

Les forêts face aux sécheresses et canicules : causes de dépérissements, facteurs aggravants et différences de sensibilité entre les espèces

Yann Vitasse¹ *, Thomas Wohlgemuth¹, Andreas Rigling^{1,2}

1. Forest Dynamics, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), 8903, Birmensdorf, Switzerland

2. Institute of Terrestrial Ecosystems (ITES), ETH Zurich, 8092, Zurich, Switzerland

* Auteur correspondant : yann.vitasse@wsl.ch

ORCID : <https://orcid.org/0000-0002-7454-505X>

Les forêts face aux sécheresses et canicules : causes de dépérissements, facteurs aggravants et différences de sensibilité entre les espèces

Des sécheresses impactant fortement les forêts se sont déjà produites dans le passé en Europe (1911, à la fin des années 1940, 1976). Les plus récentes des étés 2003, 2018 et 2022, ont été marquées également par des vagues de chaleur sans précédent. L'augmentation prévue des épisodes de sécheresses extrêmes et des canicules constitue un défi majeur pour les forestiers œuvrant pour une gestion durable permettant de fournir des services de qualité. Cet article apporte des explications sur les effets combinés des fortes chaleurs et sécheresses sur la santé des arbres en liaison avec les changements phénologiques des plantes et des insectes. Enfin, les comportements différentiels de la réponse à des sécheresses des principales espèces européennes observés par approche dendrochronologique apporte des informations sur les espèces à privilégier dans le futur.

Forests in the face of droughts and heatwaves: causes of decline, contributing factors and differences in species sensitivity

Droughts with strong impacts on forests have occurred in Europe in the past (in 1911, at the end of 1940's, in 1976). The most recent droughts during the summers of 2003, 2018 and 2022 have also been marked by unprecedented heatwaves. The predicted increase of extreme drought events and heatwaves is a major challenge for foresters who aim at sustainable management to provide high-quality services. The present article provides explanations about the combined effects of heatwaves and droughts on tree health, in link with phenological changes among plants and insects. Finally, the differential drought responses of the main European species observed through a dendrochronological approach bring information on the species to be favoured in the future.

Messages clés :

- L'augmentation attendue de la fréquence et de l'intensité des sécheresses et chaleurs extrêmes va modifier l'état sanitaire des forêts.
- Le développement de ravageurs forestiers pourrait être plus rapide avec le réchauffement fragilisant davantage nos forêts.
- Une modification de la sylviculture pourrait grandement aider à la préservation de forêts en bonne santé.

Mots clés : sécheresse, cavitation, phénologie, ravageurs, dépérissement

Highlights:

- The unexpected increase of the frequency and intensity of droughts and heatwaves is going to modify the sanitary state of forests.
- Tree pests could develop more rapidly because forests are weakened by warming.
- Modifying silvicultural practices could greatly help to preserve healthy forests.

Keywords: drought, cavitation, phenology, pests, decline

Citation de l'article : Vitasse, Y., Wohlgemuth, T., & Rigling, A. (2023). Les forêts face aux sécheresses et canicules : causes de dépérissements, facteurs aggravants et différences de sensibilité entre les espèces. *Revue forestière française*, 74(2) « Ateliers ReGeFor 2020. Forêts en crise : relevons le défi ! », 121-132. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7586>



Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

En France et plus généralement en Europe centrale et occidentale, des sécheresses extrêmes se sont produites dans le passé causant parfois des impacts considérables sur les forêts. Les archives des triages forestiers et les rapports environnementaux des autorités locales témoignent de ces dégâts passés et rapportent ainsi des dépérissements régionaux de certaines espèces à la suite de sécheresses importantes. Citons par exemple les dépérissements d'Épicéas (*Picea abies* L. H. Karst) observés en Suisse suite à la sécheresse de la fin de l'été 1911 (photo 1, ci-dessous), ceux des Chênes pédonculés (*Quercus robur* L.) dans le Centre et le Nord de la France suite aux grandes sécheresses de l'été 1921 (juillet à septembre) et de l'automne 1975 à l'été 1976 (Delatour, 1983 ; Rathgeb *et al.*, 2020), ou encore ceux du Sapin pectiné (*Abies alba*) des Vosges et en Suisse après les années extrêmement sèches et chaudes de la fin des années 1940, en particulier 1947 et 1949 (Bonneau, 1987 ; Maksymov, 1950). Depuis le milieu du XIX^e siècle, avec l'acquisition de données météorologiques fiables, les indicateurs météorologiques de sécheresse ainsi que les indicateurs de croissance des forêts, obtenus par l'analyse des cernes des arbres, nous indiquent les années suivantes comme ayant été particulièrement dommageables pour les forêts au Sud de l'Allemagne : 1842, 1865, 1893, 1921, 1949, 1964, 2003, 2015 et 2018 (Erfurt *et al.*, 2020). Les années 1947 et 1976 ont aussi été extrêmement chaudes et sèches et ont causé un brunissement précoce des hêtres dans l'Est de la France, en Suisse et en Allemagne (Rathgeb *et al.*, 2020). L'impact des sécheresses sur les forêts est d'autant plus marqué lorsque les sécheresses se produisent pendant plusieurs années consécutives. Les périodes 1919-1923, 1944-1948,



Photo 1 | Dépérissements de jeunes épicéas liés à la sécheresse de 1911 dans une plantation à Hägendorf (canton de Soleure, Suisse)
Photo : © Franz Fankhauser (Rathgeb *et al.*, 2020)

1989-1993 et plus récemment 2014-2019 sont parmi les périodes les plus sèches jamais enregistrées en Europe occidentale et centrale (Moravec *et al.*, 2021).

Depuis le milieu des années 1980, nous assistons à une accélération du réchauffement climatique partout en Europe et une augmentation du dépérissement de certaines essences au niveau régional, tendance qui se retrouve également au niveau mondial (Allen *et al.*, 2015). La mortalité du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) dans les vallées internes des Alpes en est un bon exemple : dans le canton du Valais en Suisse, les peuplements de Pin sylvestre n'ont cessé de régresser depuis la fin des années 1990 et cette régression est clairement corrélée à la teneur en eau du sol avec des pics de mortalité observés après chaque sécheresse importante (Rigling *et al.*, 2013 ; Rigling *et al.*, 2018). Les sécheresses et canicules estivales plus récentes de 2003, 2018 et 2022 ont causé des dépérissements importants et ont largement affaibli un grand nombre d'arbres en Europe centrale et occidentale (Bréda *et al.*, 2004 ; Schuldt *et al.*, 2020 ; Wohlgemuth *et al.*, 2020). Ces sécheresses extrêmes combinées à des vagues de chaleur nous donnent un avant-goût de ce que les modèles prédisent à des intervalles de temps beaucoup plus rapprochés pour les prochaines décennies. Le réchauffement climatique se produit en effet à une vitesse extrêmement rapide : de 1,9 à 8,5 degrés supplémentaires sont prévus d'ici la fin du siècle en comparaison à la période 1850-1900 sur l'ensemble de la planète selon les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre pris en compte (IPCC, 2021). Les températures caniculaires des étés 2018 et 2022, jugées aujourd'hui comme extrêmes, devraient être situées dans la norme d'ici la fin du siècle selon un scénario modéré d'émission de gaz à effet de serre (Imfeld *et al.*, 2022). Afin de se maintenir dans un climat équivalent au climat de leur aire d'origine, les populations d'arbres devraient se déplacer de plusieurs centaines de kilomètres vers des latitudes plus fraîches ou de plusieurs centaines de mètres en altitude dans les régions montagneuses (Badeau *et al.*, 2007). Cependant, même si les populations d'arbres sont effectivement en train de migrer vers des climats plus frais, leur vitesse de migration demeure bien plus lente que la vitesse actuelle du réchauffement climatique pour conserver leur climat d'origine (Vitasse *et al.*, 2021).

La question se pose donc de savoir si, dans ces circonstances, les effets d'une sécheresse estivale sur les forêts et les populations d'arbres sont plus importants qu'à l'époque précédant la hausse marquée des températures. En effet, une augmentation des températures entraîne inévitablement une augmentation de l'évapotranspiration (évaporation du sol et transpiration de la végétation), qui accroît l'effet de la sécheresse (Arend *et al.*, 2016 ; Bréda *et al.*, 2006). Une étude récente montre que ce ne sont pas seulement les faibles précipitations qui distinguent la période 2014-2018 au niveau climatique en Europe,

mais surtout la teneur en eau du sol très faible en raison de l'évapotranspiration accrue liée aux températures plus élevées qu'auparavant. La période 2014-2018 a ainsi été évaluée comme étant la période avec la teneur en eau du sol la plus faible sur une grande surface de l'Europe au cours des 253 dernières années, c'est-à-dire depuis que les données climatiques sont suffisamment fiables pour les analyses (Moravec *et al.*, 2021). En raison de l'augmentation des températures et des événements extrêmes, les effets de la sécheresse sur les forêts devraient s'intensifier dans le futur, en particulier au niveau des marges chaudes et sèches de répartition des espèces, mais aussi, compte tenu de la vitesse du réchauffement climatique, dans des régions de plaine qui n'avaient jusqu'alors pas montré de signes de dépérissements liés aux sécheresses (Allgaier Leuch *et al.*, 2017 ; Scherler *et al.*, 2016).

De nombreux facteurs biotiques jouent également un rôle dans la résistance (définie comme la capacité d'un individu à survivre et maintenir son fonctionnement face à un épisode de sécheresse) et la résilience (c'est-à-dire la capacité à revenir à un état de santé et taux de développement antérieur à la sécheresse) des forêts à la sécheresse. Par exemple, la densité du peuplement et la composition en espèces du peuplement ont une grande influence sur les réserves en eau disponibles du sol. De même, les insectes et pathogènes attaquent plus facilement les arbres affaiblis par les sécheresses, ayant moins de ressources disponibles pour synthétiser des molécules de défenses. À terme, ces dommages dits "secondaires" peuvent considérablement affecter la vitalité des arbres et entraîner une spirale de dépérissement allant jusqu'à la mort de l'arbre (Manion, 1981). Pour comprendre l'impact des sécheresses sur la vitalité des arbres, il ne faut donc pas seulement tenir compte des facteurs climatiques mais aussi des facteurs biotiques et bien sûr des caractéristiques propres à chaque station (topographie, sol, microclimat, gestion forestière, etc.).

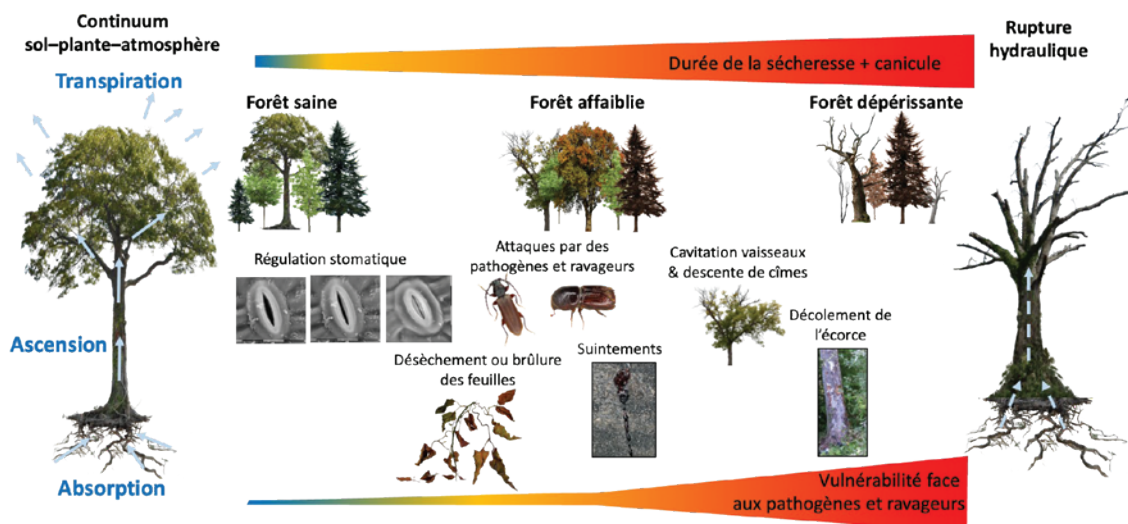
Cet article vise à comprendre quels sont les effets des sécheresses sur la physiologie et la santé des arbres et quels sont les facteurs qui aggravent l'impact des sécheresses. À quel moment de l'année les sécheresses ont-elles le plus d'impact sur les arbres ? Pourquoi les changements phénologiques des arbres mais aussi des insectes ravageurs en lien avec le réchauffement climatique accentuent les effets d'une sécheresse ? Enfin, nous discuterons de la résilience et résistance des différentes essences forestières face aux sécheresses dans l'objectif d'aider les praticiens dans le choix des espèces à favoriser lors du renouvellement d'un peuplement. Nous n'aborderons cependant pas les questions concernant l'amélioration de la résistance et de la résilience des forêts actuelles *via* des techniques de gestion forestière puisque cela fait l'objet d'un autre article inclus dans ce numéro thématique (voir Cordonnier et Rigling, p. 255).

CAUSES PHYSIOLOGIQUES DE LA MORTALITÉ DES ARBRES DUE AUX SÉCHERESSES/ CANICULES

La mortalité des arbres induite par la sécheresse ou les canicules peut être liée à trois réponses physiologiques de l'arbre qui sont étroitement liées et qui peuvent également prédisposer les arbres à des maladies ou attaques ultérieures de ravageurs et de pathogènes (McDowell *et al.*, 2008).

Un continuum hydraulique entre les feuilles et les racines via les vaisseaux conducteurs assure le transport de la sève brute jusqu'aux feuilles (Granier, 1985) (figure 1, p. 124). La première cause physiologique de mortalité est liée à une rupture de l'intégrité hydraulique de l'arbre due à la déshydratation de ses tissus et à la perte partielle ou complète de la fonctionnalité des vaisseaux conducteurs en raison de l'apparition de bulles d'air, phénomène appelé cavitation (Cochard & Granier, 1999). Ce processus a lieu uniquement lors de sécheresses et vagues de chaleur exceptionnelles. Pour éviter ce phénomène, les stomates, pores situés sous la surface des feuilles, permettent de réguler la transpiration et le flux de sève en fonction des conditions climatiques. Au fur et à mesure que la sécheresse de l'air augmente, l'arbre va réduire sa transpiration en fermant progressivement ses stomates. De même, lors d'une forte sécheresse du sol, la tension hydraulique augmente dans le xylème et les stomates se ferment. Ce processus de régulation stomatique est très courant et a lieu chaque fois que la sécheresse de l'air ou du sol dépasse un certain seuil (qui varie selon les espèces) afin de ne pas entraîner une tension trop forte dans les vaisseaux conducteurs de sève qui pourraient alors s'emboliser. Si la période de fermeture stomatique n'est pas trop longue, ce phénomène est sans dommage pour l'arbre car il est totalement réversible lorsque les conditions climatiques et édaphiques redeviennent favorables. Cependant, si la sécheresse perdure, l'arbre continue de se dessécher par perte d'eau à travers la cuticule des feuilles, *via* des stomates incomplètement fermés ou à travers d'autres tissus comme l'écorce (Cochard *et al.*, 2021 ; Walthert *et al.*, 2021). Lorsque cette perte d'eau résiduelle n'est pas remplacée par un apport d'eau du sol, cela provoque une déshydratation critique des tissus vivants, en commençant par les feuilles qui se mettent à se dessécher, brunir et/ou tomber (figure 1, p. 124). Ce phénomène est accentué en cas de fortes chaleurs car les feuilles ne peuvent plus transpirer et donc se refroidir. À ce stade, l'arbre est fortement affaibli, la photosynthèse est très limitée car la fermeture des stomates réduit l'absorption du CO₂, et l'énergie du rayonnement solaire absorbée par les chloroplastes est plus difficilement dissipée, pouvant créer des dommages irréversibles au niveau des photosystèmes des chloroplastes. L'arbre devient par conséquent

Figure 1 | Schéma récapitulatif des conséquences d'une sécheresse sur la vitalité des forêts ainsi que les différents mécanismes physiologiques mis en œuvre par l'arbre pour limiter la perte d'eau
D'après Cochard *et al.* (2021) et Gambetta *et al.* (2020)



plus vulnérable aux insectes ravageurs et pathogènes : des perforations du tronc, suintements et décollements de l'écorce apparaissent (figure 1, ci-dessus). Si la sécheresse persiste, la tension dans les vaisseaux conducteurs dépasse un seuil pouvant conduire à un effondrement du système hydraulique par embolie des vaisseaux, d'abord au niveau des branches supérieures en s'accompagnant de descentes de cimes, puis dans le tronc avec des conséquences irréversibles allant jusqu'à la mort de l'arbre (Choat *et al.*, 2018). Le déroulement des différents mécanismes physiologiques et des réponses des arbres face au stress hydrique lors d'une longue sécheresse est schématisé dans la figure 1 (ci-dessus).

La deuxième cause de mortalité est directement liée aux températures élevées. Une chaleur trop élevée peut entraîner des brûlures des feuilles ou des aiguilles. Si en plus de la chaleur, la sécheresse de l'air et du sol demeure également élevée, la température des feuilles directement exposées au soleil augmente considérablement car la fermeture des stomates limite la transpiration. On estime qu'une température au-dessus de 43 °C peut brûler les feuilles d'un grand nombre d'essences (Venetier, 2012), ce qui peut par la suite fortement affaiblir les arbres qui deviennent alors très vulnérables face aux ravageurs et pathogènes. C'est ce qui s'est probablement passé pour le Pin sylvestre de basse altitude en région méditerranéenne au cours de la canicule estivale de 2003 ou encore chez le Hêtre en 2018 en Europe centrale en plus du phénomène de cavitation. Toutes les espèces forestières n'ont cependant pas la même capacité à limiter une tempéra-

ture trop excessive de leur couronne. Cela va dépendre fortement de leur régulation stomatique en réponse à la sécheresse de l'air et de l'augmentation de la tension dans les vaisseaux conducteurs, et bien sûr de la profondeur de leur système racinaire. Par exemple, alors que les Tilleuls semblent avoir des difficultés à abaisser la température de leur couronne lorsque les températures de l'air deviennent très élevées, les Chênes sessiles, pédonculés et pubescents ont un système racinaire très profond qui leur permet d'accéder à l'eau même en cas de sécheresse assez sévère et donc de limiter le réchauffement du houppier par transpiration (Arend *et al.*, 2016). Cependant, la capacité des différentes essences à réduire leur température foliaire reste encore assez méconnue et mériterait davantage d'attention en recherche.

Une troisième cause de mortalité potentielle d'un arbre suite à une sécheresse pourrait venir d'une privation de carbone pendant une période trop longue à cause de la diminution de photosynthèse induite par une fermeture stomatique prolongée et de la mobilisation des glucides non structurels pour compenser la pénurie en glucides issus de la photosynthèse (Adams *et al.*, 2009 ; Gessler *et al.*, 2018). L'arbre manquerait ainsi de "nourriture" pour alimenter toutes ses cellules ou compléter ses réserves, indispensables pour lutter contre les insectes ravageurs et pathogènes (métabolisme de défense), ou pour faire face à d'autres événements extrêmes comme un gel printanier. Les effets d'une privation trop longue de photosynthèse sont plus difficilement identifiables car, contrairement à la cavitation qui entraîne une mortalité rapide des branches

et parfois de l'arbre, ils sont plus progressifs et peuvent avoir des répercussions sur la vitalité de l'arbre pendant plusieurs années. Les études dendroécologiques (étude de la largeur des cernes de croissance des arbres) ont mis en évidence qu'une sécheresse extrême pouvait avoir des répercussions sur la croissance des arbres pouvant aller jusqu'à dix ans après la sécheresse (Cailleret *et al.*, 2017), ce qui pourrait être en partie la conséquence d'un déficit de production de réserves glucidiques provoqué par la sécheresse qui affaiblit l'arbre face aux aléas climatiques, aux maladies et aux ravageurs.

Canicules et sécheresses se produisent souvent simultanément et peuvent ainsi causer des dommages encore plus importants. En effet, pendant une sécheresse, des températures plus élevées augmentent le déficit de pression de vapeur atmosphérique, ce qui accroît la tension dans les vaisseaux conducteurs et donc le risque de cavitation (Cochard & Lechanché, 2013). On comprend donc bien pourquoi le réchauffement climatique accentue largement l'effet des sécheresses et que la combinaison canicule/sécheresse peut avoir des conséquences beau-

coup plus marquées que si ces événements extrêmes avaient lieu séparément. La canicule et la sécheresse estivale de 2018 ont ainsi entraîné un brunissement précoce des feuilles (dès le début du mois d'août) pour un grand nombre de hêtres dans l'Est de la France, dans le Jura Suisse et au Sud de l'Allemagne, et une récupération partielle ou inexistante au printemps suivant pour un grand nombre d'arbres pour lesquels le seuil de cavitation des vaisseaux des branches avait sans doute été dépassé (Frei *et al.*, 2022 ; Wohlgemuth *et al.*, 2020) (photo 2, ci-dessous). Par ailleurs, une chute précoce des feuilles des arbres caducifoliés a été largement observée en basse altitude en Suisse par une approche participative des citoyens lors des années exceptionnellement chaudes et sèches de 1976, 2003, 2007 et 2018 (Bigler & Vitasse, 2021).

Bien que les trois causes de dépérissement puissent agir simultanément, la mort des arbres ne se produit souvent pas la même année que la sécheresse et prend généralement plusieurs années. Les impacts secondaires (ravageurs et pathogènes) agissent alors comme un catalyseur dans ce processus de dépérissement décrit comme une



Photo 2 | Lisière d'une forêt près de la commune de Ramsen dans le canton de Schaffhouse au Nord de la Suisse, en août 2018 (à gauche) et en juin 2019 (à droite)

Le Hêtre sur la gauche de la photo est mort en 2018 et n'a pas pu débourrer au printemps 2019, tandis que le Chêne au milieu de la photo a débourré en 2019 mais avec une faible surface foliaire et a ensuite dépéri au cours de l'été 2020.

Photos : © Ueli Wasem

spirale par Manion (1981). Les espèces les mieux à même de faire face à l'augmentation des sécheresses et des canicules prévue pour les prochaines décennies sont non seulement celles qui sont les plus résistantes à la sécheresse, mais aussi et surtout celles qui se rétablissent le plus rapidement, c'est-à-dire les plus résilientes (cf. partie "Tolérance des principales essences forestières européennes...", p. 127).

LES FACTEURS AGGRAVANTS

Vulnérabilité des arbres accrue lors d'une sécheresse printanière

Le moment où la sécheresse se produit dans l'année joue un rôle important sur les dommages potentiels causés aux arbres. Les sécheresses qui ont lieu au printemps ou au début de l'été ont bien souvent un impact plus conséquent sur la vitalité des arbres car c'est le moment où le taux de croissance et l'activité photosynthétique des arbres sont au plus fort. En effet, durant cette période, l'eau et les nutriments du sol sont généralement disponibles en excès et ne limitent pas la croissance (D'Orangeville *et al.*, 2018), et la durée du jour est longue. Les études dendroécologiques montrent ainsi que les conditions climatiques (précipitations et températures) qui prévalent de mars à juin sont les plus fortement corrélées à la croissance des arbres, en particulier pour les feuillus (Klesse *et al.*, 2022 ; Vitasse *et al.*, 2019). Une autre étude montre un lien fort entre le déficit en précipitation ou les températures maximales pendant le mois de mai et juin et l'apparition de signes de brunissement prématurés des feuilles en été (Bigler & Vitasse, 2021), qui est un signe important de stress hydrique chez les arbres (cf. ci-dessus).

Cependant un déficit de précipitations hivernales peut aussi avoir des répercussions sur la croissance et la santé des arbres au cours de la saison de croissance suivante, en réduisant l'eau disponible dans les couches profondes du sol pour le printemps et l'été suivant. Une étude cherchant à retracer l'origine de l'eau utilisée par les arbres pendant la saison de croissance à l'aide d'analyses isotopiques, a démontré que 40 % de celle-ci provenait des précipitations qui ont eu lieu l'hiver précédent ou même avant (Brinkmann *et al.*, 2018). Ainsi, un hiver très arrosé peut compenser en partie les effets négatifs des sécheresses printanières et estivales en augmentant la réserve disponible en eau pour les arbres au printemps et été suivant. L'étude confirme également que la plus large fraction de l'eau utilisée par les arbres au cours de la saison de croissance provient des pluies de début de printemps.

Finalement, une sécheresse qui se produit au cours d'une saison à forte production de graines peut avoir plus d'im-

pact sur l'arbre puisqu'une grande partie des glucides produits est mobilisée pour alimenter les fruits. Une forte production de graines a lieu de manière cyclique chez un grand nombre d'arbres, par exemple tous les 2 à 7 ans chez le Chêne et Hêtre (Phénomène appelé 'masting'). Ainsi, il a été montré chez certaines espèces comme le Hêtre, qu'une forte production de graines induit un déficit de croissance important (Hacket-Pain *et al.*, 2018 ; Lebourgeois *et al.*, 2019), ce qui aggrave l'impact d'une éventuelle sécheresse sur la vitalité de l'arbre si elle a lieu la même année, même si les graines finissent par avorter dans ce cas (Nussbaumer *et al.*, 2020).

Les changements phénologiques chez les arbres et les insectes ravageurs provoqués par le réchauffement climatique accentuent les effets des sécheresses

Un autre facteur important, mais souvent négligé sur la sensibilité des forêts face aux sécheresses extrêmes, concerne l'impact indirect des changements phénologiques des plantes et insectes induits par le réchauffement climatique. Le réchauffement climatique a déjà allongé la période de végétation de la plupart des plantes et les insectes montrent généralement une avance dans leur développement au printemps et une accélération de leur cycle de reproduction (Buckley *et al.*, 2017 ; Lebourgeois *et al.*, 2011 ; Vitasse *et al.*, 2021). L'allongement de la saison de croissance des arbres peut avoir un effet positif sur leur croissance et leur vitalité lorsque les conditions climatiques sont favorables au cours de la saison de végétation. Néanmoins, un démarrage précoce de la végétation signifie aussi que les plantes commencent à prélever l'eau du sol plus tôt, ce qui peut amplifier le déficit en eau du sol à déficit pluviométrique équivalent. Ainsi, une étude récente montre que le nombre de jours avec un bilan hydrique négatif, c'est-à-dire lorsque les précipitations ne permettent pas de compenser les pertes liées à l'évapotranspiration, a significativement augmenté pendant la saison de croissance des arbres, allant de + 1 à + 7 jours par décennie depuis 1985 pour la plupart des espèces prospérant à basse altitude en Suisse (Meier *et al.*, 2021). Un démarrage plus précoce de la végétation au printemps en raison du réchauffement expose donc davantage les arbres au déficit hydrique en lien avec les sécheresses estivales, ou même induit un déficit hydrique dans des régions où il était encore absent et ne se traduit donc pas nécessairement par un gain de croissance (Dow *et al.*, 2022).

L'accélération du cycle de développement des insectes ravageurs en lien avec le réchauffement climatique constitue également un facteur aggravant de l'impact des sécheresses sur les arbres. Comme les insectes sont poikilothermes (température du sang variable selon la température extérieure), ils sont très sensibles aux variations de température et leur cycle de développement

se voit accéléré en conditions plus chaudes. Des études montrent que le réchauffement climatique à venir pourrait potentiellement amener à une, voire deux générations supplémentaires par saison chez certains insectes ravageurs, exerçant une pression accrue sur les arbres déjà affaiblis par les sécheresses. Par exemple, le nombre de générations par année du typographe (*Ips typographus* L.) — scolyte attaquant principalement les épicéas — s'élève normalement à 1 ou 2 dans le Massif central et l'Est de la France au cours des années sans sécheresse ou canicule estivale marquée, comme en 2016, alors qu'il passe à 3 lors d'années présentant un été sec et chaud comme en 2018 et 2020 (Saintonge *et al.*, 2022). Des résultats similaires ont été reportés en Suisse et une modélisation de la phénologie de cet insecte prévoit également un passage progressif de 2 à 3 générations par saison en basse altitude d'ici la fin du siècle (Jakoby *et al.*, 2019).

Non seulement le cycle phénologique des insectes est accéléré, mais leur survie est généralement favorisée par des températures hivernales de plus en plus élevées (Battisti & Jactel, 2010). Cette augmentation des températures hivernales a par exemple permis à la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Denis et Schiffermüller) d'étendre son aire de répartition en Europe méridionale à des latitudes et altitudes plus élevées (Battisti *et al.*, 2005 ; Poitou *et al.*, 2022). Les températures, de plus en plus clémentes en hiver et de plus en plus chaudes pendant la saison de végétation, attendues pour les prochaines décennies devraient ainsi augmenter la survie et la démographie de nombreux insectes ravageurs exerçant une pression accrue sur la résilience des forêts face aux sécheresses extrêmes.

TOLÉRANCE DES PRINCIPALES ESSENCES FORESTIÈRES EUROPÉENNES FACE AUX SÉCHERESSES

Les modèles de répartition potentielle des espèces qui prédisent comment la répartition des espèces pourrait évoluer selon leurs exigences climatiques, nous renseignent sur les différences de réponses auxquelles on pourrait s'attendre entre les différentes essences forestières actuelles (Badeau *et al.*, 2007). Même si ces projections, basées sur la répartition actuelle des espèces, sont souvent critiquées car elles ne tiennent pas compte des capacités d'adaptation génétiques, des facteurs biotiques (compétition, évolution des pathogènes) ou anthropogéniques (par exemple la mise en pratique d'une gestion forestière visant à renforcer la résilience des forêts face aux sécheresses), elles fournissent néanmoins des tendances qui se sont largement confirmées au cours des dernières décennies. Ces modèles prédisent, pour une vaste partie de l'Europe, une augmentation de l'aire de répartition po-

tentielle des chênes à feuillage persistant, type Chêne vert, et Pins de la région méditerranéenne, et à l'inverse une régression de l'aire de répartition potentielle du Hêtre, de l'Épicéa et du Pin sylvestre (Hanewinkel *et al.*, 2013). Il est intéressant de constater que les sécheresses extrêmes des dernières années, c'est-à-dire 2003, 2015, 2018 et 2022, ont causé beaucoup de dégâts sur ces trois dernières espèces en Europe (Dubach *et al.*, 2021 ; Jakoby *et al.*, 2019 ; Rigling *et al.*, 2013 ; Rigling *et al.*, 2018 ; Vacchiano *et al.*, 2012) alors que le Chêne vert est en train de gagner toujours plus de terrain dans le Sud-Ouest de la France (Delzon *et al.*, 2013) ainsi que dans les Pyrénées espagnoles, au détriment du Hêtre (Peñuelas & Boada, 2003).

Une étude récente a regroupé les données de largeur de cerne issues de 2 844 carottes d'arbres provenant de toutes les régions de Suisse, en incluant cinq espèces majeures : le Chêne sessile (*Quercus petraea* Matt. Liebl), le Hêtre, l'Épicéa, le Mélèze (*Larix decidua* L.) et le Sapin pectiné. L'objectif était d'examiner leur résistance et résilience face aux sécheresses extrêmes, notamment celles de 1976 et 2003 (Vitasse *et al.*, 2019). La résistance a été définie comme le ratio de croissance radiale (largeur de cerne) de l'année de sécheresse par rapport aux deux années précédentes, tandis que la résilience a été définie comme le ratio de croissance des deux années post-sécheresse par rapport aux deux années présécheresse. Les résultats ont montré d'une part une forte relation entre la croissance radiale et le bilan hydrique (précipitations – évapotranspiration potentielle) entre le mois de mars et juin, confirmant encore une fois la sensibilité des forêts face aux sécheresses printanières. D'autre part, l'étude a permis de comparer la résistance et la résilience de chacune des espèces en termes de croissance radiale en situation de bilan hydrique climatique négatif de même intensité. Le bilan hydrique climatique étant un indice simplifié reflétant la quantité d'eau disponible pour les plantes apportée par les précipitations, une fois les besoins en évaporation et en transpiration satisfaits. Un bilan hydrique climatique négatif reflète ainsi une demande en eau des plantes supérieure à celle fournie par les précipitations. Néanmoins cet indice ne tient pas compte des caractéristiques du sol qui peuvent grandement influencer la réponse des arbres, comme sa capacité de rétention d'eau ou sa profondeur. Ainsi, parmi les cinq espèces étudiées, l'Épicéa et le Mélèze se sont avérés être les plus sensibles face aux sécheresses climatiques (c'est-à-dire les moins résistants et résilients) avec des répercussions sur la croissance qui se retrouvent au-delà de 4 ans après une sécheresse sévère. Il est aussi intéressant de constater que, pour ces deux espèces, leur croissance est positivement corrélée aux températures estivales au-dessus d'environ 1 200 m d'altitude, alors que la corrélation devient négative en dessous de cette limite. En d'autres termes, ces deux espèces sont toujours négativement affectées par des étés chauds à basse altitude, ce qui remet en question leur

pérennité pour les altitudes les plus basses pour les décennies à venir. Au contraire, le Chêne sessile et le Sapin pectiné montrent une résistance et une résilience assez fortes, le Sapin étant même favorisé par des températures estivales plus chaudes (en absence de sécheresse) même aux altitudes les plus basses. Enfin, le Hêtre montre une résistance et une résilience intermédiaire vis-à-vis de la sécheresse. Les résultats de l'étude sont synthétisés sous forme de schéma dans la figure 2 (ci-dessous).

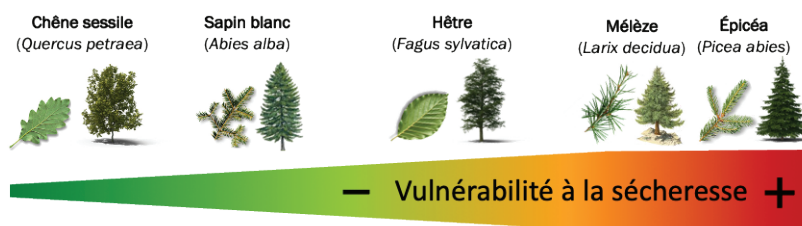
La plus forte résistance du Sapin pectiné par rapport à l'Épicéa, face aux sécheresses et surtout aux températures plus chaudes, a été récemment confirmée par diverses études (Bottero *et al.*, 2021 ; Vitali *et al.*, 2017 ; Vitasse *et al.*, 2018 ; Walder *et al.*, 2021), et pourrait être liée à l'incapacité du système racinaire de l'Épicéa à accéder aux couches d'eau profondes, contrairement au Sapin (Brinkmann *et al.*, 2019). Ce résultat peut paraître surprenant pour le Sapin pectiné en raison de sa répartition actuelle plutôt confinée aux zones d'altitudes et versants nord et par rapport aux projections des modèles d'aire de répartition potentielle, mais d'autres études dendroécologiques récentes confirment sa tolérance relativement forte vis-à-vis des canicules et sécheresses (Vitali *et al.*, 2017 ; Walder *et al.*, 2021). De plus, les études paléoécologiques démontrent à l'aide de l'analyse des pollens fossiles que la répartition du Sapin pectiné couvrait des régions avec un climat bien plus chaud qu'aujourd'hui, et que sa répartition actuelle ne serait pas en adéquation avec ses exigences climatiques mais résulterait en grande partie de l'action de l'homme depuis le Néolithique (Tinner *et al.*, 2013 ; Vitasse *et al.*, 2018). Les modèles d'aires de répartition potentielle qui sont basés sur la répartition actuelle ne permettraient ainsi pas d'obtenir des projections fiables pour cette espèce.

CONCLUSIONS/PERSPECTIVES

La rapidité du changement climatique soumet les gestionnaires forestiers à un défi de taille pour maintenir des services écosystémiques durables et des forêts résilientes pour les prochaines décennies. L'augmentation prévue de la fréquence et de l'ampleur des épisodes de sécheresse extrême et des canicules va exercer une pression accrue sur la vitalité des forêts avec comme facteurs aggravants le développement plus rapide de certains ravageurs et l'augmentation de la durée de végétation qui peut exposer les arbres à des déficits hydriques plus longs et plus intenses.

Les deux récentes sécheresses combinées avec des vagues de chaleur extrêmes de l'été 2018 et 2022, qui se sont produites en Europe centrale et occidentale et qui ont largement impacté la croissance et la vitalité des arbres, nous donnent un aperçu de ce qui pourrait devenir beaucoup plus fréquent dans un futur proche. Les jeunes arbres qui s'établissent naturellement aujourd'hui seront ainsi confrontés à une augmentation de la température et à des sécheresses extrêmes plus fréquentes, et doivent par conséquent être « préparés » à ces conditions. La plasticité phénotypique (c'est-à-dire la capacité d'un individu à modifier ses traits permettant de s'acclimater à de nouvelles conditions), la migration ou l'adaptation génétique, permettront aux arbres de faire face en partie à ces nouvelles conditions, mais la capacité d'adaptation des arbres pourrait être limitée en raison de la vitesse du réchauffement climatique en cours, qui semble beaucoup plus rapide que le potentiel d'adaptation des espèces. On peut s'attendre néanmoins à une augmentation progressive de la biomasse racinaire par rapport à celle du houppier qui est une stratégie courante des arbres sujets à des sécheresses récurrentes, leur permettant de réduire leur surface transpirante et d'optimiser l'absorption de l'eau du sol.

Figure 2 | Schéma résumant les différences de sensibilité à la sécheresse en termes de croissance radiale selon l'étude de Vitasse *et al.* (2019) regroupant des carottes prélevées dans toutes les régions de Suisse



Pour anticiper les effets des changements climatiques et préserver une forêt durable, plusieurs stratégies sont encouragées et soutenues par les résultats issus de la recherche. Cela peut se faire :

- en favorisant les espèces les plus tolérantes face aux sécheresses même si elles s'avèrent souvent moins rentables pour l'industrie du bois ;
- en augmentant la diversité génétique des peuplements, garante de plus d'adaptabilité face aux événements extrêmes, soit par le maintien ou le renfort d'espèces différentes dans le peuplement, ou par l'introduction de nouvelles espèces ou en pratiquant la migration assistée, c'est-à-dire en introduisant des provenances d'essences indigènes de latitudes plus méridionales (Blondet, 2021) ;
- en appliquant une sylviculture qui favorise la résilience des peuplements face aux sécheresses, par exemple à travers des éclaircies judicieuses pour réduire la densité des peuplements et ainsi économiser l'eau disponible du sol (Schmitt *et al.*, 2019). Ce dernier point est développé dans l'article de Cordonnier et Rigling (*cf.* dans ce numéro, p. 255). ■

RÉFÉRENCES

- Adams, H.D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G.A., Villegas, J.C., Breshears, D.D., Zou, C.B., Troch, P.A., & Huxman, T.E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(17), 7063-7066. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901438106>
- Allen, C.D., Breshears, D.D., & McDowell, N.G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), 1-55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Allgaier Leuch, B., Streit, K., & Brang, P. (2017). La forêt suisse face aux changements climatiques: quelles évolutions attendre. *Notice pour le praticien*, 59, 12.
- Arend, M., Braun, S., Buttler, A., Siegwolf, R.T., Signarbieux, C., & Körner, C. (2016). Écophysiologie : les réactions des arbres forestiers aux changements climatiques. pp. 79-95. In : A.R. Pluess, S. Augustin, P. Brang, Office fédéral de l'environnement OFEV, & Institut fédéral de recherches sur la forêt (Eds.). *Forêts et changements climatiques. Éléments pour des stratégies d'adaptation*. Haupt.
- Badeau, V., Dupouey, J.-L., Cluzeau, C., & Drapier, J. (2007). Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, (3), 62-66. <https://hal.inrae.fr/hal-02665646>
- Battisti, A., & Jactel, H. (2010). Populations d'insectes ravageurs et changement climatique dans les forêts du Bassin méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*, XXXI(4), 377-384.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., & Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15(6), 2084-2096. <https://doi.org/10.1890/04-1903>
- Bigler, C., & Vitasse, Y. (2021). Premature leaf discoloration of European deciduous trees is caused by drought and heat in late spring and cold spells in early fall. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, 108492. <https://doi.org/10.1016/j.agrfor-met.2021.108492>
- Blondet, M. (2021). Adaptation des forêts françaises aux changements climatiques : discours et jeux de pouvoir. *Vertigo: la revue électronique en sciences de l'environnement*, 21(2), 1-26. <https://doi.org/10.4000/vertigo.32205>
- Bonneau, M. (1987). Dépérissement des forêts : où en est-on ? *Le Courrier de l'environnement de l'Inra*, (3), 7-10.
- Bottero, A., Forrester, D.I., Cailleret, M., Kohnle, U., Gessler, A., Michel, D., Bose, A.K., Bauhus, J., Bugmann, H., Cuntz, M., ... & Rigling, A. (2021). Growth resistance and resilience of mixed silver fir and Norway spruce forests in central Europe: Contrasting responses to mild and severe droughts. *Global Change Biology*, 27(18), 4403-4419. <https://doi.org/10.1111/gcb.15737>
- Bréda, N., Granier, A., & Aussenac, G. (2004). La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue forestière française*, 56(2), 109-13. <https://doi.org/10.4267/2042/5081>
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625-644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Brinkmann, N., Eugster, W., Buchmann, N., & Kahmen, A. (2019). Species-specific differences in water uptake depth of mature temperate trees vary with water availability in the soil. *Plant Biology*, 21(1), 71-81. <https://doi.org/10.1111/plb.12907>
- Brinkmann, N., Seeger, S., Weiler, M., Buchmann, N., Eugster, W., & Kahmen, A. (2018). Employing stable isotopes to determine the residence times of soil water and the temporal origin of water taken up by *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in a temperate forest. *New Phytologist*, 219(4), 1300-1313. <https://doi.org/10.1111/nph.15255>
- Buckley, L.B., Arakaki, A.J., Cannistra, A.F., Kharouba, H.M., & Kingsolver, J.G. (2017). Insect development, thermal plasticity and fitness implications in changing, seasonal environments. *Integrative and Comparative Biology*, 57(5), 988-998. <https://doi.org/10.1093/icb/ix032>
- Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E.M.R., Desoto, L., Aakala, T., Antos, J. A., Beikircher, B., Bigler, C., Bugmann, H., Caccianiga, M., Čada, V., Camarero, J.J., Cherubini, P., Cochard, H., Coyea, M.R., Čufar, K., Das, A. J., Davi, H., Delzon, S., ... & Martínez-Vilalta, J. (2017). A synthesis of radial growth patterns prece-

- ding tree mortality. *Global Change Biology*, 23(4), 1675-1690. <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., & Medlyn, B.E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531-539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Cochard, H., & Granier, A. (1999). Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. *Revue forestière française*, 51(2), 121-134. <https://doi.org/10.4267/2042/5425>
- Cochard, H., & Leclanché, S. (2013). Les arbres aussi risquent l'embolie ! *La Montagne*, (17/03/2013), 3.
- Cochard, H., Pimont, F., Ruffault, J., & Martin-StPaul, N. (2021). SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. *Annals of Forest Science*, 78(2), 55. <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01067-y>
- D'Orangeville, L., Maxwell, J., Kneeshaw, D., Pederson, N., Duchesne, L., Logan, T., Houle, D., Arseneault, D., Beier, C.M., Bishop, D.A., Druckenbrod, D., Fraver, S., Girard, F., Halman, J., Hansen, C., Hart, J. L., Hartmann, H., Kaye, M., Leblanc, D., ... & Phillips, R.P. (2018). Drought timing and local climate determine the sensitivity of eastern temperate forests to drought. *Global Change Biology*, 24(6), 2339-2351. <https://doi.org/10.1111/gcb.14096>
- Delatour, C. (1983). Les dépérissements de chênes en Europe. *Revue forestière française*, 35(4), 265-282. <https://doi.org/10.4267/2042/21659>
- Delzon, S., Urli, M., Samalens, J.-C., Lamy, J.-B., Lischke, H., Sin, F., Zimmermann, N.E., & Porte, A.J. (2013). Field evidence of colonisation by Holm oak, at the northern margin of its distribution range, during the Anthropocene period. *PLoS ONE*, 8(11), e80443. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080443>
- Dow, C., Kim, A.Y., D'Orangeville, L., Gonzalez-Akre, E.B., Helcoski, R., Herrmann, V., Harley, G.L., Maxwell, J.T., McGregor, I.R., McShea, W.J., McMahon, S.M., Pederson, N., Tepley, A.J., & Anderson-Teixeira, K.J. (2022). Warm springs alter timing but not total growth of temperate deciduous trees. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05092-3>
- Dubach, V., Beenken, L., Bader, M., Odermatt, O., Stroheker, S., Hölling, D., treenet, Vögtli, I., Augustinus, B.A., & Queloz, V. (2021). *Waldschutzüberblick 2020*. WSL Berichte 107. Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL. 57 p.
- Erfurt, M., Skiadasis, G., Tjiedeman, E., Blauhut, V., Bauhus, J., Glaser, R., Schwarz, J., Tegel, W., & Stahl, K. (2020). Exploring the added value of a long-term multidisciplinary dataset in drought research—a drought catalogue for southwestern Germany dating back to 1801. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci. Discuss.* <https://doi.org/10.5194/nhess-2019-424>
- Frei, E.R., Gossner, M.M., Vitasse, Y., Queloz, V., Dubach, V., Gessler, A., Ginzler, C., Hagedorn, F., Meusburger, K., Moor, M., E. Semblás Vives, Rigling, A., Uitentuis, I., von Arx, G., & Wohlgemuth, T. (2022). European beech dieback after premature leaf senescence during the 2018 drought in northern Switzerland. *Plant Biology*, 24(7), 1132-1145. <https://doi.org/10.1111/plb.13467>
- Gambetta, G.A., Herrera, J.C., Dayer, S., Feng, Q., Hochberg, U., & Castellarin, S.D. (2020). The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 71(16), 4658-4676. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa313>
- Gessler, A., Cailleret, M., Joseph, J., Schönbeck, L., Schaub, M., Lehmann, M., Treydte, K., Rigling, A., Timofeeva, G., & Saurer, M. (2018). Drought induced tree mortality—a tree-ring isotope based conceptual model to assess mechanisms and predispositions. *New Phytologist*, 219(2), 485-490. <https://doi.org/10.1111/nph.15154>
- Granier, A. (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des sciences forestières*, 42(2), 193-200. <https://doi.org/10.1051/forest:19850204>
- Hackett-Pain, A.J., Ascoli, D., Vacchiano, G., Biondi, F., Cavin, L., Conedera, M., Drobyshev, I., Liñán, I. D., Friend, A.D., Grabner, M., Hartl, C., Kreyling, J., Lebourgeois, F., Levanič, T., Menzel, A., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Muffler, L., Motta, R., ... & Zang, C.S. (2018). Climatically controlled reproduction drives interannual growth variability in a temperate tree species. *Ecology Letters*, 21(12), 1833-1844. <https://doi.org/10.1111/ele.13158>
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., & Zimmermann, N.E. (2013). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3(3), 203. <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>
- Imfeld, N., Stucki, P., Brönnimann, S., Bader, S., Bürgi, M., Calanca, P., Gubler, S., Holzkämper, A., Hövel, L. B., Isotta, F.A., Kestenholz, C., Kotlarski, S., Mastai, A., Nussbaumer, S., Raible, C., Röthlisberger, M., Scherrer, S., Staub, K., Vicedo-Cabrera, A.M., Vogel, M.M., Wehrli, K., Wohlgemuth, T., & Zumbühl, H.J. (2022). *Hitze- und Trockensommer in der Schweiz. Ursachen und Folgen der Jahrhundertssommer 1947, 2003 und 2018*. Bern: Geographica Bernensia (Reihe G Grundlagenforschung G98). <https://doi.org/10.4480/GB2022.G98.01>
- IPCC (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou, editors. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324>
- Jakoby, O., Lischke, H., & Wermelinger, B. (2019). Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle (*Ips typographus*). *Global Change Biology*, 25(12), 4048-4063. <https://doi.org/10.1111/gcb.14766>
- Klesse, S., Wohlgemuth, T., Meusburger, K., Vitasse, Y., von Arx, G., Lévesque, M., Neycken, A., Braun, S., Dubach, V., Gessler, A., Ginzler, C., Gossner, M. M., Hagedorn, F., Queloz, V., Semblás Vives, E., Rigling, A., & Frei, E.R. (2022). Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*. *Science of the Total Environment*, 851, 157926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157926>

- Lebourgeois, F., Chuine, I., & Vennetier, M. (2011). Impacts du changement climatique sur la phénologie des arbres forestiers et leurs conséquences sur leur survie et fonctionnement. *Journée scientifique de la Société Météorologique de France : Les multiples facettes du changement climatique*. 31 p. <https://hal.inrae.fr/hal-02594834>
- Lebourgeois, F., Delpierre, N., Dufrêne, É., Cecchini, S., Macé, S., Croisé, L., & Nicolas, M. (2019). Fructification du Hêtre et des Chênes en France : rôle des températures, du pollen et du bilan de carbone et relation avec la croissance des peuplements. *Revue forestière française*, 71(1), 29-60. <https://doi.org/10.4267/2042/70518>
- Maksymov, J.K. (1950). Untersuchungen über den krummzahnigen Weißtannenborkenkäfer *Ips curvidens* Germ. während seiner Massenvermehrung 1947-49 in der Schweiz. In: H. Burger (Ed.). *Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen*, 26(2), 499-581. Beer.
- Manion, P. D. (1981). *Tree disease concepts*. Prentice-Hall, Inc. XV + 399 p.
- Meier, M., Vitasse, Y., Bugmann, H., & Bigler, C. (2021). Phenological shifts induced by climate change amplify drought for broad-leaved trees at low elevations in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, 108485. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108485>
- Moravec, V., Markonis, Y., Rakovec, O., Svoboda, M., Trnka, M., Kumar, R., & Hanel, M. (2021). Europe under multi-year droughts: how severe was the 2014–2018 drought period? *Environmental Research Letters*, 16(3), 034062. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe828>
- Nussbaumer, A., Meusburger, K., Schmitt, M., Waldner, P., Gehrig, R., Haeni, M., Rigling, A., Brunner, I., & Thimonier, A. (2020). Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Scientific Reports*, 10(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62073-0>
- Peñuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9(2), 131-140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x>
- Poitou, L., Laparie, M., Pincebourde, S., Rousselet, J., Bernard, A., Gross, L., Pineau, P., Suppo, C., & Robinet, C. (2022). Processionnaire du pin : impact du changement climatique. *Phytoma. La Défense des Végétaux*, (752), 37-42. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03605955>
- Rathgeb, U., Bürgi, M., & Wohlgemuth, T. (2020). Waldschäden wegen Dürre von 1864 bis 2018 in der Schweiz und insbesondere im Kanton Zürich. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 171(5), 249-256. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0249>
- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., Graf, U., Mayer, P., Vacchiano, G., & Weber, P. (2013). Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, 19(1), 229-240. <https://doi.org/10.1111/gcb.12038>
- Rigling, A., Moser, B., Feichtinger, L., Gärtner, H., Giuggiola, A., Hug, C., & Wohlgemuth, T. (2018). 20 Jahre Waldföhrensterben im Wallis: Rückblick und aktuelle Resultate. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 169(5), 242–250.
- Saintonge, F.-X., Gillette, M., Blaser, S., Queloz, V., & Leroy, Q. (2022). Situation et gestion de la crise liée aux scolytes de l'Épicéa commun fin 2021 dans l'est de la France, en Suisse et en Wallonie. *Revue forestière française*, 73(6), 619-641. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.7201>
- Scherler, M., Remund, J., & Walthert, L. (2016). Régime hydrique des forêts et accroissement de la sécheresse. pp. 41-61. In : A. R. Pluess, S. Augustin, P. Brang, Office fédéral de l'environnement OFEV, & Institut fédéral de recherches sur la forêt (Eds.). *Forêts et changements climatiques – Éléments pour des stratégies d'adaptation*. Haupt.
- Schmitt, A., Trouvé, R., Richter, C., Seynave, I., & Lebourgeois, F. (2019). Améliorer la capacité du chêne sessile à répondre à des sécheresses extrêmes : Réduction de la densité des peuplements. Étude dendro-écologique de réseaux d'expérimentations sylvicoles à long terme. *Forêt Entreprise*, (249) 43-45.
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T. E., Hauck, M., & Hajek, P. (2020). A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology*, 45, 86-103. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.04.003>
- Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P. D., Steinauer, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J. R., Carraro, G., & Conedera, M. (2013). The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs*, 83(4), 419-439. <https://doi.org/10.1890/12-2231.1>
- Vacchiano, G., Garbarino, M., Mondino, E. B., & Motta, R. (2012). Evidences of drought stress as a predisposing factor to Scots pine decline in Valle d'Aosta (Italy). *European Journal of Forest Research*, 131(4), 989-1000. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0570-9>
- Vennetier, M. (2012). Changement climatique et dépérissements forestiers : causes et conséquences. pp. 50-60. In : CNRS (Ed.). *Changement climatique et modification forestière*.
- Vitali, V., Buntgen, U., & Bauhus, J. (2017). Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 23(12), 5108-5119. <https://doi.org/10.1111/gcb.13774>
- Vitasse, Y., Bottero, A., Cailleret, M., Bigler, C., Fonti, P., Gessler, A., Levesque, M., Rohner, B., Weber, P., Rigling, A., & Wohlgemuth, T. (2019). Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Global Change Biology*, 25(11), 3781-3792. <https://doi.org/10.1111/gcb.14803>
- Vitasse, Y., Rebetez, M., Augustin, S., & Brang, P. (2018). Quel avenir pour le sapin blanc en Suisse sous les effets des changements climatiques? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 169(3), 131-142. <https://doi.org/10.3188/szf.2018.0131>
- Vitasse, Y., Ursenbacher, S., Klein, G., Bohnenstengel, T., Chittaro, Y., Delestrade, A., Monnerat, C., Rebetez, M., Rixen, C., Strebel, N., Schmidt, B.R., Wipf, S., Wohlgemuth, T., Yoccoz, N.G., & Lenoir, J. (2021). Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*, 96(5), 1816-1835. <https://doi.org/10.1111/brv.12727>

Walder, D., Krebs, P., Bugmann, H., Manetti, M. C., Pollastrini, M., Anzillotti, S., & Conedera, M. (2021). Silver fir (*Abies alba* Mill.) is able to thrive and prosper under meso-Mediterranean conditions. *Forest Ecology and Management*, 498, 119537. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119537>

Walthert, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., Zweifel, R., & von Arx, G. (2021). From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Science of the Total Environment*, 753, 141792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141792>

Wohlgemuth, T., Kistler, M., Aymon, C., Hagedorn, F., Gessler, A., Gossner, M.M., Queloz, V., Vöggtli, I., Wasem, U., & Vitasse, Y. (2020). Früher Laubfall der Buche während der Sommertrockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 171(5), 257-269. <https://doi.org/10.3188/szf.2020.0257>