse de décomposition de la matière organique ; c'est un indicateur clé de la dynamique de l'azote, élément essentiellement lié à la matière organique du sol ; un C/N de 15 traduit une dégradation rapide, conduisant à la libération dans le sol d'azote sous forme minérale (en particulier de nitrates), seule forme assimilable par les plantes ; un C/N supérieur à 25, indique que la dégradation est très lente, la matière organique tend à s'accumuler et ne libère pas d'azote ; dans ce cas, les plantes peuvent être en « faim d'azote ».

Les argiles et la matière organique comportent des sites chargés négativement, capables de fixer les ions chargés positivement (cations): on parle de « complexe adsorbant ». On distingue les cations jouant un rôle majeur dans la nutrition des plantes (calcium, magnésium, potassium) et les autres (hydrogène, aluminium surtout). La capacité d'échange cationique (CEC) augmente avec la teneur en argiles et en matière organique. L'acidité, la CEC et le taux de saturation sont liés. Dans les sols à pH voisin de 7, le taux de saturation atteint 100%, la totalité du complexe adsorbant étant occupée par les cations nutritifs. Quand le pH diminue (acidité), le taux de saturation diminue : l'hydrogène et l'aluminium prédominent sur les cations nutritifs. Du point de vue des plantes, l'acidification correspond donc à un appauvrissement chimique du sol. Le phosphore, élément également important pour la nutrition des plantes, est en général très énergiquement fixé au sol : sur l'aluminium à pH bas (acide), sur les carbonates à pH élevé (alcalin). Lorsque l'aération du sol est faible ou nulle, et que la quantité d'oxygène diminue, le fer, le manganèse et certains composés organiques sont mis en solution et peuvent être toxiques pour les racines.

Paramètres liés à la richesse chimique du sol

- rapport Carbone/Azote (« C/N) des horizons de surface ; plus le C/N est élevé, moins la dégradation de la matière organique est rapide ;
- pH, indicateur d'acidité (lié à la concentration en ions H⁺) ; un sol à pH inférieur à 5 est considéré comme acide, peu acide à neutre entre 5 et 7 ; un pH supérieur à 7 est basique;
- Capacité d'échange cationique (CEC) : quantité de cations que peut fixer le sol ; La CEC est jugée faible en-dessous de 9 meq/100g, moyenne entre 9 et 15, élevée au-dessus de 15 ;
- Taux de saturation (S/T) : proportion des cations « nutritifs » Ca, Mg, K, auxquels on ajoute Na, parmi l'ensemble des cations de la CEC.... » .

...et aussi une affaire de biologie

En forêt tempérée, une quantité importante de matière végétale revient au sol chaque année : environ de 8 à 12 tonnes par ha et par an de litière (feuilles, brindilles, fruits ...) et de 7 à 9 tonnes de racines fines qui meurent aussi en fin de saison. Le sol reçoit aussi, en moindres quantités, divers apports organiques d'origine animale et microbienne. Cette matière organique alimente tout un ensemble d'êtres vivants comme indiqué dans l'encadré ci-contre.

Ordres de grandeur de la biomasse vivante du sol, en grammes/m²

Bactéries :	2 à 200
Protozoaires :	30 à 40
Champignons :	100 à 150
Algues :	5 à 20
Animaux :	50 à 500

Schématiquement, la décomposition de la matière organique commence par sa fragmentation physique, assurée par des animaux, arthropodes ou vers. Suivent des phases de « digestion » chimique qui sont aussi l'œuvre des champignons et bactéries. Les constituants de la matière végétale, cellulose et lignine en majorité, sont transformés en molécules plus petites. Les produits ultimes de cette décomposition sont des molécules simples: CO_2 , NH_4^+ , NO_3^- (carbone et azote minéralisés) qui quittent le sol rapidement. La décomposition produit aussi des molécules organiques complexes qui vont rester longtemps dans le sol (acides humiques, humine). Cette matière organique associée aux composants minéraux du sol, en particulier par les lombrics, forme ce qu'on appelle le complexe organo-minéral.

L'essentiel des éléments nutritifs absorbés par les arbres (azote, cations) proviennent des horizons du sol riches en matière organique. Chaque année, les retours d'éléments dans la litière compensent de 70 à 90 % (*) des prélèvements effectués par les arbres. Les restes sont fournis par les apports atmosphériques et par la décomposition de la roche. *On parle de cycle biogéochimique*, dont le fonctionnement est essentiel à l'écosystème forestier tout entier, sol et peuplement.

Les organismes du sol sont aussi dépendants les uns des autres au sein de longues chaînes alimentaires. Bien sûr, les communautés de décomposeurs dépendent étroitement du climat (régimes des températures et des pluies), de la roche mère et de la végétation. Ainsi, la communauté de décomposeurs dépend du rapport C/N de la litière, lui-même très lié au rapport C/N des feuilles des arbres, et on ne trouvera pas de lombrics dans les sols nettement acides. A chaque type d'humus correspond une communauté d'espèces qui lui est propre. Il faut aussi souligner l'importance des champignons mycorhiziens qui vivent en symbiose avec les racines des arbres et les aident à absorber eau et éléments minéraux. Le sol constitue ainsi un compartiment essentiel de l'écosystème forestier.

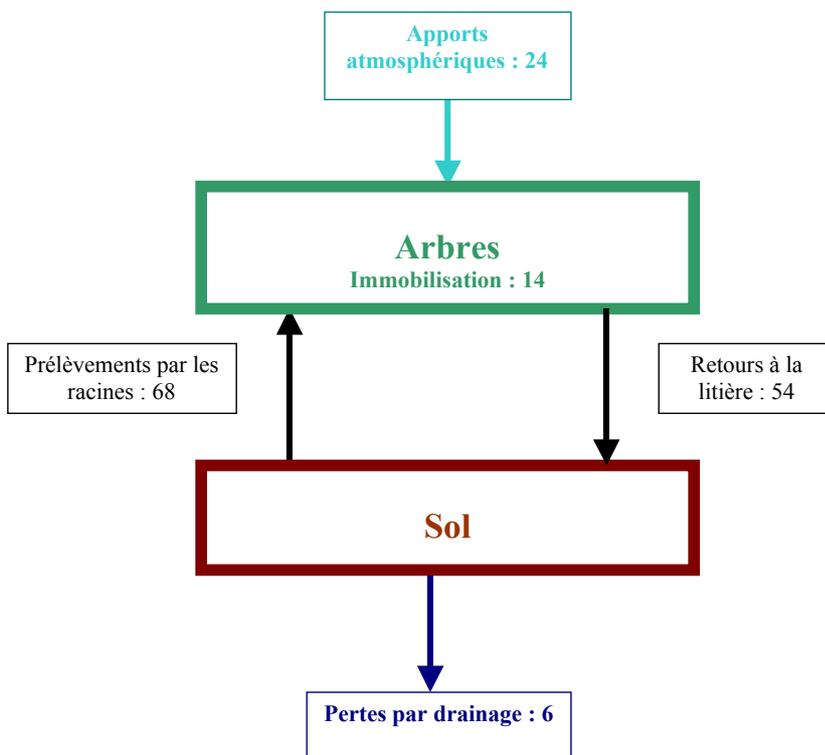


Figure 3 : schéma du cycle biogéochimique de l'azote dans une hêtraie de 120 ans. Les chiffres indiquent les flux annuels en kg/ha. D'après Ulrich, 1973. 15 % seulement de l'azote en circulation est immobilisé par les arbres.

Ce qu'il faut retenir

- L'ancrage en profondeur des arbres doit être favorisé.
- La réserve en eau et la richesse chimique du sol sont des déterminants essentiels de la vie et la croissance des arbres forestiers.
- La matière organique du sol forestier est à la fois une conséquence et un facteur de l'existence et de la croissance du peuplement forestier.
- Une gestion forestière durable évite le tassement des sols et préserve leurs horizons organiques et leur richesse en nutriments.

La biodiversité en forêt : quelles définitions et quels enjeux ?

Déjà, à l'époque d'Aristote, les hommes tentaient de répertorier les plantes et les animaux. Aujourd'hui, malgré les efforts consentis, ce travail de titan est loin d'être achevé. Mais la biodiversité ne se limite pas au catalogue des seules espèces : elle englobe la variété de la vie à toutes les échelles (du local au global, du court au long terme) à tous les niveaux (génétique, spécifique, écosystémique), sous tous les angles (du structurel au fonctionnel, de l'artificiel au naturel) ; elle se trouve ainsi à la base d'enjeux essentiels, non seulement pour les espèces végétales, animales, et fongiques, mais surtout pour les sociétés humaines à travers les services écosystémiques qu'elle procure. Quelles sont les définitions et les caractéristiques particulières de la biodiversité en forêt ? Pourquoi la biodiversité est-elle importante, et pour qui ?

Qu'est-ce que la biodiversité ?

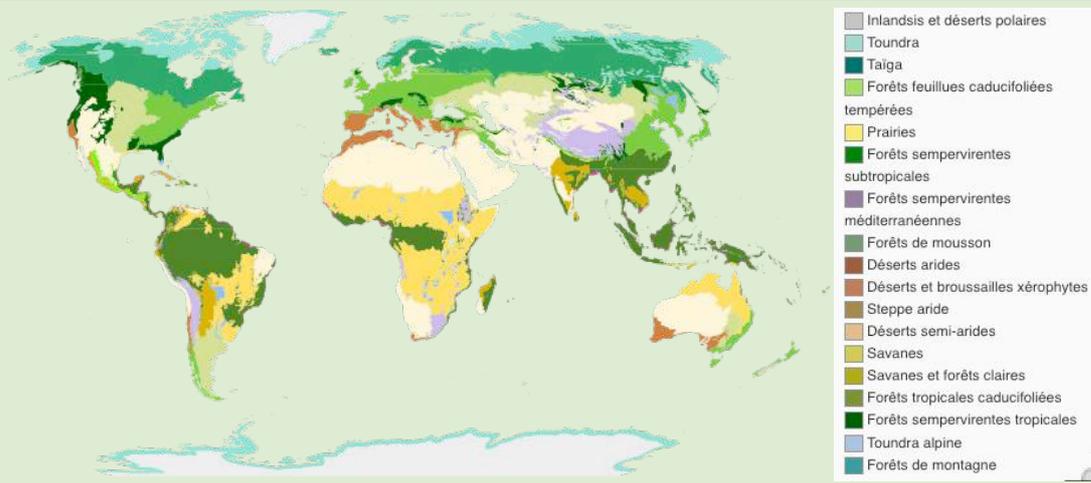
Le terme 'biodiversité', apparu sous la plume de quelques chercheurs à la fin des années 1980, a connu depuis lors une brillante carrière médiatique et politique. Le concept paraît simple mais n'en demeure pas moins mal compris du grand public. Il est vrai que le domaine de recherche qu'il recouvre est encore, pour les scientifiques, une fabuleuse *terra incognita*. Selon la Convention sur la diversité biologique adoptée à Rio en 1992, la biodiversité désigne la variabilité des organismes vivants de toute origine, y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité des espèces et entre les espèces ainsi que celle des écosystèmes. Elle a une dimension temporelle (évolution) et spatiale (distribution géographique). La diversité biologique forestière s'étend du gène aux communautés (fig 1).

- la diversité écosystémique : nombre et abondance des habitats, et des communautés (fig.1).
- la diversité interspécifique : diversité des espèces rencontrées dans une zone déterminée d'une région, (où une espèce est un groupe d'organismes qui peuvent se croiser ou dont les membres partagent les mêmes traits) (fig.1 et 2).
- la diversité génétique au sein de l'espèce se décompose entre une diversité inter-populations et une diversité intra-population (fig.3). C'est cette diversité qui permet aux espèces d'évoluer progressivement et de survivre en s'adaptant à des environnements changeants.

Encadré 1.

Une première approche de la diversité des forêts à l'échelle de la planète : les biomes ou grandes régions bio-géographiques

Source : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Biome>



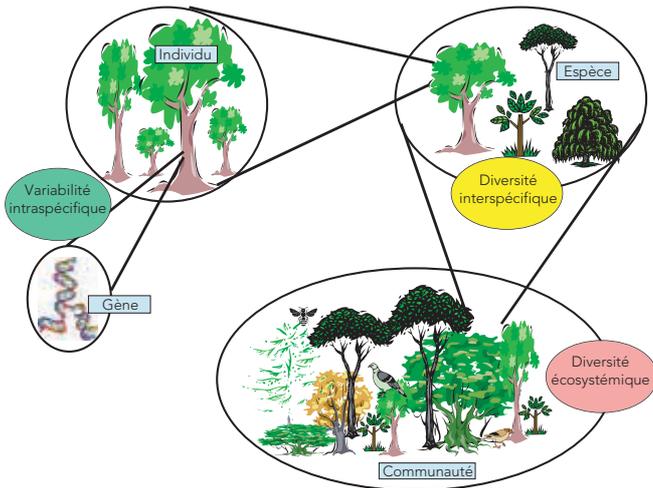


Figure 1 (ci-dessus) *Les différents niveaux de la diversité biologique : des gènes aux communautés* - Source : Musch et Valadon, 2005

Figure 2. (ci-dessus) *Forêt dense amazonienne au Pérou : noter la grande diversité des espèces arborées* - Source : Mongabay.com

On s'est dans un premier temps intéressé à une biodiversité dite « **remarquable** » par la rareté ou la typicité de ses éléments, au niveau des populations, espèces, communautés et des écosystèmes. C'est celle que scientifiques et gestionnaires se sont efforcés de préserver grâce à des instruments appropriés (aires, espèces ou populations protégées, textes internationaux, nationaux ou régionaux, voir fiche 5.09). À cette biodiversité remarquable, on ajoute aujourd'hui une biodiversité dite **ordinaire** qui retient de plus en plus l'attention. Cette distinction est apparue du fait de la prise de conscience de l'enjeu crucial de la sauvegarde de «toute» la biodiversité. La biodiversité ordinaire, c'est «celle de tous les jours, celle qui n'est pas nécessairement protégée» (Grenelle de l'environnement, 2007) ; c'est la biodiversité «banale», celle des agrosystèmes, des forêts et des zones urbanisées. Ainsi, les aires protégées sont comme des îlots de biodiversité remarquable entourés de biodiversité ordinaire.

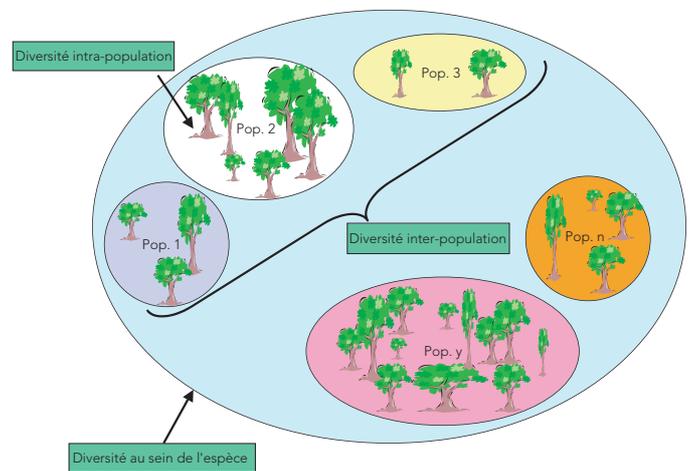


Figure 3. (ci-dessus) *Les différents niveaux de diversité observables pour une même espèce* - Source : Musch et Valadon, 2005

Au niveau de l'écosystème, on peut décrire la biodiversité en termes de **composition** (nombre et identité des espèces), **structure** (relative abondance et organisation spatiale) et **fonctionnement** (relations entre espèces) ; ces trois composantes déterminent la dynamique et le rôle de la biodiversité (fig. 4).

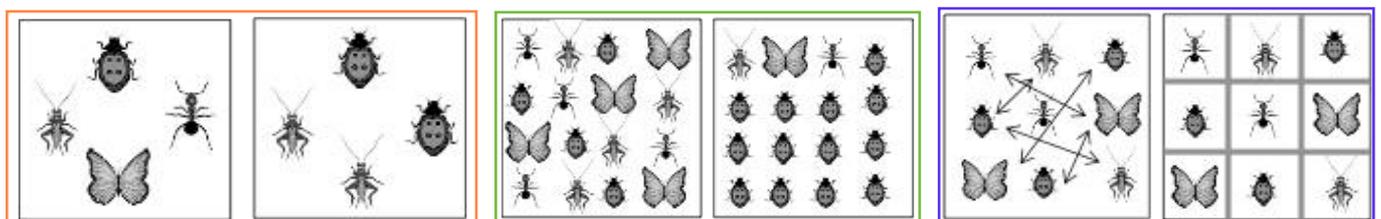


Figure 4. *Illustrations des différentes composantes de la biodiversité ; à gauche composition, au centre : structure, et à droite fonctionnement ; dans chaque cas, le carré de gauche présente une biodiversité plus importante que celui de droite* - Source : H. Daniel, 2008

Quelles sont les caractéristiques de la biodiversité forestière ?

Les forêts présentent quelques particularités en matière de diversité biologique. À l'échelle du globe, ce sont les écosystèmes qui accueillent la plus grande proportion de la biodiversité terrestre (entre 50% et 75%). Cela est dû à trois caractéristiques majeures: 1) l'étendue spatiale des forêts (peu fragmentées) qui offrent des ressources importantes aux espèces et leur permettent de se disperser à moindre risque d'un habitat à l'autre, 2) la longévité des forêts à la fois en termes d'ancienneté (grande stabilité temporelle) et de maturité (les arbres sont des espèces longévives) permettant donc

France métropolitaine	Nombre d'espèces connues	Nombre d'espèces strictement forestières	Nombre d'espèces présentes en forêt occasionnellement ou en saison	Total : nombre d'espèces fréquentes en forêt
Mammifères	121	28 (31%)	35 (29%)	73 (60%)
Oiseaux nicheurs	375	9	?	?
- autres	285	55 (19%)	65 (23%)	120 (42%)
Reptiles	40	0	11 (27%)	11 (27%)
Amphibiens	40	3 (7%)	10 (25%)	13 (32%)
Plantes vasculaires	6067	estimé 485 (8%)		estimé 3880 (64%)

aux espèces de s'installer durablement et 3) la stratification verticale des forêts (avec des strates herbacées, arbustives, arborées) offrant une plus grande diversité de niches écologiques. Le tableau 1 en donne un exemple pour la France métropolitaine. La diversité spécifique des écosystèmes forestiers est très contrastée selon les éco-régions. Pour les espèces arborées, on peut trouver jusqu'à 300 espèces d'arbres/ha en forêt tropicale humide, alors qu'en forêt boréale, le climat sévère a limité drastiquement ce nombre. En zone tempérée, le nombre d'essences en Europe est nettement plus faible qu'en Amérique du Nord. Sur ce continent, les espèces ont pu migrer vers le sud avant de reprendre leur conquête vers le Nord (les massifs montagneux étant grossièrement disposés nord-sud), alors qu'en Europe, des barrières naturelles (Pyrénées, Alpes, Méditerranée) peu franchissables ont contribué à l'extinction de nombre d'entre elles.

Tableau 1. La forêt française, réservoir de biodiversité. C'est le cas pour les mammifères et les oiseaux nicheurs. Une forte proportion de bryophytes, champignons et lichens sont strictement forestiers, mais les chiffres précis manquent pour ces groupes - Source : Gosselin M. et F. 2008)

aux espèces de s'installer durablement et 3) la stratification verticale des forêts (avec des strates herbacées, arbustives, arborées) offrant une plus grande diversité de niches écologiques. Le tableau 1 en donne un exemple pour la France métropolitaine. La diversité spécifique des écosystèmes forestiers est très contrastée selon les éco-régions. Pour les espèces arborées, on peut trouver jusqu'à 300 espèces d'arbres/ha en forêt tropicale humide, alors qu'en forêt boréale, le climat sévère a limité drastiquement ce nombre. En zone tempérée, le nombre d'essences en Europe est nettement plus faible qu'en Amérique du Nord. Sur ce continent, les espèces ont pu migrer vers le sud avant de reprendre leur conquête vers le Nord (les massifs montagneux étant grossièrement disposés nord-sud), alors qu'en Europe, des barrières naturelles (Pyrénées, Alpes, Méditerranée) peu franchissables ont contribué à l'extinction de nombre d'entre elles.



Figure 5. (ci-contre) Exemple de variabilité génétique entre individus (clones) : sensibilité à la maladie foliaire de la rouille du peuplier - Source : J. Pinon

Par rapport à d'autres organismes vivants, les arbres présentent une forte variabilité génétique naturelle entre populations (provenances) ; les espèces forestières peuvent couvrir en effet des aires naturelles très vastes aux conditions écologiques différentes. Cette variabilité génétique est encore plus importante au sein des populations. On peut l'appréhender à travers le phénotype qui s'observe et se mesure. Des exemples de variabilité de deux caractères, la sensibilité à une maladie et la croissance en hauteur, révélée dans des tests comparatifs, respectivement de clones de peuplier et de provenances d'épicéa de Sitka sont donnés en fig. 5 et 6.

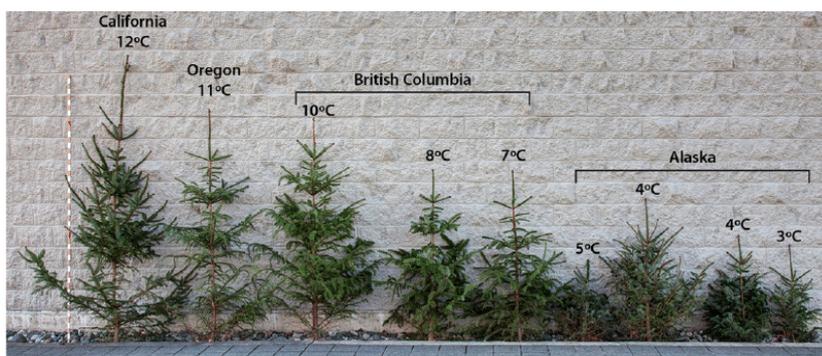


Figure 6. Exemple de variabilité génétique entre populations (provenances) d'épicéa de Sitka échantillonnées du Sud au Nord de l'aire naturelle pour la hauteur à 8 ans. Ces arbres sont issus d'un test comparatif de provenances réalisé à Vancouver (Canada). Chaque arbre a été sélectionné au voisinage de la moyenne de la population à laquelle il appartient. L'origine géographique des populations et la température moyenne qui y règne sont mentionnées. La croissance en hauteur montre un gradient quasi parfait du sud au nord selon la température moyenne et la latitude. La croissance de la population issue de l'île de Kodiak (4e à partir de la droite) est plus faible que prévu, du fait probable d'un niveau élevé de consanguinité. Source : Mimura et Aitken, 2007

On sait aussi aujourd'hui analyser très finement le **génome** des arbres avec les outils moléculaires et descendre **au niveau de l'information génétique élémentaire, celle du gène**. La **diversité génétique** est appréciée à l'aide de **marqueurs moléculaires** (fragments d'ADN), à différentes échelles : intra-individu, entre les individus, entre les populations et entre espèces. Les espèces forestières se caractérisent par une **forte diversité** entre les individus, à l'intérieur d'une population, et intra-individu. Ainsi, leur **taux d'hétérozygotie** est beaucoup plus élevé que chez les autres organismes vivants : il est de 0,265 pour le chêne sessile, mais seulement de 0,060 chez l'Homme. Ce niveau élevé de diversité est dû au fort brassage génétique au moment de la reproduction. *NB : Le taux d'hétérozygotie mesure la diversité des deux allèles d'un gène (les allèles sont différentes versions d'un même gène ; ils occupent le même emplacement sur le chromosome). Il est généralement admis qu'un niveau élevé de diversité génétique individuelle peut être lié à une meilleure adaptabilité à des milieux différents.*

La diversité biologique n'est pas qu'un assemblage d'éléments allant du gène aux écosystèmes. Elle soutient des processus et des interactions complexes au sein des écosystèmes, qui participent à leur fonctionnement : on parle ainsi du **rôle fonctionnel de la biodiversité**. C'est le «bon fonctionnement» des écosystèmes qui leur permet de fournir l'ensemble de biens et services à la nature comme à la société. On distingue ainsi les fonctions écologiques (processus biologiques de fonctionnement et de maintien des écosystèmes), et les services écosystémiques (bénéfices retirés par l'homme de ces processus biologiques). La fiche 2.07 décrit les aspects majeurs de cette **biodiversité fonctionnelle**.

La biodiversité forestière : quels enjeux ?

La biodiversité est donc un concept qui se situe **entre nature et société**. De son existence et de son fonctionnement dépendent à la fois la survie et le maintien des écosystèmes dans le temps et l'espace, et les biens et services procurés. Mais le terme «maintien» est trompeur. En effet la biodiversité n'est pas dans un état stable et en équilibre, plus ou moins idéal, qu'il faudrait «sanctuariser». Elle est par nature **évolutive**, en réponse aux influences externes et internes que les écosystèmes subissent : on sait aujourd'hui que l'invariance temporelle n'existe pas en écologie. Pour autant, ce n'est pas un argument pour ne rien faire ou laisser faire. *Il ne s'agit pas de vouloir maintenir « à tout prix » la biodiversité là où elle se trouve. Mais une certaine « assistance » à la biodiversité est non seulement possible en termes d'efficacité, mais nécessaire en termes éthiques. Car l'homme ne peut se dédouaner en permettant seulement à la biodiversité de pouvoir se déplacer « à ses risques et périls » sur la planète.* (Chevassus et Badré, 2015)

Il y a même urgence à déployer cette «assistance». En effet, même si la diversité de la vie en forêt est importante, son évolution n'en est pas moins aujourd'hui exposée à des risques et menaces. *«Les chiffres montrent que la forêt n'est pas épargnée par le déclin alarmant des espèces, notamment pour les oiseaux et les organismes qui dépendent du bois mort, en Europe. Nous connaissons aujourd'hui des changements rapides du climat, des pratiques sylvicoles ou encore des usages en forêt. Pour garantir les capacités d'adaptation de notre patrimoine forestier dans ce contexte nous avons tout intérêt à mieux comprendre le fonctionnement de la forêt. Considérer la forêt comme un peuplement d'arbres mais avant tout comme un écosystème, et chercher à en préserver toutes les composantes et les fonctions, c'est se donner les moyens d'une sylviculture durable, qui concilie production et protection.»* (M. Gosselin et Paillet, 2010) Au sein des écosystèmes forestiers, les interactions entre espèces sont nombreuses, et certaines sont importantes pour la gestion forestière : *«rôle des champignons mycorhiziens dans la nutrition et la croissance des arbres (fig.7), rôle des microorganismes du sol dans le recyclage de la matière organique, rôle des insectes pollinisateurs ou des animaux qui dispersent les graines pour la reproduction des essences forestières. La diversité biologique est un formidable potentiel d'adaptation aux*



Figure 7. *Laccaria laccata* : un champignon ectomycorhizien fréquent en forêt - Source WSL

changements : i) la diversité génétique permet l'adaptation des populations d'espèces forestières aux changements de leur environnement ; ii) plus la diversité d'espèces est grande, plus il y a de chances que quelques unes résistent aux perturbations et participent à la reconstitution de l'écosystème ; iii) la diversité de la banque de graines dans le sol est gage de résilience (capacité à revenir à un état de bon fonctionnement) en cas de dépérissement ou de perturbation». (M. Gosselin et Paillet, 2010)

La biodiversité forestière : comment l'évalue-t-on ?

Intégrer la biodiversité dans la gestion forestière implique que l'on puisse la caractériser, et quantifier ses évolutions, en réponse à des stratégies de gestion ou à des politiques publiques visant à limiter ses pertes, ou encore aux changements globaux, et ceci à différents niveaux d'échelle, du local (parcelle, paysage) au régional et national. En effet, pour gérer, il faut savoir mesurer. La complexité de la diversité biologique, dans ses aspects de composition, structure et fonctions permet difficilement une appréhension par des mesures simples de certains paramètres, comme par exemple la liste exhaustive de ses espèces. C'est pourquoi on utilise des **indicateurs de biodiversité**. Ce sont des outils d'évaluation indirecte de phénomènes trop difficiles ou trop coûteux à mesurer directement ou complètement. L'élaboration de ces indicateurs, leur mise en oeuvre et leur suivi, ont fait et font l'objet d'intenses débats et de propositions variées. Il s'agit au préalable d'identifier clairement les **besoins** des différents utilisateurs (gestionnaires, entreprises, naturalistes, scientifiques, citoyens) et des autres acteurs potentiels, puis de les confronter entre eux, pour ensuite préciser ces indicateurs, soit en les faisant converger, soit au contraire en les différenciant. Un petit nombre d'**indicateurs de biodiversité** sont aujourd'hui opérationnels : i) des **indicateurs structurels**, liés à des structures paysagères, biologiques, physiques et sociales ils permettent indirectement de renseigner sur l'état de la biodiversité ; ii) des **indicateurs taxonomiques**, relatifs au suivi de certains taxons plus faciles à identifier et quantifier (plantes, oiseaux, insectes, mammifères, etc.), sont utilisés en tant qu'indicateurs directs de l'état de leur propre diversité ou en tant qu'indicateurs indirects de l'état d'autres taxons.

Les indicateurs de biodiversité (critère 4) utilisés dans l'évaluation périodique nationale des indicateurs de gestion forestière durable (cf. Fiche 8.05) sont relatifs à : la diversité des essences, à la fragmentation du paysage, aux espèces forestières menacées, aux forêts protégées, à la naturalité, etc. Malgré leurs imperfections, *«les indicateurs de biodiversité offrent l'opportunité de créer des passerelles entre le monde des experts et celui des profanes, entre celui de la science et celui de la politique, en facilitant l'émergence d'un langage commun à propos de cet objet qu'est la biodiversité»* (Harold Levrel, 2007). Cela justifie la poursuite des efforts sur l'amélioration de ces indicateurs et la recherche d'une vision de plus en plus partagée des enjeux de la biodiversité.

Encadré 2. En guise de conclusion

La biodiversité, concept à bords flous, est à l'opposé du cartésianisme qui nous est plus familier. Elle est de ce fait difficile à mesurer, à modéliser, et à hiérarchiser, ce que le gestionnaire est pourtant enclin à privilégier. Mais elle permet, à l'inverse, d'engager largement nos réflexions et nos actions dans des voies nouvelles... La biodiversité, c'est un facteur de production, c'est le signe extérieur d'une bonne gestion, c'est une forme d'assurance pour l'avenir, c'est aussi la contribution à un bien public global... dont tout le monde bénéficie sans que personne puisse se l'approprier et en priver ainsi les autres. - Michel Badré, 2010

Recommandation : voir également les fiches : 2.07- 4.04 et 5.09

Ce qu'il faut retenir

- La biodiversité, c'est l'ensemble de toutes les formes de vie et des processus qui leur sont liés
- Les forêts et espaces associés sont ceux qui concentrent la diversité biologique la plus riche
- La biodiversité n'est pas un état stable idéal à préserver, mais plutôt un ensemble de processus et de fonctions dont le maintien est essentiel
- La conservation dynamique de la biodiversité est un enjeu majeur pour la gestion forestière courante comme pour les actions spécifiques en faveur des habitats et espèces à haute valeur patrimoniale
- Le suivi de la biodiversité en forêt demande une batterie d'indicateurs complexes, du fait des différences d'objectifs, d'échelle, et des besoins des acteurs

La biodiversité : quel rôle fonctionnel dans les écosystèmes forestiers ?

L'image de la biodiversité perçue par l'opinion est associée aux menaces qui pèsent sur la survie des espèces. Pour exacte qu'elle soit, la simplification, qui consiste à s'attacher uniquement à la composante patrimoniale de la diversité biologique, conduit à occulter ses aspects fonctionnels. Ces derniers, à travers l'ensemble des processus biologiques et physiques qu'ils sous-tendent, ont pourtant un rôle crucial sur le fonctionnement des écosystèmes (et celui de la biosphère), leurs capacités évolutives, et les biens et services fournis à la société. Dans les écosystèmes forestiers, quels sont ces processus favorisés par la biodiversité ? Leur connaissance peut-elle être appliquée à une gestion forestière durable ?

La biodiversité : aspects fonctionnels

La biodiversité fonctionnelle se réfère aux rôles joués par l'ensemble des organismes vivants présents dans l'écosystème forestier pour assurer son fonctionnement (fig.1) en termes de : i) grands flux d'éléments (eau, carbone, minéraux) et d'énergie ; ii) d'interactions biotiques au sein l'écosystème (prédation, parasitisme, symbioses, etc.) ; iii) d'adaptation aux perturbations et conditions environnementales nouvelles (capacité évolutive). Du fonctionnement de cette diversité biologique à travers des processus complexes qui se déroulent au sein d'écosystèmes eux-mêmes très complexes, dépend l'essentiel des services écosystémiques (cf. fiche 4.01) actuels et futurs.

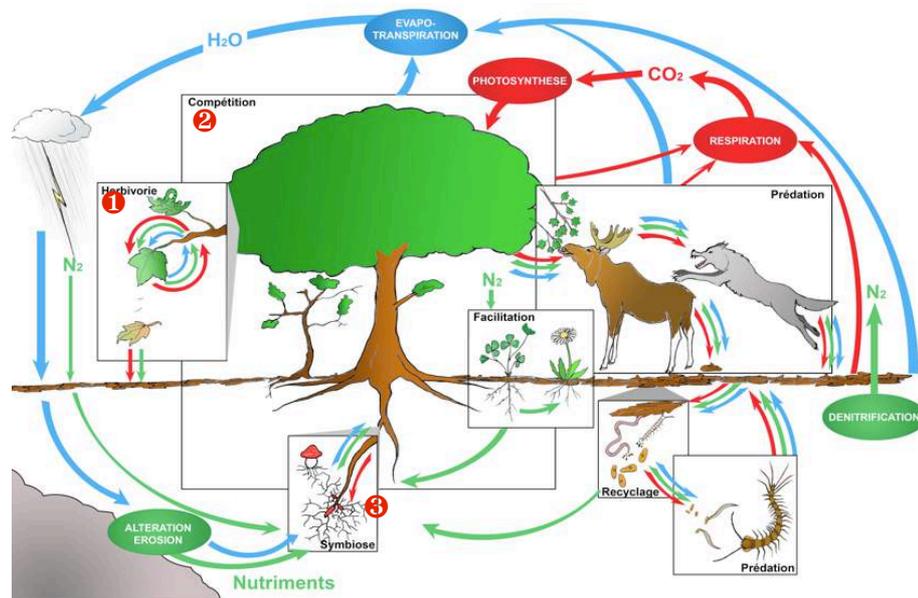


Figure 1. Représentation schématique des interactions et flux dans les écosystèmes. Les flèches de couleur représentent les flux de matière : eau, carbone, azote. Les flux d'éléments minéraux et d'énergie ne figurent que partiellement dans ce schéma. Les «boîtes» rectangulaires représentent les interactions (exemple : compétition, symbiose) Source : société française d'écologie - <https://www.sfecologie.org/regard/regards-3-mouquet/>

Devant la complexité des processus en jeu, l'option retenue dans cette fiche est de se limiter à un «focus» sur trois des «boîtes» représentées dans la figure 1 : ❶ - l'herbivorie, avec un exemple sur les insectes ravageurs et leurs relations avec leurs arbres hôtes ; ❷ - la compétition, avec un exemple sur le comportement de peuplements mélangés face à la disponibilité de l'eau dans le sol ; ❸ - la symbiose avec le cas des champignons mycorhiziens. Pour chacun de ces trois cas, des perspectives d'applications à la gestion forestière des connaissances acquises sont présentées.

Les forêts plus diverses en essences sont-elles plus résistantes aux insectes bio-agresseurs ?

(d'après Jactel, Académie d'Agriculture de France, 2015)

Depuis une vingtaine d'années, les chercheurs ont entrepris de vérifier des hypothèses fondées sur l'intuition ou des observations empiriques, datant pour certaines de presque deux siècles, qui considéraient les forêts mélangées comme moins exposées aux risques sanitaires que les forêts pures. Ils veulent, d'une part **quantifier l'effet de cette diversité** sur les niveaux de dégâts d'insectes, et d'autre part **élucider les mécanismes écologiques** à la base des différences constatées dans ces niveaux de dégâts et liées à une éventuelle "résistance par association" végétale.» (Barbosa et al. 2009). Les objectifs finalisés de ces études sont d'améliorer la gestion forestière en prévenant les risques sanitaires .

Une comparaison des dégâts d'insectes ravageurs entre forêts pures et mélangées, conduite dans une vaste gamme d'écosystèmes forestiers, a montré clairement l'intérêt d'un point de vue sanitaire d'une association d'espèces (fig.2A). Alors que l'on se focalisait sur la résistance individuelle des arbres, il faut maintenant considérer la résistance par association végétale des populations d'arbres. Plus récemment, d'autres analyses comparatives ont révélé que le degré de résistance des forêts mélangées dépend du type d'insecte ravageur. Ainsi, un ravageur «spécialiste», inféodé à une espèce d'arbre hôte, sera contrecarré par le mélange d'espèces, ce qui ne sera pas le cas d'un insecte «généraliste», qui pourra même tirer parti du mélange pour causer davantage de dégâts sur l'essence principale. Le degré de résistance des peuplements mélangés dépend aussi du type d'essences associées dans le mélange. Ainsi la composition du mélange est plus importante que sa richesse spécifique (fig. 2B)

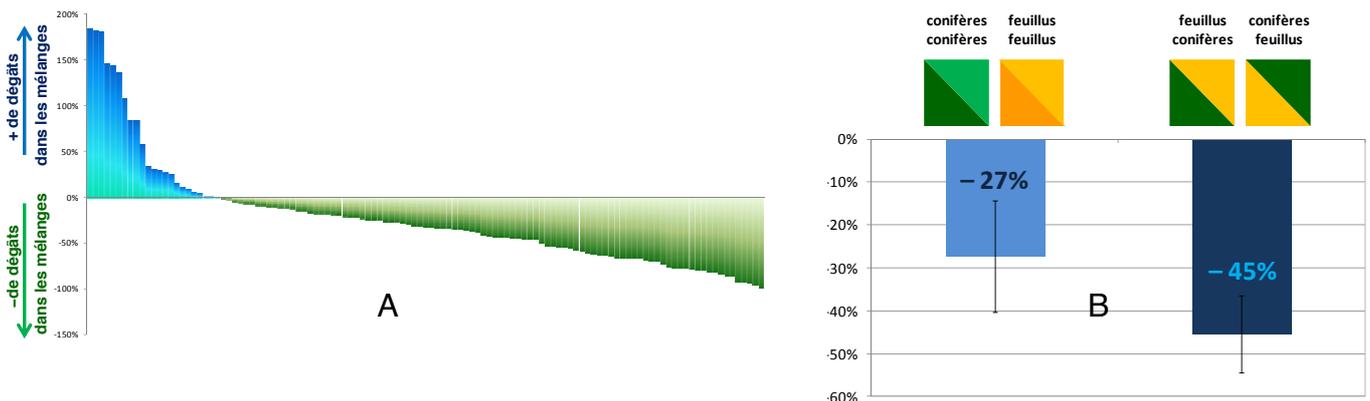


Figure 2. Les peuplements mélangés montrent globalement moins de dégâts d'insectes herbivores que les peuplements purs (A), mais cette réduction (en %) dépend du type de mélange (B). Une méta-analyse des publications scientifiques parues entre 1966 et 2006, a rassemblé 119 études (dont 41 en Europe) dans lesquelles les niveaux moyens de dégâts causés par une espèce donnée d'insecte ravageur sur une essence forestière particulière étaient comparés dans des peuplements purs ou mélangés, dans une même région et pendant la même période. Cette analyse qui concerne au total 33 espèces d'insectes et 33 espèces d'arbres, révèle que dans près de 80% des cas (histogrammes en vert) une essence forestière gérée en peuplements purs est significativement plus attaquée par les insectes herbivores qu'en peuplements mélangés. Toutefois la résistance aux insectes est meilleure quand le mélange associe conifères et feuillus, plutôt que conifères entre eux ou feuillus entre eux (Source : Jactel et Brockerhoff 2007).

Les mécanismes sous-jacents de cette diversité de résistance sont de deux types : une **réduction de l'accessibilité aux arbres hôtes** (l'espèce d'intérêt sylvicole ou essence objectif), et une **augmentation de l'activité des ennemis naturels** des insectes ravageurs (certains oiseaux insectivores) ou certains insectes *parasitoïdes* ou prédateurs des ravageurs). On peut d'ailleurs jouer sur ces deux facteurs en : i) plantant en mélange une -ou d'autres- espèce(s) arborée(s) non consommée(s) ; ii) constituant une barrière visuelle pour l'insecte en «camouflant» l'essence objectif derrière des lignes d'arbres de taille équivalente mais d'une autre espèce ; iii) constituant une barrière olfactive créée par l'émission de composés organiques volatils (répulsifs pour les insectes) par d'autres végétaux interplantés avec l'essence objectif ; iv) améliorant l'accueil et la survie des ennemis naturels dans le peuplement ou son voisinage, en complantant certaines espèces ou en maintenant de vieux arbres à cavités.

Ces résultats ouvrent la voie au développement de plantations mélangées dans une approche d'agro-écologie (fig. 3), mais ils n'envisagent l'assemblage d'espèces que sous l'angle de la limitation des risques sanitaires. Une approche plus globale associant écologues, sylviculteurs et économistes, est nécessaire afin de mesurer les effets positifs et négatifs, notamment en termes de coûts et bénéfices, du mélange d'essences sur la croissance des arbres objectifs, sur leur résistance aux ravageurs ou d'autres fonctions écosystémiques, mais aussi sur la gestion des peuplements, afin de trouver le meilleur compromis dans une perspective de gestion durable.

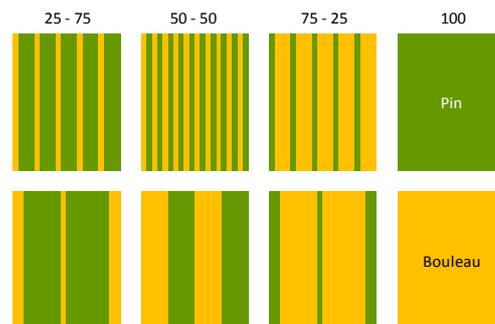
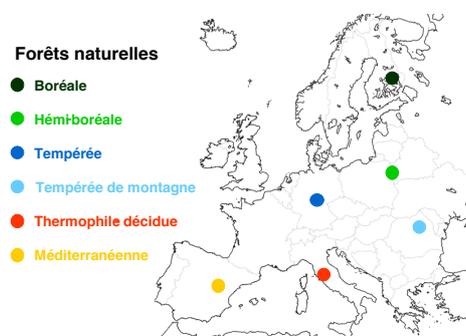


Figure 3. Exemples de mélange pin-bouleau à des taux variables pour limiter les dégâts de la chenille processionnaire - Source Jactel, 2015

Favoriser la diversité des essences pour limiter le risque de sécheresse : est-ce une bonne stratégie ? (d'après Grossiord, Académie d'Agriculture de France, 2015)

Le mélange d'essences est souvent présenté comme plus résistant et résilient vis-à-vis de facteurs adverses, biotiques ou abiotiques. Est-ce bien le cas s'agissant des sécheresses dont on sait qu'elles vont augmenter en fréquence et en intensité du fait du changement climatique ? Menée dans le cadre de la plateforme coopérative FunDivEurope, une étude rétrospective a analysé la relation entre diversité en essences et résistance à la sécheresse dans 160 peuplements forestiers européens, situés dans six régions le long d'un gradient Nord-Sud en Europe et représentent six principaux types forestiers (fig. 4). Des tendances contrastées pour cette relation ont été observées en fonction des types forestiers étudiés (Tableau 1), des essences présentes dans le peuplement, ou du contexte pédoclimatique local. La **généralisation** de modes de gestion forestière intégrant **des mélanges de plusieurs essences ne semble donc pas nécessairement assurer une meilleure résistance à la sécheresse** des peuplements forestiers.



Type forestier	Nombre d'espèces présentes	Fréquence et intensité des épisodes de sécheresse	Profondeur du sol	Effet de la diversité sur la résistance à la sécheresse
Boréal	3	Faible	20 - 50 cm	Négatif
Hémi-boréal	5	Faible	70 - 80 cm	Nul
Tempérée de montagne	4	Intermédiaire	80 - 120 cm	Nul
Tempérée	5	Fort	60 - 120 cm	Positif
Thermophile-décidue	5	Fort	80 - 120 cm	Positif
Méditerranéen	4	Fort	5 - 40 cm	Nul

Figure 4 et Tableau 1. Effet global de la diversité en essences sur la résistance à la sécheresse dans 160 peuplements forestiers présents dans six grands types de forêt.

Le tableau indique le type forestier étudié, correspondant à chaque région d'étude, le nombre d'espèces présentes au maximum dans les parcelles étudiées, la fréquence et l'intensité des épisodes de sécheresse au cours de la période 1998-2011, la profondeur moyenne du sol, et l'effet global de la diversité en espèces d'arbre sur la résistance à la sécheresse de l'écosystème. La fréquence et l'intensité des sécheresses ont été estimées à partir de données climatiques et du modèle de bilan hydrique « Biljou » (Granier et al. 1999) concernant deux années contrastées, une sèche et une humide. Dans chaque peuplement, on a également calculé son exposition à la sécheresse du sol à travers la différence de composition isotopique du carbone entre l'année la plus sèche et la plus humide, mesurée par l'analyse de carottes de bois prélevées dans les arbres. (Source : Grossiord - Académie d'Agriculture de France, 2015)

Les champignons mycorhiziens et les arbres : un partenariat gagnant/gagnant (d'après Peter et al. in «Les approches intégratives en tant qu'opportunités de la conservation de la biodiversité forestière» (Kraus & Krumm, ed., 2015).

On dénombre dans le monde, plus de 6 000 champignons mycorhiziens associés aux arbres forestiers.

Leur fonction est de mobiliser au profit des arbres des nutriments et de l'eau, tout en bénéficiant eux-mêmes des sucres élaborés par l'arbre (photosynthèse). Ils produisent aussi des substances antibiotiques qui protègent les racines des arbres des organismes pathogènes. Les champignons mycorhiziens sécrètent également des enzymes extracellulaires impliquées dans la décomposition de la matière organique. Les activités de ces enzymes peuvent être mesurées et permettent de préciser le rôle fonctionnel des champignons mycorhiziens dans le recyclage de la matière organique dans les sols. Les champignons mycorhiziens forment des réseaux d'hyphes souterrains reliant les arbres entre eux et permettant le transfert des nutriments, de l'eau et du carbone. Ils facilitent la régénération des semis, en particulier en conditions difficiles comme après un dégât de tempête ou durant une sécheresse.



Figure 5. Un champignon ectomycorhizien très fréquent en forêt : *Laccaria laccata* (source wikimedia commons - Jerzy Opiola)

Ces réseaux jouent et vont jouer un rôle important pour la stabilité des écosystèmes forestiers dans les scénarios de changement climatique prévus. À cet égard, on considère que le maintien d'une grande diversité de champignons au sein des forêts est important pour le bon fonctionnement, l'adaptation et la résilience des écosystèmes forestiers. En général, la diversité mycorhizienne croît avec la diversité forestière et les stades de succession. À la suite de perturbations comme les coupes rases, les feux ou les tempêtes, la diversité mycorhizienne est plus élevée dans les stades initiaux de la dynamique. La fertilisation azotée des forêts liée aux dépôts atmosphériques ou à l'application d'engrais, réduit la production de sporophores, ainsi que la diversité mycorhizienne, ce qui accroît la vulnérabilité de l'écosystème forestier aux autres stress, car l'adaptation de la communauté mycorhizienne, et le maintien de ses fonctions, peuvent ne plus être assurés.

La biodiversité des essences a-t-elle un effet sur la productivité (en volume de biomasse) des forêts?

Cette question très difficile a fait l'objet d'une étude mondiale sur les forêts des grands biomes terrestres. Un groupe international a analysé un ensemble de données issues de plus de 770 000 placettes permanentes échantillonnées dans 44 pays, et contenant plus de 30 millions d'arbres de 8 737 espèces. Ils ont trouvé une **relation positive et cohérente entre la diversité des espèces et la productivité des écosystèmes forestiers** aux échelles du paysage, du pays et de l'éco-région. En moyenne, une perte de 10% de la biodiversité entraîne une perte de productivité de 3%. En termes économiques, les auteurs ont estimé que le maintien de la biodiversité pour la productivité forestière mondiale a une valeur cinq fois supérieure aux coûts de conservation à l'échelle mondiale. Ils soulignent l'intérêt potentiel d'une transition des pratiques de gestion forestières, de peuplements purs ou pauvres en espèces vers des peuplements plus mélangés. (Source : Liang et 83 co-auteurs - *Science* 354 (# 6309), 14/10/2016). Toutefois, l'application de ces résultats à l'échelle du peuplement ne va pas de soi. La productivité n'est pas le seul critère considéré par les gestionnaires. Ils doivent mettre en oeuvre une analyse multi-critères et intégrer une analyse coûts-bénéfices d'un changement des pratiques sylvicoles.

Ce qu'il faut retenir

- Le rôle fonctionnel de la biodiversité dans les forêts est crucial car il sous-tend la fourniture de nombreux services écosystémiques
- Les mécanismes en jeu sont d'une complexité extrême mais leur connaissance permet de faire progresser la gestion durable des forêts
- La diversité des forêts, de leurs conditions de milieu, de leur gestion et de leur environnement socio-économique rend irréaliste toute généralisation en termes de gestion. Une approche intégrant l'ensemble des enjeux est nécessaire

Conseil : voir aussi les fiches : 2.01, 2.06, 4.04 et 5.09

Architecture des arbres : une clé pour comprendre le fonctionnement des forêts ?

L'approche architecturale des arbres postule que l'édification d'un arbre si elle est modulée et dépendante de son environnement repose avant tout sur des règles d'organisation propres à chacune des espèces. Cette connaissance de la stratégie d'occupation de l'espace par le végétal couplée à une vision dynamique du système d'axes (tige et racine) permet d'aborder les mécanismes, les réponses des architectures à des modifications du milieu. Pour autant faut-il connaître les composantes fines de chacune des espèces pour pouvoir utiliser l'architecture végétale comme grille de lecture du développement de l'arbre ? En quoi la compréhension de l'architecture individuelle nous informe-t-elle sur l'état de la forêt ?

Comment décrire le système d'axe d'un arbre : l'approche architecturale



Figure 1. Lecture rétrospective de la croissance grâce à des marqueurs morphologiques : A : allongement de la pousse annuelle chez le Frêne oxyphylle ; B : identification *a posteriori* des limites de pousse annuelle chez le Sapin pectiné ; C : limites de pousses annuelles chez le Pin sylvestre ; D : limites d'une pousse annuelle chez le Hêtre ; E : interruption de la moelle de la tige au niveau de la limite entre deux pousses successives chez le Noyer.

La construction des axes au cours du temps laisse des marqueurs (externe et/ou interne) de la temporalité permettant de retrouver la dynamique de construction (fig.1). Les axes sont organisés en catégories de comportement (rameaux longs d'exploration, rameaux courts d'exploitation, rameaux épineux...) définissant l'unité architecturale de l'espèce (fig.2). Cette architecture élémentaire peut se répéter au cours du développement et/ou en cas de traumatisme. Ce processus s'appelle la réitération.

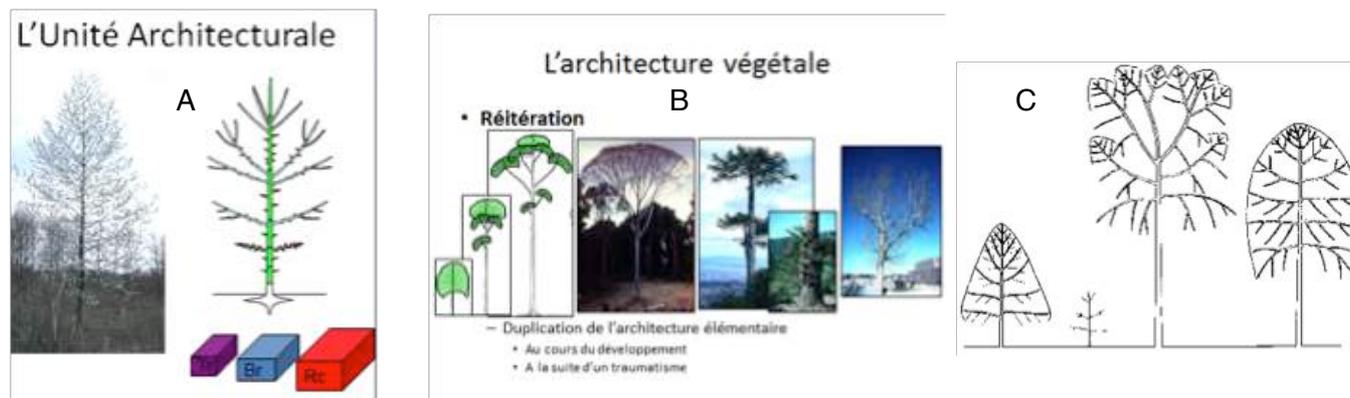


Figure 2. Concepts de l'analyse architecturale : A : l'Unité architecturale chez le Merisier ; B : la réitération séquentielle et traumatique ; C : séquence de développement chez le Merisier.

Comment l'architecture donne les clés de l'histoire de l'individu et de l'identification de la variabilité liée aux conditions du milieu

En zone tempérée, la lecture des cernes et la mise en relation avec les effets climatiques sont une pratique ancienne et courante. Mais cette démarche n'est pas classique et toujours réalisable pour des arbres tropicaux. L'architecture donnant accès à la temporalité de la structure permet d'une part de retrouver des relations hauteur-diamètre sur des espèces tropicales et tempérées et d'autre part elle permet d'accéder aux composantes de la capacité de photosynthèse et de reproduction de l'arbre : déploiement des systèmes d'axes (fig.3).

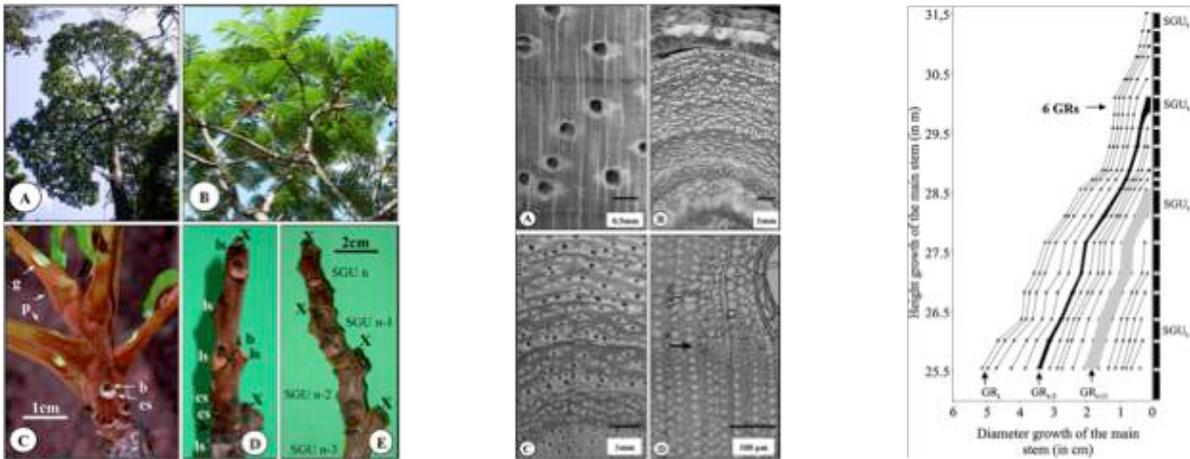


Figure 3. Morphologie et anatomie chez *Parkia velutina* : figures de gauche : A : arbre entier ; B : parties en croissance dans la couronne ; C : structure de l'unité de croissance sympodiale (floraison terminale), D : cicatrices de feuilles sur l'unité de croissance ; E : quatre unités de croissance successives ; figures du milieu : A : détail de cernes du tronc ; B : détail de cernes des branches ; C : cerne avec une zone poreuse marquée ; D : détail de limite entre deux cernes ; figure de droite : profil de tige d'un axe dominant de la couronne (Nicolini et al. 2012, ASF, DOI 10.1007/s13595-011-0172-1)

La lecture de l'architecture nous donne accès à l'historique de la croissance et de la floraison sur des périodes plus ou moins longues. On peut alors relier croissance en hauteur et exploration de l'espace au climat, aux perturbations biotiques et à la régulation exprimée par les espèces sur la ramification/réaction (fig.4). Le déploiement du système d'axes qui en découle est un élément moteur de la capacité photosynthétique : les aptitudes à l'allongement de l'axe porteur contrôlent plus directement la surface foliaire mise en place (fig.5). Le stress hydrique qui impacte l'allongement a une forte répercussion sur le nombre d'axes latéraux mis en place l'année suivante et pénalise la croissance secondaire avec un effet retard (décalage d'un an). La réactivité de l'organogénèse aux modulations locales de l'environnement est pilotée par la croissance secondaire (Cas du Hêtre, Cochard et al. 2005, Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*), Tree physiology).

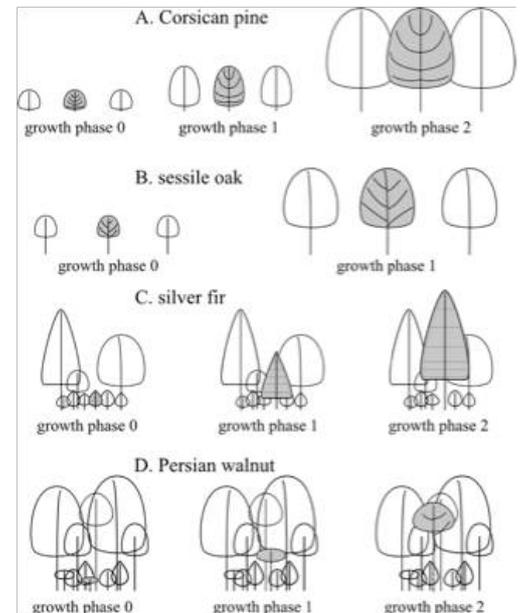


Figure 4. Modélisation du recrutement par une succession de phases de croissance en fonction de la densité du peuplement et des espèces : A : *Pinus nigra ssp laricio* ; B : *Quercus petraea* ; C : *Abies alba* ; D : *Juglans regia* (Taugourdeau et al., 2015, Characterising the respective importance of ontogeny and environmental constraints in forest tree development using growth phase duration distributions. Ecological Modelling)

Diagnostic architectural : une clé pour évaluer la croissance et la séquestration carbone des forêts.

La connaissance de l'architecture des arbres d'un grand nombre d'espèces a permis la transposition de ces notions aux techniciens forestiers et s'est concrétisée par la mise en place de protocoles d'observation pour établir un diagnostic de l'architecture donnant des indications sur le niveau de stress subi par l'arbre, d'établir sa réactivité et donc de proposer une prédiction de l'évolution de son architecture. L'évaluation de la fragmentation de la couronne des arbres est ainsi reliée à une capacité de croissance et donc de séquestration de carbone (fig.6). En forêt tempérée et tropicale et face aux multiples espèces, des traits architecturaux simples ont été identifiés pour caractériser les statuts sociaux des arbres de la canopée et ainsi définir l'état de la dynamique forestière.

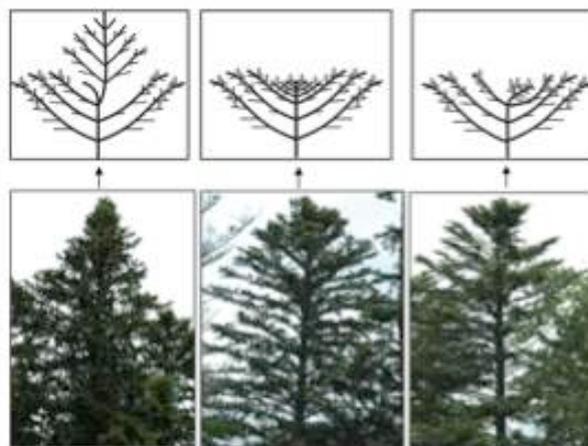


Figure 5. Marqueurs architecturaux de la réactivité d'un sapin pectiné au stade mature : la capacité de réactivité est décroissante de gauche à droite. à gauche : mise en place d'un axe relai vigoureux ; au milieu : persistance d'une croissance réduite et à droite : transformation du tronc en branche.

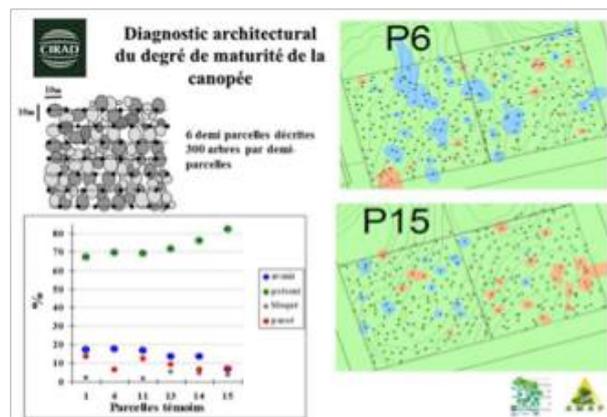
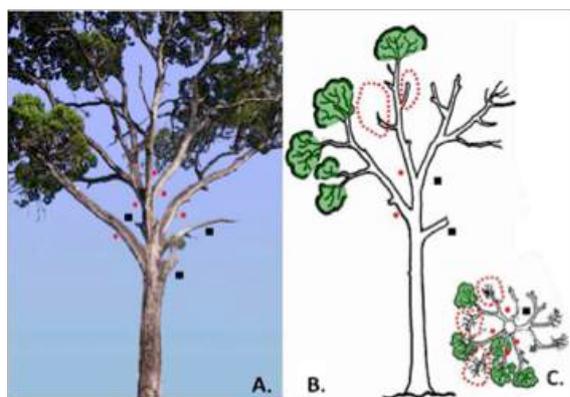


Figure 6. Diagnostic architectural au service des gestionnaires en Forêt guyanaise : à gauche A, B et C: l'état de fragmentation de la couronne chez *Tachigali melinonii* permet d'évaluer le taux de mortalité des branches principales (> 50%) et celui des branches secondaires (<25%). A droite : Estimation du degré de maturité de la canopée à partir d'une estimation de la fragmentation des couronnes des essences suivies pour 5 parcelles témoins. 70 à 80% de la canopée sont des arbres du présent (points verts du graphique) donc avec un fort taux de séquestration du carbone.

Les mesures rétrospectives clés pour la datation des arbres : dynamique forestière et âge de perturbations forestières

Les mesures rétrospectives et les liens avec la phénologie ont permis de démontrer la relation entre la saisonnalité et l'expression de la floraison et de la ramification chez le *Cecropia* tandis que sa production foliaire reste continue et régulière pour une espèce et une zone géographique donnée. Ainsi, la simple observation des étages de branches permet d'estimer l'âge des individus. Ces espèces colonisant les ouvertures forestières cela devient un outil performant et précis pour dater l'âge des perturbations forestières (fig.7).

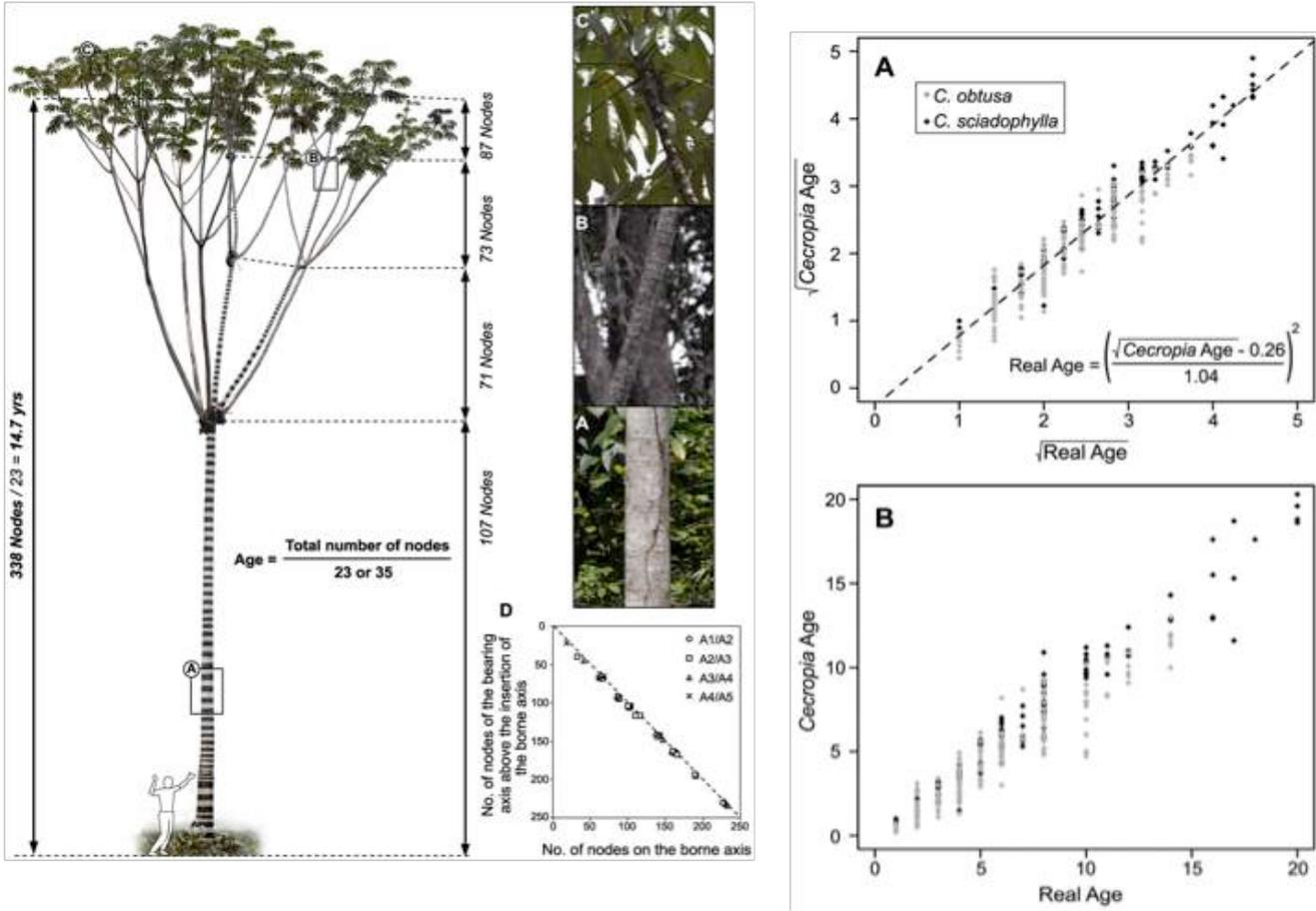


Figure 7. Estimation de l'âge d'une perturbation forestière. Silhouette d'un *Cecropia sciadophylla* de 14,7 ans. L'estimation de l'âge d'un *Cecropia* consiste à diviser le nombre total de nœuds du tronc par le nombre de nœuds émis au cours d'une année (23 pour le *Cecropia sciadophylla* et 35 pour *C. obtusa*). A, B et C : traces des feuilles et des stipules à différentes hauteurs dans l'arbre. D : relation entre le nombre de nœuds de l'axe (A_n) et celui du porteur $A_{(n-1)}$. A droite : A et B Relation entre l'âge estimé grâce au protocole et l'âge réel estimé à partir d'enquêtes de l'ONF. (Zalamea et al., 2012 doi: 10.1371/journal.pone.0042643.g001)

Ce qu'il faut retenir

- L'architecture des arbres correspond à l'organisation du végétal et son évolution au cours du temps.
- L'analyse architecturale donne des clés pour décrire la plasticité phénotypique, pour évaluer la dynamique forestière et pour dater les arbres.
- Ces méthodes sont des outils pour mieux comprendre le fonctionnement d'une forêt et ses capacités à s'adapter à des perturbations climatiques.
- L'étape suivante, en cours, est de porter ces méthodes sur des applications nomades qui seront utilisées dans un futur proche par les gestionnaires forestiers.



Comment lire l'histoire d'un arbre ? Retrouver la croissance, l'allongement et la mise en place de l'architecture d'un arbre au cours du temps.

Télécharger la vidéo à partir de la page d'accueil du chapitre 2 (à venir)

Recommandation : consulter également les fiches 2.11 et 7.15

Le suivi des écosystèmes forestiers : pourquoi et comment ?

Les écosystèmes forestiers ne sont pas des systèmes stables. Ils connaissent des évolutions permanentes dans leur composition et leur fonctionnement physique et biologique sous l'effet de facteurs internes et externes, liés ou non aux actions anthropiques (modes de gestion, changement climatique, pollution atmosphérique, etc.). Connaître et comprendre ces évolutions sont indispensables pour asseoir une gestion forestière durable. Quels sont en France les instruments mis en place pour suivre et surveiller ces évolutions et qui les met en œuvre ?

Les écosystèmes forestiers : le changement, c'est tout le temps

Au cours des dernières décennies, de nombreux résultats scientifiques sont venus confirmer que les écosystèmes forestiers connaissent des évolutions de nombre de leurs caractéristiques. En écologie l'invariance n'existe pas. Pour l'illustrer, trois exemples liés au changement climatique sont présentés ci-dessous ; ils concernent : la productivité des peuplements (fig.1), la migration de la végétation en altitude (fig.2) , et la migration d'un insecte ravageur des pins (fig.3).

Figure 1. Évolutions de la productivité de deux essences contrastées, une montagnarde, l'épicéa, et une méditerranéenne, le pin d'Alep sur l'ensemble de la France métropolitaine - (Source Charru 2012) -

Les évolutions de productivité de 1975 à 2005, estimées par le changement relatif de surface terrière (surface cumulée par ha des sections des troncs à 1,30 m de hauteur exprimée en m²/an sur 5 ans), montrent pour l'épicéa une productivité qui augmente fortement avant de se stabiliser, alors que le pin d'Alep, espèce méditerranéenne, voit sa productivité augmenter puis subir une chute marquée. Ces résultats s'expliquent pour l'épicéa par une bonne disponibilité en eau et le réchauffement estival, et pour le pin d'Alep, par une croissance limitée par des températures et un déficit hydrique marqués en période estivale.

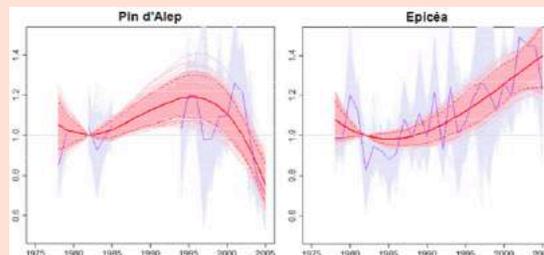
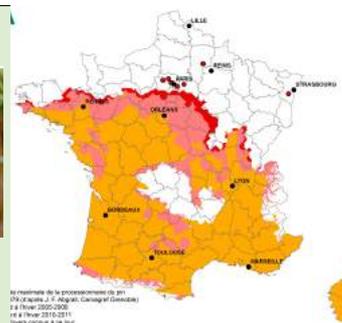


Figure 2. Remontée de la hêtraie vers le sommet (1700 m) de la Sierra de Montseny (Catalogne) au cours du siècle dernier. On observe un accroissement de la taille et de la densité des peuplements au niveau de la limite de végétation et une remontée significative de celle-ci par endroits. Quelques conifères (probablement du sapin pectiné) présents au début du XX^{ème} siècle ont disparu. (Source : Penuelas *et al.*, 2007)



Figure 3. Expansion vers le nord de la chenille processionnaire du pin.

L'aire de distribution de ce redoutable ravageur des pins figurée en orange pour la période 1969-1979, s'étend à l'hiver 2005-2006 (rose) et à l'hiver 2010-2011 (rouge). Les points rouges sont des foyers isolés connus en 2012. L'aire a progressé de 4 km / an vers le nord au cours des années les plus récentes. (Source : Rousselet/Robinet- INRA ; photo INRA) Voir aussi : <https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/impacts-du-changement-climatique-eau-et-biodiversite>



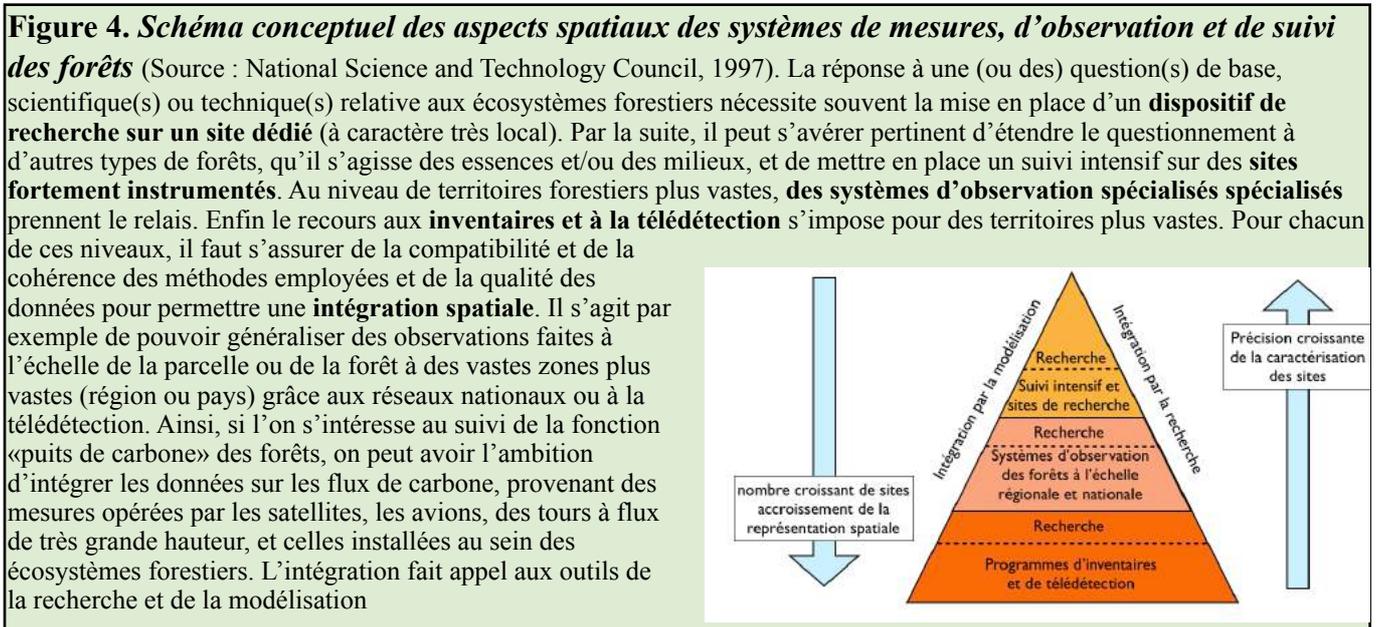
Ces exemples confirment que les écosystèmes forestiers évoluent beaucoup dans leur fonctionnement et aussi dans leur composition spécifique. Connaître et comprendre ces évolutions est essentiel pour concevoir une gestion réellement durable, pour opérer les ajustements périodiques nécessaires, et aussi pour élaborer des politiques publiques pour le secteur forêt-bois. **Assurer un suivi continu** (monitoring en anglais) **des forêts doit aujourd’hui faire partie intégrante de la gestion des écosystèmes.**

Le suivi des écosystèmes forestiers : quelles variables faut-il cibler et à quelle échelle spatiale et temporelle ?

Les variables pertinentes sont très nombreuses et concernent les modifications de structure, de composition et de fonctionnement des écosystèmes forestiers, avec un focus sur les facteurs susceptibles de générer des risques (ou des opportunités) biotiques ou abiotiques. Les éléments les plus importants sont : i) les cycles bio-géochimiques en forêt et les échanges forêt x atmosphère (cycles du carbone et de l’eau), ii) la phénologie, c’est-à-dire le calendrier des événements saisonniers des plantes (éclosion des bourgeons, floraison, fructification, maturation des fruits, chute des feuilles) et des animaux, iii) la productivité (croissance) et la vitalité des forêts, notamment en lien avec les événements climatiques extrêmes et les ravageurs (insectes et champignons), iv) les migrations des espèces végétales, fongiques et animales, dont, notamment, les bio-agresseurs émergents ou déjà présents, et v) la biodiversité.

L’importance en surface des forêts et leur diversité, la nature des observations ou mesures à effectuer, soulèvent la question des **échelles spatiales et temporelles pertinentes** auxquelles les différents suivis

- L’importance en surface des forêts et leur diversité, la nature et l’intensité de certaines observations ou mesures à effectuer, soulèvent la question des **échelles spatiales et temporelles pertinentes** auxquelles les différents suivis doivent et peuvent être assurés (fig.4), et du même coup celle des outils à mettre en oeuvre (cf. section «outils» page suivante).



Le suivi des forêts en France : quels outils ?

Premier outil moderne de suivi régulier des forêts au niveau national, l’Inventaire Forestier National, créé en 1958, a été intégré en 2012 au sein de l’Institut Géographique National (voir fiche 1.10). Au fil du temps, d’autres instruments ont été mis en place pour répondre à de nouvelles préoccupations relatives à la santé des forêts, la biodiversité, le cycle du carbone, dans un contexte marqué par des changements environnementaux. Le développement de technologies nouvelles (télédétection, géoréférencement, systèmes d’information géographique, moyens analytiques, capteurs, numérique, etc.) a permis d’améliorer les performances de ces outils. Le format contraint de cette fiche conduit à ne présenter ici que les plus importants d’entre eux dans chacune des catégories du triangle de la figure 4.

a) Les «sites ateliers», dispositifs de recherche en forêt



Figure 5. Le réseau F-ORE-T : localisation des sites ateliers tempérés et tropicaux (source GIP Ecofor)

Les sites français forestiers mis en place par différents organismes (INRA, CNRS, CIRAD, ANDRA, Universités) sont intégrés au sein du réseau labellisé SOERE (Système d'Observation et d'Expérimentation sur le long terme pour la Recherche en Environnement) FORET). Ce réseau de 18 sites (en 2017) lourdement instrumentés, a pour objectif de comprendre le fonctionnement des écosystèmes forestiers en analysant les stocks et flux de carbone, d'eau, d'éléments minéraux et d'évaluer la réponse des écosystèmes forestiers à des modifications lentes ou rapides, naturelles ou anthropiques (fig. 5 et 6). Certains de ces sites sont également intégrés au sein de réseaux européens. Le dernier en date est le réseau ICOS (*Integrated Carbon Observation System*), qui regroupe les sites expérimentaux (forestiers ou non) impliqués dans le monitoring à long terme des échanges gazeux atmosphère-écosystèmes. La France compte en 2017 9 sites au sein de ce réseau qui permet l'acquisition et la gestion de données de manière homogène et en masse à l'échelle de l'Europe. L'un des objectifs, à terme, est également d'estimer l'impact des forêts sur la concentration en CO₂ atmosphérique.



Figure 6. Le site atelier de la Forêt de Hesse : tour à flux - Source : <http://www.nancy.inra.fr/Toutes-les-actualites/film-tour-Montiers>

b) Le suivi intensif des écosystèmes forestiers en France : le dispositif RENECOFOR

Le réseau RENECOFOR (Réseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers), créé par l'ONF en 1992, constitue la partie française d'un dispositif installé dans 34 pays européens dans le cadre du programme international concerté sur l'évaluation et le suivi de la pollution atmosphérique sur les forêts (PIC Forêt). Son principal objectif est de détecter d'éventuels changements à long terme dans le fonctionnement d'une grande variété d'écosystèmes forestiers et de mieux comprendre les raisons de ces changements. Ce réseau regroupe 102 sites d'observation. Les mesures et observations portent notamment sur les dépôts atmosphériques et le climat, l'état des sols et de la nutrition minérale, le cycle des éléments minéraux, la croissance et la vitalité des arbres, la biodiversité (composante végétale principalement).

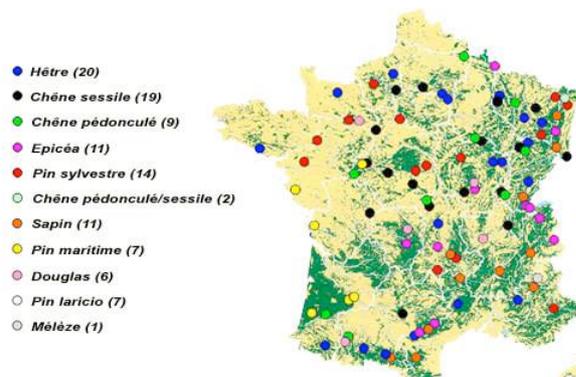


Figure 7. Le réseau RENECOFOR : localisation des sites et essences concernées (source ONF)

c) Les systèmes d'observation spécialisés

Dans le domaine de la phénologie, on peut citer les réseaux Observatoire des Saisons (ODS, créé en 2008) et PHENOCLIM. Ils présentent tout deux la caractéristique intéressante de faire appel à la science participative (donc à des amateurs volontaires). Ces deux systèmes partagent leurs données et résultats – le premier sur les zones de plaine, le second sur les zones de montagne. Ce vaste réseau repose sur des observateurs amateurs (plus de 5 000 pour le seul PHENOCLIM) pour démultiplier les données scientifiques et aider directement les chercheurs. L'objectif est, à travers l'étude de la phénologie (rythmes saisonniers) des espèces végétales et animales, de permettre à chacun de mieux comprendre les enjeux du changement climatique et d'offrir aux pouvoirs publics les outils nécessaires pour appréhender ses effets sur le territoire. (Source : <http://phenoclim.org/fr/le-projet/phenologie-et-climatologie>). L'ensemble des actions dans le domaine de la phénologie (et diverses approches associées) ont été regroupées en 2016 dans le Réseau National des observatoires de la phénologie (SOERE TEMPO) qui compte **plus de 70 partenaires** dont 54 équipes de recherche d'organismes publics (INRA, CNRS, Cirad, ENVA, ONF, Irstea), et des associations œuvrant dans le domaine de l'environnement.

Un autre exemple de réseau participatif est le réseau « **Vigie-Nature** », qui vise à assurer des suivis à large échelle et à long terme d'espèces communes (oiseaux, chauves-souris, plantes, escargots, papillons, pollinisateurs sauvages) grâce à des réseaux d'observateurs qui participent à la collecte de données dans toute la France, à partir de protocoles simples et peu contraignants. Des partenariats lient les associations qui animent les réseaux d'observateurs et le Muséum National d'Histoire Naturelle, qui assure l'analyse des données récoltées. Ces suivis permettent de documenter des indicateurs régionaux de biodiversité, actualisés chaque année, comparables d'une région à l'autre, directement dérivés des indicateurs adoptés par la France et par l'Europe, auxquels ils contribuent. Ils permettent aussi de répondre aux questions sur : i) les évolutions quantitatives observées, ii) les réponses aux différentes pressions anthropiques, iii) les impacts du changement climatique. (Source : <http://vigienature.mnhn.fr/page/le-programme-vigie-nature>). Les réseaux TEMPO et Vigie Nature concernent tous types d'écosystèmes, et non les seules forêts.

d) Les réseaux d'inventaire systématique

L'inventaire des ressources forestières est mis en œuvre par l'**Institut national de l'information géographique et forestière**. Il se base sur un plan d'échantillonnage (voir la fiche 1.10) défini par rapport à l'objectif d'évaluation de la ressource en bois. Par la suite, les mesures et observations se sont diversifiées au fil du temps, et fournissent des informations variées : composition et la structure des forêts, répartition sur le territoire et potentiel de production de biens et de services (ressources ligneuses, stockage de carbone, fonctions de protection, etc.), éléments de biodiversité. Les données de l'inventaire forestier doivent permettre de décrire leurs évolutions passées et projeter celles à venir, et d'élaborer des politiques forestières à différents niveaux d'échelle pour développer une économie fondée sur les forêts et leur gestion durable. Enfin, l'enquête annuelle TERUTI-Lucas combine des enquêtes de terrain réalisées par plus de 800 observateurs sur un réseau de 32000 points et des photos aériennes, afin de décrire précisément les changements d'occupation du sol (agricole, naturelle et urbanisé), aux niveaux national et jusqu'à départemental.

La surveillance phytosanitaire des forêts constitue la principale mission du Département de la Santé des Forêts ou DSF, au sein du ministère de l'agriculture (voir fiche 2.10). Outre la surveillance sanitaire (détection et description de toute anomalie par des observateurs de terrain), le DSF conduit un suivi annuel sur environ 600 placettes disposées selon une maille 16 km x 16 km. Ces placettes constituent la partie française du réseau européen PIC Forêt (niveau 1) (voir plus haut). Elle fournit un indicateur partiel de la santé des forêts, essentiellement basé sur l'état des cimes (manque de feuillage relativement à un arbre sain) de plus de 10 000 arbres, ainsi que des informations relatives à l'histoire sanitaire de chacun des arbres observés (dommages biotiques et abiotiques subis) et l'état des sols.

e) Les systèmes d'observation embarqués (satellites et avions) utilisant

l'imagerie photo (dans différentes longueurs d'onde), radar et lidar, **Corine Land Cover** est un inventaire de l'occupation du sol standardisé sur le territoire français au 1/100 000^{ème}, issu de la photo-interprétation d'images satellitaires SPOT 4, avec des données complémentaires d'appui (photographies aériennes, cartes topographiques, inventaires thématiques). Il est produit dans le cadre du programme européen de coordination de l'information sur l'environnement CORINE géré par l'Agence européenne pour l'environnement. Elle est mise à jour par les services du Ministère en charge de l'écologie. Les versions disponibles datent de 1990, 2000, 2006 et 2012. Elle permet de suivre l'évolution des surfaces en eau, des zones humides, des forêts et milieux naturels, des espaces agricoles et artificialisés.

À côté de ces instruments existent des dispositifs, pour certains de grande ampleur, mis en place pour étudier les comportements de diverses espèces ou provenances (arborea, plantations comparatives) ou la croissance des peuplements en fonction de régimes d'éclaircies contrastées, toutes approches s'inscrivant dans le temps long et susceptibles de répondre à des questions sur l'évolution des écosystèmes forestiers.

Recommandation : consulter également la fiche 1.10 et 2.10

Ce qu'il faut retenir

- Les écosystèmes forestiers ne sont pas des systèmes stables. Ils évoluent dans leur composition et leur fonctionnement
- Connaître les phénomènes et les mécanismes qui sont responsables de ces évolutions est essentiel pour concevoir une gestion réellement durable
- La France s'est dotée d'un système de suivi à long terme des forêts combinant différents niveaux d'échelle et différentes intensités de mesures et observations
- L'intégration temporelle et spatiale des variables observées un grand enjeu

Qu'est-ce qu'une forêt en bonne santé ?

La santé est parfois définie comme l'absence de maladie chez un organisme vivant. Toutefois, cette notion est souvent jugée comme trop restrictive. Ainsi, l'organisation mondiale de la santé (OMS) définit la santé (humaine) comme un état de complet bien-être physique, mental et social, qui ne consiste pas seulement en une absence de maladie ou d'infirmité. Comment cette notion s'applique-t-elle aux forêts ?

Une forêt en bonne santé n'est pas forcément un ensemble d'arbres tous individuellement sains

Bien qu'il n'y ait pas de définition simple et consensuelle, les écologues s'accordent généralement pour considérer qu'un écosystème « sain » est un écosystème capable de maintenir sa structure (organisation) et sa fonction (productivité) au cours du temps, tout en faisant face à différents stress (résilience). Cette notion est très convergente avec celle de durabilité. Ainsi, une gestion durable englobe la notion écologique de santé avec une vision plus anthropocentrique de fourniture de biens et services liés à la forêt (bois, protection contre l'érosion, espace de récréation, etc...).

Une forêt saine, selon cette définition élargie, n'est donc pas forcément une collection d'arbres sans pathogènes. Contrairement à la santé humaine (ou en parcs et jardins pour les arbres), la santé est ici considérée à l'échelle d'une population d'arbres et même de l'écosystème. La vie d'un peuplement forestier est marquée par de très forts taux de mortalité naturelle à certains stades, en particulier chez les jeunes semis où la probabilité de survie individuelle est très faible. Les agents de maladies (champignons parasites, insectes) font partie de l'écosystème forestier, sont des éléments de sa biodiversité, et contribuent à son fonctionnement. Des études récentes montrent même que la richesse en espèces parasites est plutôt un indicateur de bonne santé d'un écosystème. Dans les forêts naturelles, arbres et agents pathogènes ou herbivores ont co-évolué sur de longues périodes de temps et se sont ainsi mutuellement adaptés les uns aux autres, dans un système d'équilibre dynamique. Les arbres possèdent ainsi de nombreux mécanismes de défense et de résistance naturelle aux pathogènes.

Comment est suivie la santé des forêts en Europe et en France ?

Suite à la crise des « pluies acides » des années 1980, un programme européen de surveillance de la santé des forêts (ICP Forests) a été lancé dans le cadre de la Convention sur la Pollution Atmosphérique Transfrontalière de l'UNECE (Commission économique des Nations Unies pour l'Europe). Ce programme, regroupant 41 pays, a été financé par l'Union Européenne jusqu'en 2011. Depuis lors, chaque pays l'a repris à sa charge. La surveillance est basée sur le suivi de placettes forestières échantillonnées selon deux grilles : un premier niveau avec environ 6000 placettes (environ 500 en France, soit plus de 10000 arbres observés) correspond à un maillage systématique de 16 x 16 km sur toute l'Europe ; un deuxième niveau, de « suivi intensif » comprend environ 500 placettes (environ une centaine en France) représentatives de différents écosystèmes forestiers. Le suivi annuel du « réseau 16x16 » fournit un indicateur partiel de la santé des forêts, essentiellement basé sur le déficit foliaire moyen des arbres dominants (Figure 1), ainsi que des informations relatives à l'histoire sanitaire de chacun des 10 000 arbres observés (dommages biotiques et abiotiques subis). Les placettes de suivi intensif, gérées par l'ONF dans le cadre de RENECOFOR, fournissent un ensemble d'indicateurs plus complet, intégrant la croissance et la phénologie des arbres, des analyses foliaires, la composition floristique de la placette.

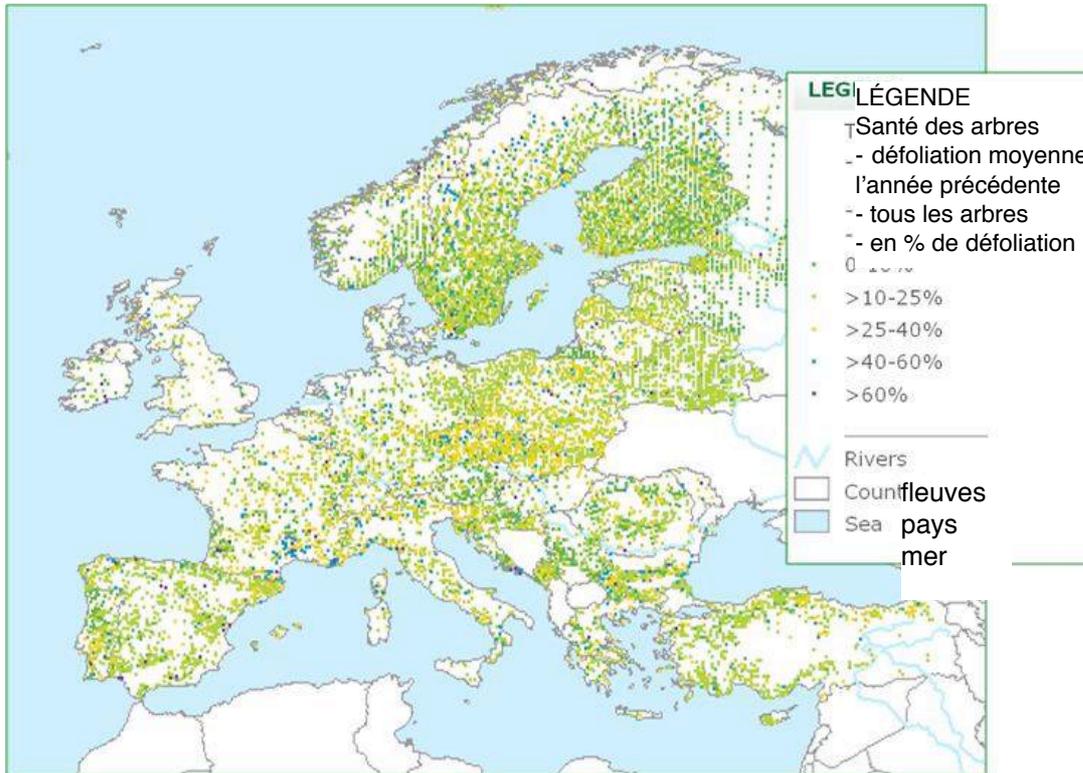


Figure 1. Réseau systématique de suivi de l'état de santé des forêts en Europe (ICP Forests, année 2011)

Au-delà de l'observation de ces réseaux de placettes, une mission générale de surveillance de la santé des forêts en France, mais aussi de diagnostic et de conseil, a été confiée au Département de la Santé des Forêts (DSF), créé en 1989 au sein du Ministère de l'Agriculture. Ce département est organisé en cinq pôles interrégionaux qui s'appuient sur un réseau de plus de 200 forestiers de terrain, appelés correspondants-observateurs. Ces correspondants-observateurs assurent le suivi des parcelles françaises du réseau ICP. Ils sont également les interlocuteurs des gestionnaires forestiers (publics ou privés) confrontés à des problèmes de maladies ou autres dommages, auprès de qui ils assurent un service de diagnostic (en relation avec les laboratoires de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (ANSES) et de l'Institut National de la Recherche agronomique (INRA), et de conseils. Chaque problème traité fait ainsi l'objet d'une fiche détaillée intégrée dans une base de données. Cette base contient aujourd'hui plus de 100000 fiches, qui sont une source d'informations très précieuses sur les facteurs affectant la santé des forêts, permettant par des analyses adéquates d'identifier par exemple des facteurs de risques ou des évolutions.

Quels sont les principaux agents de dommages en forêt ?

Les agents les plus sévères de perturbation voire de destruction des forêts sont des facteurs climatiques, en particuliers tempêtes et incendies (voir aussi fiches 5.02 et 5.04)). Ainsi les deux tempêtes de fin 1999 ont causé des dégâts (bois abattus ou cassés) évalués à 176 millions de m³, soit 7% du volume total de bois sur pied en France, et 4 fois la récolte annuelle de bois (chiffres de l'Inventaire Forestier National). La tempête de janvier 2009 a été encore plus sévère en Aquitaine avec 41 Mm³ abattus soit 23 % des volumes sur pied. Les incendies sont relativement bien maîtrisés en France, grâce à de gros efforts de surveillance, mais ils constituent des menaces importantes. Enfin, les sécheresses peuvent avoir des impacts importants, non seulement par mortalité immédiate, mais plus généralement par des effets à long terme d'affaiblissement des arbres. L'affaiblissement peut conduire à des phénomènes de « dépérissements », déclin progressifs conduisant à la mortalité, avec les effets conjugués de facteurs secondaires comme des champignons parasites ou des insectes (Figure 2).



Figure 2. Peuplement de chênes dépérissants en forêt de Vierzon, à la suite de la canicule de 2003

Champignons pathogènes et insectes peuvent d'autre part être des agents primaires de dommages (fig. 3). Ainsi, plus de 300 espèces différentes d'insectes à l'origine de dégâts (près de 35000 fiches) sont répertoriées dans la base du DSF de 1989 à 2006. Toutefois, la plus grande part des dégâts incombe à un petit nombre de ces espèces: 13 espèces, parmi lesquelles beaucoup d'insectes sous-corticaux (qui se développent sous l'écorce) des résineux (scolytes) et des chenilles défoliatrices sont à l'origine de 60% des mentions. De même, les 17000 fiches de mentions de maladies correspondent à 206 espèces de champignons pathogènes, dont 13 sont à l'origine de 60% des mentions, parmi lesquelles des agents de pourriture des racines et du bois, des pathogènes foliaires et des agents de chancres corticaux ,(sur écorce et donc affectant tronc et branches).

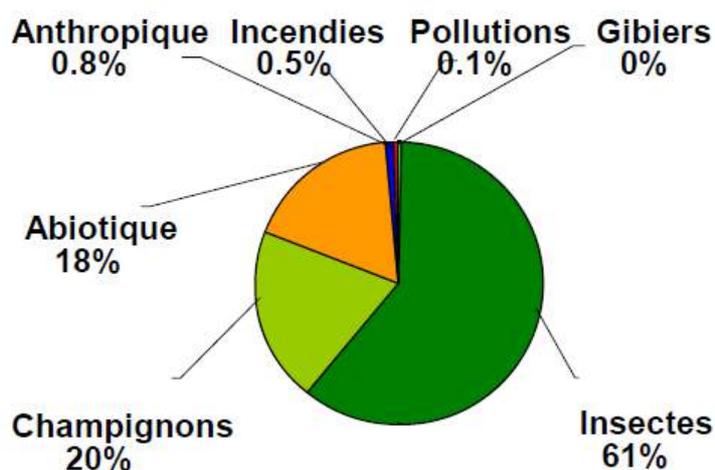


Figure 3. Principaux agents de dommages en forêt d'après la base de données du Département Santé des Forêts en % des mentions de dommages pour la période 1989-2009, (Piou & Nageleisen)

NB : les données générales concernant les incendies se trouvent dans la base de données Prométhée ; pour les tempêtes, les dommages sont évalués par l'Inventaire Forestier National.

Les forêts françaises sont-elles en bonne santé ?

En dehors des destructions causées par les tempêtes, les taux de mortalité d'arbres enregistrés par le DSF depuis sa création sont très faibles (autour de 0,3 % par an), à l'exception d'un pic à 1.3% de mortalité de résineux en 2003, lié à la pullulation des scolytes (insectes) après la canicule. Le taux de mortalité sur le réseau systématique (donc portant uniquement sur des arbres dominants d'un échantillon de placettes) est toutefois sous-évalué car, les forêts étant gérées, une partie des arbres dépérissants sont récoltés avant d'être morts.

Les données de l’Inventaire Forestier National montrent d’autre part une augmentation de la productivité des forêts françaises dans les dernières décennies (hors tempêtes), due à des facteurs qui tiennent à la fois à la gestion (reboisements, essences à croissance rapide) et à l’environnement (réchauffement climatique, augmentation du taux de CO₂, dépôts azotés). Toutefois, quelques situations locales sont préoccupantes (déperissements, épidémies) et l’état sanitaire de la forêt méditerranéenne semble s’être dégradé au cours des dernières décennies. Quelle sera la résilience des forêts aux nouvelles contraintes biotiques (invasions) et abiotiques (changements climatiques et atmosphériques) ? La surveillance de l’état sanitaire des forêts est plus que jamais nécessaire pour évaluer les tendances à moyen ou long terme et développer des mesures de gestion adaptées. Il est à noter que contrairement au contexte agricole, les traitements insecticides et fongicides, et de façon plus générale l’apport d’intrants, ne sont qu’exceptionnellement utilisés en forêt. Le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et en particulier la réponse aux agents pathogènes et ravageurs, ne repose donc que sur des processus biologiques. L’évolution de la santé des forêts (comment les maladies émergent-elles ? quelles sont les nouvelles menaces ?) et la gestion de la santé des forêts seront traitées dans les fiches 5.05 et 5.06.



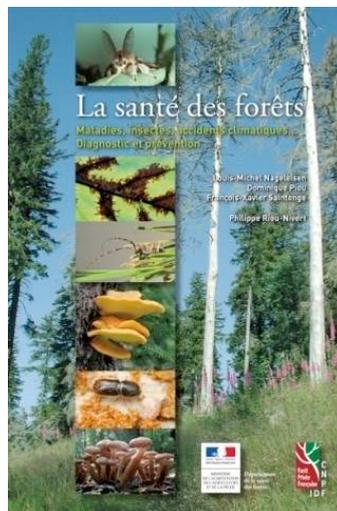
© INRA- Xavier Capdevielle



© INRA- Bastien Castagneyrol

Figure 4. Champignon pathogène des chênes (*Erisiphe alphitoides*, *Oïdium*), ci-contre en haut, et chenille de l’insecte phytophage (*Malacosoma neustria*, *Bombyx*), ci-contre en bas

Figure 5. Pour aller plus loin : « la santé des forêts » ; ouvrage réalisé par le DSF et l’Institut pour le Développement forestier (IDF)



Ce qu’il faut retenir

- La santé des forêts est une notion à concevoir à l’échelle de l’écosystème, englobant des caractéristiques de structure, fonction et résilience .
- Le fonctionnement des écosystèmes forestiers repose sur des processus biologiques sans utilisation de fongicides ou insecticides.
- La surveillance des forêts en France est assurée par le Département Santé des Forêts regroupant plus de 200 correspondants-observateurs.
- Avec les tempêtes, sécheresses et incendies, les pullulations d’insectes et les maladies causées par des champignons pathogènes sont une source importante de dommages.
- Hors tempêtes, Les forêts françaises présentent des taux de mortalité faibles sur arbres adultes, et la productivité est en augmentation sur les dernières années. Toutefois, leur résilience à de nouveaux stress est à surveiller.

Que peut-on lire dans les cernes des arbres ?

Qui n'a pas, enfant ou adulte, cherché à déterminer l'âge atteint par un arbre en dénombrant les cernes (ou anneaux concentriques) de croissance observés sur une souche ? Quelles connaissances, cette mémoire enregistrée au fil des décennies et même des siècles, peut-elle nous apporter pour comprendre les évolutions de l'arbre en relation avec son environnement biologique et physique, ou encore à prédire des tendances futures ?

Vous avez dit dendrochronologie ?

L'arbre, c'est le temps rendu visible a écrit Paul Valéry. Cette citation renvoie à une discipline scientifique : la **dendrochronologie** (de *dendron* l'arbre et *chronos* le temps en grec ancien). C'est la science de la lecture des cernes visibles sur la section d'un tronc et de l'analyse de l'évolution de leurs caractéristiques. Le comptage des cernes sur une souche permet généralement sous nos climats de donner un âge à l'arbre (fig. 1). Chaque cerne formé, correspond à de nouvelles couches de cellules qui, chaque année, se développent du printemps à l'automne, ou plus généralement lorsqu'il y a de l'eau dans le sol et que le climat est favorable. Le cerne a un double rôle : participer à la stabilité mécanique de l'arbre grandissant et assurer la circulation de la sève des racines aux feuilles.

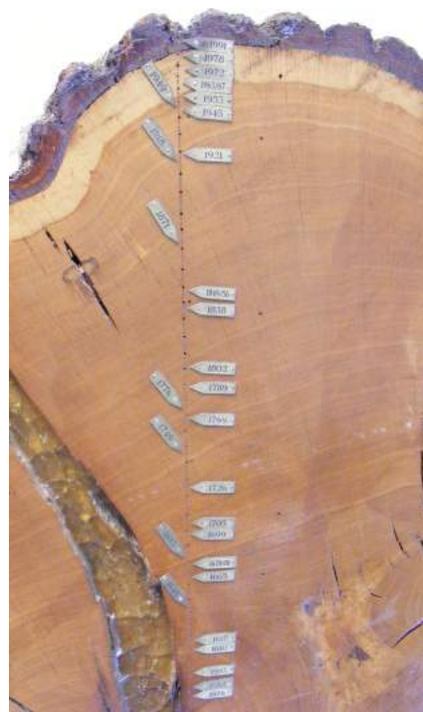


Figure 1. Cernes d'un chêne en forêt de Spessart (Allemagne) entre 1545 et 1991 (Source : https://commons.wikimedia.org/wiki/File:W%C3%BCrzburg_Weingut_Juliusspital_Spessarteiche_Jahresringe_von_1545_bis_1991.jpg?uselang=de)

Dans la plupart des cas, il est aisé de distinguer chaque cerne du précédent. Une observation plus fine montre que les cernes ne sont pas de même largeur. Pour un arbre, il y a des années fastes, avec de larges cernes, et d'autres moins (années de sécheresse par exemple), avec des cernes étroits. Dès le XVI^e s., Léonard de Vinci avait établi une relation entre la largeur des cernes et les variations climatiques, mais depuis plus d'un siècle, la dendrochronologie a fait de ces observations naturalistes une discipline



Figure 2. Extraction d'une carotte
<https://www.qwant.com/?q=increment%20borer&t=images&license=share&o=0:2ff0e8c4b7a907cd11b0b195bc0f5ac5>

irremplaçable pour l'étude des arbres et de leur environnement. Les espèces d'arbres ne produisent pas toutes des cernes de croissance annuels visibles. Celles qui poussent en milieu tropical où les variations climatiques saisonnières sont subtiles voire inexistantes – en sont rarement pourvues, leur croissance étant continue. Sous les climats tempérés et boréaux, en revanche, où la saisonnalité marquée impose des alternances de périodes de croissance et d'arrêts de croissance, les arbres accumulent année après année des cernes qui finiront par créer des séquences de plusieurs décennies, voire même de plusieurs siècles. L'examen de ces séquences de cernes ne nécessite pas l'abattage de l'arbre, mais seulement l'extraction d'une fine carotte de bois dans le tronc, à l'aide d'une tarière, sans préjudice pour sa santé (fig.2).

Mesurer, dater, expliquer...

Une fois les carottes de bois extraites, le travail du dendrochronologue se divise en trois étapes. La première consiste en la mesure précise de la largeur de chaque cerne. La seconde permet d'attribuer avec certitude une date à sa formation. La troisième concerne la recherche des causes des variations de ces largeurs. Certaines variations sont propres à un individu, comme celles liées à la disparition soudaine d'un voisin gênant, lors d'un orage, d'un coup de vent ou d'une coupe forestière, qui engendrera une augmentation de la taille des cernes jusqu'à ce que de nouvelles contraintes apparaissent. D'autres affectent la plupart des arbres d'un peuplement, d'un massif ou d'une région. C'est le cas, par exemple,

d'épisodes de gelée tardive ou de sécheresse dont l'intensité et l'ampleur géographique sont variables et qui entraînent une réduction plus ou moins forte de la croissance annuelle de tous les arbres dans la zone concernée, ou encore une attaque d'insectes ravageurs.

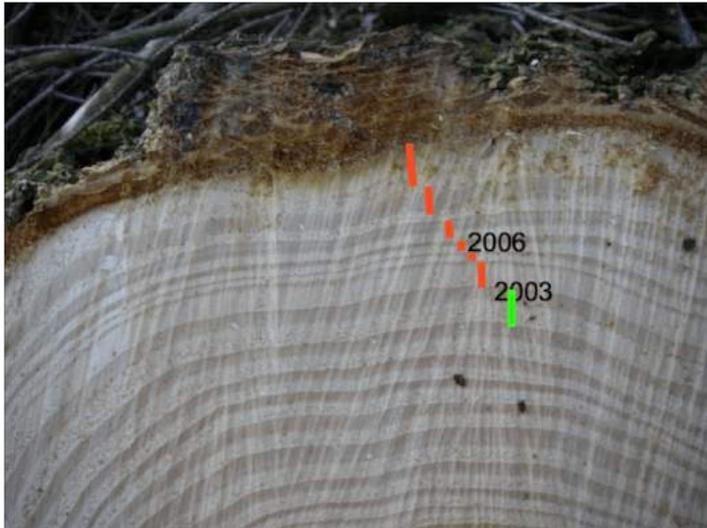


Figure 3. Exemple de réduction de croissance radiale observée sur une souche de douglas lors d'une succession de sécheresses de 2003 à 2006. La barre verte montre un cerne large avant cette période climatique difficile. Source : *The Conversation - 2016*

La dendrochronologie peut conduire à de surprenantes découvertes. Ainsi au début des années 1990, une équipe de l'INRA, a pu mettre en évidence une augmentation progressive de la croissance annuelle des arbres forestiers au cours de l'ère industrielle. Paradoxalement, cette découverte a été faite à l'occasion de recherches sur des dépérissements forestiers importants qui alertaient les gestionnaires et défiaient la communauté scientifique. Les variations de la croissance des arbres, mises en regard des données climatiques, ont permis de conclure que les facteurs déclencheurs des dépérissements étaient liés essentiellement à des événements de sécheresse exceptionnels et pas, comme on le suspectait, à la pollution de l'atmosphère. Au contraire, l'augmentation des températures, de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère ou des dépôts atmosphériques azotés issus de l'agriculture étaient, à cette époque, plutôt des facteurs stimulant la croissance des arbres.

Peut-on prédire les tendances futures et s'y préparer ?

Aujourd'hui, la réalité des changements globaux s'est précisée et les projections climatiques vers le futur également. Les **fortes sécheresses** des décennies passées constituaient des événements rares, induisant systématiquement des épisodes de dépérissement forestier. Elles devraient augmenter en fréquence et en intensité dans les décennies à venir avec des risques induits pour la santé et la productivité des forêts. La communauté scientifique est sollicitée par les gestionnaires forestiers qui doivent sans attendre anticiper la capacité des arbres à s'adapter (ou pas) à de nouvelles conditions environnementales et à choisir des options sylvicoles conduisant à une meilleure résilience. L'étude des impacts des changements climatiques sur le fonctionnement des arbres n'est cependant pas aisée car le recours à l'expérimentation reste très limité. D'une part, les arbres forestiers sont des organismes de très grande taille, difficiles à placer dans des conditions expérimentales contrôlées. D'autre part, l'évaluation de ces effets est à inscrire dans un temps long, car les impacts d'une perturbation, qu'elle soit due au climat ou à des insectes, peuvent avoir des retentissements très longtemps après l'aléa.

Extraire des carottes des arbres permet d'accéder rétrospectivement à toute l'histoire de leur vie.

S'offrent ainsi, en un temps record et à moindre coût, autant d'expérimentations « naturelles » permettant l'étude de la chronologie de croissance de nombreux individus, sur de très longues périodes. Cette approche nécessite cependant de composer avec d'autres difficultés. La principale est qu'en conditions naturelles, de très nombreux facteurs (sol, climat, peuplement forestier, âge des arbres, dépôts azotés, concentration en CO₂ atmosphérique, etc.) agissent conjointement sur les arbres, rendant les interprétations complexes. De nombreuses questions sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers sont aujourd'hui abordées par la dendrochronologie. La résilience des arbres, c'est-à-dire leur capacité à retrouver un fonctionnement normal après une période de fortes perturbations, est par exemple évaluée en ciblant dans la chronologie des cernes, les périodes de crise, et en étudiant l'évolution de la croissance des années qui suivent. Ainsi, l'étude du passé peut contribuer à éclairer l'avenir.

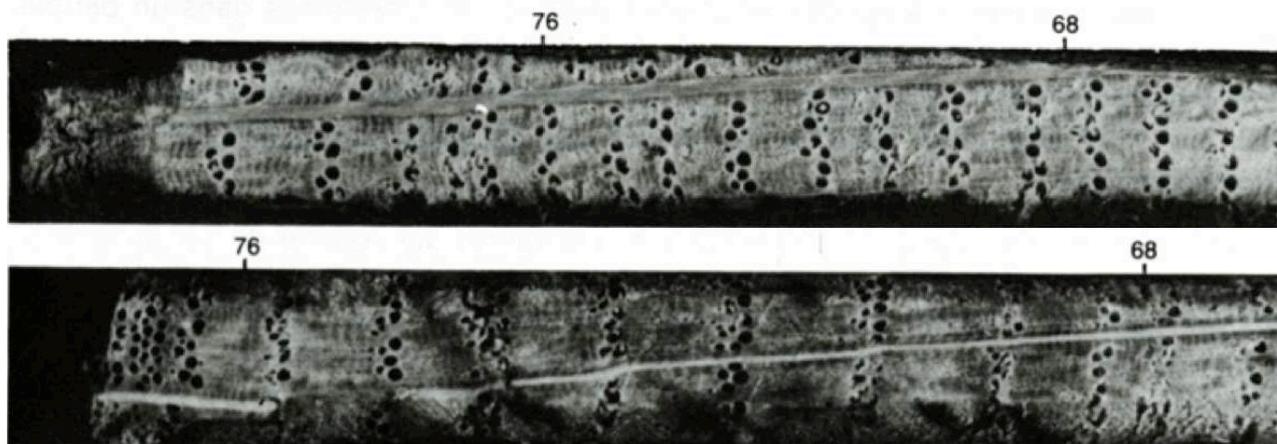


Figure 4. Carottes de bois de chênes pédonculés issus de la forêt de Tronçais dans l'Allier : en haut chêne résilient à la sécheresse de 1976, en bas chêne dépérissant à la suite de cette sécheresse. Ces études permettent d'identifier quelles sont les caractéristiques des arbres capables de surmonter un événement stressant, comme les sécheresses estivales de 1976 ou 2003, et quelles sont les conditions de sol ou de sylviculture qui peuvent affecter la réponse des arbres. (Source : *The Conversation* - 2016)

Les cernes, mémoire précieuse pour répondre à de nouvelles questions

Les cernes recèlent, en réalité, bien d'autres informations que la seule croissance des arbres. Leur radiographie aux rayons X, pratiquée depuis 50 ans, révèle des variations de densité du bois qui permettent une meilleure reconstitution des contraintes climatiques et des quantités de carbone fixées dans le bois par la croissance, données nécessaires pour mieux estimer le rôle des écosystèmes forestiers dans le cycle du carbone (fig.5).

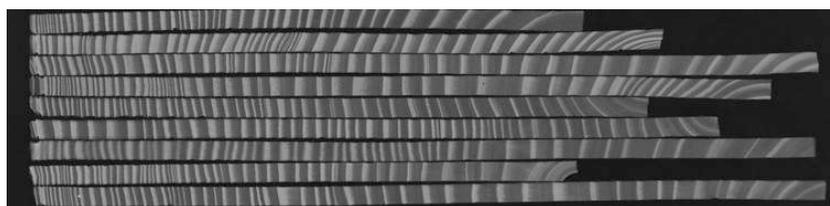


Figure 5. Radiographie de carottes de pin (Source : *The Conversation* - 2016)

L'analyse de la composition chimique des cernes peut également apporter de manière rétrospective des informations très pointues sur le fonctionnement physiologique des arbres. L'étude de la composition en isotopes stables du carbone du bois peut être, par exemple, reliée au fonctionnement foliaire des arbres. L'analyse isotopique des cernes a ainsi montré que, chez un grand nombre d'espèces, les arbres étaient devenus, au cours du siècle passé, plus efficaces dans l'utilisation de l'eau : pour une même quantité d'eau consommée, leur assimilation de carbone est aujourd'hui supérieure à ce qu'elle était au début de l'ère industrielle. Leur fonctionnement a été modifié vers une meilleure performance par unité de quantité d'eau utilisée. Cette découverte, comme beaucoup d'autres, aurait été quasiment impossible sans le recours à l'approche dendrochronologique pour dater, quantifier et comparer les changements de fonctionnement des arbres à court, moyen et long terme.

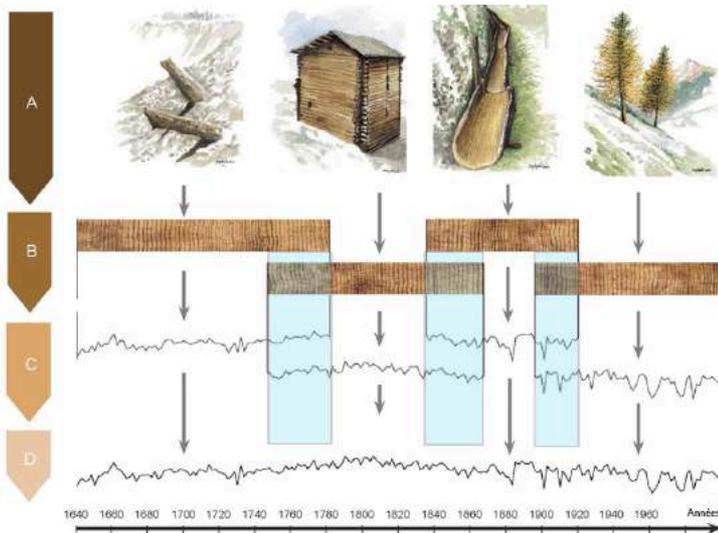


Figure 6. La dendrochronologie : une machine à remonter le temps grâce à l'interdatation (A) Recherche d'arbres vivants, de souches, ou de bois dans des lacs, des moraines glaciaires, des équipements (conduits d'eau), des bâtiments anciens. (B) Extraction de carottes de bois. (C) Mesure de largeurs de cernes et datation. (D) Établissement de la chronologie. En bleu : périodes de recouvrement de séquences fournies par des échantillons de plus en plus anciens. Source : <https://www.ethz.ch/content/specialinterest/usys/sites/forest-ecology/en/jahring-labor/kreuzdatierung.html>

Figure 7. La barge gallo-romaine d'Arles Extraite du Rhône après 2000 ans d'immersion, cette barge de 31 m de long, était surtout faite de bois de chêne (un peu de sapin, épicéa, pin, et frêne pour le mât). L'analyse dendrochronologique a montré que les arbres ont été abattus entre 47 et 49 de notre ère, laissant supposer la construction de la barge vers 50. Source : Musée de l'Arles antique

La dendrochronologie : un voyage dans le temps et dans l'espace où les arbres ont la parole

La dendrochronologie, est en quelque sorte une **machine à remonter le temps** (fig.6). Pour chaque essence et par région, on peut établir des chronologies qui permettent de remonter sur plusieurs siècles (fig.6) et même plusieurs millénaires (jusqu'à 8 000 ans pour *P. aristata* en Californie). Ces chronologies sont la source d'application très riches et très variées en :

- **archéologie** : on peut ainsi déterminer la période durant laquelle un arbre a vécu et préciser la date à laquelle il a été récolté, ou encore dater un bois immergé ou toute pièce bois (structure, oeuvre d'art...), contribuant ainsi à mieux connaître l'**histoire** de l'homme et de notre terre (fig.7).
- **climatologie** : comme indiqué plus haut, les caractéristiques des cernes dépendent étroitement du climat (température, pluviosité). Les chronologies établies permettent alors la reconstruction des climats sur de très longues périodes de temps.
- **écologie** : i) dynamique et pullulation des insectes défoliateurs ou xylophages ; ii) occurrence des feux de forêts et de leur fréquence à des périodes récentes et anciennes ; iii) effets de la pollution atmosphérique
- **géosciences** : i) datation de processus de surface impactant le paysage (glissements de terrain ou érosion), qui peuvent affecter la croissance des arbres ; ii) connaissance du régime hydrologique des rivières, du ruissellement de surface, du niveau des lacs (datation des inondations) ; iii) dynamique actuelle et passée des glaciers (arbres présents sur des moraines).

Pour en savoir plus
S. Ponton, N. Bréda, V. Badeau (2016) La dendrochronologie, l'art de lire dans les cernes des arbres - *The Conversation*

Ce qu'il faut retenir

- En climat tempéré, la croissance rythmique des arbres se traduit sur leur section par des anneaux annuels (cernes) visibles
- Ils peuvent être dénombrés, datés, mesurés et leurs caractères physico-chimiques précisés, c'est l'objet de la dendrochronologie
- Les caractéristiques de ces cernes dépendent de l'environnement biologique et physique des arbres, en particulier le climat
- L'étude des cernes permet d'approcher les mécanismes responsables des variations de croissance observés et d'en tirer des informations pour la gestion forestière
- La dendrochronologie a de nombreuses applications en archéologie, climatologie, écologie et géosciences

Les arbres sont-ils connectés par les réseaux de champignons mycorhiziens ?

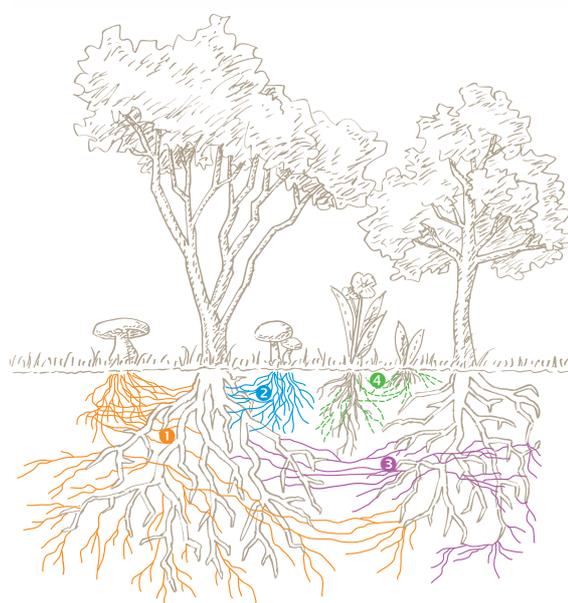
Les arbres sont associés à des champignons mycorhiziens : ceux-ci peuvent coloniser plusieurs plantes, éventuellement d'espèces différentes en raison de leur faible spécificité. En conséquence, des réseaux mycorhiziens relient les plantes. Ils semblent pouvoir échanger du carbone, mais aussi de l'eau et des sels minéraux entre les plantes, et c'est du reste un mécanisme utilisé par certaines plantes de sous-bois pour subvenir à leur besoin. Des travaux, pour l'instant en laboratoire, démontrent que des signaux d'alertes pourraient transiter dans ces réseaux.

Les mycorhizes des arbres forestiers

Dans les forêts tempérées et boréales non perturbées, les racines des grandes essences (par exemple Pins, Epicéa, Chênes, Hêtre) portent généralement des ectomycorhizes qui peuvent être formées par plusieurs centaines d'espèces de champignons basidiomycètes (par exemple Amanites et Bolets) et ascomycètes (par exemple, les Truffes). Morphologiquement, on distingue une racine courte ectomycorhizée d'une racine courte non mycorhizée par la présence du manteau externe formé d'**hyphes** fongiques (filaments microscopiques de 5 à 100 µm de diamètre qui constituent l'appareil végétatif du champignon) recouvrant la racine (Fig. 1) Les hyphes de ce manteau se développent d'une part vers l'intérieur de la racine, en s'insinuant entre les cellules du cortex racinaire, et d'autre part vers l'extérieur en formant un **mycélium** (appareil végétatif du champignon constitué d'hyphes interconnectés entre eux) qui explore le sol. Alors que la croissance des hyphes à l'intérieur de la racine est limitée à la partie périphérique de la racine (pas d'entrée dans les vaisseaux conducteurs des sèves), la croissance des hyphes externes peut



Figure 1. *Racine d'épicéa ectomycorhizée par le Laccaria amethyste (Laccaria amethystina)*



être extrêmement importante (jusqu'à 1000 m de mycélium/m de racine), augmentant ainsi considérablement le volume de sol prospecté. Ce mycélium peut ainsi mobiliser des éléments minéraux inaccessibles aux racines de l'arbre-hôte et les lui fournir, sous leur forme initiale ou après les avoir transformés. L'établissement d'associations symbiotiques mycorhiziennes apparaît comme une stratégie importante pour assurer la survie et la croissance des arbres.

Figure 2. *Réseaux mycorhiziens en forêt* (les filaments des champignons sont représentés par des couleurs différentes selon les espèces et seul un petit nombre d'espèces est dessiné pour des raisons de lisibilité). Les arbres (et quelques plantes herbacées comme des orchidées forestières) sont reliés par des champignons formant des ectomycorhizes comme (3) et (4), bien que certains champignons puissent être spécifiques (2). Les plantes herbacées et certains arbustes partagent des champignons différents (4), produisant des endomycorhizes, et forment un réseau indépendant qui n'est pas décrit dans le texte. Modifié de van der Heijden et al. (2015), *New Phytol.* 205 : 1406.

Ces hyphes externes peuvent également entrer en association avec les racines des plantes voisines. Pendant plus d'un siècle, l'étude de la symbiose mycorhizienne a construit l'idée d'une association entre *une* plante et *un* champignon uniquement. Des recherches conduites au laboratoire et sur le terrain, révèlent cependant que ces associations mutualistes établissent des interactions bien au-delà de deux partenaires. La symbiose mycorhizienne structure un véritable réseau de plantes et de champignons d'espèces différentes, reliés entre eux : jusqu'à plusieurs centaines d'espèces de champignons par arbre et une vingtaine d'arbres colonisés par un même champignon. Des plantes voisines, même d'espèces différentes, peuvent donc partager des champignons communs (Fig. 2). L'exploration des implications fonctionnelles de ces réseaux commence à peine.

Les réseaux mycorhiziens permettent des flux nutritifs entre plantes

Des expérimentations spécifiques ont permis de montrer que des flux nutritifs importants sont échangés entre plantes. Ils portent sur des composés carbonés (encadré 1) et sur d'autres ressources, notamment l'azote, le phosphore et l'eau (encadré 2).

Encadré 1. Flux nutritifs carbonés : quelques expériences

Dans les années 1990, le Professeur Suzanne Simard, a marqué de jeunes bouleaux et sapins de Douglas (dont 90% des racines étaient ectomycorhizées par les mêmes champignons), par l'apport de CO₂ enrichi en isotopes différents du carbone, respectivement ¹³C et ¹⁴C. Ces marquages révèlent que le bouleau et le sapin de Douglas, connectés par les réseaux mycorhiziens souterrains, reçoivent chacun du carbone l'un de l'autre, avec un flux net en faveur du sapin de Douglas. La quantité de carbone reçu par ce dernier équivaut à 10 à 25% de sa photosynthèse, avec un maximum pour les individus les plus à l'ombre ! Le réseau ectomycorhizien est donc bien impliqué dans les transferts entre bouleau et sapin de Douglas. Une expérience plus récente (Klein et al., 2016) réalisée dans une forêt du Jura suisse évalue que 4% des composés carbonés issus de la photosynthèse d'un arbre sont transportés dans les arbres voisins connectés au même réseau mycorhizien. Toutefois, dans ce cas, le flux net est vraisemblablement nul entre les arbres, qui donnent et reçoivent. Ces mesures instantanées du flux de carbone ne permettent néanmoins pas de calculer l'impact global sur la plante durant toute la saison de végétation, et sur son budget nutritionnel à long terme.

Encadré 2 Flux d'échanges entre plantes d'azote, de phosphore et d'eau

Le réseau mycorhizien permet l'échange d'autres ressources que les composés carbonés entre plantes, comme le démontrent des dispositifs simples où on cultive deux plantes mycorhizées dans un même sol, en séparant leurs racines par une membrane à maille variable. Si la maille est fine (20-40 micromètres), elle laisse passer les hyphes de champignons qui établissent un réseau entre les plantes. Si elle est très fine, seules l'eau et les substances solubles passent à travers la membrane. On injecte ensuite une ressource marquée (¹⁵N, ³³P) à l'une des plantes : si les composés marqués sont transportés à la plante voisine uniquement quand le champignon fait le lien, c'est que le transfert est assuré par le réseau mycélien, et non le sol. On a ainsi pu démontrer des flux d'azote, de phosphate, ou encore d'eau par le réseau mycorhizien (Motosugi et Terashima, 2008 ; He et al., 2005).

Le degré de dépendance nutritive au réseau mycorhizien diffère selon les espèces

Ces dernières années plusieurs expérimentations (Selosse et Roy, 2012 ; Hynson et al., 2013) ont démontré que plusieurs espèces d'orchidées et d'éricacées (la famille de la bruyère), bien que vertes, sont partiellement nourries par un réseau mycorhizien qui les relie aux arbres voisins ! Elles s'adaptent ainsi à l'ombre des forêts, et complètent leur alimentation photosynthétique en récupérant des composés carbonés des arbres voisins, grâce au réseau mycorhizien, car elles partagent les mêmes champignons. Cette nutrition mixte, où les molécules carbonées sont à la fois issues de photosynthèse et du réseau mycorhizien, est appelée mixotrophie. La démonstration provient d'une propriété naturelle qui fait l'affaire des scientifiques : les champignons cèdent des ressources carbonées naturellement enrichies en un isotope rare du carbone, le ¹³C, dont l'abondance dans la plante permet donc d'estimer la fraction de la biomasse venue du champignon. Cette fraction est variable, et augmente quand les plantes grandissent à l'ombre : elle peut atteindre jusqu'à 90% du carbone de la plante. Il existe, de façon similaire, un enrichissement en ¹⁵N.

Chez certaines orchidées mixotrophes de surcroît, de fantomatiques mutants blancs, ayant perdu toute chlorophylle (Fig. 3), survivent plusieurs années, entièrement nourris par leurs champignons mycorhiziens (Roy et al., 2013) ... Certes, ils produisent moins de graines, car les ressources de la photosynthèse leur font défaut, mais ils démontrent le rôle nutritif du réseau pour les espèces mixotrophes, chez qui la photosynthèse devient facultative. De plus, de tels mutants de plantes mixotrophes ont sans doute engendré les espèces sans chlorophylle : ces espèces forestières totalement non-chlorophylliennes, mais non parasites directes d'autres plantes, sont entièrement nourries par les champignons qui forment des réseaux mycorhiziens : on les dit mycohétérotrophes, comme la néottie nid-d'oiseau (*Neottia nidus-avis* ; Fig. 4), une orchidée, ou encore le monotrope (*Hypopitys monotropa*), une éricacée.



Figure 3. Chez les orchidées forestières mixotrophes, normalement vertes, des individus sans chlorophylle survivent parfois, nourris par le réseau mycorhizien. On voit ici deux pieds de Céphalanthère pâle (*Cephalanthera damasonium*), l'un vert à gauche (le type habituel de l'espèce) et l'autre dépourvu de chlorophylle à droite. Crédit photo P. Pernot.

Figure 4. Les plantes mycohétérotrophes forestières sont entièrement nourries par le réseau mycorhizien qui les relie aux arbres. A gauche, le Monotrope ou Sucepin (*Hypopitys monotropa*, une éricacée) ; à droite, la Néottie (*Neottia nidus-avis*, une orchidée). Crédit photo M.-A. Selosse.



Le réseau mycorhizien permet à ces plantes de vivre à l'ombre de nos forêts... Dans les sous-bois tropicaux, sous l'ombre dense des canopées épaisses, de telles espèces sans chlorophylle abondent, parmi lesquels des représentants sans chlorophylle des familles des gentianes par exemple. Elles sont nourries, grâce à des champignons partagés avec les racines des arbres de la canopée... Les arbres semblent avoir gagné la compétition pour la lumière, mais ils sont en fait rattrapés par de plus petites plantes qui, dans leur ombre, utilisent les réseaux mycorhiziens !

La transmission de signaux d'alerte

Terminons en mentionnant un effet inattendu entre plantes reliées par un réseau mycorhizien : elles peuvent même partager des signaux d'alertes (Barto et al., 2012) ... que n'échangent pas, en revanche, deux plantes n'ayant pas de champignons communs. Dans une plante infectée par un champignon pathogène, ou grignotée par un insecte herbivore, des réactions de défense se mettent en place qui limitent l'attaque. Dans certains cas, les plantes proches reliées par un réseau mycorhizien, quant à elles vierges de toute attaque, mettent en place des défenses similaires en un à deux jours après l'attaque de leur voisine ! On a pu parler « d'autoroutes de l'information » entre plantes, mais on ignore la nature des signaux, et la façon dont ils transitent dans les hyphes (ou à leur surface) ; de plus, les hyphes dans le sol constituent plutôt... un ensemble de chemins vicinaux, multiples et petits, même s'ils portent efficacement les informations.

S'agit-il d'une ou plusieurs molécule(s) qui circule(nt) ou diffuse(nt) dans ou à la surface des hyphes ? Des dépolarisations le long des hyphes ont même été proposées – mais on ne sait encore rien du mécanisme. Bien plus, ces transmissions de signaux ont été démontrés en pots, ou en mésocosmes (systèmes de blocs de sols élevés en pépinière ou en serre), et leur évaluation dans la nature reste à faire. De la nutrition, nous sommes arrivés à un aspect protecteur des réseaux mycorhiziens : mais il reste du chemin avant de comprendre l'importance exacte de ces rôles pour l'arbre.

Sur les causes évolutives de la coopération entre plantes

L'avantage pour une plante d'avertir ou de nourrir des voisines qui sont aussi ses concurrentes n'est pas évident. En effet, deux plantes voisines sont en compétition pour la lumière, ou les ressources du sol qu'elles partagent. Récemment, une certaine littérature de vulgarisation a un peu vite conclu à un principe d'entraide entre végétaux. Mais favoriser ses voisines, c'est partager une partie de ses ressources, donc risquer de produire moins de descendants. Une telle situation n'est donc pas sélectionnée (est sélectionnée ce qui augmente le nombre de descendants). Pour résoudre ce paradoxe, deux hypothèses sont avancées (Selosse et al., 2006).

Le premier mécanisme peut jouer entre plantes de mêmes espèces : c'est la sélection de parentèle. Ce mécanisme sélectif annule le risque d'aider une plante qui n'aiderait pas en retour : si cette plante est fortement apparentée (par exemple parce que les deux plantes sont issues du même pied mère voisin), les descendants de l'une seront de toute façon très proches de ceux de l'autre. Donc l'entraide aboutit presque aux mêmes descendants. Le paradoxe ci-dessus est contourné si l'entraide augmente le nombre global (la somme) des descendants des plantes en interaction. On pense que ce mécanisme pourrait exister entre un arbre-mère et ses descendants autour de lui, et expliquer un effet qui aide les plantules apparentées germant à l'ombre, en un effet dit de 'pouponnière'.

Cela n'explique pas les coopérations par réseau mycorhizien entre espèces différentes. Dans ce cas, on peut envisager que la coopération est contrainte, pour des raisons différentes. Dans les cas où une plante reçoit du carbone ou de l'azote du champignon en grande quantité (comme dans la mixotrophie), il se peut qu'elle soit simplement un parasite du champignon (et de là, indirectement, des autres plantes qui sont associées à celui-ci). Il est également envisageable que le champignon contrôle lui-même les flux de ressources dans le réseau mycorhizien. Dans ce dernier cas, on peut faire l'hypothèse que cette répartition entre plantes voisines a été sélectionnée car le champignon pratiquant de tels échanges « lisse » la compétition et est plus assuré d'avoir toujours une plante-ressource ; au contraire, un champignon qui laisserait une ou deux plantes gagner la compétition aura de moins nombreux partenaires et risquerait plus si l'un d'entre eux vient à mourir.

Les réseaux mycorhiziens montrent finalement que la plante n'est pas seule dans son milieu, et qu'une part plus ou moins grande de son fonctionnement et de son évolution dépend seulement de ses champignons mycorhiziens, mais aussi des autres plantes avec lesquelles ceux-ci interagissent, donc d'un réseau d'interactions.

Ce qu'il faut retenir

- Un arbre peut être associé à plusieurs champignons mycorhiziens, et vice versa : il en résulte des réseaux mycorhiziens reliant les arbres entre eux, et à certaines plantes de sous-bois.
- Des échanges de carbone ont lieu entre plantes par ce biais mais hormis quelques plantes de sous-bois, le bilan entre protagonistes reste mal connu.
- Des échanges de signaux d'alertes, démontrés au laboratoire, pourraient exister en forêt.
- Ces échanges seraient largement sélectionnés par l'évolution du champignon, qui en est le premier avantage.

Pour en savoir plus

Jean Garbaye (2013) La symbiose mycorhizienne. Quae, 280p.
 Marc-André Selosse (2017) Jamais seul : ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations. Actes Sud, 368 p.

Quelles fonctions du bois vivant dans l'arbre ?

Le bois est un terme de technologie qui désigne un matériau utilisé depuis l'aube de l'humanité. Le bois qui constitue une poutre ou une planche, a été débité dans le tronc coupé d'un arbre vivant. Avant d'être un matériau, le bois, est organisé au sein de l'arbre selon des structures complexes, et comporte des parties vivantes et des parties mortes. Quelles sont-elles et quels rôles fonctionnels ont-elles ?

Le bois vivant de l'arbre

Le bois, recouvert par l'écorce, est présent partout depuis les petites racines jusqu'aux derniers rameaux. On ne voit que lui dans un arbre défeuillé en hiver (fig.5 centre), c'est le compartiment ligneux de l'arbre. Il est décrit par les architectes (fiche 2.08) comme un ensemble d'axes ligneux emboîtés : tronc, branches, rameaux ...

La section transversale d'un axe ligneux, suffisamment âgé (fig.1), montre que le bois est constitué de deux zones concentriques : i) au cœur, le duramen (bois parfait du technologue), généralement plus foncé, qui ne comporte que des cellules mortes et ii) en périphérie, l'aubier, généralement plus clair, qui comporte encore des cellules vivantes. C'est le bois vivant de l'arbre qui constitue un manchon continu en périphérie du tronc et des branches. Par analogie avec le monde animal, on peut le considérer comme un organe concourant à la réalisation de plusieurs fonctions indispensables : i) construire l'arbre, ii) assurer sa tenue mécanique, iii) permettre la circulation de la sève et des informations depuis le chevelu racinaire jusqu'aux feuilles et iv) gérer des réserves d'eau et de nutriments.

Il est toujours constitué du même ensemble de cellules, interconnectées, dont la naissance, la vie et la mort sont programmées pour assurer les fonctions décrites : i) des cellules indifférenciées (analogues aux cellules souches animales) situées juste sous l'écorce (cambium) qui sont programmées pour se diviser; ii) des cellules de diamètre équivalent à leur longueur organisées en conduits pour la circulation des fluides (vaisseaux) après leur mort programmée qui est rapide (environ 2 semaines) ; iii) des cellules très allongées (rapport 100 entre longueur et diamètre) appelées fibres qui ont une fonction musculaire durant leur vie, puis une fonction de squelette après leur mort programmée qui est plus tardive (de 1 à 6 mois) ; iv) des petites cellules de diamètre équivalent à la longueur et contenant souvent des éléments comme de l'amidon (fig.2) ou des cristaux (les parenchymes), dont la mort programmée est très tardive (plusieurs années). Dans le cas des résineux il n'y a pas de vaisseaux et ce sont les cellules très allongées (trachéides similaires aux fibres) qui vont servir de conduits après leur mort cellulaire.

Compte tenu de la grande différence de durée de vie des cellules vivantes de l'aubier, il faut distinguer plusieurs zones successives, depuis l'extérieur: i) l'assise cambiale où 100% des cellules sont vivantes; ii) une zone musculaire où les fibres (ou les trachéides) et les parenchymes sont vivants ; iii) une zone conductrice où seules les cellules de parenchyme restent vivantes (fig.3).

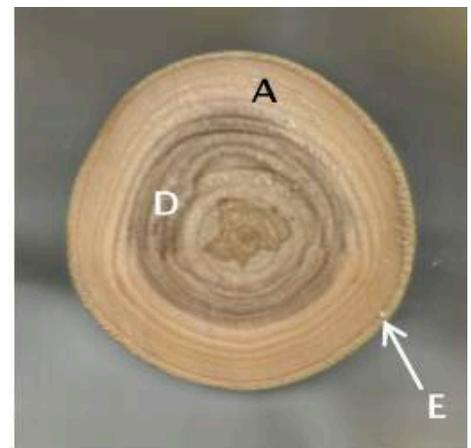


Figure 1. Section de tige de châtaignier : A : aubier - D : duramen - E : écorce

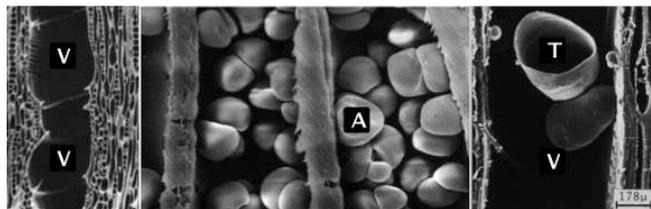


Figure 2. Coupes de vaisseaux et de parenchymes
à gauche: cellules de vaisseau (V) bordées de parenchymes,
au centre : grains d'amidon (A) dans les parenchymes,
à droite : fermeture d'un vaisseau par un thylle (T)

Photo B. Chanson

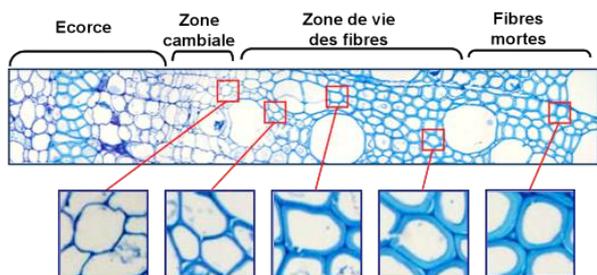


Figure 3. Détail de la zone de bois vivant sous l'écorce.

En bas, de gauche à droite : fibre en fin d'expansion ; paroi primaire en place ; début de dépôt de paroi secondaire ; fin de dépôt de paroi secondaire ; fibre morte.

Photo B. Clair

L'assise cambiale : bâtisseur de la structure

La construction du compartiment ligneux de l'arbre relève d'un processus de fabrication additive, analogue à l'action d'une imprimante 3D qui ajoute de la matière en permanence selon un double processus : i) l'ajout d'axes ligneux et leur allongement par l'extrémité (croissance primaire), qui est réalisé par les bourgeons, ii) l'épaississement de ces axes par la périphérie (croissance secondaire) qui est réalisé par le cambium. On appelle croissance ce processus de fabrication. C'est l'addition de deux activités cellulaires successives : la *division cellulaire* qui ajoute de nouvelles cellules et la *différenciation* en fibres (ou trachéides), cellules de vaisseau et cellules de parenchyme, qui s'accompagne d'une forte expansion cellulaire.

La fin de l'activité cambiale signe la naissance des cellules du bois vivant et définit la nouvelle géométrie (longueur et diamètre) du compartiment ligneux. Le processus de fabrication additive est régulé à la fois par le génome et par les conditions de vie de l'arbre au moment de l'addition : nombre de divisions, rapport entre croissance primaire et croissance secondaire, pourcentage et dimension des cellules. Cela se traduit par des paramètres géométriques déterminants, i) en mécanique des structures : élancement (rapport longueur sur diamètre) et inertie (proportionnelle à la puissance 4 du diamètre) des poutres et ii) en hydraulique de conduction de la sève (nombre et diamètre des conduits).

Les fibres : muscles puis squelette de l'arbre

A la fin du processus de croissance, les fibres (ou les trachéides) vivantes ont une paroi primaire comme toute cellule végétale. Pendant leur vie, qui peut durer de 1 à 6 mois, une seconde paroi va se déposer contre la paroi primaire. L'épaisseur de cette paroi secondaire dépend de la durée de vie de la fibre. Globalement, cette paroi secondaire est un composite à fibres orientées constitué de nanofibres cristallines de cellulose enrobées par une matrice de lignine et d'hémicelluloses (voir fiches 7-08, 7-11 et 7-14). Ce dépôt et sa maturation (polymérisation) vont permettre à la fibre vivante de générer des forces, au même titre que des fibres musculaires animales. Lors de la mort cellulaire programmée des fibres, leur adhésion au squelette, que constituent les fibres déjà mortes, maintient l'état de tension (ou de compression) atteint par la fibre en fin de vie. Ce mécanisme très lent comparé aux muscles animaux permet de générer des forces très importantes jusqu'à plus de 5kN (500 Kg_{force}) pour une section de bois vivant de 1 cm².

Chaque fibre a la capacité d'ajuster la force «musculaire» qu'elle va exercer par 3 mécanismes principaux : i) la durée de déposition de la paroi secondaire qui se traduit par une épaisseur de plus en plus grande des couches mécaniquement actives ; ii) l'organisation des nanofibres de cellulose : pourcentage de cellulose cristalline, agrégation et orientation par rapport à l'axe de la fibre (angle des microfibrilles) ; iii) la composition chimique des polymères structurels que sont la lignine et les hémicelluloses.

2.13

Il est usuel de séparer les « super muscles » qui créent des efforts nettement en dehors des valeurs courantes, soit des forces de compression (bois de compression) soit des forces de traction extrêmes (bois de tension) et les « muscles normaux » (bois normal) qui créent des forces de traction plus modérées. Les « super muscles » sont utilisés dans les situations nécessitant des forces extrêmes (branches quasi horizontales ou restauration de la verticalité pour un arbre incliné accidentellement). Le bois normal a une composition chimique proche de la médiane pour l'espèce mais peut avoir des variations importantes de densité et d'angle des microfibrilles (de 5° à 40°) environ. Le bois de compression a une composition chimique très décalée par rapport aux bois normaux (plus de lignine notamment) et un angle des microfibrilles toujours très élevé (30 à 50°). Le bois de tension a une organisation de la cellulose et une composition chimique très décalée par rapport aux bois normaux (moins de lignine notamment) et un angle des microfibrilles toujours très faible (fig. 4).

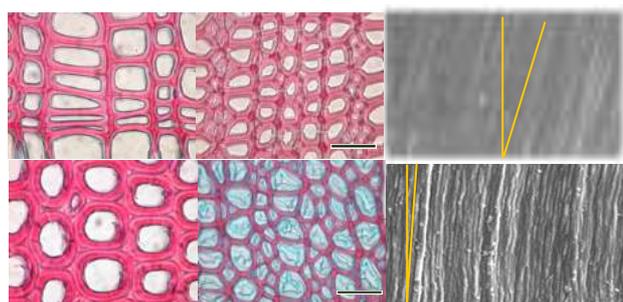


Figure 4. Coupes microscopiques de bois -
à gauche : pin maritime - haut : bois normal ; bas : bois de compression
au centre : wapa (arbre de Guyane) - haut: bois normal ; bas : bois de tension
à droite : microfibrilles de wapa - haut : bois normal ; bas: bois de tension
La cellulose se colore de bleu et la lignine de rouge.
L'inclinaison des nanofibres de cellulose est l'angle des microfibrilles
Photo J. Ruelle

Quel est l'intérêt pour le bois vivant de créer des forces dans l'arbre ?

Un premier enjeu est d'augmenter la résistance des poutres que sont les axes ligneux. En cas de flexion due au vent, un côté de la poutre doit résister à la traction, l'autre à la compression. Le bois est deux fois plus résistant en traction qu'en compression dans la direction de l'axe. Il est donc intéressant d'utiliser une précontrainte en traction sur tout le pourtour de l'arbre, comme on utilise une précontrainte en compression dans le béton armé (il résiste beaucoup moins bien en traction). C'est ce que l'on mesure sur des troncs d'arbres droits bien équilibrés. Le risque étant plus grand pour les arbres élancés, on constate que la force de traction créée y est plus grande que chez les arbres trapus (fig.5)

Le deuxième enjeu est le contrôle de la posture : i) comment pousser droit et vertical dans le champ de la pesanteur et ii) comment éviter qu'une branche horizontale ne s'affaisse de plus en plus pendant sa croissance. Dans le monde animal, ce contrôle de posture se fait par le jeu de muscles antagonistes, les uns sont tendus quand les autres sont relâchés.

Le même mécanisme est utilisé en modulant les forces créées de part et d'autre d'un axe ligneux pour restaurer la verticalité ou maintenir une croissance inclinée. En créant des forces dissymétriques entre la face supérieure et la face inférieure d'une tige ou d'une branche inclinée, le bois vivant génère un moment fléchissant qui peut s'opposer à l'affaissement inévitable de l'axe ligneux ou modifier progressivement l'inclinaison pour le redresser (par exemple après un accident qui a incliné le tronc, fig. 5). Cela a été parfaitement démontré du point de vue théorique et expérimental sur des arbres vivants.



Figure 5. Forces de traction dans l'arbre -
à gauche : arbre élancé,
au centre : arbre trapu,
à droite : arbre en redressement.
La longueur de la double flèche indique la force de traction

Les parenchymes acteurs de la circulation des fluides, des nutriments et des informations dans l'arbre

La mort cellulaire des cellules de fibre, trachéide et vaisseau leur permet de jouer un rôle passif de squelette (résistance aux efforts extérieurs) et de conduits (montée de la sève). Mais elles restent connectées au reste de l'arbre par les cellules de parenchymes constituant un réseau axial et radial.

L'activité de conduction de la sève se fait en miroir, de part et d'autre du cambium, entre le xylème vivant (bois vivant) pour la sève montante et le phloème vivant (qui est une partie de l'écorce vivante) pour la sève descendante. Les cellules de parenchyme rassemblées dans les rayons médullaires qui traversent la zone cambiale, assurent la régulation entre les deux flux. Les cellules de parenchyme vont aussi assurer une fonction de stockage de nutriments (amidon ...), de cristaux (silice, oxalate de calcium), de résines ou d'huiles essentielles mobilisables très rapidement.

Enfin, le réseau des parenchymes associé au réseau hydraulique et au cambium est mobilisé pour la transmission des informations entre compartiments de l'arbre par différents vecteurs comme les signaux électriques, mécaniques ou chimiques. La mort programmée des cellules de parenchyme, s'appelle la duraminisation et s'accompagne à la fois de blocages des conduits et de synthèse d'un cocktail de molécules bioactives (une centaine de molécules appelées extractibles, signature de l'espèce) qui vont imprégner le bois de cœur qui est mort.

Qui s'occupe de la santé du bois ?

On aime bien comparer la sève et le sang, mais il n'y a pas de globules blancs dans le bois vivant. Ce sont les parenchymes qui sont les médecins du bois et leur outil c'est la chimie. En cas de pépin, les cellules de parenchyme voisines de la zone d'attaque par un micro-organisme ou un insecte, vont synthétiser et diffuser un cocktail de petites molécules bioactives (comme lors de la duraminisation) et bloquer les vaisseaux encore actifs dans une zone bien définie. Cela se fait par la mort programmée de ces cellules de parenchyme, créant une zone nécrosée autour de l'attaque.

Pour en savoir plus

Alméras T. & Fournier M. (2009) Biomechanical design and long-term stability of trees: Morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *Journal of Theoretical Biology* 256 : 370–381

Cuny H. (2013) Dynamique intra-annuelle de la formation du bois de trois espèces de conifères (Sapin pectiné, Epicéa commun, Pin sylvestre) dans les Vosges. Thèse de doctorat, Sciences forestières et sciences du bois, Université de Lorraine

Bruno Moulia B. & Fournier M. (2009) The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and systems biology view. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 60: 461–486

Trouy M.C. (2015) Anatomie du bois – Formation, fonctions et identification, Éditions QUAE, 151 pages.

Ce qu'il faut retenir

- Le bois matériau est extrait des parties ligneuses des arbres : tronc, branches et racines. Il est mort, mais dans l'arbre vivant il y a aussi du bois vivant
- Le bois vivant comprend des cellules «souches», des conduits pour la sève, des fibres et des parenchymes
- Par l'activité des cellules souches, le bois construit la structure arborée comme une imprimante 3D.
- Les fibres vivantes produisent des forces de régulation de la posture des arbres au même titre que des fibres musculaires.
- Les vaisseaux qui conduisent la sève sont des cellules mortes mais les parenchymes du bois régulent la conduction de la sève.
- Les parenchymes protègent le bois par la chimie.
- Le bois vivant s'adapte aux conditions environnementales qui existent lors de sa vie, entre naissance et mort programmée.
- Le bois matériau conserve la trace de toutes les réponses locales du bois vivant à ses fonctions dans l'arbre.