

Des forêts mélangées, une stratégie pour produire du bois face aux enjeux énergétiques et climatiques ?

Garantir une offre en bois suffisante sans nuire à l'équilibre des écosystèmes dans un contexte de changement climatique est un des principaux objectifs visés par les recherches en gestion forestière. Le mélange d'espèces d'arbre au sein d'un peuplement forestier est une stratégie qui peut répondre à ces nouveaux enjeux. À Irstea, des travaux sont déjà engagés pour améliorer les connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers mélangés et proposer des modes de gestion adaptés aux différents types d'assemblage d'espèces.

A

ujourd'hui, la société doit faire face à une demande croissante en énergie tout en préservant mieux son environnement. La perspective du changement climatique nécessite en outre de trouver des sources d'énergie alternatives aux énergies fossiles. La France

s'est ainsi engagée à diminuer de 20 % sa consommation d'énergie et à ce que 23 % de l'énergie primaire soit d'origine renouvelable à l'horizon 2020 (paquet « Énergie-Climat », 2008 et loi Grenelle 1, 2009). Les forêts illustrent bien cette problématique car elles sont à la fois la première source d'énergie renouvelable en France et un facteur important de la qualité de notre environnement. Dans ce contexte, mélanger des espèces d'arbre au sein d'un peuplement forestier est une stratégie qui peut présenter plusieurs avantages du point de vue de la production. Le mélange permettrait à l'écosystème de mieux réagir face à des changements futurs en répartissant les risques sur plusieurs espèces et en limitant les conséquences (pertes de production, interruption du couvert forestier) liées à la fragilisation ou à la disparition d'une espèce devenue inadaptée à la nouvelle situation climatique (Lenoir *et al.*, 2008). De plus, dans certaines situations, le mélange conduit à une augmentation de la productivité du peuplement (Pretzsch *et al.*, 2010).

De nombreux travaux de recherche en écologie ont montré que la diversité spécifique influençait le fonctionnement des écosystèmes (Hector *et al.*, 1999 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Loreau *et al.*, 2002). Cette diversité peut jouer non seulement sur le niveau de la fonction de productivité de l'écosystème, appelé « performance », mais aussi sur sa « stabilité » (Yachi *et al.*, 1999). Comme nous le verrons plus loin, des mécanismes bien distincts sont avancés pour expliquer ces propriétés. Il est probable que plusieurs mécanismes interviennent simultanément,

certaines ayant une contribution positive et d'autres une contribution négative sur la productivité. Le bilan peut ainsi être soit positif soit négatif. Le lien entre mélange et productivité est d'autant plus complexe qu'il peut dépendre d'un ensemble de facteurs qui varient dans l'espace et le temps.

Bien que les forêts mélangées représentent une surface très importante en France (Morneau *et al.*, 2008) et en Europe (MCPFE¹ *et al.*, 2007), les résultats de recherche portant sur leur croissance et leur productivité sont encore très lacunaires (Dhôte *et al.*, 2005 ; Cordonnier *et al.*, 2007 ; Landmann *et al.*, 2008). Afin d'être en mesure de proposer des modes de gestion adaptés aux différents types d'assemblage d'espèces, il est donc nécessaire d'améliorer les connaissances sur le fonctionnement et la modélisation des écosystèmes forestiers mélangés.

Dans cet article, nous présenterons tout d'abord les mécanismes et les facteurs qui peuvent jouer sur le lien entre mélange et productivité, puis nous décrirons la méthode utilisée pour quantifier l'effet du mélange sur la productivité dans des peuplements mélangés sapin-épicéa en utilisant des données de l'Inventaire forestier national (IFN). Pour terminer, nous présenterons nos perspectives de recherche sur les forêts mélangées.

Mécanismes impliqués dans l'effet du mélange

Compétition et interactions négatives

On parle de compétition entre espèces lorsque plusieurs espèces exploitent les mêmes ressources présentes en quantités limitées : eau, lumière, nutriments (photo 1).

1. *Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe* (Conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe).



On parle de compétition entre espèces lorsque plusieurs espèces exploitent les mêmes ressources présentes en quantités limitées : eau, lumière, nutriments

© Goodshoot

Cette compétition implique donc une interaction négative entre les espèces et a pour conséquence une diminution de la survie et de la croissance d'une ou plusieurs espèces (Begon *et al.*, 1996). Une diminution de la croissance peut également être liée à la libération de composés biochimiques par une espèce, ce qui contribue à augmenter l'intensité de la compétition inter-spécifique.

Complémentarité pour l'exploitation des ressources

La plupart des espèces d'arbres ont des caractéristiques différentes au niveau de l'architecture du système racinaire, de leur tolérance à l'ombrage ou par rapport à leurs besoins en nutriments. Si ces caractéristiques présentent une certaine complémentarité, la compétition entre espèces pourra alors être réduite, chacune exploitant différemment les ressources disponibles. Par conséquent, sur une station donnée, plusieurs espèces en mélange ayant des caractéristiques complémentaires par rapport à l'exploitation des ressources pourraient avoir un rendement supérieur à ces mêmes espèces poussant en peuplements purs juxtaposés. Cette hypothèse est aussi appelée hypothèse de « complémentarité de niche » (Vandermeer, 1989).

Facilitation entre espèces

Lorsqu'une espèce a effet positif sur la croissance d'une autre espèce, on parle de facilitation (Callaway, 1995). L'un des exemples les plus connus en matière forestière est la facilitation induite par les espèces fixatrices d'azote sur des espèces non fixatrices (Kelty, 2006). De manière générale, le phénomène de facilitation est mal connu en foresterie et mérite d'être étudié plus en détail (Gaudio, 2010). En effet, pour certains auteurs, son impact pourrait être aussi important que celui de la compétition (Callaway *et al.*, 1997).

Compensation fonctionnelle entre espèces

Les précédents mécanismes sont plutôt liés à des interactions spatiales entre espèces. Les interactions temporelles peuvent également jouer un rôle sur la productivité du peuplement. Au cours de sa vie, un peuplement est soumis à des changements de conditions environnementales, par exemple, une sécheresse, et à des perturbations, par exemple, une attaque d'insectes. Si les espèces répondent différemment à ces changements ou à ces perturbations, les années défavorables pour une espèce peuvent être compensées par les autres espèces. On parle de compensation fonctionnelle entre espèces si, pour une période donnée, le changement dans le niveau de fonctionnement d'une espèce est associé à un changement opposé dans celui d'une autre espèce (Loreau *et al.*, 2002). Ces phénomènes de compensation conduisent non seulement à augmenter la productivité moyenne, mais également à réduire la variabilité temporelle de cette productivité en peuplement mélangé par rapport à des peuplements mono-spécifiques. Ce mécanisme est à la base de l'« hypothèse d'assurance » largement étudiée et débattue en écologie (McNaughton, 1977 ; Hector *et al.*, 2010).

L'effet du mélange dépend d'un ensemble de facteurs

De la composition du peuplement...

Comme nous l'avons vu à travers différents exemples, l'effet du mélange dépend des différences entre espèces au niveau de leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques. Même si cela reste à démontrer, on peut penser que l'effet sera d'autant plus favorable que les espèces associées auront des caractéristiques contrastées. C'est pour cela que les recherches actuelles se focalisent

- davantage sur l'effet de la diversité des caractéristiques des espèces plutôt que sur l'effet de la diversité des espèces (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007).

Du contexte climatique et édaphique ...

La nature des interactions entre espèces peut changer suivant le milieu. Les phénomènes de facilitation (voir précédemment) augmenteraient lorsque les conditions de stress augmentent. Autrement dit, la compétition entre espèces diminuerait lorsque les conditions deviendraient plus limitantes (Bertness *et al.*, 1994 ; Michalet, 2007 ; Michalet *et al.*, 2006). Des résultats conformes à ce principe ont été trouvés en comparant des versants exposés au sud et des versants à l'ouest, des milieux secs et des milieux plus humides, des altitudes élevées et des altitudes basses, etc. (Gomez-Aparicio *et al.*, 2004). Pour deux espèces données, le mélange aurait un effet positif uniquement dans certaines situations qu'il convient de déterminer. En Allemagne, par exemple, il a été montré que le hêtre avait un effet positif sur la productivité de l'épicéa uniquement dans les milieux pauvres, alors que l'épicéa avait un effet positif sur la productivité du hêtre quelles que soient les conditions (Pretzsch *et al.*, 2010).

Des caractéristiques du peuplement...

L'effet du mélange sur la productivité de l'écosystème dépend également des caractéristiques du peuplement. En particulier, comme cet effet est lié aux interactions entre individus, il faut que les individus appartenant à des espèces différentes puissent interagir. Deux caractéristiques du peuplement peuvent limiter les interactions

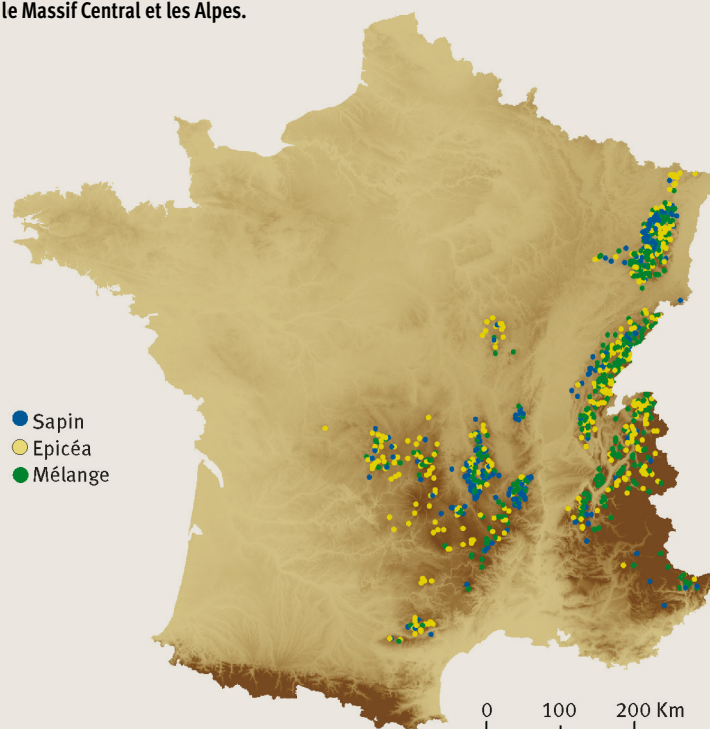
entre espèces : la densité et la structure spatiale. Si la densité est inférieure à un certain niveau, les interactions entre espèces ne se manifestent plus et le mélange n'a pas d'effet sur la productivité (Harper, 1977). De même, une structure spatiale caractérisée par des îlots mono-spécifiques en répulsion (mélange par bouquets) limite les interactions entre individus appartenant à des espèces différentes. Enfin, certains travaux ont montré que la nature des interactions entre espèces pouvait évoluer au cours du temps et pouvait dépendre du stade de développement des espèces associées (Callaway *et al.*, 1997 ; Cavard *et al.*, 2011). Ainsi, le mélange peut avoir un effet positif sur la croissance d'une espèce dans le jeune âge, puis avoir un effet négatif par la suite (Cavard *et al.*, 2011).

Utilisation des données de l'IFN pour étudier l'effet du mélange sur la productivité : application au mélange sapin-épicéa

Dans le domaine forestier, les expérimentations sur la croissance sont difficiles à mener car elles nécessitent de nombreuses années avant d'obtenir des résultats. L'utilisation des données issues de l'Inventaire forestier national (IFN) est une solution alternative pour combler les lacunes concernant les questions sur les interactions entre espèces forestières et leurs impacts sur la productivité. En France, ces données sont récoltées tous les ans sur des placettes de 15 m de rayon pour l'ensemble du territoire en utilisant un échantillonnage systéma-

1 Localisation des placettes de l'IFN utilisées pour étudier l'effet du mélange sur la productivité des forêts composées de sapin et d'épicéa.

Quatre massifs montagneux sont concernés par l'analyse : les Vosges, le Jura, le Massif Central et les Alpes.



tique (www.ifn.fr). Les données de croissance de l'IFN sont obtenues en mesurant la largeur des cinq derniers cernes formés par les arbres appartenant aux placettes. Ces données de croissance sont moins précises que des données expérimentales, mais elles ont l'avantage d'être très nombreuses et de couvrir de larges gradients environnementaux. L'utilisation de ce type de données présente toutefois des risques. Elles peuvent conduire à une confusion entre l'effet du mélange et l'effet de facteurs influençant également la croissance. C'est le cas par exemple si, pour une raison quelconque, les peuplements purs sont situés sur des terrains médiocres pour la production alors que les peuplements mélangés sont plutôt sur des terrains productifs. On aboutira alors à des conclusions erronées si aucune précaution n'est prise. Il est possible de limiter ce risque en modélisant l'effet des facteurs qui influent sur la croissance des essences considérées, de façon à pouvoir comparer la productivité des peuplements purs et celle des peuplements mélangés « toutes choses étant égales par ailleurs ».

Cette méthodologie a été développée pour le mélange sapin-épicéa (Vallet *et al.*, 2011) pour les massifs montagneux français (figure 1). Cette approche nous a permis de mettre en évidence un effet positif de l'épicéa sur la productivité du sapin, de l'ordre de 15 % lorsque ces deux essences sont en mélange à parts égales. De plus, sur la zone d'étude, la présence d'épicéa favorise la croissance du sapin alors que la réciproque ne se vérifie pas (figure 2). À l'avenir, nos investigations viseront à comprendre comment cet effet est modulé par le changement des conditions environnementales et, plus particulièrement, des conditions climatiques.

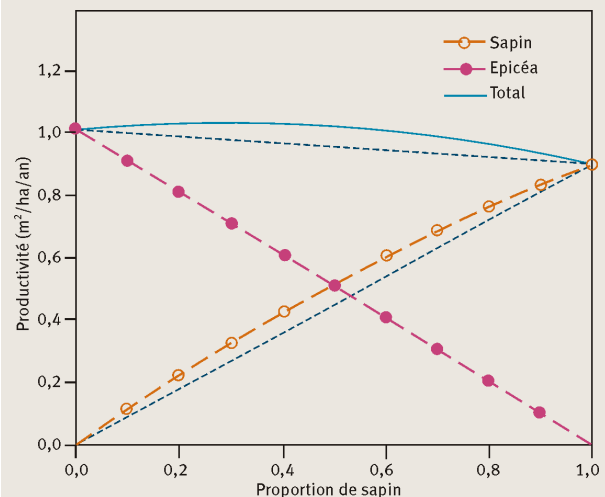
Améliorer les connaissances sur les peuplements mélangés à base de chêne

Le chêne est certainement l'essence la plus emblématique de France. Les différentes espèces de chênes représentent environ sept cent millions de m³, soit 30 % du volume sur pied total. Le chêne a également une place très importante dans l'économie de la filière bois française.

Ainsi, la France produit chaque année environ trois millions de m³ de bois d'œuvre de chêne, ce qui représente la plus grosse production de bois d'œuvre feuillu. Enfin, les différents chênes constituent la majorité des forêts mélangées françaises puisqu'ils entrent dans la composition de 57 % des peuplements mélangés.

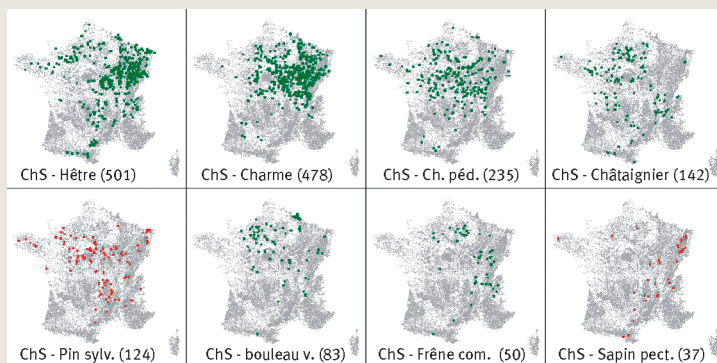
Dans l'optique d'améliorer les connaissances sur les peuplements mélangés à base de chêne, une thèse a commencé à l'automne 2011 au centre Irstea de Nogent-sur-Vernisson. Elle a pour but d'étudier la croissance des forêts mélangées à base de chêne sessile (*Quercus petraea* L.) sur l'ensemble du territoire français (figure 3).

2 Productivité totale du peuplement et productivité du sapin et de l'épicéa en fonction du taux de mélange en sapin.



La droite en pointillés représente la productivité si les deux espèces étaient séparées en placettes pures. La courbe pleine symbolise la productivité prédite par le modèle pour les conditions moyennes de la zone d'étude.

3 Localisation des placettes IFN où le chêne sessile (ChS) est mélangé à une autre espèce.



Critère de sélection des points : 25 % minimum de chêne sessile et 25 % minimum de l'essence associée. La valeur entre parenthèses indique le nombre de placettes dans les quatre premières campagnes annuelles de l'IFN (2005-2008).

Ch. Péd. = chêne pédonculé ;
Pin sylv. = pin sylvestre ;
Frêne com. = frêne commun ;
Sapin pect. = sapin pectiné.



② Peuplement mélangé chêne sessile-pin sylvestre de la forêt domaniale d'Orléans en hiver. Ces deux espèces ont des caractéristiques très contrastées au niveau de leur feuillage.

► Cette thèse s'appuiera principalement sur des données de l'Inventaire forestier national et tentera de répondre aux trois questions suivantes :

- quel gain ou quelle perte peut-on attendre sur la productivité par rapport à des peuplements purs ?
- comment varie l'effet du mélange en fonction des espèces associées au chêne ?
- dans quelles conditions environnementales le mélange est-il le plus intéressant ?

En fournissant des modèles de croissance applicables sur un large territoire, cette thèse aura des retombées pratiques pour les gestionnaires. Elle permettra en outre d'aborder l'impact des changements climatiques sur la croissance et la viabilité des peuplements mélangés. Parallèlement, nous nous focaliserons sur le mélange chêne sessile-pin sylvestre (photo ②) pour mieux comprendre les mécanismes impliqués dans les interactions entre les espèces forestières.

Nous nous appuierons sur des expérimentations sur lesquelles nous suivons la croissance individuelle des arbres et nous estimons l'utilisation des ressources par les espèces (lumière, eau et nutriments).

Ces expérimentations se situent principalement en forêt domaniale d'Orléans, mais nous envisageons de les étendre à d'autres forêts pour prendre en compte des contextes climatiques variés.

Conclusion

Comme nous l'avons vu, le lien entre mélange et productivité des peuplements forestiers est une problématique au cœur de trois enjeux de société actuels : le développement des énergies renouvelables, la préservation de l'environnement et l'adaptation des écosystèmes aux changements climatiques. Grâce à leur nombre et aux gradients écologiques qu'elles couvrent, les données des inventaires forestiers nationaux constituent une solution intéressante pour progresser dans les connaissances sur le fonctionnement des forêts mélangées. L'utilisation de ces données présente cependant des risques que l'on peut limiter par une démarche de modélisation rigoureuse. Pour autant, ce type d'approche ne peut se substituer complètement à une démarche expérimentale. Il est donc important d'investir également dans des expérimentations à long terme sur les forêts mélangées si l'on veut pouvoir apporter aux gestionnaires des éléments d'aide à la décision pour différents types d'assemblage d'espèces et pour différents contextes climatiques. ■

Les auteurs

Thomas PEROT et Patrick VALLET

Irstea, UR EFNO, Écosystèmes forestiers,
Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson
thomas.perot@irstea.fr – patrick.vallet@irstea.fr

QUELQUES RÉFÉRENCES CLÉS...

- 📖 **HOOPER, D.U. et al.**, 2005, Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge, *Ecological Monographs*, vol. 75, n° 1, p. 3-35.
- 📖 **LANDMANN, G. et al.**, 2008, Ateliers REGEFOR 2007. Forêts mélangées : quels scénarios pour l'avenir, *Revue Forestière Française*, vol. LX, n° 2, p. 89-303.
- 📖 **LENOIR, J. et al.**, 2008, A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century, *Science*, vol. 320, n° 5884, p. 1768-1771.
- 📖 **MORNEAU, F. et al.**, 2008, Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire Forestier National, *Revue Forestière Française*, vol. LX, n° 2, p. 107-120.
- 📖 **VALLET, P. et al.**, 2011, Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach, *Journal of Vegetation Science*.

Forêt hétérogène du Domaine des Barres (Loiret).