

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 ouvertes³⁰⁻¹⁷. 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'habitat¹⁸⁻¹². 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 exceptionnelle²³.

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 lignee 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 mélangés²⁻³.

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 ponte³⁴. Ils sont rarement observés dans les massifs forestiers dominés par de grandes plantations d'épicéas.



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 estivale¹⁰⁻¹⁵.



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 arbres³²⁻⁸.



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).

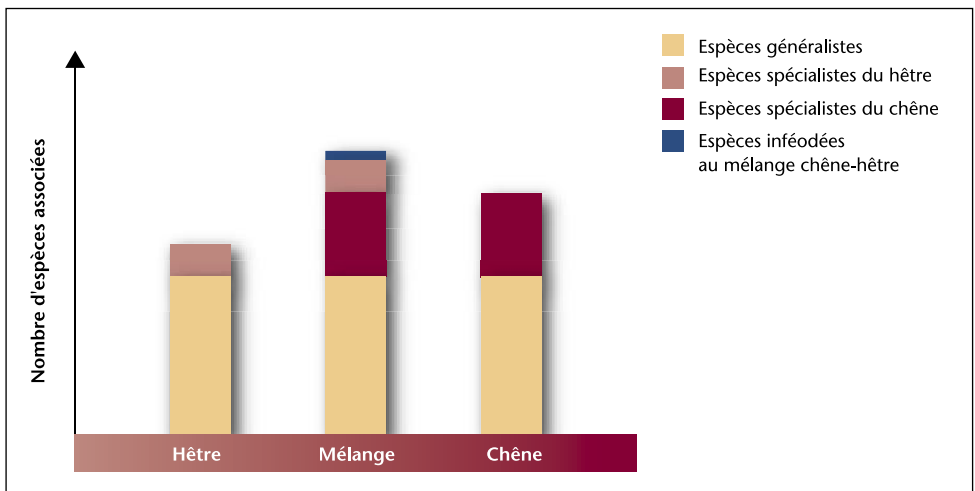
D'autres études mettent en évidence un effet significatif du mélange en travaillant sur des gradients de diversité comprenant plus de deux essences forestières¹⁹⁻²⁰⁻²⁶. Toutefois, à l'analyse, ces effets semblent davantage liés à la présence de certaines espèces particulières dans le mélange et ne répondent 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)³³⁻⁷. 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.



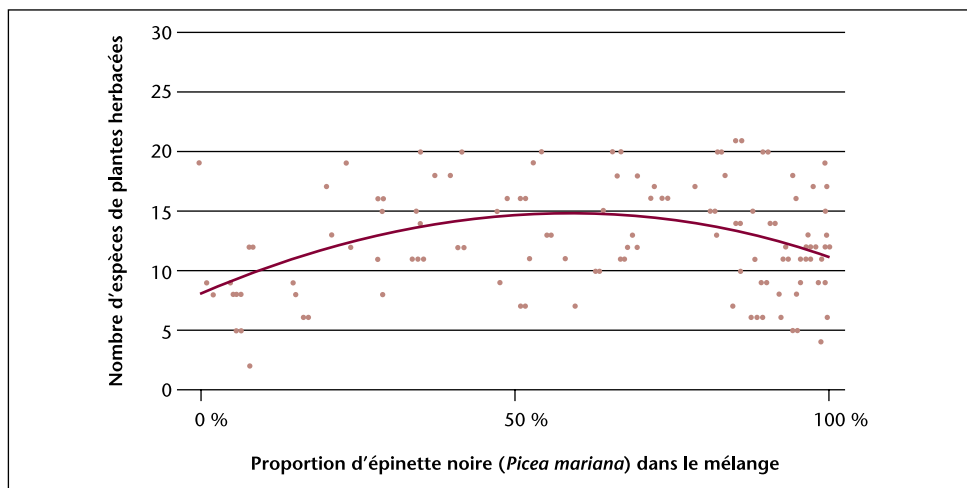


Figure 2 – Relation entre le nombre d'espèces de plantes herbacées et le degré de mélange, exprimé sur base de la surface terrière relative de l'épinette noire (*Picea mariana*) (d'après JOBIDON et al.¹⁶).

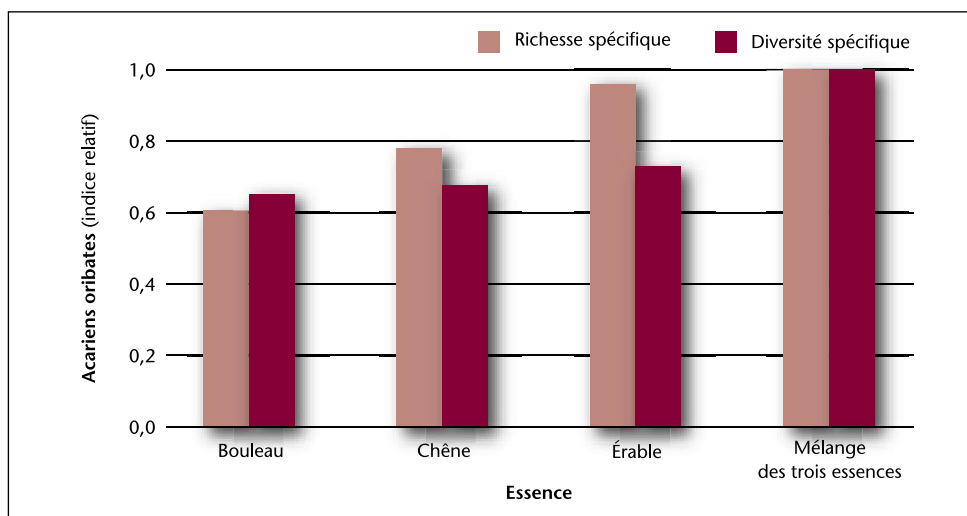


Figure 3 – Richesse spécifique et diversité relatives des communautés d'acariens oribates trouvées dans la litière de bouleau, de chêne et d'érable ainsi que dans la litière composée des feuilles de ces trois essences en mélange (modifié d'après HANSEN et COLEMAN¹³).

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

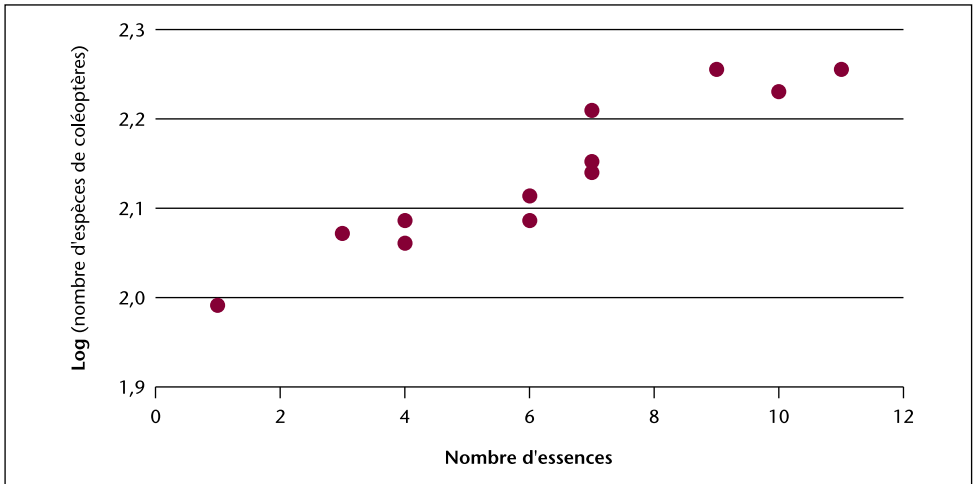


Figure 4 – La richesse spécifique des communautés de coléoptères de la canopée (charançons, chrysomèles, élatérides, longicornes, scolytes, staphylins, etc.) est directement conditionnée par le nombre d'essences constitutives du peuplement forestier (modifié d'après SOBEK et al.²⁸⁻²⁹).

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 chênaie²¹.

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 espèces²⁷⁻¹⁴.

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.)¹¹⁻⁹⁻¹.

Les organismes directement associés aux arbres

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

tionnelles 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 hôtes²²⁻⁵. 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 LIÉGEOIS⁶).

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 menacées⁴⁻²⁴⁻²⁵⁻³¹.

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

- ¹ 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.
- ² 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.
- ³ 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.
- ⁴ 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.
- ⁵ BRÄNDLE M., BRANDL R. [2001]. Species richness of insects and mites on trees : expanding Southwood. *J. Anim. Ecol.* **70** : 491-504.
- ⁶ 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.
- ⁷ 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.
- ⁸ 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.
- ⁹ 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.
- ¹⁰ 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.
- ¹¹ ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER V., PAULISSEN D. [1992]. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18** : 1-248.
- ¹² GOSSELIN F., LAROUSSINIE O. [2004]. *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*. Cemagref Éditions, GIP ECOFOR.
- ¹³ 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.
- ¹⁴ HÄRDITL 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.
- ¹⁵ 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.
- ¹⁶ 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.
- ¹⁷ JOHNSON C.N. [2009]. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proc. R. Soc. B.* **276** : 2509-2519.
- ¹⁸ 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.
- ¹⁹ 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.
- ²⁰ 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.
- ²¹ MÜLLER J., GOSSNER M. [2007]. Single host trees in a closed forest canopy matrix : a highly fragmented landscape. *J. Appl. Entomol.* **131** : 613-620.
- ²² 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.
- ²³ PAILLET Y. [2010]. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests : meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* **24** : 101-112.
- ²⁴ PECK K.M. [1989]. Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantations in Northern England. *Biological Conservation* **48** : 41-57.
- ²⁵ SAETRE P., SAETRE L., STURESSON LUNDKVIST H., BENGSSON 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.
- ²⁶ 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.
- ²⁷ SCHÜTZ J.-P. [1997]. *Sylviculture 2 : la gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 178 p.
- ²⁸ SOBEK S., GOSSNER M.M., SCHERBER C., STEFFAN-DEWENTER I., TSCHARNTKE T. [2009]. Tree diversity drives abundance and spatio-temporal β -diversity of true bugs (*Heteroptera*). *Ecological Entomology* **34**(6) : 772-782.
- ²⁹ 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.
- ³⁰ SVENNING J.C. [2002]. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation* **104** : 133-148.
- ³¹ 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.
- ³² 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.
- ³³ 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.
- ³⁴ 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