

*Numéro spécial : FORBIO  
Impact de la diversité ligneuse  
sur le fonctionnement des écosystèmes forestier*



**FORÊT**  
W A L L O N N E

*n° 106 - mai/juin 2010*



Rue de Solognes, 2  
B-5500 Dinant  
tél. : 082 22 37 89

Rue du Trésor, 13  
B-6960 Manhay  
tél. : 086 45 51 45  
fax : 086 45 50 49

[info@forest-management.be](mailto:info@forest-management.be)

**Contacts et devis :**

Benoît Baudry, Ingénieur agronome  
des Eaux et Forêts, 0475 60 10 36,  
[b.baudry@skynet.be](mailto:b.baudry@skynet.be)

Zones d'activités : région wallonne  
et zones limitrophes

## Espaces verts – Forêts – Environnement

Tous travaux de création et d'entretien

Expertise et gestion forestière

Consultance en aménagement  
et gestion environnementale

Conseils techniques et réalisations de :

- Création de **gagnages**
- **Protection** contre le gibier et insectes ravageurs (Ips-Scolytes-Chenilles)
- **Plantation** (préparation du sol, plantation, dégagements, entretien de layons et coupe-feu)
- **Elagage et tailles** de formation (toutes essences)
- **Abattages dangereux**
- **Broyage** de branches et **rognage** de souches
- **Plan de gestion, inventaires, cartographie**
- **Voiries forestières**

### Rédaction

place Croix du Sud, 2 bte 9  
1348 Louvain-la-Neuve • Belgique  
tél. : + 32 10 47 49 95  
fax : + 32 10 47 49 91  
e-mail : [info@foretwallonne.be](mailto:info@foretwallonne.be)

**Rédacteur en chef**  
Christophe Heyninck

**Directrice**  
Delphine Arnal

**Cotisation (6 numéros)**  
Belgique : 30 €

Europe : 35 € • Autres pays : 40 €  
compte bancaire n° 068-2057607-70

**Éditeur responsable**

Simon Linard • rue de Marche, 42  
B-6950 Nassogne

Photo de couverture :  
© É. Branquart

**FORÊT**  
W A L L O N N E

### Forêt Wallonne asbl

**Delphine Arnal**  
(direction)

[d.arnal@foretwallonne.be](mailto:d.arnal@foretwallonne.be)

**Christophe Heyninck**  
(rédaction, abonnement)  
[c.heyninck@foretwallonne.be](mailto:c.heyninck@foretwallonne.be)

**Emmanuelle Brunin**  
[e.brunin@foretwallonne.be](mailto:e.brunin@foretwallonne.be)

**Nadja Peiffer**  
[n.peiffer@foretwallonne.be](mailto:n.peiffer@foretwallonne.be)

**Benjamin de Potter**  
[b.depotter@foretwallonne.be](mailto:b.depotter@foretwallonne.be)

**Christine Sanchez**  
[c.sanchez@foretwallonne.be](mailto:c.sanchez@foretwallonne.be)

La revue *Forêt Wallonne* est réalisée avec le soutien financier de l'« Accord-cadre de recherche et vulgarisation forestières ».



Elle est imprimée sur papier certifié PEFC.



# sommaire

Forêt Wallonne n° 106 (mai/juin 2010)

Numéro spécial : *FORBIO*,  
Impact de la diversité ligneuse  
sur le fonctionnement des écosystèmes forestier

<b>Aperçu d'un projet nommé FORBIO</b>	<b>3</b>
PARTENAIRES FORBIO	
<b>La recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers</b>	<b>6</b>
KRIS VERHEYEN, ÉTIENNE BRANQUART	
<b>Effets du mélange d'essences sur la biodiversité forestière</b>	<b>17</b>
ÉTIENNE BRANQUART, LUC DE KEERSMAEKER	
<b>Peuplements mélangés et productivité</b>	<b>27</b>
BART MUYS, MARC AUBINET	
<b>Effets de la diversité des essences forestières sur la décomposition des litières et le cycle des éléments</b>	<b>33</b>
QUENTIN PONETTE	
<b>Résistance et résilience des peuplements mélangés vis-à-vis des stress (a)biotiques</b>	<b>43</b>
JEAN-CLAUDE GRÉGOIRE	
<b>Les services écosystémiques dans les forêts mêlées et pures : perception des utilisateurs et connaissances scientifiques</b>	<b>49</b>
MONIQUE CARNOL, KRIS VERHEYEN	
<b>Les forêts mélangées : leurre ou panacée ?</b>	<b>60</b>
KRIS VERHEYEN	
<b>Revue de presse</b>	<b>62</b>
<b>En bref</b>	<b>66</b>



*FORBIO est un projet de clustering faisant partie des mesures d'accompagnement du programme « La Science pour un développement durable » financé par la Politique scientifique fédérale. Il se rattache aux thématiques de recherche ciblant le climat et la biodiversité et permet de renforcer les collaborations et synergies entre équipes de recherche du nord et du sud du pays.*

# édito

**Ce** nouveau numéro à thème de Forêt Wallonne reprend le Livre blanc issu du projet FORBIO. Ce projet de recherche, rassemblant une dizaine de partenaires issus d'universités et de centres de recherches belges, avait pour objectif de synthétiser et de diffuser les connaissances existantes à propos des bénéfices et inconvénients des peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs.

Les résultats présentés montrent combien est encore long le chemin qui mène à la connaissance. Néanmoins, ce travail de synthèse met en exergue et nuance des « vérités » souvent entendues à propos de tel ou tel traitement.

Autre partie de ce travail, l'enquête menée auprès de professionnels sur la vision qu'ils ont des peuplements mélangés et de ce que ceux-ci pourraient leur apporter en opposition aux monocultures. Il est frappant de constater que la production de bois, celle de qualité et la rentabilité ne sont majoritairement pas associés aux peuplements mélangés. Par contre, les autres services, dont la valeur est en général non estimée, sont bien associés au mélange d'essences.

Pourtant, si ces valeurs étaient connues, et certaines recherches tentent de s'en approcher, on peut penser qu'une rentabilité supérieure serait associée aux peuplements mélangés vu l'ampleur des services connexes qu'ils procurent.

Ne nous méprenons pas. Nous ne pensons pas qu'il faille attendre une hypothétique rémunération de ces services non marchands pour atteindre une meilleure rentabilité. Propriétaires et gestionnaires pourraient la voir apparaître beaucoup plus tôt que prévu, au vu des avantages liés à la diversité même (résistance aux attaques d'insectes ou au vent). Certains avantages peuvent être vus comme étant du (très) long terme, comme la fertilité des stations, mais d'autres sont du court, voire même du très court terme si l'on pense aux tempêtes.

FORBIO s'est également attelé à mettre en place des parcelles expérimentales de peuplements mélangés, l'une en Flandre, l'autre en Wallonie. Ces parcelles, encore très rares dans le monde, sont à l'étape de la plantation. Nul doute que Forêt Wallonne vous tiendra au courant de leur avenir.

Christophe Heyninck





© fw

## APERÇU D'UN PROJET NOMMÉ FORBIO

### PARTENAIRES FORBIO

*La forêt est souvent vue comme un sanctuaire de la biodiversité. Encore faudrait-il comprendre comment elle remplit ce rôle. FORBIO a tenté d'apporter un élément de réponse en relation avec la diversité des essences au sein des peuplements.*

**De** 2008 à 2010, la Politique scientifique fédérale a financé un projet appelé FORBIO ([forbio.biodiversity.be](http://forbio.biodiversity.be)), qui rassemble plusieurs universités et centres de recherches belges actifs dans le domaine de l'écologie et de la gestion forestière au sens large. Un des produits de ce projet est la rédaction d'un « Livre blanc » qui fait l'objet de ce numéro spécial de Forêt Wallonne.

Le but de ce livre blanc est triple :

- fournir une information accessible sur les connaissances scientifiques relatives aux différences de fonctionnement entre peuplements purs et mélangés ;

- analyser les effets du mélange d'essences sur les produits et services fournis par la forêt ;
- confronter les connaissances scientifiques avec la perception des multiples acteurs impliqués dans la gestion ou l'utilisation des forêts en ce qui concerne les différences entre services et produits offerts respectivement par les monocultures et les peuplements mélangés.

Le contexte plus large de cette approche (aussi connue sous le nom de « débat biodiversité-écosystème ») est la perte glo-

bale de biodiversité et la question de savoir si, et dans quelle mesure, cette perte a un impact sur le bien-être de l'homme.

Ce numéro spécial est structuré de la manière suivante. Le premier article (*La recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers*, de Kris Verheyen et Étienne Branquart) présente une introduction générale de l'effet de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, sur base des recherches menées dans les prairies et les milieux forestiers.

L'article suivant (*Effets du mélange d'essences sur la biodiversité forestière*, de Étienne Branquart et Luc De Keersmaecker) synthétise les connaissances actuelles concernant l'impact de la composition des peuplements (nombre et type d'essence)

sur la richesse spécifique et la diversité des organismes forestiers.

Les trois articles qui suivent envisagent la relation entre diversité des essences et fonctionnement des écosystèmes forestiers. Trois catégories de fonction des écosystèmes peuvent être comparées entre peuplements purs et peuplements mélangés, du point de vue du carbone et des éléments nutritifs : les stocks, les flux de carbone, et leur stabilité ou leur variations au cours du temps. Devant l'impossibilité de traiter de tous les stocks et flux en quelques pages, l'influence de la diversité d'essences est envisagée dans le contexte de trois processus-clés : la productivité forestière (*Peuplements mélangés et productivité*, de Bart Muys et Marc Aubinet), la décomposition de la matière organique (*Effets de la diversité des essences forestières*



© E. Branquart

sur la décomposition des litières et le cycle des éléments, de Quentin Ponette), et la résistance et résilience vis-à-vis des causes de stress biotiques et abiotiques (*Résistance et résilience des peuplements mélangés vis-à-vis des stress (a)biotiques*, de Jean-Claude Grégoire).

Enfin, dans le dernier article (*Les services écosystémiques dans les forêts mélangées et pures : perception des utilisateurs et connaissances scientifiques*, de Monique Carnol et Kris Verheyen), les connaissances scientifiques sont confrontées aux perceptions des différents acteurs impliqués dans les problématiques forestières (propriétaires, gestionnaires, utilisateurs, etc.), en ce qui concerne le fonctionnement des peuplements purs et mélangés et les services qu'ils rendent.

Ces questions sont traitées à l'échelle du peuplement. Les comparaisons sont établies entre des peuplements monospécifiques et des peuplements composés de plus d'une essence. Les comparaisons à l'échelle du paysage – en tant qu'assemblage de peuplements monospécifiques, de peuplements mélangés ou d'une mosaïque de peuplements monospécifiques de différentes essences – ne sont pas encore possibles, par manque d'information.

Outre la diffusion de ce livre blanc, un autre résultat du projet FORBIO est la mise sur pied de deux dispositifs expérimentaux de grande envergure, respectivement à Zedelgem (Flandre occidentale) et à Gedinne (Namur). Dans le long terme, ces expériences devraient permettre de tirer des conclusions plus précises à propos du rôle joué par les peuplements mélangés dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers et dans la fourniture durable de différents produits et services. □

#### Partenaires du projet FORBIO (2008-2010)

- Université de Gent, Département des eaux et forêts (Kris Verheyen)
- Université de Leuven, Département de la forêt, de la nature et des paysages (Martin Hermy et Bart Muys)
- Université de Liège, Département des sciences et gestion de l'environnement (Monique Carnol)
- Université de Louvain-la-Neuve, Département des sciences de l'environnement et de l'agriculture (Quentin Ponette)
- Université de Bruxelles, Laboratoire de lutte biologique et d'écologie spatiale (Jean-Claude Grégoire)
- Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Département des sciences et technologies de l'environnement (Marc Aubinet)
- Département de l'étude du milieu naturel et agricole, Service Public de Wallonie (Patrick Mertens et Laurence Delahaye)
- Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Ministère de la Région flamande (Kris Vandekerkhove et Luc de Keermaeker)
- Plateforme belge pour la biodiversité, Politique scientifique fédérale (Étienne Branquart)

**KRIS VERHEYEN**

kris.verheyen@ugent.be  
Vakgroep Bos- en waterbeheer,  
Universiteit Gent  
Coupure Links, 653  
B-9000 Gent



## LA RECHERCHE SUR LA BIODIVERSITÉ ET LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

KRIS VERHEYEN – ÉTIENNE BRANQUART

*« Je suis convaincu que nous devons accroître la visibilité de la biodiversité afin de lutter contre le changement climatique et l'insécurité alimentaire, et que nous avons besoin de plus d'attention à ce sujet »\**

À l'issue d'une rencontre, qui a eu lieu du 18 au 22 septembre 1989 en Slovénie, un groupe de forestiers provenant de dix pays européens a créé l'association Pro Silva. Celle-ci s'est fixée pour objectif de promouvoir le développement de forêts plus diversifiées et plus respectueuses des processus naturels, considérées comme plus résistantes aux maladies et aux aléas climatiques. Dans ce cadre, un appel est lancé pour demander à la recherche forestière et à l'enseignement de s'attacher prioritairement à l'étude de la biocénose forestière dans son intégralité. Vingt ans plus tard, l'intérêt pour ce type de gestion est plus fort que jamais, mais pas mal d'inconnues subsistent quant à la capacité réelle des forêts mélangées à résister aux multiples sources de stress qui les touchent. Seule une approche expérimentale bien structurée permettra de soulever demain un coin du voile sur la question des bénéfices apportés par les peuplements forestiers mélangés.

**L'**impact de l'homme sur les écosystèmes s'est considérablement accru au cours des cinquante dernières années. Nous som-

---

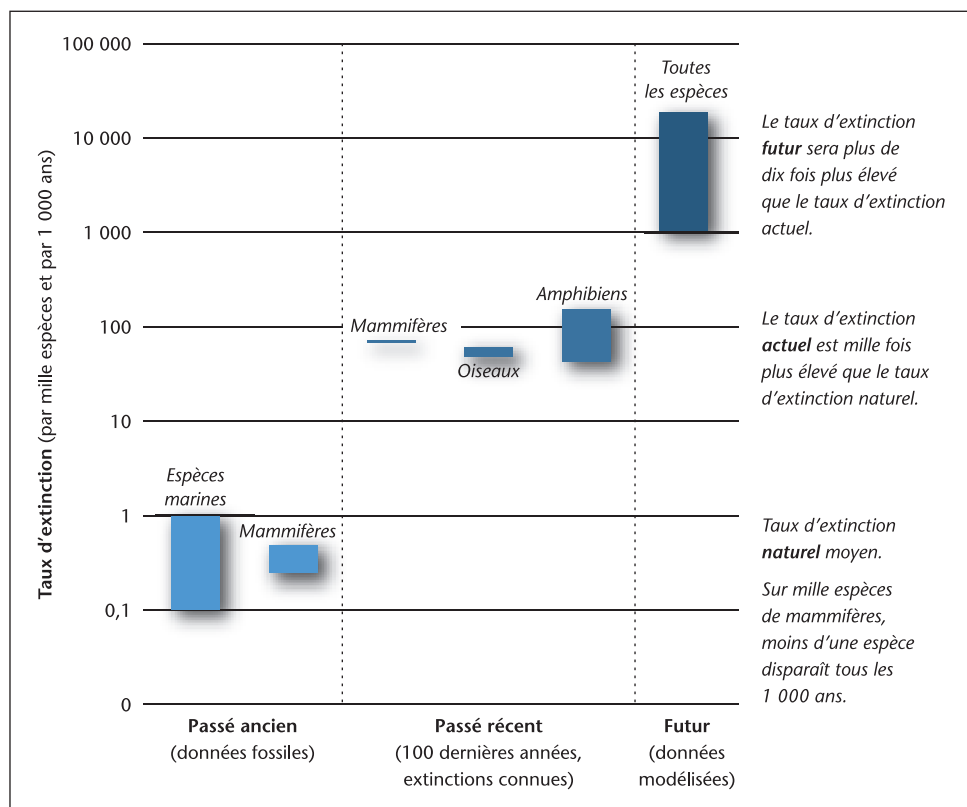
\* Extrait de la lettre ouverte de José Manuel Barroso écrite à l'occasion du Sommet mondial sur la sécurité alimentaire qui s'est tenu à Rome du 16 au 18 novembre 2009.

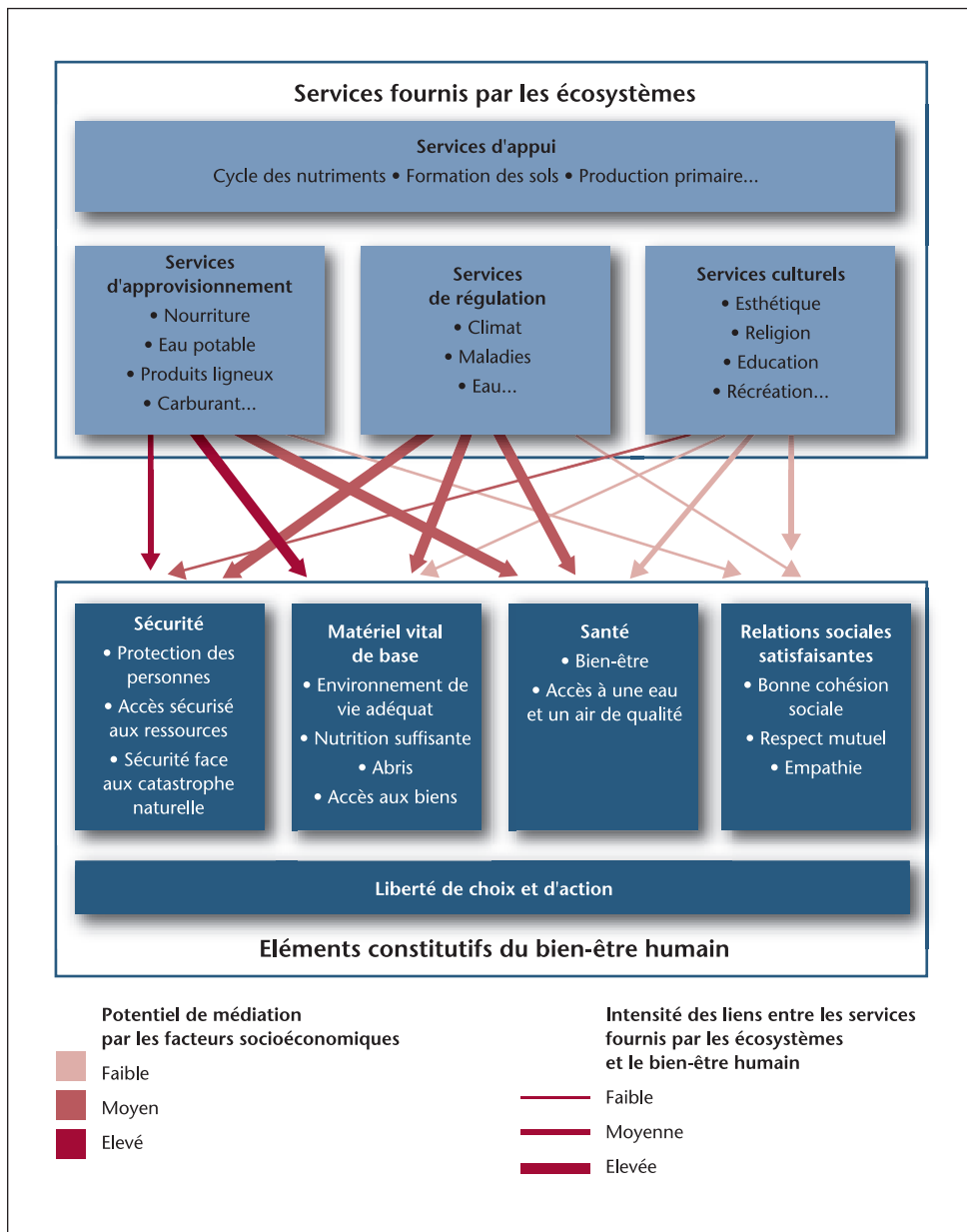


mes aujourd'hui les témoins d'une érosion accélérée de la biodiversité, dont le rythme est à ce point soutenu que nous pouvons dès aujourd'hui affirmer qu'il préfigure la sixième vague d'extinction massive d'espèces sur la planète terre (figure 1). L'utilisation de ressources naturelles par l'homme s'est considérablement intensifiée durant cette période. Près de la moitié des terres émergées sont aujourd'hui occupées par des pâtures ou des cultures et entre un quart et la moitié de toute la production primaire de la terre est directement consommée par l'homme<sup>28-15</sup>.

Alarmés par la perte accélérée de la biodiversité, les scientifiques se sont penchés sur la question de savoir dans quelle mesure cette érosion est susceptible d'altérer le fonctionnement des écosystèmes et de réduire la fourniture de biens et services pour l'humanité<sup>17</sup>. Le défi consistant à mieux comprendre les interactions entre la biodiversité et processus écosystémiques est au cœur d'un nouveau domaine de recherche interdisciplinaire, qui a émergé il y a près de 20 ans<sup>18</sup>. L'intérêt que porte la société toute entière à cette problématique s'est aussi considé-

Figure 1 – Taux d'extinction passé, actuel et futur de la biodiversité à l'échelle de la planète (source : Évaluation des écosystèmes pour le millénaire<sup>10</sup>).





*Figure 2 – Les services fournis par les écosystèmes forestiers conditionnent directement le bien-être humain. Le rapport sur l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire fait la distinction entre quatre catégories de services pour l'homme : (1) les services d'appui, qui supportent la production d'autres services (formation du sol, recyclage des nutriments, production primaire), (2) les services d'approvisionnement, qui fournissent des produits ou des denrées susceptibles d'être appropriés, consommés ou commercialisés (nourriture, bois, eau potable, etc.), (3) les services de régulation, résultant de propriétés émergentes des écosystèmes (régulation du climat, régulation des maladies) et (4) les services culturels qui reposent sur des valeurs récréatives, esthétiques, spirituelles ou religieuses (modifié d'après MEA<sup>10</sup> et SEPÄLÄ et al.<sup>20</sup>).*

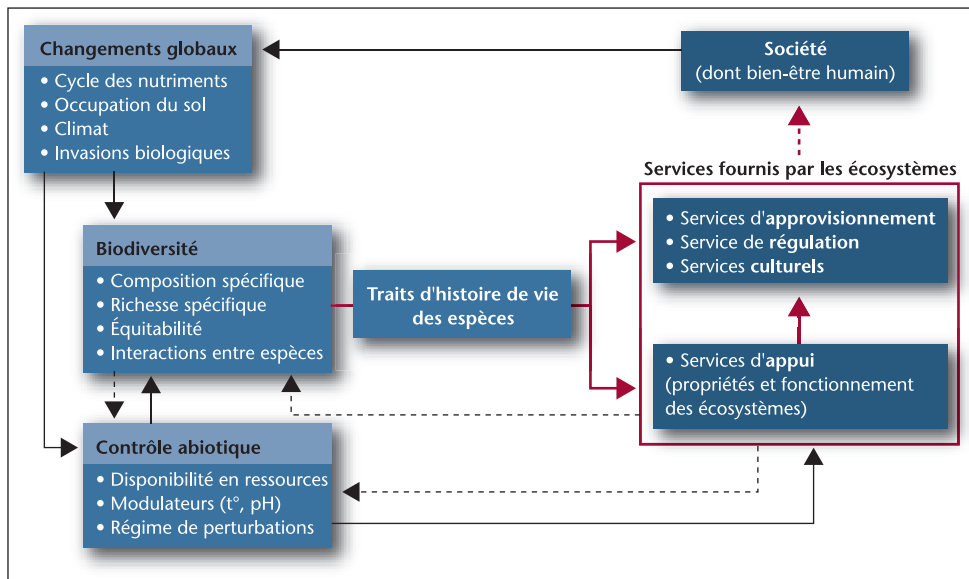
ramblement accru à partir de 2005, suite à la publication du rapport scientifique de consensus sur l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire<sup>10</sup>. Celui-ci définit la notion de « service écosystémique » par rapport au bénéfice que l'homme peut retirer du fonctionnement des écosystèmes, que ceux-ci soient naturels ou artificiels (figure 2)<sup>11</sup>. La publication récente d'une étude sur la valeur économique des écosystèmes et de la biodiversité<sup>22</sup> a creusé davantage cette idée au travers d'une évaluation de la valeur de l'ensemble de ces différents services. Les décisions en matière d'affectation du sol reposent habituellement sur le prix et l'utilité d'un service particulier de l'écosystème (la production de bois pour une forêt, par exemple) et intègrent rarement la valeur

de l'ensemble des biens et services fournis par celui-ci. Le stockage du carbone, la protection contre l'érosion, la purification de l'eau, l'attrait touristique, etc. constituent autant d'externalités qui sont rarement quantifiées en dépit de la valeur importante qu'elles représentent.

### DES ÉCOSYSTÈMES PLUS STABLES ET PLUS PRODUCTIFS

Les avancées récentes issues de la recherche en écologie ont mise en évidence le rôle actif des organismes vivants et de leur diversité sur les propriétés et les processus qui gouvernent les écosystèmes ainsi que sur les effets en cascade qui s'exercent sur la fourniture de services et de bien-être pour l'homme (figure 3).

Figure 3 – Représentation schématique du cadre écologique dans lequel s'inscrit la recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les flèches et les boîtes rouges désignent les aspects novateurs du mode de pensée qui découle de ce domaine de recherche : le fait que la biodiversité conditionne les services d'appui ainsi que les trois autres services écosystémiques dont l'homme tire un profit direct. Les lignes en pointillé représentent les mécanismes de rétro-actions (feedback) (d'après HOOPER et al.?).



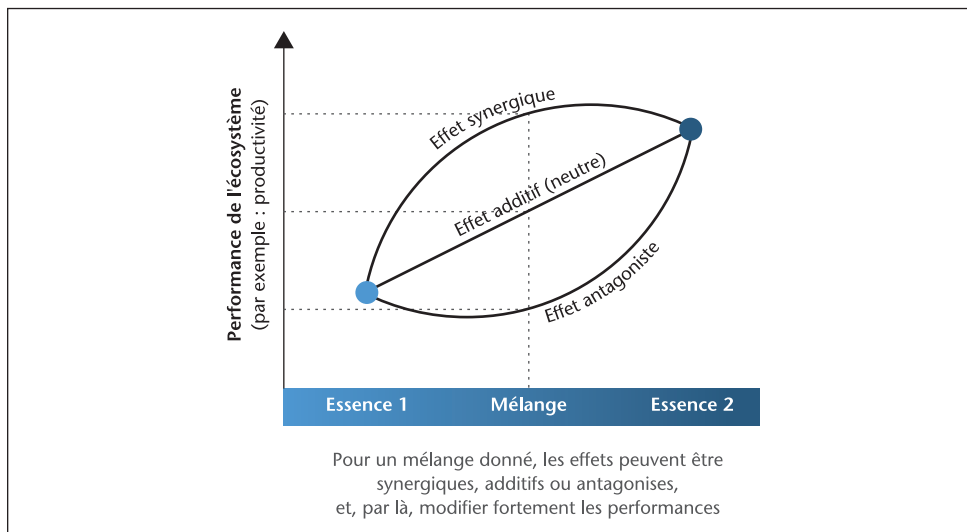


Figure 4 – Représentation schématique des effets additifs, synergique et antagoniste vis-à-vis des performances d'un écosystème forestier dominé par deux espèces ligneuses en proportions variables.

Après bientôt deux décennies de recherche consacrées à l'étude de ces processus et un débat à l'origine très houleux sur l'interprétation des résultats obtenus, un consensus très large s'est dégagé à propos du fait que la biodiversité est effectivement un déterminant majeur des services écosystémiques<sup>11</sup>. L'accroissement du nombre d'espèces vivantes va de pair avec l'augmentation de la taille des « réservoirs » (la biomasse aérienne, par exemple), l'accélération des flux entre réservoirs (comme le taux de décomposition des litières) et la diminution de la variabilité temporelle des réservoirs et des flux<sup>1-4</sup>. Qui plus est, les effets liés à un accroissement de la diversité sont souvent synergiques et non-additifs, ce qui signifie que la performance des communautés diversifiées est supérieure à ce à quoi on pourrait s'attendre sur base de la moyenne des performances individuelles des différentes espèces mesu-

rées isolément (figure 4). Néanmoins, des effets additifs, voire antagonistes, peuvent aussi s'observer.

Les approches théoriques et expérimentales suggèrent que ces relations diversité-processus résultent de plusieurs mécanismes : la complémentarité des niches écologiques, l'effet d'échantillonnage et l'assurance écologique<sup>21</sup>. La complémentarité des niches génère typiquement des effets synergiques et se manifeste lorsqu'une communauté diversifiée, composée d'un mélange d'espèces fonctionnellement différentes, est capable de mieux exploiter les ressources disponibles que n'importe laquelle des espèces constitutives prise individuellement et mène donc à une productivité accrue. L'effet d'échantillonnage implique que des communautés diversifiées ont plus de chance d'être composées d'espèces très performantes,

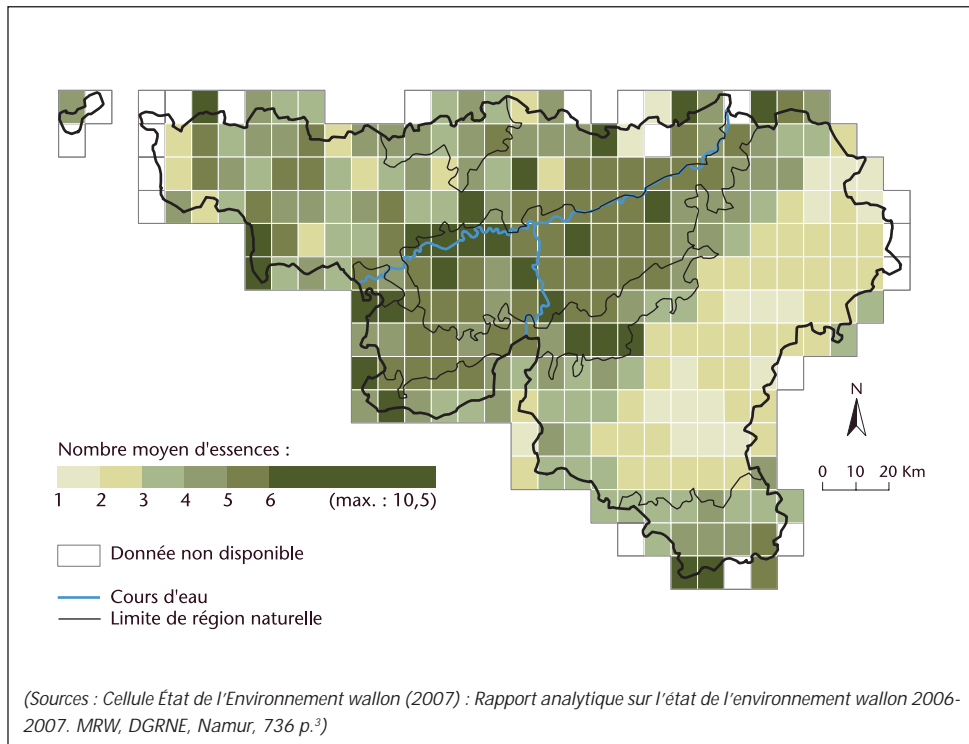
capables de dominer la communauté et d'influencer les processus des écosystèmes. Enfin, le concept d'assurance écologique repose sur le fait que les communautés sont plus résistantes aux perturbations du milieu lorsqu'elles sont constituées d'un plus grand nombre d'espèces.

### QU'EN EST-IL EN FORÊT ?

Quoique moins riches en espèces que les écosystèmes forestiers d'Asie ou d'Amérique du Nord, la plupart des forêts naturelles d'Europe occidentale se caractérisaient par une grande diversité en terme de

composition, de structure et de fonction. Elles hébergeaient près d'une centaine d'essences différentes<sup>2-6</sup>. Au fil du temps, l'homme a profondément remodelé les paysages naturels suite à l'exploitation forestière, au pâturage, aux incendies et à la déforestation, réalisée au profit de la mise en culture ou de l'urbanisation. Par rapport à ces écosystèmes naturels, les forêts actuelles sont dominées par des peuplements plus jeunes, moins diversifiés et de structure plus régulière. Aujourd'hui, en Wallonie, rares sont les peuplements forestiers constitués de plus de cinq essences. Seules les chênaies mixtes à charme et les formations feuillues rares comme

Figure 5 – Diversité d'essences au sein des peuplements forestiers en Wallonie (1994-2005) sur base des données de l'Inventaire Permanent des Ressources Forestières de Belgique<sup>3</sup>.



les érablières ou les forêts alluviales hébergent une forte diversité ligneuse. Plus de la moitié de la forêt wallonne se compose de peuplements dominés par une seule essence (pessière, douglasiaie, hêtraie acido-phile) (figure 5).

La gestion forestière conditionne directement la composition et la structure des peuplements. D'un côté, les mises à blanc suivies de replantations avec des essences à croissance rapide forment des

peuplements réguliers peu diversifiés. En revanche, les coupes progressives et la régénération naturelle sous le couvert permettent la co-existence d'un plus grand nombre d'essences et de strates de végétation, qui vont parfois au delà de ce que l'on peut rencontrer dans les écosystèmes naturels. À noter : seules des interventions sylvicoles fréquentes permettent la survie des essences les moins compétitives et le maintien d'une forte diversité ligneuse au sein des peuplements. En leur

### Des dispositifs expérimentaux en Belgique (projet FORBIO)

Deux dispositifs expérimentaux similaires viennent d'être mis en place en Belgique dans le cadre du projet FORBIO, l'un à Gedinne (province de Namur) et l'autre à Zedelgem (province de Flandre occidentale).

Dans chaque site, environ 33 000 arbres appartenant à cinq essences ligneuses différentes ont été plantés dans 42 parcelles (voir figure). Les cinq essences ont été choisies sur base de l'adéquation avec les conditions stationnelles et de leur complémentarité physiologique. Il s'agit du chêne sessile, du douglas, de l'érable sycomore, du hêtre et du mélèze hybride

à Gedinne et du bouleau verruqueux, du chêne pédonculé, du hêtre, du pin sylvestre et du tilleul à petites feuilles à Zedelgem. Les 42 parcelles se divisent en deux blocs de 20 parcelles chacun, auxquels 2 parcelles additionnelles ont été ajoutées. Les 20 parcelles de chaque bloc correspondent à quatre niveaux de diversité li-

gneuse (1, 2, 3 ou 4 essences différentes) x cinq répétitions par niveau de diversité. La fréquence de chaque essence est la même à travers tout le dispositif. Les 2 parcelles additionnelles per-

mettent de tester l'effet de la diversité génétique : elles sont plantées avec deux autres provenances au sein d'une essence déterminée (hêtre à Gedinne et chêne pédonculé à Zedelgem).



*Représentation schématique du site expérimental de Zedelgem. Les 42 parcelles contiennent de 1 (couleur claire) à 4 (couleur foncée) essences ligneuses. Chacune d'entre elle mesure 42 m x 42 m et comprend 784 arbres plantés avec un écartement de 1,5 m x 1,5 m.*

Les arbres ont été plantés durant l'hiver 2009-2010 grâce au soutien financier de la politique scientifique fédérale (BELSPO), du départe-

tement de la nature et des forêts (DNF) en Wallonie et de l'agence pour la nature et les forêts (ANB) en Flandre. Ces deux dispositifs permettront à terme de tester différentes hypothèses relatives à l'effet du mélange d'essences sur le fonctionnement de l'écosystème forestier et la production de différents biens et services.



*Mise en place du dispositif de Gedinne  
dans le cadre du projet FORBIO.  
Le dispositif comprend 33 000 plants  
de 5 essences différentes.*

absence, ils tendent à s'homogénéiser et à se faire dominer par un nombre réduit d'essences sciaphiles très compétitives comme le hêtre<sup>19</sup>.

À partir de la fin du XX<sup>e</sup> siècle, l'intérêt pour les peuplements mélangés s'est considérablement intensifié suite aux préoccupations émergentes liées à la durabilité et la résistance des écosystèmes forestiers face aux changements climatiques<sup>8-12</sup>. Depuis lors, de nombreux peuplements purs ont progressivement été convertis en peuplements mélangés dans de nombreux pays industrialisés, avec l'espoir d'augmenter leur stabilité et leur productivité.

La question de savoir si les peuplements mélangés sont susceptibles de mieux se comporter et de fournir des produits de meilleure qualité que les peuplements purs a été discutée depuis l'avènement de la sylviculture au XVIII<sup>e</sup> siècle et reste toujours assez controversée<sup>13</sup>. Tandis qu'on a pu mettre en évidence des effets bien

nets de quelques essences sur certaines propriétés de l'écosystème telles que le cycle des nutriments<sup>14</sup>, la question de savoir comment et dans quelles proportions une modification du nombre des essences constitutives d'un peuplement peut modifier les différents processus et services de l'écosystème reste assez équivoque<sup>17</sup>. À ce jour, la relation entre le nombre d'essences et la productivité des peuplements n'a été testée que dans une petite vingtaine d'études<sup>23</sup>, ce qui est relativement maigre en comparaison avec des études du même type menées sur les écosystèmes prairiaux. En regard de la longue tradition de savoir relatif à la fois à l'auto-écologie des essences et à la dynamique des forêts en Europe, il existe assez peu d'informations rigoureuses et objectives sur le développement et la gestion des forêts irrégulières et mélangées ainsi que sur les services et processus qui en découlent.

Les études scientifiques ayant trait à la biodiversité et au fonctionnement des

écosystèmes forestiers se répartissent en quatre groupes :

1. Les études relatives à la productivité des peuplements purs ou mélangés utilisant des placettes permanentes ou des essais sylvicoles.
2. Les approches empiriques (descriptives) réalisées le long de gradients naturels de diversité forestière.
3. Les analyses basées sur les résultats des inventaires forestiers régionaux.
- 4 Les manipulations expérimentales de la diversité des essences ligneuses.

Les études réalisées sur la productivité forestière suggèrent que l'effet de la diversité ligneuse sur la production primaire est fondamentalement idiosyncrasique et que les différences observées entre les peuplements purs et mélangés dépendent étroitement de la composition spécifique du mélange et des conditions expérimentales<sup>13</sup>. Ces études sont habituellement réalisées en travaillant avec des peuplements mélangés composés de deux ou trois essences seulement (voir l'article de Muys et Aubinet, p. 27 dans ce numéro).

Les approches descriptives et comparatives réalisées le long de gradients naturels de diversité forestière sont assez rares en dépit du fait qu'elles procurent l'avantage de pouvoir comparer des écosystèmes complexes en conditions naturelles. Les résultats d'une première étude de ce type réalisée dans les hêtraies d'Europe centrale<sup>9</sup> suggèrent que l'augmentation de la diversité ligneuse va de pair avec des effets variables selon le processus considéré.

À notre connaissance, seules quatre études ont été publiées à ce jour sur les relations entre la diversité ligneuse et le fonctionnement des écosystèmes forestiers sur la

base des données des inventaires forestiers régionaux<sup>5-24-25-27</sup>. Les analyses de ces données permettent de capitaliser l'information provenant d'un très grand nombre de placettes d'inventaire dans de nombreux pays. Toutefois, un bruit de fond important accompagne leur exploitation du fait du nombre important de co-variables à prendre en considération<sup>26</sup>.

À l'instar du travail important réalisé avec succès dans les milieux prairiaux, les mélanges expérimentaux d'essences ligneuses visent à découpler l'effet de la biodiversité de celui des variables environnementales. Des peuplements expérimentaux caractérisés par des degrés de mélange différents sont mis en place à cette fin dans des stations aussi homogènes que possible. Cette approche dite « synthétique » est la seule qui permette réellement de démontrer des relations de cause à effet entre la diversité des communautés et les processus qui s'y déroulent. Elle a été adoptée par le réseau *TreeDiv\_Net* qui teste cette relation dans neuf localités réparties à la surface du globe, depuis les forêts boréales de Finlande jusqu'aux forêts tropicales du Panama. Plus de 600 hectares sont ainsi étudiés, au travers de près de trois mille placettes expérimentales. Six cent mille arbres ont été plantés dans ce cadre, selon un design expérimental bien défini. La Belgique vient de rejoindre ce réseau avec l'installation de placettes expérimentales à Gedinne et à Zedelgem (voir encart page précédente).

---

## CONCLUSIONS

---

Depuis une vingtaine d'années, l'idée que la conservation de la biodiversité est cruciale pour la production d'une multitude de services écosystémiques s'est progressi-



vement imposée à nous. Les résultats des études scientifiques menées dans les écosystèmes prairiaux ont effectivement démontré des relations de cause à effet entre la diversité végétale et différents processus. Dans les écosystèmes forestiers, ces questions commencent seulement à être abordées, notamment via l'installation de réseaux de placettes dans lesquelles la diversité ligneuse est manipulée. Demain, l'étude de ces dispositifs expérimentaux permettra de savoir si le mélange d'essences est effectivement en mesure d'améliorer la productivité et la résistance des forêts face aux stress et aux aléas climatiques ainsi que leur capacité d'accueil vis-à-vis de la biodiversité. □

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> BALVANERA P., PFISTERER A.B., BUCHMANN N., HE J.-S., NAKASHIZUKA T., RAFFAELLI D., SCHMID B. [2006]. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9** : 1146-1156.
- <sup>2</sup> BOHN U., GOLLUB G., HETTWER C. [2000]. *Map of the vegetation of Europe*. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn.
- <sup>3</sup> BRANQUART É., NOIRET O., LECOMTE H. [2007]. *Les milieux forestiers*. In : HALLET C. et al. (Eds). *Rapport analytique sur l'état de l'environnement wallon 2006-2007*. Service Public de Wallonie, pages 538-545.
- <sup>4</sup> CARDINALE B.J., WRIGHT J.P., CADOTTE M.W., CARROLL I.T., HECTOR A., SRIVASTAVA D.S., LOREAU M., WEIS J.J. [2007]. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104** : 18123-18128.
- <sup>5</sup> CASPERSEN J.P., PACALA S.W. [2001]. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* **16** : 895-903.
- <sup>6</sup> European Environment Agency (EEA) [2007]. *European forest types. Categories and types for sustainable forest management reporting and policy*. EEA Technical Report 09/2006.
- <sup>7</sup> HOOPER D.U., CHAPIN F.S.I., EWEL J.J., HECTOR A., INCHAUSTI P., LAVOREL S., LAWTON J.H., LODGE D., LOREAU M., NAEEM S., SCHMID B., SETÄLÄ H., SYMSTAD A.J., VANDERMEER J., WARDLE D.A. [2005]. Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecological Monographs* **75** : 3-36.
- <sup>8</sup> KELTY M.J., LARSON B.C., OLIVER C.D. (eds.) [1992]. *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- <sup>9</sup> LEUSCHNER C., JUNGKUNST H.F., FLECK S. [2009]. Functional role of forest diversity : Pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* **10** : 1-9.
- <sup>10</sup> Millenium Ecosystem Assessment [2005]. *Ecosystems and human well-being : Synthesis*. Island Press, Washington D.C.
- <sup>11</sup> NAEEM S., BUNKER D.E., HECTOR A., LOREAU M., PERRINGS C. (eds.) [2009]. *Biodiversity, ecosystem functioning and human well-being : an ecological and economic perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- <sup>12</sup> OLSTHOORN A.F.M., BARTELINK H.H., GARDINER J.J., PRETZSCH H., HEKHUIS H.J., FRANC A. (eds.) [1999]. *Management of mixed-species forests : silviculture and economics*. IBN Scientific Contributions 15. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen.
- <sup>13</sup> PRETZSCH H. [2005]. *Diversity and productivity in forests : evidence from long-term experimental plots*. In : *Forest diversity and function. Temperate and boreal systems* (eds. Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.-D.). Ecological Studies 176. Springer Berlin, Heidelberg, New York, pp. 41-64.
- <sup>14</sup> REICH P.B., OLEKSYN J., MODRZYNSKI J., MROZINSKI P., HOBBIE S.E., EISSENSTAT D.M., CHO-

- ROVER J., CHADWICK O.A., HALE C.M., TJOELKER M.G. [2005]. Linking litter calcium, earthworms and soil properties : a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* **8** : 811-818.
- <sup>15</sup> ROJSTACZER S., STERLING S.M., MOORE N.J. [2001]. Human Appropriation of Photosynthesis Products. *Science* **5551** : 2549-2552.
- <sup>16</sup> SCHERER-LORENZEN M. [2005]. *Biodiversity and ecosystem functioning : basic principles*. In : *Biodiversity : Structure and Function*. In : *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)* (eds. Barthlott W., Linsenmair K.E., Po-rembski S.). Developed under the Auspices of the UNESCO. EOLSS Publisher Oxford.
- <sup>17</sup> SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.-D. (eds.) [2005a]. *Forest Diversity and function : Temperate and boreal systems*. Ecological Studies 176. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- <sup>18</sup> SCHULZE E.-D., MOONEY H.A. (eds.) [1993]. *Biodiversity and ecosystem function*. Ecological Studies 99. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- <sup>19</sup> SCHÜTZ J.-P. [1999]. Close-to-nature silviculture : is this concept compatible with species diversity ? *Forestry* **72**(4) : 359-366.
- <sup>20</sup> SEPPÄLÄ R., BUCK A., KATILA P. (eds) [2009]. *Adaptation of Forests and People to Climate Change - A Global Assessment Report*. IUFRO World Series, volume 22.
- <sup>21</sup> SRIVASTAVA D.S., VELLEND M. [2005]. Biodiversity-ecosystem function research : is it relevant to conservation ? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **36** :267-294.
- <sup>22</sup> TEEB [2009]. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity for National and International Policy Makers. Summary: Responding to the Value of Nature 2009*. European Communities, Wesseling.
- <sup>23</sup> THOMPSON I., MACKAY B., MCNULTY S., MOSSELER A. [2009]. *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems*. Technical Series n° 43. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal.
- <sup>24</sup> VILÀ M. [2004]. Biodiversity correlates with regional patterns of forest litter pools. *Oecologia* **139** : 641-646.
- <sup>25</sup> VILÀ M., VAYREDA J., GRACIA C., IBÁÑEZ J.J. [2003]. Does tree diversity increase wood production in pine forests ? *Oecologia* **135** : 299-303.
- <sup>26</sup> VILÀ M., INCHAUSTI P., VAYREDA J., BARRANTES O., GRACIA C., IBÁÑEZ J.J., MATA T. [2005]. *Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests*. In : *Forest diversity and function. Temperate and boreal systems* (eds. Scherer-Lorenzen M., Körner C., Schulze E.-D.). Springer Berlin, Heidelberg, New York, pp. 65-86.
- <sup>27</sup> VILÀ M., VAYREDA J., COMAS L., IBÁÑEZ J.J., MATA T., OBÓN B. [2007]. Species richness and wood production : a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* **10** : 241-250.
- <sup>28</sup> VITOUSEK P.M., MOONEY H.A., LUBCHENCO J., MELILLO J.M. [1997] Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* **5325** : 494-499.

KRIS VERHEYEN

kris.verheyen@ugent.be  
 Vakgroep Bos- en waterbeheer,  
 Universiteit Gent  
 Coupure Links, 653  
 B-9000 Gent

ÉTIENNE BRANQUART

ebranquart@gmail.com  
 Belgian Biodiversity Platform  
 Avenue Maréchal Juin, 23  
 B-5030 Gembloux





## EFFETS DU MÉLANGE D'ESSENCES SUR LA BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE

ÉTIENNE BRANQUART – LUC DE KEERSMAEKER

*Les ouvrages traitant de gestion forestière mettent fréquemment en avant l'intérêt des forêts mélangées pour la biodiversité. Fait incontestable ou idée reçue ? Les études scientifiques montrent que les peuplements mélangés ne sont pas systématiquement plus riches que les peuplements purs et que l'effet du mélange dépend fortement des essences qui entrent dans sa composition. D'où l'importance de travailler avec les bonnes combinaisons d'essences...*

**On** a peine à le croire au vu des paysages d'aujourd'hui : la toute grande majorité du territoire de la Belgique était historiquement couverte d'une immense forêt feuillue, entrecoupée çà et là de clairières et de zones plus ouvertes<sup>30-17</sup>. Ceci explique que la plupart des espèces de plantes et d'animaux de notre pays sont adaptées au milieu boisé. Aujourd'hui encore, plusieurs dizaines de milliers d'espèces peuvent être dénombrées à l'échelle d'un seul massif forestier. La ca-

pacité d'accueil de nos peuplements forestiers est fortement conditionnée par la nature et la diversité des essences qui s'y développent. Elles déterminent non seulement le microclimat, la structure et la disponibilité en ressources du milieu forestier, mais aussi la richesse de sa flore et de sa faune.

On s'attend a priori à ce qu'une forêt mélangée héberge une plus grande diversité d'organismes qu'une forêt dominée par

une seule essence, suite à un accroissement des ressources disponibles et à une plus grande hétérogénéité de l'habitat<sup>18-12</sup>. Ainsi, une hêtraie-chênaie est susceptible d'héberger une plus grande diversité d'espèces qu'une chênaie ou une hêtraie pure suite à la présence conjointe d'espèces spécialistes du chêne et du hêtre dans le peuplement mélangé (principe d'additivité, voir la figure 4 dans l'article de Veheyen et Branquart, p. 10 dans ce numéro).

Mais à lui seul, le principe d'additivité ne suffit pas à prédire la composition des communautés d'espèces présentes dans les forêts mélangées. Certains organismes ne s'établissent en effet jamais dans les peuplements forestiers purs et ne s'observent que dans les forêts mélangées, dans lesquelles un ensemble de ressources complémentaires sont disponibles (voir encart page suivante). Par ailleurs, la composition des peuplements n'explique pas tout. D'autres déterminants entrent en ligne de compte pour modéliser la valeur biologique des peuplements forestiers, en particulier la continuité historique du couvert, la structure d'âges, la présence de très vieux arbres ou la quantité de bois mort. C'est ainsi que certains peuplements pauvres en essences mais dotés d'un degré élevé de naturalité, comme les hêtraies naturelles du centre de l'Europe, se caractérisent par une biodiversité exceptionnelle<sup>23</sup>.

Dans cet article, nous effectuons un rapide tour d'horizon des études scientifiques réalisées dans les forêts tempérées et boréales afin de tenter de répondre aux deux questions suivantes :

1. Dans quelle mesure le mélange d'essences influence-t-il la richesse et la diversité\* des communautés d'espèces forestières ?

2. Est-ce que ces paramètres (richesse et diversité) sont davantage déterminés par le nombre ou par la nature des essences forestières qui constituent un peuplement forestier ?

Ces deux questions sont traitées en s'intéressant plus particulièrement à des groupes d'espèces forestières de différents niveaux trophiques, dotées d'un pouvoir de dispersion réduit et potentiellement indicatrices de la diversité ligneuse à l'échelle d'une station forestière. Trois groupes fonctionnels sont ainsi considérés : la flore herbacée, la faune du sol (organismes décomposeurs) et les insectes de la canopée.

---

## EFFET DU MÉLANGE D'ESSENCES SUR LA BIODIVERSITÉ

---

### La flore herbacée

Contrairement aux idées reçues, fort peu d'études démontrent réellement un lien étroit entre la diversité des essences et celle de la végétation herbacée, ce qui laisse entendre que le mélange n'influence pas énormément le tapis herbacé. Dans certaines situations, la flore herbacée est même plus riche dans les peuplements purs que dans les peuplements mélangés<sup>2-3</sup>.

Sur base du principe d'additivité, la richesse et la diversité d'espèces sont censées évoluer selon une courbe en cloche à mesure de l'enrichissement progressif d'un peuplement pur par une deuxième

---

\* Le nombre d'espèces constitutives d'une communauté définit sa richesse ; ce nombre associé à l'importance numérique relative des espèces à l'intérieur de la communauté définit sa diversité. Toutes les espèces sont ici considérées à pied d'égalité, quel que soit leur valeur patrimoniale ou leur statut « liste rouge ».

### Le clairon des fourmis

*(Thanasimus formicarius)*

Les forêts mélangées à dominance de pin sylvestre et d'épicéa constituent l'habitat de prédilection de cet insecte coléoptère prédateur de scolytes. Tandis que la larve recherche l'écorce épaisse des pins pour y construire sa loge nymphale et se métamorphoser, les scolytes consommés par les adultes se développent plus fréquemment et en plus grande quantité sur les épicéas. Très mobiles, les adultes voyagent donc entre épicéas et pins afin de trouver respectivement des proies et des sites de ponte<sup>34</sup>. Ils sont rarement observés dans les massifs forestiers dominés par de grandes plantations d'épicéas.



© Beentree

### La gélinotte des bois

*(Bonasa bonasia)*

La gélinotte est un oiseau typique des forêts mixtes. Elle affectionne particulièrement les peuplements denses constitués d'épicéas et d'arbres et arbustes feuillus variés, qui lui fournissent un ensemble de ressources alimentaires complémentaires tout au long de l'année. Elle consomme principalement les chatons et les bourgeons d'aulne, de bouleau, de noisetier, de saule et de tremble pendant l'hiver et le printemps ; les baies (framboises, mûres, myrtilles, etc.) constituent sa diète estivale<sup>10-15</sup>.



© Kallerna

### Le gros-bec casse-noyaux

*(Coccothraustes coccothraustes)*

Le gros-bec est un hôte des chênaies mélangées riches en essences secondaires. Comme son nom l'indique, l'essentiel de son régime alimentaire est constitué de graines de différentes baies (cannelles, cerises, cornouilles, cynorhodons, etc.), qu'il consomme après avoir enlevé la pulpe et cassé le noyau avec son puissant bec. Il mange aussi des graines et des bourgeons de charme, d'érable, de hêtre et d'orme. Les oisillons sont nourris avec des chenilles capturées par les adultes dans le feuillage des arbres<sup>32-8</sup>.



© Rudo Jurecek

essence (figure 1). Ce cas de figure est toutefois rarement rapporté dans la littérature scientifique, à l'exception notable d'une étude consacrée à l'effet de l'addition d'essences feuillues dans des peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*) au Québec (figure 2).

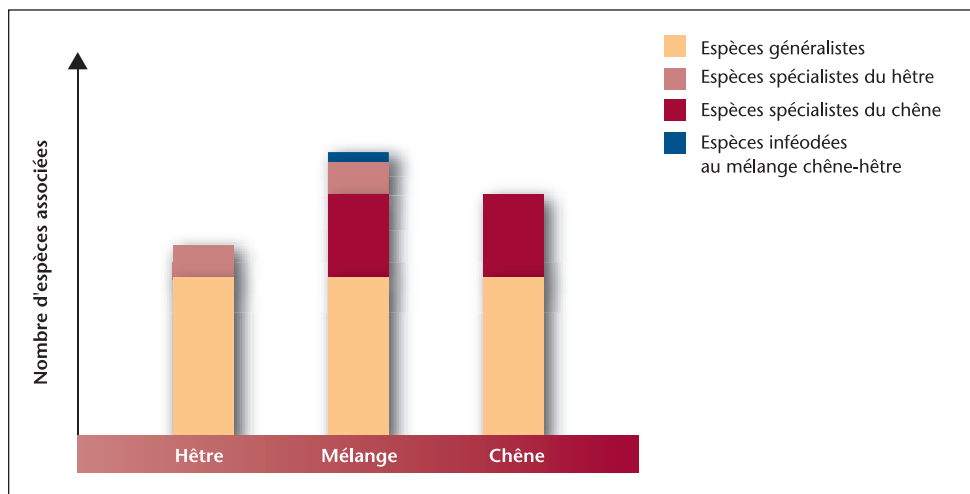
D'autres études mettent en évidence un effet significatif du mélange en travaillant sur des gradients de diversité comprenant plus de deux essences forestières<sup>19-20-26</sup>. Toutefois, à l'analyse, ces effets semblent davantage liés à la présence de certaines espèces particulières dans le mélange et ne répondent pas vraiment au principe d'additivité ou aux règles arithmétiques d'assemblage.

### La faune du sol

Les scientifiques rapportent des effets significatifs du mélange d'essences sur la

diversité des communautés de certains organismes décomposeurs (acariens, cloportes, mille-pattes, nématodes, vers de terre, etc.), à la fois au travers d'observations réalisées dans des gradients de diversité d'essences ou via des expériences dans lesquelles la composition de la litière est manipulée. Ainsi, on observe souvent que la richesse et la diversité spécifique des acariens sont plus élevées dans des litières mélangées que dans des litières constituées de feuilles d'une seule essence (figure 3). Toutefois, comme pour la flore herbacée, ces effets ne s'observent que pour certaines combinaisons d'essences et ne peuvent être généralisés ; l'influence de la fane de certaines espèces ligneuses particulières dans le mélange peut surpasser l'effet du mélange proprement dit (c'est-à-dire le nombre d'essences en présence)<sup>33-7</sup>. L'ef-

Figure 1 – Diagramme théorique comparant la richesse de communautés d'organismes dans des peuplements dominés par le chêne, par le hêtre ou par un mélange à part égale de ces deux essences. On postule ici que l'effet du mélange respecte le principe d'additivité présenté à la figure 4 de l'article de Verheyen et Branquart (p. 10 dans ce numéro). Contrairement aux espèces spécialistes, les organismes généralistes sont indifférents à la nature de l'essence dominante.



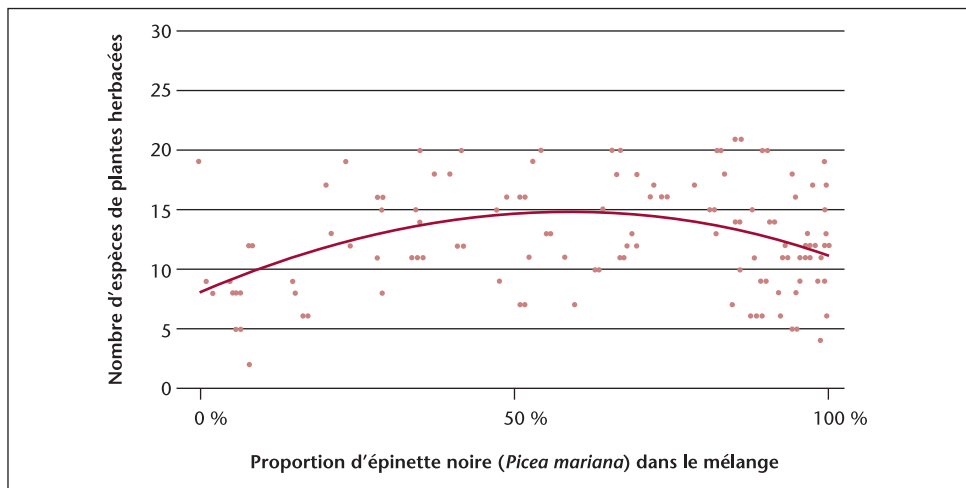


Figure 2 – Relation entre le nombre d'espèces de plantes herbacées et le degré de mélange, exprimé sur base de la surface terrière relative de l'épinette noire (*Picea mariana*) (d'après JOBIDON et al.<sup>16</sup>).

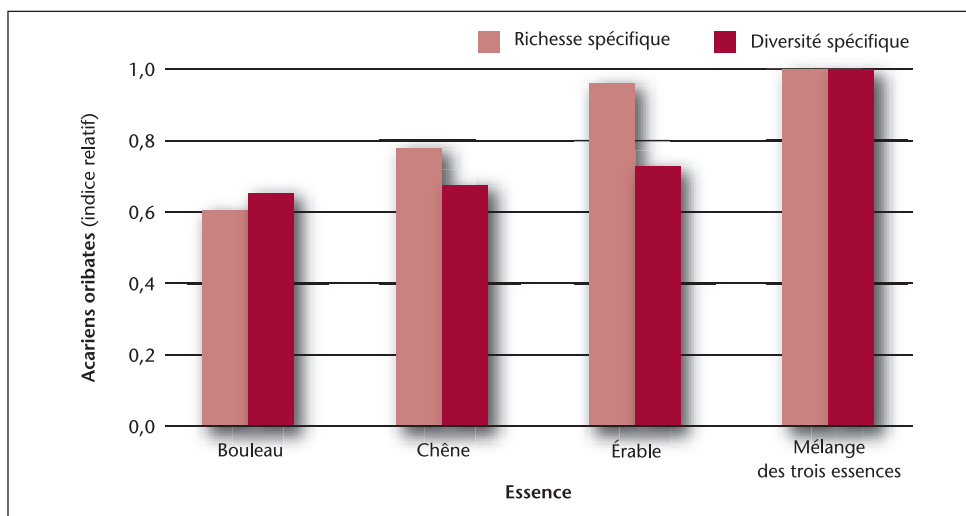


Figure 3 – Richesse spécifique et diversité relatives des communautés d'acariens oribates trouvées dans la litière de bouleau, de chêne et d'érable ainsi que dans la litière composée des feuilles de ces trois essences en mélange (modifié d'après HANSEN et COLEMAN<sup>13</sup>).

fet produit par le mélange, quand il est observé, s'explique par un accroissement de l'hétérogénéité de la litière et par une plus grande diversité de ressources alimentaires disponibles pour les organismes du sol.

### Les insectes de la canopée

À ce jour, peu d'études ont été réalisées dans les forêts tempérées et boréales pour tester l'effet du mélange d'essences sur les insectes de la canopée. Toutefois, les données existantes suggèrent que le mélange

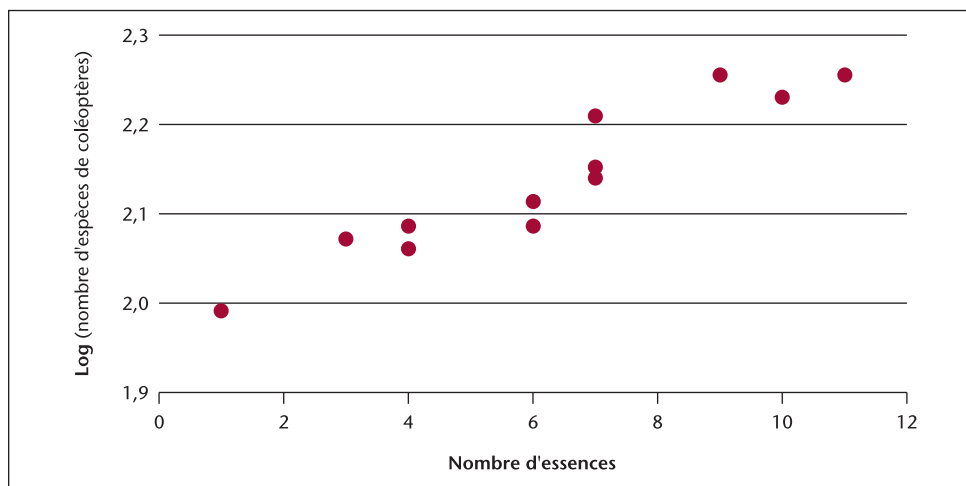


Figure 4 – La richesse spécifique des communautés de coléoptères de la canopée (charançons, chrysomèles, élatérides, longicornes, scolytes, staphylins, etc.) est directement conditionnée par le nombre d'essences constitutives du peuplement forestier (modifié d'après SOBEK et al.<sup>28-29</sup>).

a un effet marqué sur l'hétérogénéité de la canopée, la disponibilité en ressources pour les insectes qui s'y développent et, partant, sur la composition et la diversité de leurs communautés (figure 4). Suite à la forte spécialisation alimentaire de ces organismes, l'addition d'espèces ligneuses au peuplement favorise en effet l'apparition de nouvelles espèces spécialistes et se traduit par une augmentation de leur diversité. Ces espèces spécialistes nécessitent toutefois la présence d'une quantité suffisante d'arbres hôtes pour se développer dans un peuplement. Ainsi, un chêne isolé dans une hêtraie n'abritera pas l'intégralité du cortège d'espèces typiques de la chênaie<sup>21</sup>.

---

#### EFFET DE LA NATURE DES ESSENCES SUR LA BIODIVERSITÉ

---

La présence d'essences particulières dans le mélange a un effet marqué sur la riches-

se des communautés d'espèces forestières et peut même surpasser celui du mélange en tant que tel (nombre d'espèces ligneuses en présence). Certaines essences sont en effet très bénéfiques ou au contraire plutôt défavorables à la flore et à la faune forestières.

#### La flore herbacée

La quantité de lumière est habituellement considérée comme l'un des principaux déterminants de la richesse de la végétation herbacée en forêt. Comme sa transmission est largement influencée par la morphologie des feuilles et de la canopée des espèces ligneuses, l'addition d'essences à feuillage dense au niveau de la strate arborée (hêtre, épicéa) ou arbustive (charme, noisetier) est susceptible de diminuer l'abondance et la richesse de la flore herbacée. Ces essences empêchent en particulier l'installation d'espèces herbacées héliophiles comme la Digitale pourpre, l'Épilobe en épis, le Millepertuis commun



ou la Fougère aigle. En revanche, le mélange à base d'essences plus héliophiles (bouleaux, frêne, mélèzes ou pins) serait plutôt favorable à ces espèces<sup>27-14</sup>.

Les propriétés de la litière des espèces ligneuses ont aussi un rôle déterminant sur la flore herbacée. Les arbres produisant une litière pauvre en nutriments et riche en polyphénols favorisent l'acidification du sol et réduisent la diversité végétale. À l'inverse, celle-ci s'accroît à mesure qu'augmente la proportion d'arbres produisant une litière dite améliorante, riche en nutriments et se décomposant facilement (frênes, peupliers, tilleuls, etc.)<sup>11-9-1</sup>.

### Les organismes directement associés aux arbres

La richesse des cortèges d'organismes qui entretiennent d'étroites relations fon-

ctionnelles avec les arbres sont fortement influencées par la composition des peuplements forestiers. Ainsi en va-t-il des insectes phytophages qui se nourrissent des tissus de l'arbre (feuilles, aiguilles, sève, bois), des organismes décomposeurs vivant dans le sol et les litières, des lichens épiphytes qui poussent sur les écorces et les branches, des champignons mycorhiziens qui échangent des nutriments avec les racines et des champignons lignivores qui dégradent le bois mort. La richesse spécifique de ces cortèges d'organismes varie fortement d'une essence à l'autre et est déterminée par les caractères biogéographiques, phylogénétiques et physiologiques des essences hôtes<sup>22-5</sup>. Ainsi, un nombre accru d'espèces se développe en relation avec les essences indigènes qui présentent une aire de distribution naturelle très étendue. Les genres d'arbres lis-

Tableau 1 – Importance de différents genres d'arbres indigènes en Europe occidentale vis-à-vis des guildes d'organismes qui leur sont associées. Le symbole « + » signale un effet positif prononcé sur la diversité de ces cortèges d'espèces. Les arbres sont classés par ordre décroissant d'importance pour la biodiversité (d'après BRANQUART et LIÉGEOIS<sup>6</sup>).

Essence	Insectes phytophages	Faune du sol	Champignons lignivores	Champignons mycorhiziens	Lichens épiphytes
Saules	+	+	+	+	+
Chênes	+		+	+	+
Aulnes	+	+	+		+
Bouleaux	+		+	+	
Peupliers	+	+	+		
Hêtre			+	+	+
Érables		+	+		+
Frêne		+	+		+
Pins	+		+	+	
Cerisiers	+	+			
Sorbiers		+			+
Tilleuls		+			+
Épicéa			+	+	
Ormes		+			

tés en haut du tableau 1 (saules, chênes, aulnes, bouleaux, peuplier tremble, etc.) hébergent typiquement de riches cortèges d'organismes et sont susceptibles d'accroître fortement la capacité d'accueil des peuplements forestiers. En particulier, leur développement au sein de plantations résineuses est extrêmement favorable à la biodiversité et peut même jouer un rôle important pour la préservation d'espèces menacées<sup>4-24-25-31</sup>.

---

## CONCLUSIONS

---

Les travaux scientifiques consacrés à l'étude des relations entre la biodiversité et le nombre d'essences constitutives des peuplements forestiers sont encore peu nombreux. Quelques tendances se dégagent toutefois de ceux-ci :

- d'une manière générale, le mélange d'essences favorise la biodiversité et permet le plus souvent le développement de cortèges d'organismes plus diversifiés que dans les peuplements purs. Les peuplements mélangés présentent de ce point de vue un intérêt incontestable ;
- les essences secondaires ont montré à de multiples reprises qu'elles augmentent fortement la capacité d'accueil des peuplements et méritent d'être favorisées le plus possible au travers des pratiques de gestion ;
- la plus grande biodiversité observée dans les peuplements mélangés résulte de l'accumulation d'espèces susceptibles d'évoluer également dans certains peuplements purs. Seuls quelques organismes sont connus pour être strictement inféodés aux peuplements mélangés et ne se rencontrent pas dans les peuplements purs ;
- les règles simples d'assemblage ne permettent pas de prédire avec précision la richesse des cortèges d'organismes qui se développent dans les peuplements mélangés. En effet, l'effet du mélange est fortement conditionné par la nature des espèces ligneuses présentes ;
- les connaissances scientifiques font encore défaut aujourd'hui pour définir avec précision quels sont les mélanges à installer pour favoriser la biodiversité forestière en Europe occidentale. D'où l'intérêt d'étudier la biodiversité au travers de dispositifs expérimentaux caractérisés par différents degrés de mélange.    □

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> AUGUSTO L., RANGER J., BINKLEY D., ROTHE A. [2002]. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* **59** : 233-253.
- <sup>2</sup> BARBIER S. [2007]. *Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées*. Thèse de doctorat, Université d'Orléans.
- <sup>3</sup> BARBIER S., GOSSELIN F., BALANDIER P. [2008]. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* **254** : 1-15.
- <sup>4</sup> BIBBY C.J., ASTON N., BELLAMY R.E. [1989]. Effects of broadleaved trees on birds of upland conifer plantations in North Wales. *Biological Conservation* **49** : 17-29.
- <sup>5</sup> BRÄNDLE M., BRANDL R. [2001]. Species richness of insects and mites on trees : expanding Southwood. *J. Anim. Ecol.* **70** : 491-504.
- <sup>6</sup> BRANQUART É., LIÉGEOIS S. [2005]. *Normes de gestion pour favoriser la biodiversité dans les bois soumis au régime forestier*. Ministère

- de la Région wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement.
- <sup>7</sup> CESARZ S., FAHRENHOLZ N., MIGGE-KLEIAN S., PLATNER C., SCHAEFER M. [2007]. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *Eur. J. Soil Biology* **43** : S61-S67.
- <sup>8</sup> CHARMAN E., CARPENTER J., GRUAR D. [2009]. *Understanding the causes of decline in breeding bird numbers in England : review of the evidence base for declining species in the woodland indicator for England*. RSPB Research Report n° 37. ISBN 978-1-905601-21-9.
- <sup>9</sup> CORNELISSEN J.H.C. [1996]. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* **84** : 573-582.
- <sup>10</sup> DEL HOYO J., ELLIOTT A., SARGATAL J. [1994]. *Handbook of the birds of the world. Vol. 2 : New world vultures to guineafowl*. Lynx edicions, Barcelona.
- <sup>11</sup> ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER V., PAULISSEN D. [1992]. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18** : 1-248.
- <sup>12</sup> GOSSELIN F., LARO USSINIE O. [2004]. *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*. Cemagref Éditions, GIP ECOFOR.
- <sup>13</sup> HANSEN R.A., COLEMAN D.C. [1998]. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (*Acari : Oribatida*) in litterbags. *Applied Soil Ecology* **9** : 17-23.
- <sup>14</sup> HÄRD TLE W., VON OHEIMB G., WESTPHAL C. [2003]. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* **182** : 327-338.
- <sup>15</sup> JANSSON G., ANGELSTAM P., ABERG J., SWENSON E. [2004]. Management targets of the conservation of hazel grouse in boreal landscapes. *Ecological Bulletins* **21** : 259-264.
- <sup>16</sup> JOBIDON R., CYR G., THIFFAULT N. [2004]. Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management* **198** : 209-221.
- <sup>17</sup> JOHNSON C.N. [2009]. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proc. R. Soc. B.* **276** : 2509-2519.
- <sup>18</sup> LAIOLO P. [2002]. Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. *Folia Zool.* **51** : 121-128.
- <sup>19</sup> LENIÈRE A., HOULE G. [2006]. Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* MARSH.) forests managed for sap extraction. *Forest Ecology and Management* **231** : 94-104.
- <sup>20</sup> MÖLDER A., BERNHARDT-RÖMERMANN M., SCHMIDT W. [2008]. Herb-layer diversity in deciduous forests : raised by tree richness or beaten by beech ? *Forest Ecology and Management* **256** : 272-281.
- <sup>21</sup> MÜLLER J., GOSSNER M. [2007]. Single host trees in a closed forest canopy matrix : a highly fragmented landscape. *J. Appl. Entomol.* **131** : 613-620.
- <sup>22</sup> NEWTON A., HAIGH J. [1998]. Diversity of ectomycorrhizal fungi in the UK : a test of the species-area relationship and the role of host preference. *New Phytologist* **138** : 619-627.
- <sup>23</sup> PAILLET Y. [2010]. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests : meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* **24** : 101-112.
- <sup>24</sup> PECK K.M. [1989]. Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantations in Northern England. *Biological Conservation* **48** : 41-57.
- <sup>25</sup> SAETRE P., SAETRE L., STURESSON LUNDKVIST H., BENG TSSON J., BRANDTBERG P.-O. [1997]. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure norway spruce and

- mixed Norway spruce - birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* **27** : 2034-2042.
- <sup>26</sup> SCHMIDT I., LEUSCHNER CH., MÖLDER A., SCHMIDT W. [2009]. Structure and composition of the seed bank in monospecific and tree species-rich temperate broad-leaved forests. *Forest Ecology and Management* **257** : 695-702.
- <sup>27</sup> SCHÜTZ J.-P. [1997]. *Sylviculture 2 : la gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 178 p.
- <sup>28</sup> SOBEK S., GOSSNER M.M., SCHERBER C., STEFFAN-DEWENTER I., TSCHARNTKE T. [2009]. Tree diversity drives abundance and spatio-temporal  $\beta$ -diversity of true bugs (*Heteroptera*). *Ecological Entomology* **34**(6) : 772-782.
- <sup>29</sup> SOBEK S., SCHERBER C., STEFFAN-DEWENTER I., TSCHARNTKE T. [2009]. Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient. *Diversity and Distribution* **15** : 660-670.
- <sup>30</sup> SVENNING J.C. [2002]. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation* **104** : 133-148.
- <sup>31</sup> TIKKANEN O.-P., MARTIKAINEN P., HYVÄRI-NEN E., JUNNINEN K., KOUKI J. [2006]. Red-listed boreal forest species of Finland : associations with forest structure, tree species, and decaying wood. *Annales Zoologici Fennici* **43** : 373-383.
- <sup>32</sup> TOMIAŁOJC L. [2005]. Distribution, breeding density and nest sites of Hawfinches *Coccothraustes coccothraustes* in the primeval forest of Białowieża National Park. *Acta Ornithologica* **40**(2) : 127-138.
- <sup>33</sup> WARDLE D.A., YEATES G.W., BARKER G.M., BONNER K.I. [2006]. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* **38** : 1052-1062.
- <sup>34</sup> WARZÉE N., GILBERT M., GRÉGOIRE J.-C. [2006]. Predator/prey ratios : a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms. *Annals of Forest Sciences* **63** : 301- 308.

ÉTIENNE BRANQUART

ebranquart@gmail.com  
 Belgian Biodiversity Platform  
 Avenue Maréchal Juin, 23  
 B-5030 Gembloux

LUC DE KEERSMAEKER

luc.dekeersmaeker@Inbo.be  
 Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek  
 (INBO)  
 Gaverstraat, 4  
 B-9500 Geraardsbergen



## PEUPLEMENTS MÉLANGÉS ET PRODUCTIVITÉ

BART MUYS – MARC AUBINET

*Il n'y a pas à ce jour de relation clairement établie entre la diversité d'essences et la productivité des forêts. Les études actuelles montrent que s'il existe une relation, elle est le plus souvent masquée par d'autres facteurs tels que la variabilité des ressources abiotiques.*

**La** productivité primaire d'un peuplement forestier résulte de la photosynthèse et de la respiration. C'est une fonction essentielle qui contribue largement à l'approvisionnement en bois et en autres produits forestiers mais aussi à la régulation climatique, via la séquestration et le stockage de carbone<sup>6</sup>. Une gestion durable des forêts a pour objectif d'optimiser aussi bien les fonctions de stockage (de biomasse et de carbone), que les fonctions de flux (croissance et séquestration) ainsi que leur stabilité<sup>1</sup>. Depuis le XIX<sup>e</sup> siècle au moins, les forestiers se sont interrogés sur la productivité des forêts mélangées comparées aux peuplements purs<sup>10</sup>, sans toutefois obtenir de réponse concluante à ce jour. Durant la dernière décennie, de fortes relations entre diversité et productivité ont été observées sur des assemblages expérimentaux d'espèces de prairies<sup>13-4</sup>. Ceci était expliqué, du moins partiellement, par une complémentarité entre espèces dans l'utilisation des ressources du sol<sup>14</sup>. Cet article a pour objectif d'évaluer dans quelle mesure les recherches sur les relations entre diversité et productivité en forêt pourraient mettre en évidence des comportements similaires.

---

EXISTENCE DE RELATIONS  
BIODIVERSITÉ/PRODUCTIVITÉ  
EN FORÊT

---

De nombreuses observations réalisées dans le monde entier à l'échelle de la parcelle, sur des épicéas, des douglas, des pins ou des eucalyptus, ont montré que les peuplements purs avaient généralement une plus grande productivité que les peuplements mélangés, pourtant constitués à partir des mêmes essences<sup>10</sup>. Au contraire, d'autres études rapportent un effet positif, jusqu'à 10 à 20 %, du mélange d'essences sur la productivité. De tels effets sont observés principalement sur des sols riches alors que sur des sols pauvres, le mélange des essences semble avoir souvent un effet négatif sur la productivité<sup>2</sup>. Une synthèse d'études réalisées en forêt tropicale montre quant à elle que la croissance en diamètre des peuplements mélangés est généralement supérieure à celle des peuplements purs<sup>9</sup>. Enfin, MÖLDER *et al.*<sup>7</sup> a trouvé dans les forêts feuillues allemandes, que la biomasse de la couche herbacée augmentait avec la diversité de la canopée.

À ce jour, très peu d'études ont testé les relations diversité/productivité à grande échelle. Une première tentative a été réalisée par VILA *et al.*<sup>15</sup>, en Catalogne, sur base de données d'inventaires forestiers régionaux. Ils ont montré que, dans les forêts méditerranéennes, la production en bois d'œuvre augmentait avec la diversité des essences forestières lorsque la canopée n'était pas fermée, mais que cet effet était moins important dans les forêts résineuses et disparaissait dans les forêts feuillues. Ces observations suggèrent que la relation diversité/productivité peut être observée

dans les jeunes forêts à succession précoce ou sur sites marginaux, tels les lisières par exemple.

Depuis, des analyses d'inventaires nationaux pour évaluer les effets des forêts mélangées sont en cours en France et en Allemagne<sup>8</sup>. Par une analyse globale de données, LUYSSAERT *et al.*<sup>5</sup> ont montré que les bilans nets de carbone des forêts sont semblables dans le monde entier car, lorsque les températures et les précipitations dépassent les valeurs optimales de 10 °C et 1 500 mm, le surplus de photosynthèse est compensé par l'élévation des taux de respiration. Les différences globales entre forêts sont donc moins l'effet de différences climatiques que de facteurs tels que l'âge, la gestion et les perturbations passées qui ont, entre autres, influencé la composition en espèces ligneuses.

Les études empiriques de la relation entre diversité et productivité en forêts semblent bien contradictoires. Ces relations dépendent, en effet, du contexte et peuvent être confondues avec les impacts des nombreux facteurs environnementaux et des pratiques de gestion. Ce résultat met en évidence la nécessité de mettre en place des expériences conçues afin de ne pas confondre l'impact de la diversité avec ces autres facteurs. Récemment, les progrès méthodologiques dans ce domaine ont été débattus dans la littérature<sup>12-3</sup> et ont mené à la mise en place de parcelles expérimentales, à long terme, afin d'explorer le rôle de la diversité des arbres pour la productivité de la forêt. Ces parcelles ont été installées en Allemagne, en Finlande, en Belgique (voir encart dans l'article de Verheyen et Branquart, p. 12 dans ce numéro), en France, au Panama, en Malaisie et en Chine.

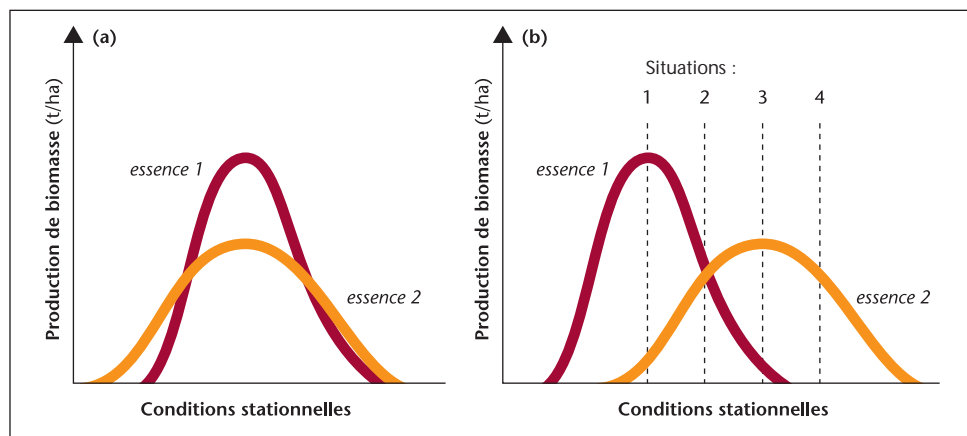
## TENTATIVE D'EXPLICATION MÉCANISTE

Les interactions entre les arbres peuvent prendre des formes différentes selon les conditions abiotiques. Lorsque deux essences occupent plus ou moins la même niche, l'une étant plus productive que l'autre, l'introduction de la seconde peut conduire à une perte de productivité (figure 1a). Ce type de situation, où la compétition apparaît entre des essences aux exigences similaires, est commune en forêt, ce qui explique qu'un grand nombre d'études mettent en évidence une relation diversité/productivité négative. Par contre, lorsque les différentes essences cohabitantes occupent des niches distinctes (figure 1b), la productivité dépend des interactions complexes entre elles, ce qui peut mener à des résultats contrastés selon l'interaction existant entre la station et l'essence (figure 2).

Dans une étude sur la croissance de pins d'Écosse et de bouleaux effectuée aux Pays-Bas, WIJDEVEN *et al.*<sup>16</sup> ont observé une plus grande productivité dans les peuplements mélangés que dans les peuplements purs pour les deux essences, l'effet positif du mélange étant plus important dans les peuplements de plus grande surface terrière (figure 3). En particulier, les bouleaux se sont montrés plus productifs en mélange qu'en monoculture. Les auteurs ont supposé une complémentarité des ressources, peut être due à la colonisation par les racines de couches de sol différentes. Toutefois, ils ne disposaient pas de preuve expérimentale de leur hypothèse.

PRETZCH et SCHÜTZE<sup>11</sup> ont été les premiers à mettre en évidence une telle complémentarité des ressources entre essences dans les peuplements mélangés. Alors que dans des mélanges de hêtre et d'épicéas sur substrat pauvre, une dominance des épicéas apparaissait sans effet de complé-

Figure 1 – Production de biomasse en relation avec les conditions stationnelles pour deux essences distinctes. (a) Essences occupant des niches écologiques similaires. (b) Essences occupant des niches écologiques différentes. Les situations 1 à 4 se réfèrent aux interactions entre essences expliquées à la figure 2 (d'après PRETZSCH<sup>10</sup>).



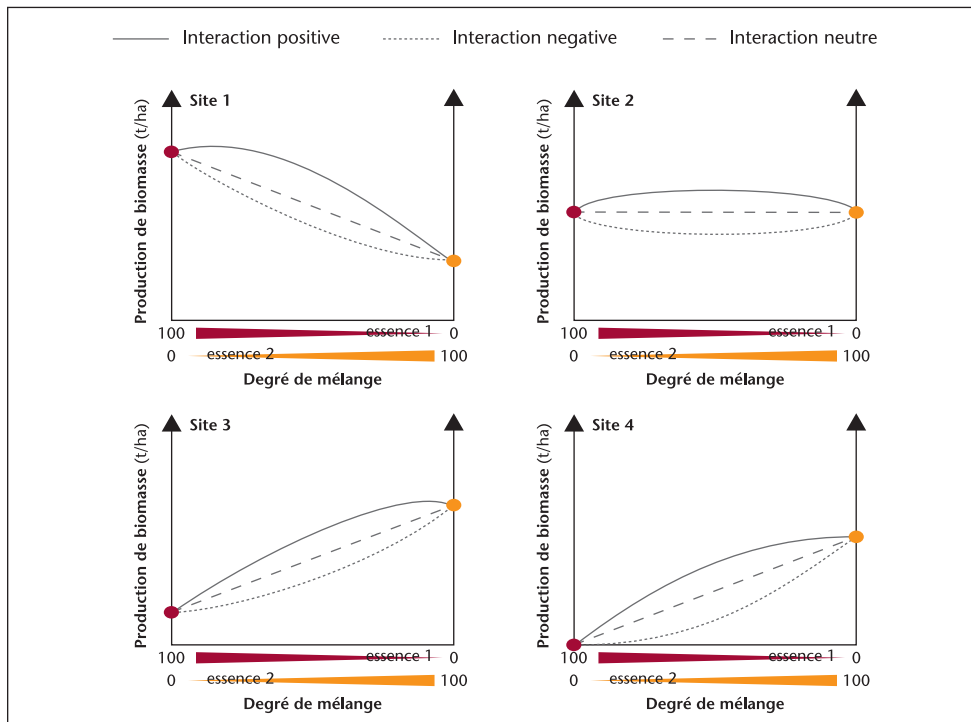
mentarité, dans des sites riches d'Allemagne du Sud, ils ont observé une production de l'ordre de 14 à 29 % supérieure à celles des monocultures, suite à une stimulation mutuelle des deux essences. Ceci prouve que la complémentarité était supposée être la conséquence d'un prélèvement et d'une distribution de nutriments plus efficace ainsi qu'une plus grande efficacité des canopées dans les parcelles mélangées.

## CONCLUSION

À ce jour, peu d'éléments permettent de conclure à l'existence d'une relation claire

entre diversité et productivité pour les forêts. Les observations ne permettent pas de mettre en évidence une relation univoque, celle-ci étant probablement masquée par d'autres facteurs tels que, notamment, la variabilité des ressources abiotiques. Les difficultés méthodologiques ont sérieusement retardé le développement d'expériences en forêts, ces écosystèmes étant dominés par des organismes de grande taille et à longue durée de vie. Néanmoins, l'établissement récent de dispositifs expérimentaux permet d'espérer une percée dans la compréhension du rôle de la biodiversité dans la productivité des forêts et leur séquestration de carbone dans le futur.

Figure 2 – Production de biomasse pour deux essences en peuplements purs et mélangés (situations 1 à 4 de la figure 1b). (1) Optimum de croissance pour l'essence 1, (2) potentiel de croissance identique pour les deux essences, (3) optimum de croissance pour l'essence 2, (4) domaine de croissance pour l'essence 2 mais hors du domaine de croissance pour l'espèce 1 (d'après PRETZSCH<sup>10</sup>).





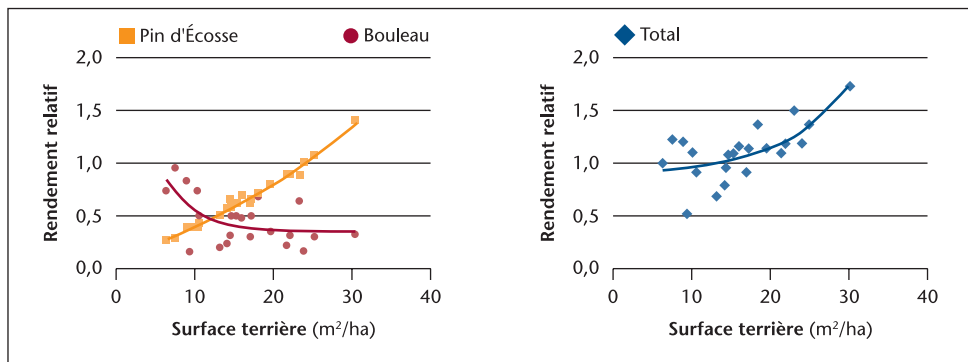


Figure 3 – Production relative de peuplements mélangés de pin d'Écosse et de bouleau (à droite) par rapport à leur équivalent en monoculture (à gauche). Évolution en fonction de la surface terrière (d'après WIJDEVEN et al.<sup>16</sup>).

En attendant, les analyses statistiques des données issues d'observation ou des inventaires forestiers nationaux permettent quand même de tester l'hypothèse d'une relation entre diversité et productivité en forêt. Lorsqu'un élément de relation peut être démontré, des recherches fondamentales complémentaires sont nécessaires afin de mieux comprendre les mécanismes qui le sous-tendent. □

## BIBLIOGRAPHIE

- <sup>1</sup> KINZIG A.P., PACALA S. [2002]. *Successional biodiversity and ecosystem functioning*. In : KINZIG A.P., PACALA S., TILMAN D (eds). *Functional Consequences of Biodiversity : Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, p. 175-212.
- <sup>2</sup> KÖRNER Ch. [2005]. *An introduction to the functional diversity of temperate forest trees*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.-D. (eds). *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Ecological studies vol. 176, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 13-37.
- <sup>3</sup> LEUSCHNER C., JUNGKUNST H.F., FLECK S. [2009]. Functional role of forest diversity : pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* **10** : 1-9.
- <sup>4</sup> LOREAU M., NAEEM S., INCHAUSTI P., BENGTSSON J., GRIME J.P., HECTOR A., HOOPER D.U., HUSTON M.A., RAFFAELLI D., SCHMID B., TILMAN D., WARDLE D.A. [2001]. Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges. *Science* **294** : 804-808.
- <sup>5</sup> LUYSSAERT S. et al. [2007]. CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* **13** : 2509-2537.
- <sup>6</sup> Millennium Ecosystem Assessment [2005]. *Ecosystems and Human Well-being : Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- <sup>7</sup> MÖLDER A., BERNHARDT-ROMERMANN M., SCHMIDT W. [2008]. Herb-layer diversity in deciduous forests : raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management* **256** : 272-281.
- <sup>8</sup> MORNEAU F., DUPREZ C., HERVÉ J.-C. [2008]. Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats

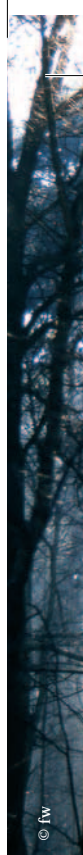
- de l'inventaire forestier national. *Revue Forestière Française* **60**(2) : 107-120.
- <sup>9</sup> PIOTTO D. [2008]. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* **255** : 781-786.
- <sup>10</sup> PRETZSCH H. [2005]. *Diversity and productivity in forests : evidence from long-term experimental plots*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.-D. (eds). *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Ecological studies vol. 176, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, .p 41-64.
- <sup>11</sup> PRETZSCH H., SCHÜTZE G. [2009] Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe : evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur. J. Forest. Res.* **128** : 183-204.
- <sup>12</sup> SCHERER-LORENZEN M., SCHULZE E.D., DON A., SCHUMACHER J., WELLER E. [2007]. Exploring the functional significance of forest diversity : A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9** : 53-70.
- <sup>13</sup> TILMAN D., REICH P.B., KNOPS J., WEDIN D., MIELKE T., LEHMAN C. [2001]. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294** : 843-845.
- <sup>14</sup> VERHEYEN K., BULTEEL H., PALMBORG C., OLIVIE B., NIJS I., RAES D., MUYS B. [2008]. Can complementarity in water use help to explain diversity-productivity relationships in experimental grassland plots ? *Oecologia* **156** : 351-361.
- <sup>15</sup> VILA M., INCHAUSTI P., VAYREDA J., BARRANTES O., GRACIA C., IBÁÑEZ J.J., MATA T. [2005]. *Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.-D. (eds). *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Ecological studies vol. 176, Springer, Berlin, p. 65-86.
- <sup>16</sup> WIJDEVEN S.M.J., OOSTERBAAN A., VAN DEN BERG C., VAN JOLE M. [2000]. *Groei van ongelijkejarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden. Resultaten van metingen in 22 opstanden op de Veluwe en de Sallandse heuvelrug*. Alterra, Wageningen. Alterra-rapport 014.

BART MUYS

Bart.Muys@ees.kuleuven.be  
 Afdeling Bos, Natuur en Landschap,  
 Katholieke Universiteit Leuven  
 Celestijnenlaan, 200e - bus 2411  
 B-3001 Leuven

MARC AUBINET

marc.aubinet@ulg.ac.be  
 Physique des bio-systèmes,  
 Gembloux Agro-Bio Tech (ULg)  
 Avenue de la Faculté, 8  
 B-5030 Gembloux





© fw

## EFFETS DE LA DIVERSITÉ DES ESSENCES FORESTIÈRES SUR LA DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES ET LE CYCLE DES ÉLÉMENTS

QUENTIN PONETTE

*Est-ce qu'une plus grande diversité d'essences au sein des peuplements favorise la décomposition de la litière ? Il semble que la réponse soit nuancée. Elle est abordée ici en considérant les facteurs principaux et les échelles en jeu.*

**La** croissance des arbres implique l'acquisition de ressources, parmi lesquelles le carbone, l'eau et les éléments minéraux sont les plus importantes. Contrairement à l'énergie, les éléments minéraux sont recyclés au sein des écosystèmes et entre ceux-ci. En considérant les limites du système sol-plante (de la profondeur d'enracinement au sommet de la canopée), les principales entrées en éléments minéraux sont les apports atmosphériques (sous forme de dépôts secs, de gaz ou vapeurs,

ou d'éléments dissous dans la pluie, le brouillard ou la neige), les apports latéraux, les remontées capillaires et, en présence d'essences fixatrices d'azote, la fixation d'azote atmosphérique. Les principales sorties sont le drainage sous la zone d'enracinement, les écoulements latéraux, la récolte de biomasse et, dans certaines conditions, la dénitrification (figure 1). Ces flux entrées-sorties sont connectés à un cycle interne, au sein de l'arbre. En effet, les éléments minéraux


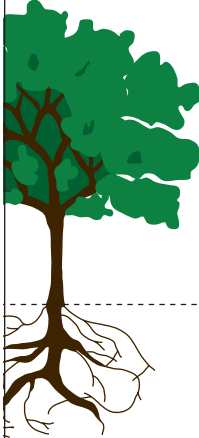
nécessaires à la croissance sont mobilisés à partir du sol (prélèvement racinaire), de l'atmosphère (absorption foliaire), ou de différents sites de stockage dans l'arbre (translocation). Seule une partie des éléments minéraux prélevés ou absorbés sont immobilisés à long terme dans les tissus ligneux ; la fraction non retenue par les arbres retourne au sol sous formes solide (litières aériennes et souterraines) ou solubles (récrétion foliaire, excrétion racinaire). Les éléments retenus dans le sol et la litière sous forme solide, sont solubilisés par deux processus essentiels : l'altération à partir des phases minérales, et la décomposition à partir des constituants organiques.

Comme la décomposition de la matière organique est un processus qui exerce un contrôle majeur sur la disponibilité du carbone et des éléments minéraux, nous nous focaliserons ici sur les effets de la diversité des essences sur le processus de décomposition, et plus particulièrement sur les litières foliaires.

## DÉCOMPOSITION

D'un point de vue nutritionnel, la décomposition correspond au processus par lequel la litière, d'origine aérienne ou souterraine, est réduite en ses constituants chimiques élémentaires. Ceci implique un en-

Figure 1 – Principales composantes du cycle des éléments minéraux.

ENTRÉES (↗) ET SORTIES (↘) DANS ET DE L'ÉCOSYSTÈME	CYCLES INTERNES À L'ÉCOSYSTÈME 	ÉLÉMENTS SOLUBILISÉS
 <p>Apports atmosphériques ↗</p> <p>Fixation azote atmosphérique ↗</p> <p>Récolte de biomasse ↘</p>	<p>Absorption foliaire</p> <p>Litière aérienne (retours solides)</p> <p>Récrétion (retours solubles)</p> <p>Translocation (interne à l'arbre)</p>	
<p>Dénitrification des sols ↘</p> <p>Écoulement latéral ↗↘</p>	<p>Prélèvement racinaire</p> <p>Litière souterraine (retours solides)</p> <p>Excrétion (retours solubles)</p>	<p>Minéralisation de la matière organique</p> <p>Altération des constituants minéraux</p>
<p>Drainage profond ↘</p> <p>Remontées capillaires ↗</p>		

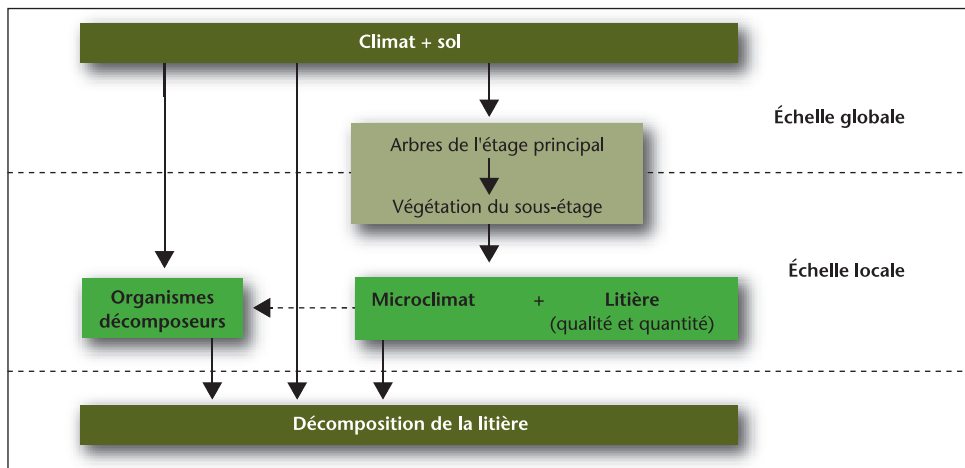


Figure 2 – Principaux facteurs contrôlant le processus de décomposition à différentes échelles.

semble complexe de processus chimiques, physiques et biologiques, qui agissent sur une large gamme de substrats organiques, eux-mêmes en évolution sous l'effet de ces processus<sup>2</sup>. Le processus de décomposition peut donc être subdivisé en plusieurs phases, durant lesquelles l'importance relative des différents mécanismes ainsi que l'impact de constituants de la litière, tels que l'azote, peuvent changer.

À l'échelle globale, la décomposition est contrôlée par le climat, les propriétés de la litière et les organismes du sol<sup>1</sup>. À l'échelle locale (peuplement, microsite), les mêmes facteurs sont impliqués ; comme le climat est toutefois beaucoup plus homogène, ce sont la qualité de la litière et les organismes du sol qui sont les déterminants majeurs de la décomposition à cette échelle (figure 2).

Bien que la qualité de la litière végétale dépende de propriétés tant physiques que chimiques<sup>16-10</sup>, celle-ci est plus communément décrite par ses seules propriétés chimiques.

À cet égard, les rapports entre le carbone et l'azote (C/N<sup>23</sup>) et entre la lignine et l'azote<sup>18</sup> de la litière fraîche ont été proposés comme indicateurs pour classer les essences selon la vitesse de décomposition de leur litière (figure 3). Puisque la décomposition résulte de différents processus dont l'importance relative change au cours du temps, ces indicateurs sont toutefois peu fiables quand ils sont utilisés dans des gammes relativement étroites ou à différents stades de décomposition<sup>5</sup>. D'autre part, l'impact relatif de la qualité de la litière sur la décomposition varie selon le site<sup>17</sup> ce qui signifie, entre autres, qu'une même espèce peut montrer des taux de décomposition contrastés en fonction des conditions de sol ou de climat.

Lorsqu'on examine les effets de la diversité des essences sur la décomposition des litières, deux échelles spatiales présentent un intérêt particulier : celle du peuplement, liée à l'agencement spatial d'arbres de caractéristiques contrastées, et celle du microsite, qui traduit l'association locale

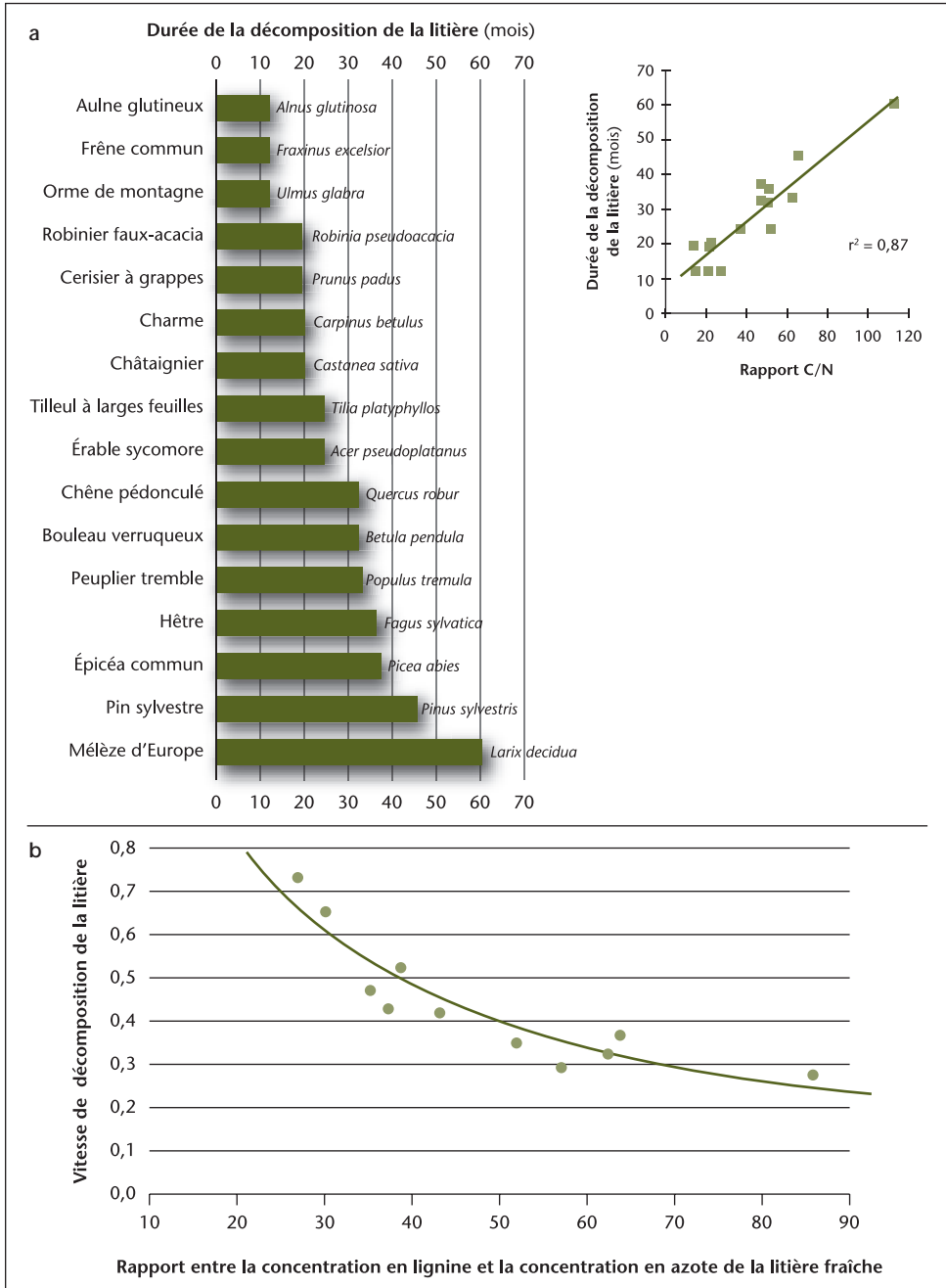


Figure 3 – Impacts de la qualité de la litière sur la décomposition. (a) Classement de quelques essences tempérées feuillues dans des conditions de milieu comparables, et effets du rapport C/N sur la vitesse de décomposition (d'après HÄTTENSCHWILLER<sup>10</sup>) ; (b) relation entre la vitesse de décomposition et le rapport lignine/azote de la litière fraîche (d'après MELILLO et al.<sup>18</sup>). La vitesse de décomposition est exprimée par la valeur de la constante de décomposition.

des constituants de la litière, et ses effets sur la qualité de la litière, le microclimat ou la structure de l'habitat.

---

#### EFFETS DE LA DIVERSITÉ DES ESSENCES À L'ÉCHELLE DU PEUPEMENT

---

Dans les peuplements mélangés, la quantité et la qualité de la litière varient d'un endroit à l'autre en fonction de la disposition spatiale des arbres et de leurs caractéristiques. Cette hétérogénéité des apports de litière, de même que la variabilité du microclimat selon la structure locale du peuplement (densité et composition spécifique, par exemple), peuvent engendrer des taux de décomposition et d'accumulation des litières contrastés<sup>19</sup>. Dans ce contexte, la modélisation mécaniste de la dispersion des litières peut être utile pour prédire les situations, et évaluer les effets des principaux facteurs. Par exemple, il est possible de prédire, à partir du modèle développé pour les espèces feuillues par JONARD *et al.*<sup>14</sup>, que la zone d'influence d'arbres individuels sous des conditions données de vent augmente avec la hauteur totale de l'arbre et la production de litière foliaire (liée à la circonférence de l'arbre à hauteur de poitrine dans le modèle). Comme observé dans les peuplements mélangés comprenant des feuillus et des résineux, la litière des espèces feuillues peut être dispersée par le vent plus loin que les aiguilles des résineux<sup>20</sup>, conduisant à une redistribution inégale de la litière, tant en termes de quantité que de qualité.

Outre la modification de la quantité et de la qualité du substrat, la diversité des essences peut affecter le microclimat au niveau du sol et de la litière. De manière à évaluer l'importance de cet effet, beau-

coup d'études consacrées à la décomposition impliquent l'incubation d'une litière de référence dans plusieurs peuplements<sup>11</sup>. Dans la plupart des cas néanmoins, la comparaison directe entre peuplements est rendue délicate par le fait que les conditions de site diffèrent également d'un peuplement à l'autre. Dans le contexte des peuplements mélangés, toutefois, la variation des conditions de site est relativement réduite par rapport à celle des conditions du milieu imposées par les peuplements. S'appuyant sur des peuplements purs et mélangés de chêne et de hêtre, JONARD *et al.*<sup>15</sup> ont montré que la décomposition de la litière de chêne était significativement supérieure en hêtraie, alors que la décomposition de la litière de hêtre n'était pas significativement différente entre peuplements (chênaie, hêtraie, chênaie-hêtraie). Cet effet était toutefois dépendant du temps d'incubation, et a seulement été observé la troisième année d'incubation. En outre, par rapport à l'effet de la qualité de la litière (du chêne par rapport au hêtre), l'impact du peuplement était nettement plus réduit. Comme le microclimat moyen au niveau du sol était très proche d'un peuplement à l'autre, plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer l'effet « peuplement » parmi lesquelles l'augmentation de la rétention en eau, ou encore, l'apport accru d'éléments minéraux et/ou de carbone soluble à partir des horizons hologaniques plus épais de la hêtraie. Par ailleurs, l'impact d'une desiccation sur la décomposition de la litière de hêtre et de chêne s'est avérée non significative dans la chênaie, ce qui suggère que la décomposition dans ce peuplement pourrait être contrôlée par des processus relativement moins dépendants de la disponibilité en eau que dans les deux autres peuplements.



Finalement, outre leur impact sur la décomposition, les essences présentes sont susceptibles d'exercer un impact majeur sur la redistribution des éléments minéraux entre les espèces constitutives par les retombées de litières, sous l'effet d'une utilisation différente des éléments nutritifs ou d'un accès différent aux ressources (par exemple : hétérogénéité du site, profondeur d'enracinement...).

---

#### EFFETS DU MÉLANGE DE LITIÈRE À L'ÉCHELLE DU MICROSITE

---

##### **Situations**

Trois situations ont été observées pour la décomposition de litières mélangées à l'échelle du microsite (voir la figure 4

dans l'article de Verheyen et Branquart, page 10 dans ce numéro) :

- augmentation globale de la décomposition dans les mélanges par comparaison aux monocultures des espèces correspondantes (synergie) ;
- absence de différence significative entre les pertes de masse observées et attendues (effets additifs) ;
- décomposition plus lente que prévue (antagonisme).

Il semble que les effets non additifs soient les plus fréquents, la majorité des études montrant des effets de type synergie<sup>21-6</sup>. Dans la mesure où la majorité des études ont seulement considéré la décomposition totale sans analyser séparément la décomposition des litières constitutives, il est possible que les effets additifs soient en réalité le résultat de réponses opposées des litières constitutives ; un tel scénario a par exemple été observé par JONARD *et al.*<sup>15</sup> dans une expérience d'incubation impliquant des litières de hêtre et de chêne sessile.

La variabilité des réponses des espèces constitutives dans les mélanges a été documentée plus récemment, avec des résultats contrastés. La différence entre les effets « diversité » (nombre d'essences dans le mélange) et « identité » (nature des essences en présence) est difficile à appréhender puisque la plupart des expériences concernent des mélanges de deux essences (se référer toutefois à HANSEN et COLEMAN<sup>7</sup> pour des mélanges comprenant plus de deux espèces). Pour ces mélanges à deux essences, l'importance relative de l'effet « diversité » par comparaison aux effets « identité » et « type de peuplement » (milieu d'incubation) semble néanmoins réduite. Dans une étude récente comparant les vitesses de



décomposition en monocultures et dans toutes les combinaisons possibles de deux espèces pour huit essences, HOORENS *et al.*<sup>13</sup> ont montré que l'effet moyen d'une espèce sur la décomposition des espèces compagnes (effet « identité ») variait entre -2 % (antagonisme) et +4 % (synergie). Une autre observation importante, qui mérite cependant confirmation, était que le type d'effet (synergie, effet additif ou antagonisme) exercé par une essence sur la décomposition d'une autre semblait indépendante de l'essence associée, même si la magnitude de cet effet pouvait différer selon l'espèce. Cette étude a également montré que l'importance de l'effet tendait à dépendre du type de milieu, étant plus prononcé sur des sites plus fertiles.

### Mécanismes

HÄTTENSWILER *et al.*<sup>9</sup> ont identifié quatre mécanismes complexes susceptibles

d'expliquer les interactions observées dans les litières mélangées :

- transferts de nutriments entre types de litières ;
- effets stimulants ou inhibiteurs de composés spécifiques (polyphénols) ;
- modification des conditions de microclimat ou de la diversité des habitats ;
- et interactions entre niveaux trophiques (effets de la macrofaune saprophage).

Le mécanisme de transfert de nutriments implique que l'exploitation préférentielle de la litière de qualité supérieure par les microorganismes conduise au transfert d'éléments vers la litière de plus faible qualité, stimulant ainsi la décomposition globale. L'importance de ce processus est toutefois remis en question par des résultats de recherche récents. Comparant la décomposition observée à la décomposition attendue, HOORENS *et al.*<sup>12</sup> ont



montré que l'importance de l'interaction n'était pas liée à la différence de composition chimique initiale des litières constitutives ; un constat similaire a été établi par CHAPMAN et KOCH<sup>4</sup> qui ont observé que des mélanges de litières plus contrastées d'un point de vue fonctionnel ne montraient pas de synergies durant la décomposition. Dans une autre étude, HOORENS *et al.*<sup>13</sup> ont trouvé que l'addition d'une espèce à vitesse de décomposition relativement élevée résultait même en un ralentissement de la vitesse de décomposition globale du mélange.

Des composés spécifiques peuvent inhiber ou stimuler la décomposition. On s'attend par exemple à ce que des composés comme les polyphénols inhibent la décomposition. Comme mentionné par HÄTTENSCHWILER *et al.*<sup>9</sup>, les composés phénoliques peuvent toutefois avoir de nombreuses fonctions, ce qui nécessiterait d'analyser de manière approfondie leur implication fonctionnelle durant la décomposition de litières mélangées.

À l'échelle du microsite, la diversité des constituants des litières est supposée donner lieu, par la structure qui en résulte, à des microhabitats ainsi qu'à des conditions microclimatiques contrastés, qui exerceraient à leur tour des effets indirects sur la décomposition. Un tel mécanisme a été démontré par WARDLE *et al.*<sup>24</sup> qui ont observé une décomposition accrue en présence de mousses, probablement en raison de la grande capacité de rétention en eau de ces dernières.

Un exemple d'interactions entre niveaux trophiques a été montré par HÄTTENSCHWILER et BRETSCHER<sup>8</sup>. Comparant le taux de consommation de litières d'essences

différentes en monoculture et en mélange par des isopodes (cloportes...), ils ont observé une préférence accrue de certains types de litières en mélange.

---

## CONCLUSIONS

---

Dans les peuplements mélangés, l'hétérogénéité de l'apport des litières de même que la variabilité des conditions microclimatiques au niveau du sol sous l'effet de la structure locale du peuplement (par exemple densité et composition spécifique) sont susceptibles de générer des taux de décomposition et d'accumulation des litières contrastés. Par comparaison à l'effet de la qualité des litières, le rôle des modifications du microclimat induites par le couvert semble très réduit.

En ce qui concerne les effets du mélange de litières, tant des effets non additifs (synergie ou antagonisme) que des effets additifs ont été observés ; en outre, certains de ces effets se sont avérés dépendre du temps et différer, au moins dans leur magnitude, selon le site. Des études récentes suggèrent que l'importance relative des facteurs contrôlant la décomposition des litières décroît selon : la qualité de la litière (effet « espèce »), ensuite le type de peuplement, et enfin l'essence associée dans le mélange (effet « identité »).

En outre, bien que la plupart des résultats concernent des mélanges de deux litières seulement, il semble que l'identité de l'essence compagne soit plus importante que la diversité spécifique comme telle pour déterminer l'effet global sur la décomposition. À ce stade, différents mécanismes

ont été identifiés pour expliquer les effets interactifs. Comme ces mécanismes peuvent être actifs simultanément, il est encore impossible de prédire les effets combinés sur la décomposition.

Comme suggéré par ROTHE et BINKLEY<sup>21</sup>, la compréhension accrue des processus en jeu passe à la fois par une approche statistique pour mieux documenter la fréquence des différents effets, ainsi que par une approche basée sur l'identification des processus de manière à relier les observations à des traits fonctionnels.

Alors que la diversité des litières végétales ne semble pas avoir d'effets unidirectionnels sur la décomposition, la diversité accrue des communautés de décomposeurs semble par contre s'accompagner d'une augmentation systématique des taux de décomposition<sup>22</sup>. Les mécanismes sous-tendant les effets contrastés de la diversité des détritivores et de celle des substrats végétaux sur la vitesse de décomposition sont encore loin d'être bien compris. De la même façon, les relations entre diversité des litières végétales et diversité des organismes décomposeurs sont encore obscures ; il semble toutefois que l'identité des espèces végétales en présence, davantage que leur diversité, constitue le moteur de la diversité des organismes du sol<sup>25</sup>.

En définitive, comme la nature de l'essence exerce l'influence majeure sur la décomposition des litières, le choix des essences peut s'appuyer, en pratique, sur des indicateurs tels que le rapport C/N ou le rapport lignine/N (figure 3). Les connaissances actuelles suggèrent que l'effet global des associations d'essences sur la décomposition à l'échelle du peuplement ne sera pas très différent de celui attendu

sur la base des apports respectifs de litières de chacune des essences constitutives du mélange. n

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> AERTS R. [1997]. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems : a triangular relationship. *Oikos* **79** : 439-449.
- <sup>2</sup> BERG B., MCCLAUGHERTY C. [2003]. *Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer, Berlin, Germany, 286 p.
- <sup>3</sup> CHAPIN F.S., MATSON P.A., MOONEY H.A. [2002]. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York, USA, 436 p.
- <sup>4</sup> CHAPMAN S.K., KOCH G.W. [2007]. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem. *Plant Soil* **299** : 153-162.
- <sup>5</sup> FISHER R.F., BINKLEY D. [2000]. *Ecology and management of forest soils*, 3<sup>rd</sup> ed. John Wiley & Sons, New York, USA, 489 p.
- <sup>6</sup> GARTNER T.B., CARDON Z.G. [2004]. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104** : 230-246.
- <sup>7</sup> HANSEN R.A., COLEMAN D.C. [1998]. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (*Acari* : *Oribatida*) in litterbags. *Applied Soil Ecology* **9** : 17-23.
- <sup>8</sup> HÄTTENSCHWILER S., BRETSCHER D. [2001]. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO<sub>2</sub>, N deposition and different soil types. *Global Change Biology* **7** : 565-579.
- <sup>9</sup> HÄTTENSCHWILER S., TIUNOV A.V., SCHEU S. [2005]. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36** : 191-218.
- <sup>10</sup> HÄTTENSCHWILER S. [2005]. *Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖR-

- NER CH., SCHULZE E.-D. (eds), *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, p. 149-164.
- <sup>11</sup> HOBBIÉ S., REICH P.B., OLEKSYN J., OGD AHL M., ZYTKOWIAK R., HALE C., KAROLEWSKI P. [2006]. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology* **87** : 2288-2297.
- <sup>12</sup> HOORENS B., AERTS R., STROETENGA M. [2003]. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition ? *Oecologia* **137** : 578-586.
- <sup>13</sup> HOORENS B., COOMES D., AERTS R. [2010]. Neighbour identity hardly affects litter-mixture effects on decomposition rates of New Zealand forest species. *Oecologia* **162** : 479-489.
- <sup>14</sup> JONARD M., ANDRÉ F., PONETTE Q. [2006]. Modeling leaf dispersal in mixed hardwood forests using a ballistic approach. *Ecology* **87** : 2306-2318.
- <sup>15</sup> JONARD M., ANDRÉ F., PONETTE Q. [2008]. Tree species mediated effects on leaf litter dynamics in pure and mixed stands of oak and beech. *Canadian Journal of Forest Research* **38** : 528-538.
- <sup>16</sup> KIMMINS J.P. [2004]. *Forest ecology. A foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry*. Prentice Hall, 3<sup>rd</sup> ed. Upper Saddle River, USA, 611 p.
- <sup>17</sup> MEENTEMEYER V. [1978]. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* **59** : 465-472.
- <sup>18</sup> MELILLO J.M., ABER J.D., MURATORE J.F. [1982]. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63** : 621-626.
- <sup>19</sup> PELLETIER B., FYLES J.W., DUTILLEUL P. [1999]. Tree species control and spatial structure of forest floor properties in a mixed-species stand. *Ecoscience* **6** : 79-91.
- <sup>20</sup> ROTHE A. [1997]. *Influence of tree species composition on rooting patterns, hydrology, elemental turnover, and growth in a mixed spruce-beech stand in Southern Germany (Höglwald)*. Forstl. Forschungsber. München, 163 p.
- <sup>21</sup> ROTHE A., BINKLEY D. [2001]. Nutritional interactions in mixed species forests : a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* **31** : 1855-1870.
- <sup>22</sup> SRIVASTAVA D.S., CARDINALE B.J., DOWNING A.L., DUFFY J.E., JOUSEAU C., SANKARAN M., WRIGHT J.P. [2009]. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* **90** : 1073-1083.
- <sup>23</sup> TAYLOR B.R., PARKINSON D., PARSONS W.F.J. [1989]. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay : a microcosm test. *Ecology* **70** : 97-104.
- <sup>24</sup> WARDLE D.A., NILSSON M.-C., ZACKRISSON O., GALLET C. [2003]. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* **35** : 827-835.
- <sup>25</sup> WARDLE D.A., YEATES G.W., BARKER G.M., BONNER K.I. [2006]. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* **38** : 1052-1062.

QUENTIN PONETTE

quentin.ponette@uclouvain.be

Earth and Life Institute (ELI),  
Université catholique de Louvain

Place Croix du Sud, 2 bte 9  
B-1348 Louvain-la-Neuve

## RÉSISTANCE ET RÉSILIENCE DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS VIS-À-VIS DES STRESS (A)BIOTIQUES

JEAN-CLAUDE GRÉGOIRE

*Des ravageurs animaux, des pathogènes, des mauvaises herbes, le feu, la sécheresse, la neige ou encore le vent menacent les forêts et causent d'importants dégâts. Dans quelle mesure la diversité forestière agit-elle sur les facteurs de stress ? Une plus grande diversité induit-elle d'office plus de stabilité ? En ce qui concerne les insectes, il apparaît que la diversité réduit l'impact des espèces monophages, tandis que les polyphages ont une réponse moins tranchée. En ce qui concerne les maladies, le mélange d'essences semble rendre les forêts moins sensibles aux champignons pathogènes. Enfin, les dégâts de vent dans les peuplements mélangés dérivent essentiellement de la stabilité intrinsèque (telle qu'observée dans des peuplements purs) des essences concernées, et de leurs proportions relatives ; globalement, on n'observe cependant pas de lien clair entre mélanges d'essences et résistance à des vents violents.*

**La** tempête Klaus qui frappa la France durant l'hiver 2009 a fait tomber 37,1 millions de mètres cubes de pin maritime (*Pinus pinaster*) dans les Landes de Gascogne<sup>7</sup>, et le scolyte *Dendroctonus ponderosae* a tué pratiquement tous les *Pinus contorta* sur plus de 13 millions d'hectares depuis 1999 dans le Nord-Ouest du Canada<sup>13</sup>. En général, la littérature porte plutôt sur l'impact de ces facteurs de stress sur la biodiversité que

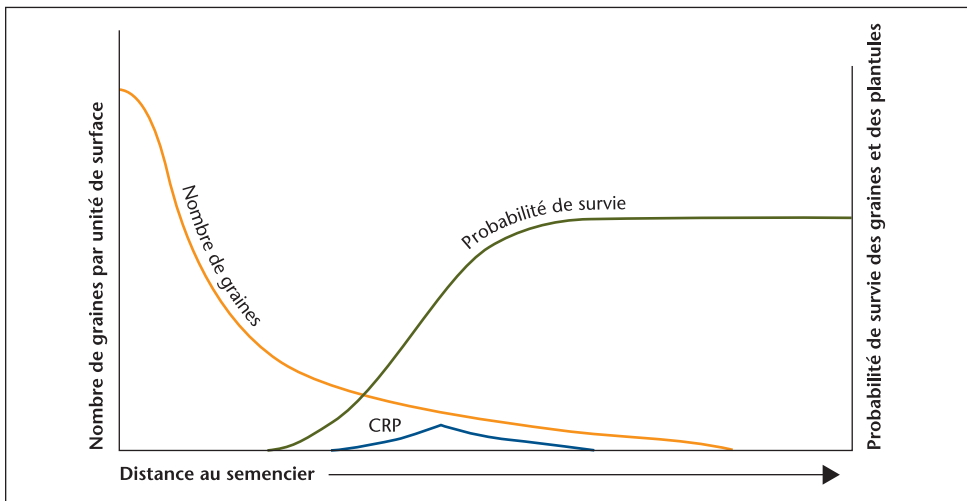
sur la relation inverse, avec peut-être une exception en ce qui concerne les ravageurs animaux. Cette opinion est cependant peut-être biaisée parce qu'exprimée ici par un entomologiste. À quelques exceptions près, cet article portera donc sur l'influence qu'exerce la composition des massifs forestiers sur les arthropodes ravageurs.

On trouve un bon exemple des liens entre biodiversité forestière et pression due aux herbivores dans un article publié il y a quarante ans<sup>11</sup> : l'hypothèse est que, dans des forêts humides tropicales de basse altitude en Amérique centrale et en Amérique du Sud, la pression exercée par des insectes prédateurs de graines ou de plantules aboutit à un grand espacement entre chaque individu de chaque espèce d'arbre. Les intervalles entre chacune de ces tiges

sont comblés par d'autres espèces, ce qui aboutit à un important mélange, et ce qui réduit à un minimum l'impact des herbivores qui attaquent les stades jeunes de ces arbres (figure 1).

Cette étude<sup>11</sup> montre que la pression due aux herbivores induit et maintient la biodiversité. D'autres études ont tenté de montrer que la biodiversité réduit la pression due aux herbivores. En raison de la durée de vie importante des écosystèmes forestiers, l'information dont nous disposons à cet égard provient principalement de diverses études de cas menées au sein de peuplements forestiers existants ou bien les comparant<sup>10-19-14-18-15</sup>. Les approches expérimentales au sens strict sont rares ; elles permettraient pourtant de prendre pleinement en compte ou d'exclure les divers facteurs confondants qui inter-

Figure 1 – Le modèle de JANZEN<sup>11</sup>, montrant la probabilité de maturation d'une graine ou d'une plantule en un point donné. À distance croissante du parent, le nombre de graines par unité de surface décline rapidement mais la probabilité que la graine ou la plantule ne sera pas découverte par un herbivore spécifique s'accroît. Une courbe de recrutement de population (CRP), qui combine les deux courbes précédentes, montre un pic à une distance donnée de l'arbre-parent.



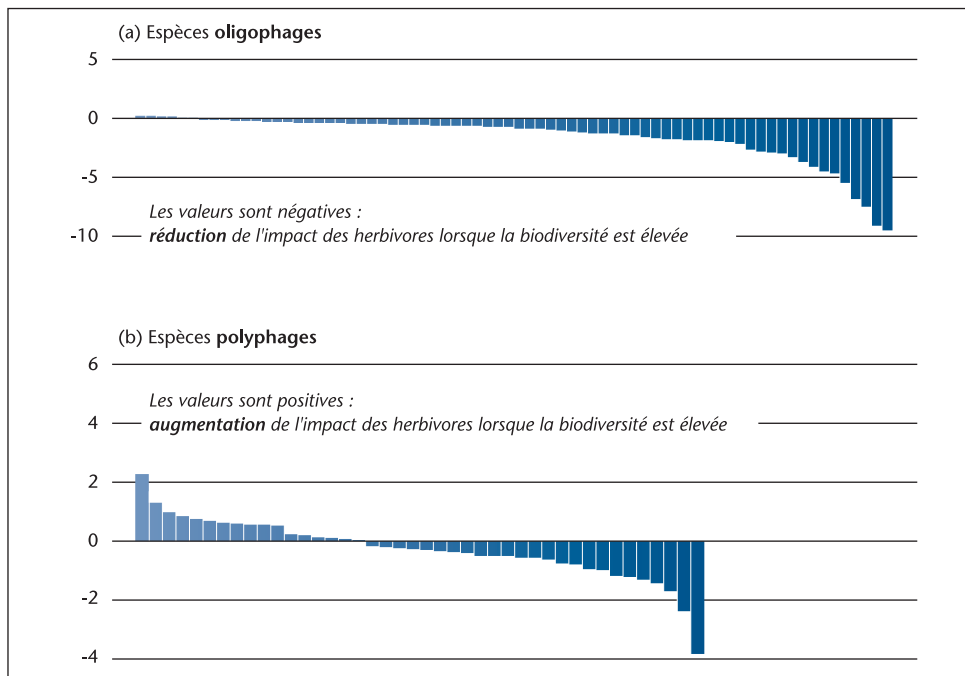


Figure 2 – Aperçu synthétique des études de cas relatives à l'abondance d'herbivores ou à l'importance de leurs dégâts en monoculture ou en peuplement mélangé : (a) espèces oligophages et (b) espèces polyphages. Les valeurs négatives correspondent aux cas où la biodiversité forestière est associée à de moindres dégâts d'herbivores ; les valeurs positives correspondent à des cas où une plus grande diversité est associée à des dégâts plus importants<sup>9</sup>.

viennent, ce qui n'est pas le cas lorsque l'on travaille dans des peuplements déjà en place.

Cette information, forcément très hétérogène, a été rassemblée dans différents articles de synthèse<sup>5-1-3-2-16-12-4</sup>, mais l'approche la plus approfondie a été opérée par une série de méta-analyses récentes portant sur des insectes herbivores<sup>8-9-17</sup>.

#### INSECTES, MALADIES, VENTS...

L'une de ces méta-analyses<sup>8</sup> s'est intéressée à cinquante-quatre études individuelles portant sur trente essences et vingt-huit

espèces d'insectes de tous les continents. Ils concluent que, dans la plupart des cas, une plus grande diversité des essences fait diminuer l'abondance ou les dégâts des ravageurs.

Cette méta-analyse fut étendue par la suite à cent dix-neuf études<sup>9</sup>, confirmant les premiers résultats, mais avec une séparation plus nette entre espèces monophages et polyphages : la diversité défavorisant plus systématiquement les monophages (figure 2). Un autre résultat important de cette étude est que la composition spécifique particulière de chacun de ces peuplements avait plus d'effet sur les herbivores que la diversité en soi.

Une troisième étude<sup>17</sup> a analysé les herbivores sur trois essences dans sept expériences de diversité forestière à long terme. Les résultats ont varié selon les guildes : les mineuses des feuilles ont été le seul groupe à montrer, dans les peuplements mélangés, des densités inférieures à celles observées en peuplements purs ; et les autres guildes ont répondu de manière différentes aux différents hôtes.

En ce qui concerne les maladies<sup>12</sup>, on observe que la diversité des essences semble rendre les forêts moins sensibles aux champignons pathogènes.

À propos du vent<sup>4</sup>, on constate que les dégâts dans les peuplements mélangés dérivent essentiellement de la stabilité intrinsèque des essences concernées (telle qu'observée dans des peuplements purs) et de leurs proportions relatives, et que les

mélanges d'essences peuvent aider à prévenir des dégâts de vent de grande ampleur. Cependant, globalement, on n'observe pas de lien clair entre mélanges d'essences et résistance à des vents violents. Dans certains cas, les feuillus n'accroissent pas la résistance de l'épicéa au vent alors que dans d'autres, on observe que 10 à 20 % de feuillus ou de douglas en mélange avec l'épicéa permettent d'accroître la stabilité de l'épicéa d'un facteur 3 ou 4.

Les mécanismes qui peuvent favoriser ou compromettre la résistance ou la résilience vis-à-vis des herbivores sont regroupés en trois catégories<sup>8</sup> :

1. Les peuplements mélangés permettent une moindre accessibilité des arbres-hôtes :
  - ils présentent des barrières quantitatives (les hôtes sont dilués parmi les espèces non-hôtes et il y a de moindres quantités absolues d'hôtes dans les peuplements mélangés) ;
  - des barrières physiques (les hôtes sont physiquement cachés parmi les non-hôtes<sup>10</sup>) ;
  - et des barrières chimiques (masquage des hôtes par des médiateurs chimiques produits par d'autres espèces<sup>19</sup>).
2. Les peuplements mélangés offrent des conditions plus favorables aux ennemis naturels : ils offrent des hôtes ou des proies alternatives<sup>18</sup>, des abris et des sources de nourriture pour les parasitoïdes adultes (bien que même des peuplements purs puissent procurer ce type de ressources<sup>6</sup>).
3. Les peuplements mélangés favorisent les ravageurs polyphages en leur offrant la possibilité de changer d'hôte. Ils offrent aussi tous les autres requis pour les espèces obligatoirement hétéroéciques (espèces qui doivent changer

*Figure 3 – Les parasitoïdes de scolytes de l'épicéa (ici Coeloides bostrychorum GIRAUD, Braconidae) ont une plus grande survie et une fécondité plus élevée lorsqu'ils peuvent se nourrir de pollen, de nectar et de miellat, qui sont plus fréquents en peuplements mélangés<sup>6</sup>.*







Figure 4 – Les dégâts de la pyrale du tronc *Dioryctria sylvestrella* (RATZ.) sur le pin maritime (*Pinus pinaster* AIT.) sont significativement moins élevés dans les peuplements de pins bordés de feuillus que dans les pinèdes entourées d'autres pinèdes<sup>10</sup>.

d'hôtes au cours de leur cycle annuel (voir aussi à ce sujet l'encart « Un et un font trois... » dans l'article de Brantquart et De Keersmaeker, page 17 dans ce numéro.

---

#### LIMITES DE NOS CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE FUTURE

---

Cette brève synthèse met notamment l'accent sur le fait que, pour de nombreuses données disponibles à ce jour, des effets confondants liés aux caractéristiques stationnelles et à celles des peuplements déforment ou cachent souvent les relations entre diversité forestière et stabilité. Une perspective majeure, offerte par des expériences à long-terme, sera de dégager ces relations des influences contextuelles. ▢

---

#### BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> BATTISTI A. [2007]. *Insect populations in relation to environmental change in forests of temperate Europe*. In : PAINE T.D. (ed.). *Invasive Forest Insects, Introduced Forest Trees, and Altered Ecosystems*. Springer Verlag, p. 127-140.
- <sup>2</sup> BROCKERHOFF E.G., JACTEL H., PARROTTA J.A., QUINE C.P., SAYER J. [2008]. Plantation forests and biodiversity : oxymoron or opportunity ? *Biodivers. Conserv.* **17** : 925-951.
- <sup>3</sup> CARNUS J.-M., PARROTTA J., BROCKERHOFF E., ARBEZ M., JACTEL H., KREMER A., LAMB D., O'HARA K., WALTERS B. [2006]. Planted Forests and Biodiversity. *Journal of Forestry* **104**(2) : 65-77.
- <sup>4</sup> COLIN F., BRUNET Y., VINKLER I., DHÔTE J.-F. [2008]. Résistance aux vents forts des peuplements forestiers, et notamment des

- mélanges d'espèces. *Revue Forestière Française* **60**(2) : 191-205.
- <sup>5</sup> GADGIL P.D., BAIN J. [1999]. Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. *New Forests* **17** : 227-238.
- <sup>6</sup> HOUGARDY E., GRÉGOIRE J.-C. [2000]. Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. *Entomologia Experimentalis and Applicata* **96** : 253-263.
- <sup>7</sup> Inventaire Forestier National. [www.ifn.fr](http://www.ifn.fr)
- <sup>8</sup> JACTEL H., BROCKERHOFF E., DUELLI P. [2005]. *A test of the biodiversity-stability theory : Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.-D.(eds.). *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Ecological studies n° 176, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 235-262.
- <sup>9</sup> JACTEL H., BROCKERHOF E.G. [2007]. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* **10** : 835-848.
- <sup>10</sup> JACTEL H., GOULARD M., MENASSIAU P., GOUJON G. [2002]. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *J. Appl. Ecol.* **39** : 618-628.
- <sup>11</sup> JANZEN D.H. [1970]. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* **104** : 501-528.
- <sup>12</sup> PAUTASSO M., HOLDENRIEDER O., STENLID J. [2005]. *Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.-D. (Eds.). *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Ecological Studies n° 176, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 263-289.
- <sup>13</sup> RAFFA K.F., AUKEMA B.H., BENTZ B.J., CARROLL A.L., HICKE J.A., TURNER M.G., ROMME W.H. [2008]. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification : the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* **58** : 501-517.
- <sup>14</sup> RIIHIMÄKI J., KAITANIEMI P., KORICHEVA J., VEHVILÄINEN H. [2005]. Testing the enemies hypothesis in forest stands : the important role of tree species composition. *Oecologia* **142** : 90-97.
- <sup>15</sup> SOBEK S., SCHERBER C., STEFFAN-DEWENTER I., TSCHARNTKE T. [2009]. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* **160** : 279-288.
- <sup>16</sup> THOMPSON I. [2009]. *Forest resilience, biodiversity, and climate change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems*. CBD Technical Series 43, 67 p.
- <sup>17</sup> VEHVILÄINEN H., KORICHEVA J., RUOHOMAKI K. [2007]. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage : meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* **152** : 287-298.
- <sup>18</sup> WARZÉE N., GILBERT M., GRÉGOIRE J.-C. [2006]. Predator/prey ratios : a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms. *Annals of Forest Sciences* **63** : 301- 308.
- <sup>19</sup> ZHANG Q.-H., SCHLYTER F. [2004]. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* **6** : 1-19.

JEAN-CLAUDE GRÉGOIRE

jcgregoi@ulb.ac.be

Université Libre de Bruxelles,  
Lutte biologique et Écologie spatiale

CP 160/12

Avenue F. D. Roosevelt, 50

B-1050 Bruxelles





## LES SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES DANS LES FORÊTS MÉLANGÉES ET PURES : PERCEPTION DES UTILISATEURS ET CONNAISSANCES SCIENTIFIQUES

MONIQUE CARNOL – KRIS VERHEYEN

*Les forêts fournissent un nombre important de services écosystémiques, liés aussi bien aux domaines économiques, écologiques que sociaux. Dans cet article nous présentons les résultats d'une enquête auprès des utilisateurs forestiers, mesurant leur perception des services fournis par des peuplements mélangés, comparés aux peuplements purs. Ces perceptions des utilisateurs forestiers sont comparées aux connaissances scientifiques actuelles.*

*« Les sociétés interprètent leur environnement en fonction de l'aménagement qu'elles en font, et, réciproquement, elles l'aménagent en fonction de l'interprétation qu'elles en font. »<sup>1</sup>*

**Le** secteur de la gestion forestière est actuellement confronté à une question majeure : comment adapter les plantations forestières au monde en mutation ? En particulier, l'adaptation au changement du climat<sup>5</sup> et à d'autres stress, parfois liés, comme les maladies, les pathogènes et les polluants, représente des préoccupations majeures.

Cette question est non seulement essentielle pour la santé et la productivité forestière, mais également dans le cadre de l'atténuation du changement climatique. En effet, la déforestation et la dégradation des forêts sont actuellement responsables de 20 % des émissions totales de carbone<sup>2</sup>. De plus, les forêts sont le puits de CO<sub>2</sub> le plus impor-

tant à l'échelle continentale, séquestrant 12 % (205 Tg C/an) des émissions fossiles de CO<sub>2</sub><sup>6</sup>. Le rôle des forêts dans ce domaine peut être influencé par le changement climatique ou la gestion forestière, de sorte que des forêts qui sont aujourd'hui un puits de carbone deviendraient une source nette de carbone. Ce phénomène augmenterait le réchauffement climatique et présente par conséquent un risque de rétroaction climatique majeur. Pour la gestion forestière future, il est ainsi essentiel de considérer non seulement les aspects de production, mais également l'ensemble des autres services fournis par les écosystèmes forestiers. À cet égard, l'*Évaluation des écosystèmes pour le millénaire*<sup>4</sup> fournit une approche structurée des services procurés par les écosystèmes (voir aussi l'article de Verheyen et Branquart, p. 6 dans ce numéro).

Historiquement, des actions de gestion forestière non basées sur des connaissances scientifiques ou basées sur des connaissances incomplètes des interactions sol-plantes ont mené à des conséquences indésirables<sup>9</sup>. Au début du XIX<sup>e</sup> siècle, la gestion forestière européenne était caractérisée par la plantation, en peuplements purs, de résineux à croissance rapide. Cependant, les préoccupations récentes relatives à la santé des arbres et aux stratégies d'adaptation au changement climatique, ont mené à la conversion de certains de ces peuplements purs de résineux en peuplements feuillus, purs ou en mélange<sup>8</sup>. En plus de la nécessité de disposer de connaissances scientifiques sur le fonctionnement de ces peuplements mélangés, le succès des nouvelles stratégies de gestion dépendra de l'apport des acteurs concernés.

Nous avons donc tenté d'examiner la concordance entre les connaissances scientifi-

ques actuelles et la perception qu'ont les utilisateurs forestiers des services écosystémiques procurés par les peuplements mélangés, comparés aux peuplements purs. Spécifiquement, nous abordons, via une enquête auprès des utilisateurs forestiers, les questions suivantes :

1. Quelle est la perception des services écosystémiques dans des peuplements mélangés, comparés aux peuplements purs ?
2. Cette perception dépend-t-elle du groupe d'utilisateur ?
3. Cette perception est-elle cohérente avec les connaissances scientifiques actuelles ?
4. Dans quels domaines, et comment, la communication entre scientifiques et utilisateurs forestiers ou gestionnaires peut-elle être améliorée ?

Les services écosystémiques concernés par l'enquête sont ceux présentés dans la figure 1. Brièvement, il s'agit des services liés à l'appui (biodiversité, cycle des nutriments, résistance...), à l'approvisionnement (production/qualité, rentabilité...), à la régulation (climat, air, sol, eau...) et culturels (beauté, loisirs...).

---

### L'ENQUÊTE : PEUPELEMENTS MÉLANGÉS ET FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME

---

La perception des services écosystémiques liés aux peuplements mélangés, comparés aux peuplements purs a été étudiée en Flandre et en Wallonie. Un questionnaire anonyme a été établi, en néerlandais et en français, sur internet et distribué aux utilisateurs par e-mail, via des personnes de contact représentant des associations

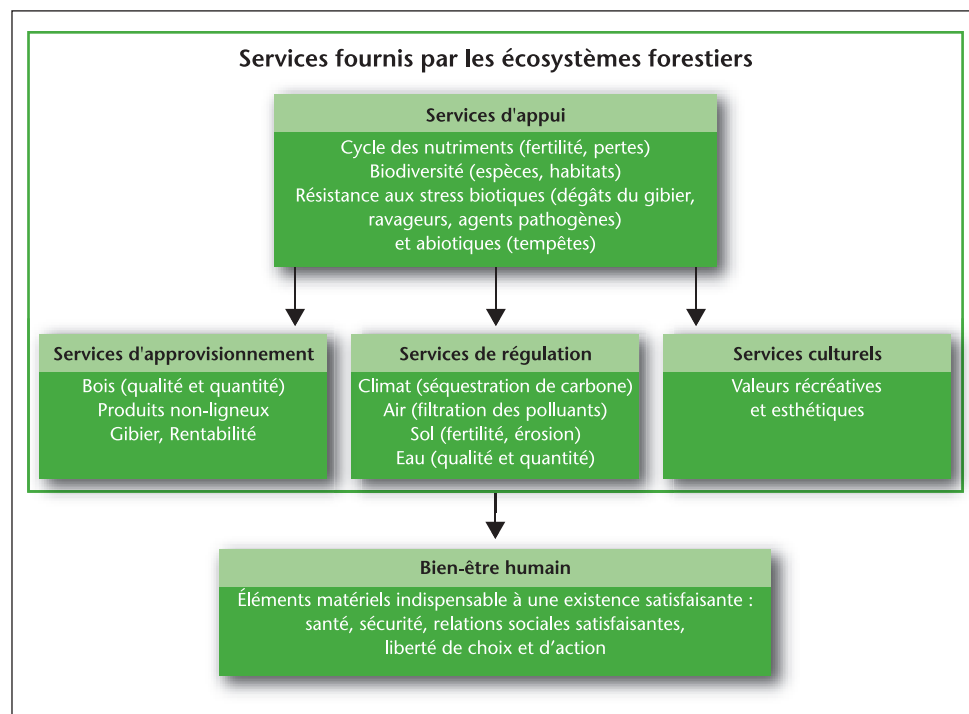
forestières et naturalistes, les gestionnaires forestiers (publics et privés), des utilisateurs et des scientifiques. Ces organisations étaient clairement notre public cible puisque leurs membres peuvent potentiellement influencer la gestion des forêts via leur profession, leur investissement dans la recherche ou leur lobbying environnemental.

Le questionnaire comprenait une lettre d'introduction, expliquant l'objectif de l'étude et les personnes de contact. Dans ce questionnaire, les peuplements d'une seule essence forestière (conifère ou feuillu) sont considérés comme des peuplements purs. Les peuplements mélan-

gés sont définis comme des peuplements composés de plusieurs espèces, avec plusieurs possibilités de distribution spatiale des essences (mélange par petits groupes ou par pieds, par exemple).

L'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire<sup>4</sup>, qui a pour objectif d'évaluer les conséquences des changements écosystémiques sur le bien-être humain, a été choisi comme cadre général de l'enquête (figure 1). Une première partie du questionnaire était consacré à l'association de concepts clés avec soit des peuplements mélangés, soit des peuplements purs. Ensuite, il était demandé aux participants d'exprimer leur degré d'accord avec des

Figure 1 – Services fournis par les écosystèmes forestiers adressés dans cette étude et leur relation avec le bien-être humain (modifié à partir de MEA<sup>4</sup>, SEPÄLÄ et al.<sup>7</sup>).



énoncés relatifs aux quatre familles de services écosystémiques, comparant des peuplements mélangés et purs. Les questions étaient administrées au hasard et leur lien avec les services écosystémiques n'a pas été révélé. Le sens des questions (service plus important dans les peuplements mélangés ou purs) était aussi changé aléatoirement. L'enquête est restée accessible durant un mois. Les réponses des participants qui n'ont pas fourni les données sociologiques ou qui ont omis des parties importantes du questionnaire ont été éliminées.

**LA PERCEPTION DES SERVICES  
ÉCOSYSTÉMIQUES  
DANS LES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS  
PAR RAPPORT AUX PURS**

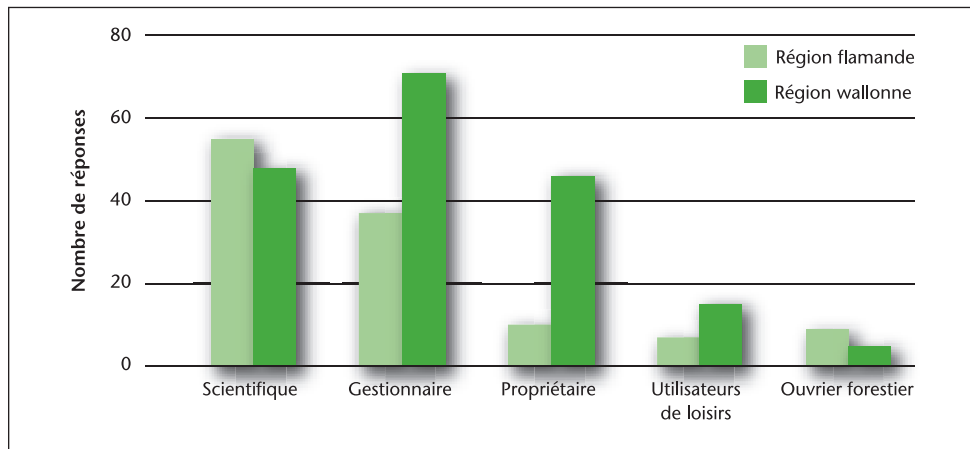
**Profil des participants**

Dans le questionnaire initial, onze groupes d'utilisateurs ont été définis. Il y avait cependant un chevauchement entre

les groupes : de nombreux participants étaient, par exemple, à la fois gestionnaire et propriétaire. De plus, un trop grand nombre de groupes d'utilisateurs rend l'analyse des données impraticable. Les utilisateurs ont par conséquent été classés en : propriétaire, gestionnaire, scientifique, ouvrier forestier et utilisateurs de loisir. Les profils multiples ont été scindés : les scientifiques ont été classés en « scientifique », même s'ils appartenaient également à d'autres classes (nous avons supposé que l'accès à la littérature scientifique influencerait leur perception) ; les propriétaires qui étaient aussi des gestionnaires ont été classés en « gestionnaire » ; enfin, d'autres utilisateurs ont été classés dans les différents groupes selon leur réponse libre dans la sous-question « autre/préciser ».

Nous avons analysé un total de 303 réponses, 185 en Wallonie et 118 en Flandre (figure 2). Le nombre de scientifiques était similaire dans les deux régions,

*Figure 2 – Nombre de réponses au questionnaire FORBIO, selon les groupes d'utilisateurs en Régions flamande (n = 118) et wallonne (n = 185).*



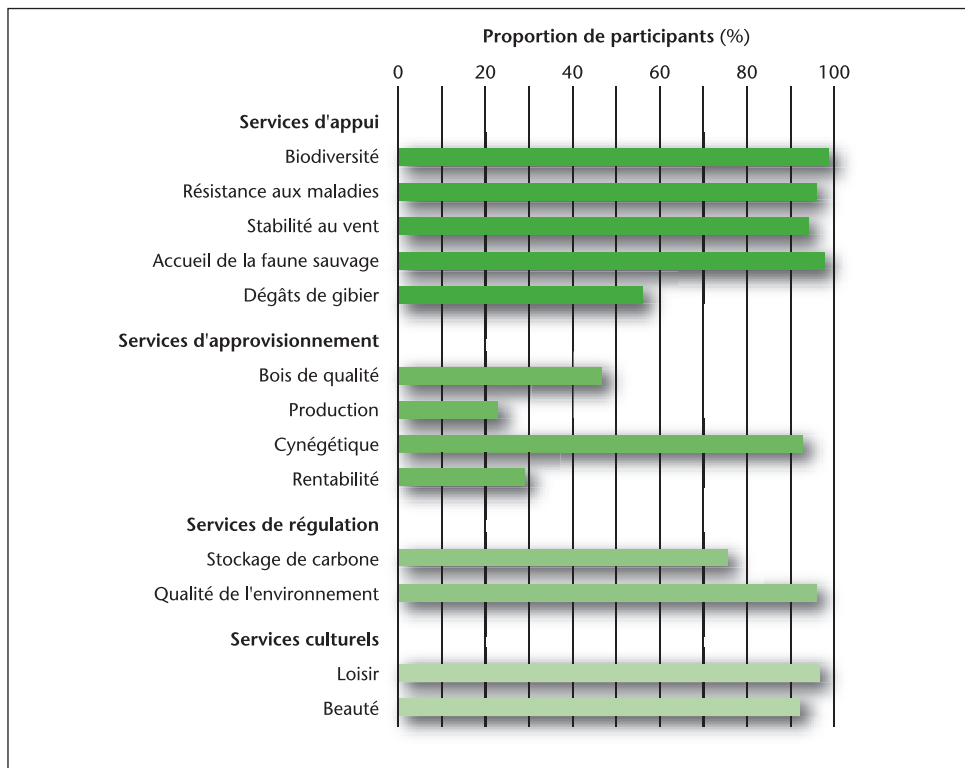


Figure 3 – Proportion de participants qui associent les concepts relatifs aux services écosystémiques avec des peuplements mélangés.

par contre un nombre plus important de gestionnaires, propriétaires et utilisateurs de loisir ont répondu en Wallonie. Il en résulte une différence significative dans la distribution des profils entre les régions. Le pourcentage de gestionnaires, propriétaires et d'utilisateurs de loisir était plus élevé et le pourcentage de scientifiques plus faible en Wallonie. Les scientifiques représentaient 47 % des répondants en Flandre, contre 26 % en Wallonie.

### Concepts associés aux peuplements mélangés

La plupart des services d'appui, de régulation et culturels sont associés par plus de

90 % des participants à des peuplements mélangés (figure 3). Ensuite, les dégâts dus au gibier et le stockage de carbone sont associés, respectivement, par 56 et 76 % des participants à des peuplements mélangés. Par contre, dans les services d'approvisionnement, seule la chasse est associée aux peuplements mélangés ; le bois de qualité (47 %), la production de bois (23 %) et la rentabilité (29 %) le sont par moins de 50 % des participants.

Nous n'avons observé que peu de différences régionales dans l'association des concepts avec des peuplements mélangés (tableau 1). Seules la production et

Catégorie de service	Région flamande	Région wallonne
<b>Approvisionnement</b>		
Bois de qualité	39	51
Production	12	30

Tableau 1 – Différences régionales dans la proportion (en %) des participants qui associent les services écosystémiques aux peuplements mélangés (seuls les services pour lesquels les différences sont significatives sont présentés). Les valeurs en italique sont significativement plus faibles que les autres.

Catégorie de service	Scientifique (n = 103)	Gestionnaire (n = 108)	Propriétaire (n = 56)	Utilisateur de loisirs (n = 22)	Ouvrier forestier (n = 14)
<b>Appui</b>					
Résistance aux maladies	100	97	<i>88</i>	95	93
Accueil de la faune sauvage	100	99	95	100	86
Dégâts de gibier	46	63	63	45	71
<b>Approvisionnement</b>					
Bois de qualité	59	43	<i>36</i>	36	43
<b>Régulation</b>					
Stockage de carbone	84	70	<i>64</i>	91	79
Qualité de l'environnement	99	97	89	100	86
<b>Culturel</b>					
Loisir	100	96	91	100	93
Beauté	98	95	79	91	86

Tableau 2 – Différences entre les groupes d'utilisateurs dans la proportion (en %) des participants qui associent les services écosystémiques aux peuplements mélangés (seuls les services pour lesquels les différences sont significatives sont présentés). Les valeurs en italique sont significativement plus faibles que les autres.

la qualité du bois ont été associées par moins de participants en Flandre avec des peuplements mélangés, comparé à la Wallonie. La comparaison des groupes d'utilisateurs (tableau 2) révèle que les concepts de résistance aux maladies, faune sauvage, qualité du bois, qualité environnementale, loisirs et beauté sont associés par une proportion plus faible de propriétaires et d'ouvriers forestiers que de scientifiques aux peuplements

mélangés. La proportion de gestionnaires qui associent la qualité du bois et le stockage de carbone aux peuplements mélangés est aussi plus faible que celle des scientifiques. Le chiffre n'est cependant inférieur à 50 % que pour la qualité du bois (gestionnaires et propriétaires), ce qui indique que ces utilisateurs pensent que ce service serait supérieur dans les peuplements purs. La différence entre les profils est particulièrement élevée pour



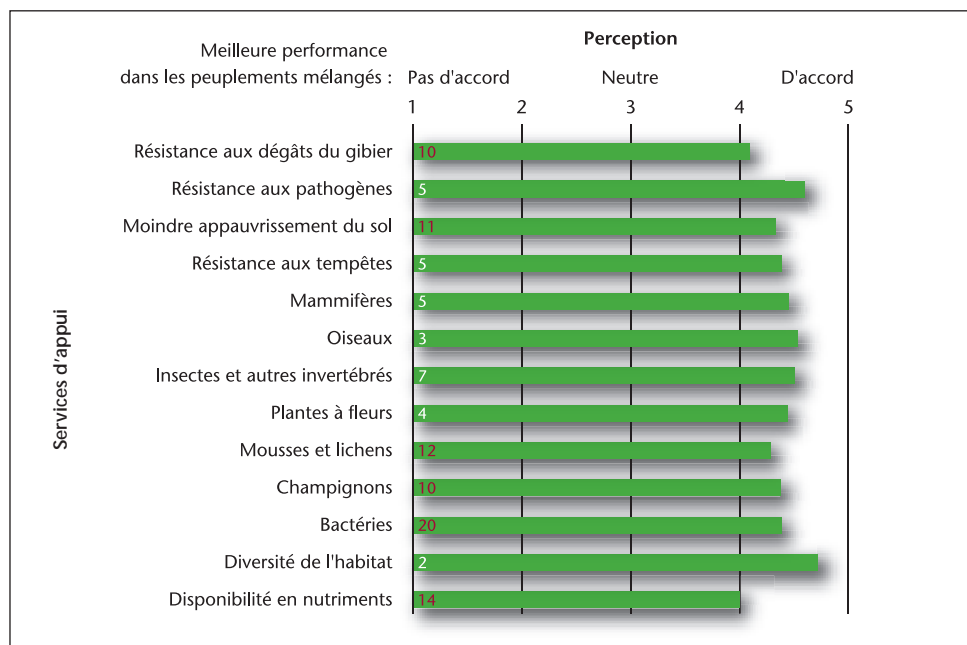
le stockage de carbone, associé par 79 à 91 % de scientifiques, d'utilisateurs de loisir et d'ouvriers forestiers aux peuplements mélangés, contre seulement 70 et 64 % de gestionnaires et de propriétaires, respectivement.

### Perception des services écosystémiques en peuplements mélangés, comparés aux peuplements purs

Globalement, les services d'appui sont perçus comme supérieurs dans les peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs (figure 4). Notons cependant que pour certaines affirmations, liées à la biodiversité et à la qualité du sol, plus de 10 % des participants jugent qu'ils ne

connaissent pas la réponse. La perception des services écosystémiques liés à l'approvisionnement est généralement neutre (figure 5), à l'exception des sujets relatif à la cynégétique et aux produits non-ligneux, services perçus comme plus élevés dans les peuplements mélangés. Les participants estiment encore globalement que les services de régulation sont plus élevés dans les peuplements mélangés (figure 6). Néanmoins, nous notons une proportion élevée de participants (22 à 28 %) qui ne connaissent pas la réponse à ces sujets ; en particulier en ce qui concerne la régulation de la qualité de l'air et de l'eau, ainsi que le stockage de carbone. Les services culturels (beauté, opportunités récréation-

Figure 4 – Perception des participants relative aux services écosystémiques d'appui dans les peuplements mélangés. Accord moyen des participants (score moyen sur une échelle de Likert de 1 à 5 ; n = 303). Les nombres sur l'échelle verticale indiquent la proportion (en %) des répondants qui ont marqué la case « ne sais pas/pas d'opinion » ; les nombres plus élevés que 10 sont indiqués en rouge.



nelles et éducationnelles) sont également perçus comme plus élevés dans des peuplements mélangés.

L'analyse des différences régionales indique que les scores étaient significativement plus élevés en Flandre qu'en

Wallonie en ce qui concerne plusieurs sujets liés à la biodiversité, la rentabilité et aux loisirs, et plus faible pour deux services de régulation. Tous ces scores moyens sont cependant plus élevés que la valeur 3, ce qui indique que les participants des deux régions considèrent ces

Figure 5 – Perception des participants relative aux services écosystémiques d'approvisionnement dans les peuplements mélangés. Accord moyen des participants (score moyen sur une échelle de Likert de 1 à 5 ; n = 303). Les nombres sur l'échelle verticale indiquent la proportion (en %) des répondants qui ont marqué la case « ne sais pas/pas d'opinion » ; les nombres plus élevés que 10 sont indiqués en rouge.

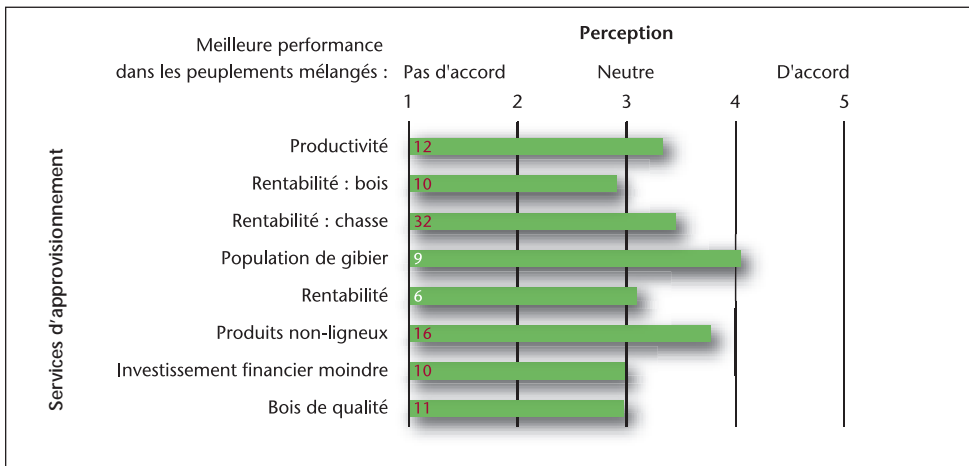
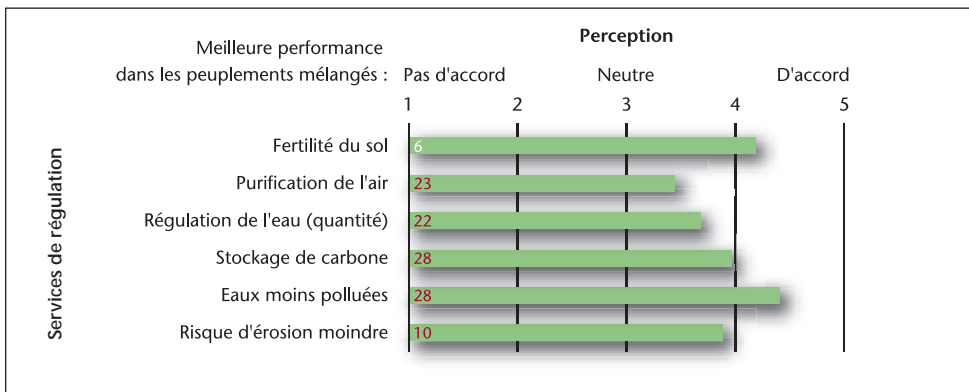


Figure 6 – Perception des participants relative aux services écosystémiques de régulation dans les peuplements mélangés. Accord moyen des participants (score moyen sur une échelle de Likert de 1 à 5 ; n = 303). Les nombres sur l'échelle verticale indiquent la proportion (en %) des répondants qui ont marqué la case « ne sais pas/pas d'opinion » ; les nombres plus élevés que 10 sont indiqués en rouge.



Catégorie de service	Scientifique (n = 103)	Gestionnaire (n = 108)	Propriétaire (n = 56)	Utilisateur de loisirs (n = 22)	Ouvrier forestier (n = 14)
<b>Approvisionnement</b>					
Produits non-ligneux	3,9	3,5	3,8	4,3	3,8
Rentabilité	3,4	3,1	2,8	2,9	2,9
Rentabilité : bois	3,2	2,9	2,6	2,7	2,8
Productivité	3,7	3,4	2,9	3,2	2,9

*Tableau 3 – Différences entre les groupes d'utilisateurs dans la perception des services écosystémiques d'approvisionnement en peuplements mélangés. Accord moyen des répondants que ce service serait plus élevé dans un peuplement mélangé (score moyen sur une échelle de Likert de 1 à 5 ; n = 303). Les valeurs en italique sont significativement plus faibles que les autres.*

services comme plus élevés en peuplements mélangés.

Par contre, une différence significative des scores entre groupes d'utilisateurs a été détectée pour de nombreux sujets, indiquant un degré d'accord (que le service soit plus élevé en peuplement mélangé) plus faible des propriétaires, comparés aux scientifiques. En particulier, les scores moyens des services d'approvisionnement sont supérieurs à 3 pour les scientifiques (service plus élevé dans les peuplements mélangés) et inférieurs à 3 pour les propriétaires (service plus faible dans des peuplements mélangés) (tableau 3).

#### PERCEPTION DES UTILISATEURS COMPARÉE À LA LITTÉRATURE SCIENTIFIQUE

Notre enquête le montre : les utilisateurs considèrent généralement que les services liés à la biodiversité et à la résistance sont plus élevés dans des peuplements mélangés, comparés aux monocultures. Ceci est globalement soutenu par la littérature scientifique. La revue de littérature

réalisée dans le cadre du projet FORBIO souligne cependant que l'impact de la diversité en soi, par rapport à l'impact particulier d'une essence, doit être considéré et qu'une simple règle d'assemblage ne peut être définie.

Les services d'approvisionnement sont généralement perçus comme plus faibles dans les peuplements mélangés. Ceci n'est pas tout à fait en accord avec la littérature scientifique, dans laquelle on reporte une productivité plus faible, égale ou plus élevée dans des peuplements mélangés comparés aux peuplements purs (voir à ce sujet l'article de Muys et Aubinet, p. 27 dans ce numéro). Ces apparentes contradictions dans les résultats scientifiques peuvent être expliquées par de nombreux facteurs confondants qui diffèrent entre les études et les sites investigués. L'attribution d'un effet sur la productivité d'un seul facteur est par conséquent très difficile. Pour les services d'approvisionnement, la diversité en soi semble également moins importante que l'identité des essences présentes dans le mélange. La rentabilité est clairement perçue comme inférieure dans les peuplements mélangés, comparées à celle des

Catégorie de service	Perception des participants	Littérature scientifique	Concordance
<b>Appui</b>			
Biodiversité	+	+ (?)	oui
Résistance aux tempêtes	+	+/=	oui
Résistance aux insectes et aux pathogènes	+	+	oui
<b>Approvisionnement</b>			
Bois de qualité	-/=	?	
Productivité	-/=	+/-/?	
Rentabilité	-	+	non
<b>Régulation</b>			
Stockage de carbone	+	=/?	non

*Tableau 4 – Comparaison de la perception, pour des peuplements mélangés comparés aux monocultures, de quelques services écosystémiques avec la littérature scientifique. « + » : service perçu plus élevé dans des peuplements mélangés ; « - » : service perçu plus faible dans des peuplements mélangés ; « ? » données inconnues.*

peuplements purs. Une étude de KNOKE *et al.*<sup>3</sup> indique cependant que les peuplements mélangés peuvent présenter un avantage financier si le problème est analysé du point de vue d'un décideur avec une aversion au risque.

Les participants à l'enquête pensent nettement que le stockage de carbone serait plus élevé dans des peuplements mélangés. Ceci contraste avec la littérature scientifique, dans laquelle les données sont principalement manquantes.

## CONCLUSIONS

Dans notre enquête, les services d'appui, de régulation, culturels et un service d'approvisionnement (cynégétique) sont perçus comme plus élevés dans les peuplements mélangés, comparés aux monocultures, tandis que les services d'approvisionnement sont perçus comme égaux

ou plus faibles. La proportion élevée de participants qui jugent ne pas connaître la réponse pour des services de régulation et pour la biodiversité associée, indique que la communication dans ces domaines pourrait être améliorée.

Les propriétaires sont généralement plus sceptiques que les scientifiques. En particulier, les propriétaires ne sont pas convaincus que les peuplements mélangés pourraient présenter des avantages financiers. Les quelques résultats disponibles indiquent que la rentabilité des peuplements mélangés pourrait être plus élevée à long terme. Cependant, davantage de résultats, basés sur des situations réelles, seraient nécessaires afin d'apporter une réponse plus tranchée sur la profitabilité des peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs.

La comparaison avec la littérature scientifique souligne encore que l'information

spécifique sur les services écosystémiques dans les peuplements mélangés, comparés aux peuplements purs, fait défaut ; en particulier des études dans lesquelles les facteurs confondants sont éliminés ou pris en compte. □

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> BERQUE A., CONAN M., DONADIEU P., LASSUS B., ROGER A. [1994]. *Cinq propositions pour une théorie du paysage*. Champ Vallon, Paris.
- <sup>2</sup> IPCC [2007]. *Summary for policymakers. Climate change 2007 : Impacts, adaptation and vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC). PARRY M.L., CANZIANI O.F., PALUTIKOF J.P., VAN DER LINDEN P.J., HANSON C.E. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 7-22.
- <sup>3</sup> KNOKE T., STIMM B., AMMER C., MOOG M. [2005]. Mixed forests reconsidered : a forest economics contribution to the discussion on natural diversity. *Forest Ecology and Management* **213** : 102-116.
- <sup>4</sup> MEA [2005]. *Ecosystems and Human Well-being : Current State and Trends*. Island Press, Washington, DC.
- <sup>5</sup> PARKS C.G., BERNIER P. [2010]. Adaptation of forests and forest management to changing climate with emphasis on forest health : a review of science, policies and practices. *Forest Ecology and Management* **259**(4) : 657-659.
- <sup>6</sup> SCHULZE E.-D., CASH J., FREIBAUER A., LUYS-SAERT S., CIAIS P. (Eds.) [2009]. *Carbo-Europe-IP. An Assessment of the European Terrestrial Carbon Balance*. Jena.
- <sup>7</sup> SEPPÄLÄ R., BUCK A., KATILA P. (eds) [2009]. *Adaptation of Forests and People to Climate Change - A Global Assessment Report*. IUFRO World Series Volume 22.

- <sup>8</sup> SPIECKER H., HANSEN J., KLIMO E., SKOVGAARD J.P., STERBA H., TEUFFEL K. V. (eds.) [2004]. *Norway spruce Conversion - Options and Consequences*. EFI Research Report 18, Leiden, Boston, 269 p.
- <sup>9</sup> VAN MIEGROET H., JOHNSON D. [2009]. Feedbacks and synergism among biogeochemistry, basic ecology, and forest soil science. *Forest Ecology and Management* **258**(10) : 2214-2223.

*Nous témoignons notre gratitude envers André Heughebaert pour l'implémentation de l'enquête sur internet, ainsi qu'à Pascal Detroz et à Marc Mormont pour leurs commentaires sur la première version du questionnaire.*

MONIQUE CARNOL

M.Carnol@ulg.ac.be

Écologie végétale et microbienne,  
Université de Liège

Boulevard du Rectorat, 27 - Bât. B22  
B-4000 Liège

KRIS VERHEYEN

kris.verheyen@ugent.be

Vakgroep Bos- en waterbeheer,  
Universiteit Gent

Coupure Links, 653  
B-9000 Gent



## LES FORÊTS MÉLANGÉES : LEURRE OU PANACÉE ?

KRIS VERHEYEN

**Au** cours des deux dernières décennies, est apparue une prise de conscience progressive de l'importance cruciale de la biodiversité pour la production durable d'une multitude de biens et de services écosystémiques. En dépit de ce constat, la recherche sur le fonctionnement et les services fournis par les peuplements forestiers mélangés est encore balbutiante et les synthèses de la littérature scientifique présentées dans les articles de ce numéro spécial ont montré que l'état de nos connaissances sur les effets de la diversité ligneuse est encore teinté de nombreuses zones d'ombre.

Il apparaît que les peuplements mélangés favorisent généralement la biodiversité

forestière bien que peu d'espèces soient réellement inféodées à ceux-ci et que l'effet du mélange soit fortement dépendant des espèces ligneuses en présence (article de Branquart et De Keersmaeker, p. 17). La nature des essences semble également jouer un rôle déterminant sur la relation entre la diversité ligneuse et la production ligneuse (Muys et Aubinet, p. 27) ou la décomposition de la matière organique (Ponette, p. 33). Qui plus est, le mélange est susceptible de provoquer des effets forts différents (additifs, antagonistes ou synergiques) en fonction des essences et des conditions stationnelles. La plupart des études existantes se fondent sur des mélanges à base de deux essences seulement et sont potentiellement affectées



par un biais inhérent à la méthodologie employée. Par rapport à la relation entre la diversité et la stabilité des écosystèmes forestiers, l'information disponible concerne essentiellement la résistance des peuplements mélangés aux insectes ravageurs par comparaison aux peuplements purs (Grégoire, p. 43). En général, de moindres dommages sont observés dans les peuplements mélangés mais, une fois de plus, l'effet du mélange est influencé par l'identité des essences. Qui plus est, son intensité varie selon les guildes d'insectes considérées. Enfin, peu d'information est disponible quant à l'effet du mélange sur la résistance aux stress climatiques, au vent, au feu et aux inondations (risques abiotiques).

Le tableau tout en nuances qui vient d'être dressé sur base des études scientifiques contraste fortement avec les opinions très tranchées qui émanent des différents acteurs du secteur forestier (Carnol et Verheyen, p. 49). Les résultats obtenus lors de l'enquête du projet FORBIO montrent que les peuplements mélangés, bien qu'assez peu représentés en Belgique, sont perçus par les forestiers comme plus aptes que les peuplements purs à fournir la plupart des services écosystémiques. Parmi ceux-ci, seule fait exception la production de bois, considérée comme égale ou plus faible dans les peuplements mélangés que dans les peuplements purs. Étant donné le peu d'information scientifique disponible aujourd'hui, il conviendrait d'être prudent par rapport à toute forme de généralisation. Un travail important doit encore être mené à bien par les scientifiques et les gestionnaires forestiers afin de déterminer la meilleure combinaison d'essences permettant de fournir une série de services dans des conditions stationnelles détermi-

nées. Qui plus est, il nous semble important d'être capable de mener à bien une évaluation économique de l'ensemble des services écosystémiques en support à l'élaboration de plans d'aménagement forestiers. Un autre défi important à relever par les scientifiques et les gestionnaires est de déterminer quelle est la meilleure échelle spatio-temporelle pour assurer le mélange d'essences. Dans ce numéro spécial, nous nous sommes focalisés sur le mélange à l'échelle stationnelle mais, pour certains services écosystémiques, il n'est pas exclu que la juxtaposition de différents peuplements purs puissent s'avérer très intéressante.

On l'a vu, les inconnues sont encore nombreuses. Beaucoup de travail reste à faire pour évaluer pertinemment le rôle du mélange d'essences sur les services écosystémiques rendus par la forêt. n

**KRIS VERHEYEN**

kris.verheyen@ugent.be

Vakgroep Bos- en waterbeheer,

Universiteit Gent

Coupure Links, 653

B-9000 Gent

---

## FAUNE SAUVAGE ET TRAFIC ROUTIER : NOUVELLE CAMPAGNE EN BELGIQUE

---

Seize ans après une première campagne d'inventorisation des victimes du trafic routier parmi la faune sauvage, la Ligue Royale Belge de Protection des Oiseaux (LRBPO) se repenche sur ce fréquent problème

Une première campagne s'est déroulée entre le 1<sup>er</sup> juillet 1994 et le 1<sup>er</sup> octobre 1995, pendant laquelle les cadavres de 4 866 d'oiseaux, 3 539 mammifères et 141 amphibiens avaient été dénombrés. Il était alors estimé qu'un minimum de quatre millions de vertébrés étaient victimes du trafic routier chaque année.

Avec 14 % de véhicules supplémentaires et 9 000 km de voiries supplémentaires en seize ans, la LRBPO se penche à nouveau sur cette problématique. La campagne se déroule entre les mois d'avril 2010 et de mars 2011. Un appel à tous les membres et collaborateurs est dès lors lancé pour aider à réaliser cet inventaire visant à mettre en place des actions de terrain par la suite.

B. de P.

HURNER H. [2010]. La faune sauvage et le trafic routier. *L'homme et l'oiseau* 48 (1) : 46-49 (4 p.).

---

## DISPERSION, MORTALITÉ ET CHASSE DU SANGLIER

---

Une étude allemande réalisée en Poméranie a suivi sur plusieurs années 152 sangliers marqués par des boucles d'oreilles et/ou des oreillettes avec émetteurs radio. Toutes les oreillettes disposaient des coordonnées de contact du centre responsable de l'étude.

Les distances entre endroit de marquage et lieu du tir sont :

- de moins de 4 km pour 87,5 % des sangliers ;
- entre 4 et 10 km pour 8,7 % ;
- de plus de 10 km pour 3,8 % des animaux tirés.

Les sangliers de moins d'un an ont majoritairement été tirés près de l'endroit de leur capture, cette distance augmentant avec l'âge des animaux. Les mâles de

plus de deux ans réalisent les distances les plus importantes, comme pour ce verrat adulte ayant parcouru 41,5 km.

Parmi les animaux suivis par télémétrie, 7,4 % des animaux tués n'ont pas été déclarés par les chasseurs, alors que cinq animaux ont été retrouvés morts : trois suite à une maladie et deux des suites de blessures de chasse. Un seul animal marqué aurait été victime d'une collision due au trafic.

Le type de chasse pratiqué dans cette région est principalement la chasse à l'affût (58,5 % des tirs), avec une efficacité évaluée à un sanglier tué pour 18 hommes-heure. Les chasses collectives, qui ont eu raison de 7,4 % des sangliers, possèdent cependant une meilleure efficacité avec 14 hommes-heure par sanglier tué.



Enfin, l'étude signale que le nombre de sangliers tués de moins d'un an est trop faible. Pour éviter une augmentation des populations, il faudrait tirer plus de jeunes animaux, car les laies entre un et deux ans sont en général accompagnées de marcassins.

B. de P.

KEULING O., LAUTERBACH K., STIER N., ROTH M. [2010]. Hunter feedback of individually marked wild boar *Sus scrofa* L. : dispersal and efficiency of hunting in northeastern Germany. *European Journal of Wildlife Research* 56(2) :159-167 (9 p., 3 fig., 3 tab., 66 réf.).

---

### BILAN MÉTÉO ET CLIMAT 2009

---

Selon le bilan provisoire présenté par l'Organisation météorologique mondiale, 224 des 245 catastrophes naturelles survenues en 2009 étaient d'origine météorologique. La tempête Klaus, qui a ravagé les forêts du Sud-Ouest en France, en fait partie.

En ce qui concerne la température moyenne à la surface du globe, trois jeux mondiaux de données permettent d'affirmer que 2009 devrait se classer, après corrections, à la cinquième ou sixième année la plus chaude depuis 1850. La décennie 2000-2009 a été plus chaude que la précé-

dente (1990-1999), laquelle était déjà plus chaude que 1980-1989.

L'évolution de la concentration moyenne en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère a connu un ralentissement de son accroissement attribuable sans doute à la crise qui a commencé en 2008. De 1990 à 2000, un tel ralentissement avait déjà été observé suite à l'effondrement de l'économie des pays de l'ex-bloc soviétique.

C.H.

Conseil Général de l'Environnement et du Développement Durable [2010]. *Veille Météo et climat* 34.

---

### RECU DE LA DÉFORESTATION MONDIALE, MAIS ALARME DANS CERTAINS PAYS

---

La FAO a publié les principaux résultats de son *Évaluation des ressources forestières mondiales*. La déforestation – due principalement à la conversion des forêts tropicales en terres agricoles – a reculé au cours des dix dernières années mais se poursuit par contre à un rythme alarmant dans de nombreux pays.

Entre 2000 et 2010, 13 millions d'hectares de forêt par an ont été convertis à d'autres utilisations ou ont disparu pour causes

naturelles. Ce chiffre était de 16 millions dans les années '90.

Le Brésil et l'Indonésie, lanternes rouges de la décennie précédente, ont vu leur taux de déforestation baisser considérablement. Leurs efforts, conjugués aux ambitieux programmes de plantation dans des pays comme la Chine, les États-Unis et le Viet Nam, ont permis d'ajouter plus de 7 millions d'hectares de nouvelles forêts chaque année.

La perte nette de superficies boisées est ainsi tombée à 5,2 millions d'hectares par an de 2000 à 2010, contre 8,3 millions d'hectares par an dans les années '90.

Rappelons que la superficie totale des forêts pour la planète représente un peu plus de 4 milliards d'hectares, soit 31 % de la surface émergée.

Les responsables de la FAO indiquent que pour la première fois, le taux mondial de déforestation a régressé grâce à des efforts

déployés de façon concertée. De nombreux pays ont non seulement amélioré leurs législations forestières, mais ils ont aussi assigné l'utilisation de forêts aux communautés locales, ainsi qu'à la conservation de la biodiversité et autres fonctions environnementales.

Les superficies de forêts primaires (36 % des superficies boisées) continuent toutefois à diminuer. *C.H.*

Communiqué de presse FAO, 25 mars 2010.

---

### LES CARACTÉRISTIQUES DE L'AULNE GLUTINEUX ET LES PRATIQUES SYLVICOLES

---

L'aulne glutineux est une espèce qui présente un enracinement hautement adapté aux sols gorgés d'eau, il est le spécialiste des milieux humides. Il présente la particularité de fixer l'azote grâce à ses nodosités. Il s'agit d'une espèce de première importance dans des écosystèmes de grand intérêt, pour la conservation de la biodiversité ou encore pour la protection des sols et des ressources en eau.

L'article dresse un état des lieux des caractéristiques biologiques et dendrométriques de cette espèce. Des pratiques sylvicoles

sont proposées (plantation, éclaircies, rotation...) en relation avec les caractéristiques particulières de l'espèce. L'accent est mis sur la manière avec laquelle le sylviculteur doit mener les éclaircies. Celles-ci doivent commencer tôt et être soutenues et fréquentes si l'objectif final est d'obtenir du gros bois de qualité. *C.S.*

CLAESSENS H., OOSTERBAAN A., SAVILL P., RONDEUX J. [2010]. A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) GAERTN.) and their implications for silvicultural practices. *Forestry* **83**(2) : 163-175 (13 p., 6 fig., 5 tab., 103 réf.).

---

### LA LUMIÈRE AU SERVICE DU FORESTIER

---

Cet article se consacre à l'étude de la dynamique lumineuse au sein de la phase de compression/qualification des peuplements feuillus gérés selon les principes d'une sylviculture efficiente (avec le minimum de moyens engagés possible).

Trois aspects sont décrits : la croissance sommitale, l'élagage naturel et le phototropisme.

Premièrement, l'auteur démontre que la croissance sommitale doit sa perfor-

mance au bon dosage entre l'intensité lumineuse disponible au sommet de la tige et la rareté de la lumière sur le restant de la tige. Plusieurs exemples sont présentés pour démontrer l'effet de la lumière sur la croissance de tiges d'essences différentes. Deuxièmement, la favorisation de l'élagage naturel est présentée à l'aide de quelques actions à appliquer lors des interventions sylvicoles. Enfin, troisièmement, le phototropisme est décrit en tant que phénomène

de réaction d'orientation des branches et des feuilles, mais aussi de la tige.

L'auteur propose également, pour chacun des points abordés, une « possible conduite sylvicole ». C.S.

MOYSES F. [2010]. La dynamique lumineuse au service du forestier. Première partie : ...durant la phase de compression/qualification des essences feuillues. *La Forêt Privée* 311 : 42-47 (6 p., 7 réf.).

---

### PRODUCTION CONJOINTE DE BOIS ET DE MYRTILLES

---

Les champignons et les myrtilles sont des produits de plus en plus prisés en Finlande et un besoin de les intégrer dans la planification forestière se fait grandissant.

Dans l'étude décrite par cet article, des modèles de production de myrtille développés récemment ont été pris en compte dans des simulations de croissance des peuplements. L'idée est de produire des stratégies de gestion plus efficaces qui prennent en compte à la fois la production de bois et la production de myrtilles.

Les résultats montrent qu'avec des prix de vente de myrtille élevés (4 à 8 euros/kg), la production conjointe de bois et de myrtille est optimale dans les peuplements mélangés de pin sylvestre, épicéa et bouleau. Dans les peuplements purs de pin

sylvestre, pour lesquels la production de myrtilles est la plus élevée, la production de myrtille affecte positivement la gestion globale du peuplement déjà à partir d'un prix de vente de 2 euros/kg.

Comparée à une production exclusive de bois, la production conjointe bois-myrtille entraîne une augmentation de la rotation, une intensité d'éclaircie plus élevée, des passages en éclaircie plus fréquents et une proportion plus élevée de pin sylvestre dans la strate dominante (dans le cas de peuplements mélangés). C.S.

MIINA J., PUKKALA T., HOTANEN J.-P., SALO K. [2010]. Optimizing the joint production of timber and bilberries. *Forest Ecology and Management* 259(10) : 2065-2071 (7 p., 3 fig., 5 tab., 38 réf.).

RETROUVEZ DAVANTAGE DE RÉSUMÉS D'ARTICLE DANS forêt-MAIL,  
LA REVUE DE PRESSE ÉLECTRONIQUE, GRATUITE  
DE L'ASBL FORÊT WALLONNE

Disponible sur simple demande à l'adresse : [info@foretwallonne.be](mailto:info@foretwallonne.be)





Feuillus (prix moyen au mètre cube et en euro)					automne-hiver 2009-2010		
C150	100-119	120-149	150-179	180-199	200-219	220-249	250 et +
Chêne de qualité	30-40 g	50-70 g	90-110 k	110-140 k	130-160 k	130-160 k	130-160 k
Chêne industriel	25-30 g	30-40 g	35-50 g	50-70 k	60-80 k	60-80 k	60-80 k
Chêne d'Amérique	25-30 g	35-45 g	60-70 g	80-100 k	85-105 k	85-105 k	85-105 k
Hêtre blanc	25-35 g	35-45 g	40-60 g	50-70 g	55-70 g	55-70 g	55-70 g
Hêtres rouge et industriel	25-35 g	25-35 g	30-35 g	40-45 g	40-45 g	40-45 g	40-45 g
Frêne blanc	25-35 g	35-50 g	50-60 g	55-65 g	55-65 g	55-65 g	55-65 g
Frêne brun	25-35 g	30-35 g	35-45 g	40-50 g	40-50 g	40-50 g	40-50 g
Peuplier élagué	20-25 g	20-25 g	30-35 k	30-40 k	30-40 k	30-40 k	30-40 k
Peuplier non élagué	15-20 g	15-20 g	15-20 g	15-20 g	15-20 g	15-20 g	15-20 g
Érable	25-30 g	35-45 g	50-70 g	70-90 g	70-90 g	70-90 g	70-90 g
Merisier	25-30 g	35-45 g	50-80 g	70-90 g	70-90 g	70-90 g	70-90 g

Épicéa (prix moyen au mètre cube et en euro)					automne-hiver 2009-2010			
C150	20-39	40-59	60-69	70-89	90-119	120-149	150-179	180 et +
	éclaircie		pour mise à blanc : + 10 %			mise à blanc		
Épicéa (Ardenne)	0-2 g	8-15 g	20-30 g	32-42 g	45-55 g	55-65 g	55-65 g	55-65 g
Épicéa (Moyenne Belgique)	0-2 g	7-12 g	15-23 g	25-32 g	35-45 g	45-55 g	45-55 g	45-55 g

Autres résineux (prix moyen au mètre cube et en euro)					automne-hiver 2009-2010			
C150	20-39	40-59	60-69	70-89	90-119	120-149	150-179	180 et +
Mélèze du Japon	0-2 g	4-8 k	8-14 k	17-23 k	25-35 k	30-40 k	35-45 k	40-50 k
Pin sylvestre	0-2 g	4-8 k	8-14 k	17-23 k	25-35 k	30-40 k	30-40 k	30-40 k
Pin de Corse	0-2 g	4-8 k	8-14 k	18-25 k	27-38 k	30-40 k	30-40 k	30-40 k
Douglas et Mélèze d'Europe	0-2 g	4-8 k	8-14 k	20-30 k	35-45 k	45-55 g	55-65 g	60-70 g

REÇU EN SERVICE DE PRESSE



**Regards de cerf**

Ouvrage collectif,  
coord. G. Jadoul,  
Solon asbl,  
Éd. du Perron

L'expérience acquise sur de vastes massifs forestiers en Région wallonne, et durant de nombreuses années, permet aux auteurs de cet ouvrage de proposer des pistes susceptibles de développer une meilleure harmonie entre le cerf et les grandes fonctions du milieu naturel, mais aussi entre le cerf et les différents acteurs de la ruralité, dans une logique de gestion réellement intégrée.



**Biodiversité et gestion forestière, Résultats scientifiques et acquis pour les gestionnaires et décideurs (projets 2005-2009)**  
GIP-ECOFOR

L'ouvrage reprend les principaux enseignements issus des projets, huit au total, retenus par ce programme de recherche. Plusieurs de ces projets s'attachent, entre autres, aux aspects socio-économiques des relations entre gestion forestière et biodiversité.



**Le chêne autrement**

Jean Lemaire  
Éd. IDF

Comment produire du chêne de qualité en moins de 100 ans en futaie régu-

lière : voilà la question à laquelle s'attelle cet ouvrage, issu du groupe de travail chênes de l'IDF. Les différentes parties abordent la reconnaissance des espèces de chêne, l'installation de la régénération, le cloisonnement et les dégagements, le dépressage, la désignation, l'élagage et le détournage, les éclaircies, et enfin, l'exploitation et la vente des bois. Très abondamment illustré, ce guide technique est avant tout destiné aux gestionnaires et praticiens.



**Guide pour l'identification des stations pour les forêts du Gutland**  
Éd. Administration de la Nature et des Forêts du Grand-Duché de Luxembourg

Via une clé de détermination, cette brochure amène le forestier à reconnaître une vingtaine de stations du Gutland. Pour chacune, des renseignements sur l'aptitude des essences et quelques propositions sont donnés.



**De perles et de feu**  
Ph. Moës  
Éd. du Perron

Les fils conducteurs de ce nouveau recueil de photographies de Philippe Moës sont l'eau sous toutes ses formes et le ciel qui s'embrase au crépuscule ou à l'aube. Ce livre est un éveil à la beauté de notre patrimoine naturel.



**PÉPINIÈRES – ENTREPRISE FORESTIÈRE**



# **PIROTHON**

**PLANTS FORESTIERS**

**PRÉPARATION DE TERRAIN**

**ENTREPRISE DE PLANTATION**

**AMENDEMENT FORESTIER**

Al Masse-Hare • 6960 Manhay • Hautes Ardennes • Belgique  
 tél. : +32 (0)86/43 39 09 • fax : +32 (0)86/43 41 17  
 e-mail : yvespirothon@belgacom.net • www.pirothon.com

**En forêt aussi,** les carences diminuent la rentabilité (réduction de croissance, sensibilité aux maladies, dépérissement...)

**L'analyse de terre** permet d'établir un diagnostic et d'envisager l'apport d'amendements si nécessaire.

De nombreux sols forestiers sont carencés\* :

- en phosphore : 54 %
- en magnésium : 67 %
- en calcium : 39 %
- pH trop bas : 70 %

\* LAMBERT J, et al, [1990], *Silva Belgica* 97(2)

**Nos services d'analyse :**

- analyses de terre (forêts, gagnages, prairies, cultures, potagers)
- diagnostic de maladie des plantes et champignons des bâtiments (en collaboration avec la clinique des plantes et la mycothèque de l'UCL)
- analyses d'eaux (potabilité, piscines, eaux de surface)
- analyses microbiologiques et chimiques des denrées alimentaires
- valeur des fourrages et aliments pour le bétail
- analyse des engrais organiques et minéraux



Horritine, 1

6600 Bastogne

Tél. : 061 210 820

Fax : 061 210 840

centredemichamps  
@uclouvain.be

TVA : BE 0443.590.403



**MALMEDY'S FOREST DAYS**

**Foire Forestière**

**16, 17, 18  
et 19 /09/2010**



**Au Hall des foires  
de Malmédy**



**Contacts exposants :**

**Tél. : +32 (0)478/58 49 02**

**Mail : office@forestday.net**

**www.forestday.net**



**Province  
de Liège**



**RÉGION WALLONNE**

Avec le soutien du Ministre wallon  
de l'Agriculture et de la Ruralité



**44ème**

**Championnat de Belgique de bûcheronnage**