



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 carbone⁶. 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 stabilité¹. Depuis le XIX^e siècle au moins, les forestiers se sont interrogés sur la productivité des forêts mélangées comparées aux peuplements purs¹⁰, 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 prairies¹³⁻⁴. Ceci était expliqué, du moins partiellement, par une complémentarité entre espèces dans l'utilisation des ressources du sol¹⁴. 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 essences¹⁰. 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 productivité². 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 purs⁹. Enfin, MÖLDER *et al.*⁷ 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.*¹⁵, 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 Allemagne⁸. Par une analyse globale de données, LUYSSAERT *et al.*⁵ 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 littérature¹²⁻³ 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.

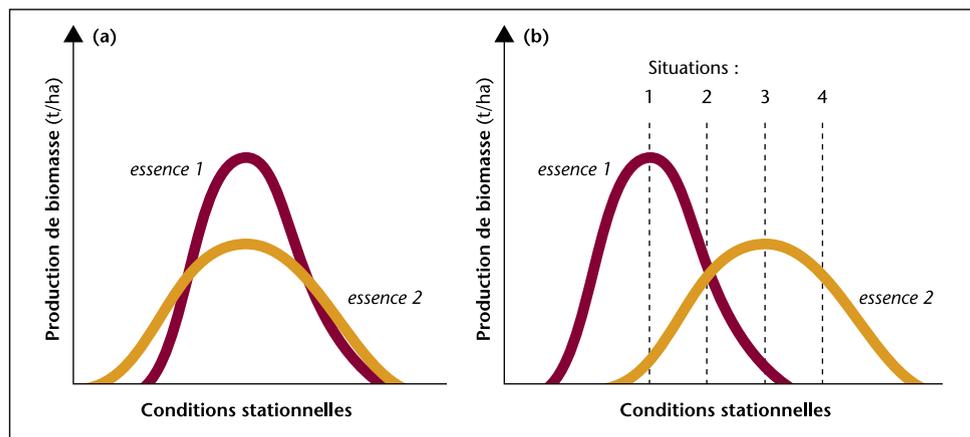
TENTATIVE D'EXPLICATION MÉCANISTE

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.*¹⁶ 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 SCHÜTZE¹¹ 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 PRETZSCH¹⁰).



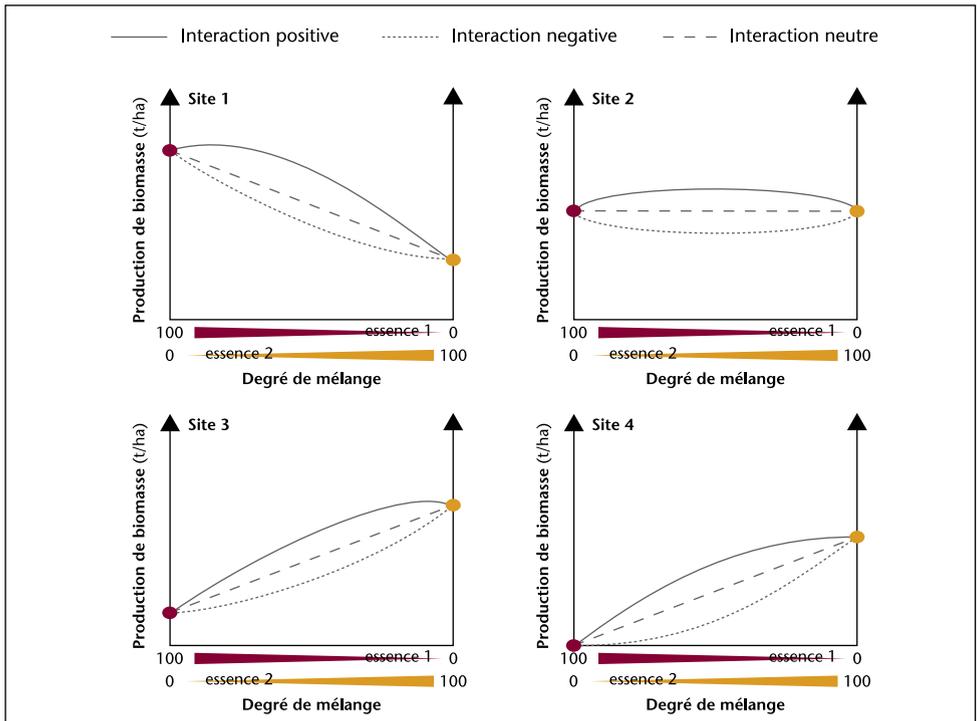
mentarité, dans des sites riches d'Allemagne du Sud, ils ont observé une production de l'ordre de 14 à 29 % supérieure à celles des monocultures, suite à une stimulation mutuelle des deux essences. Ceci prouve que la complémentarité était supposée être la conséquence d'un prélèvement et d'une distribution 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 PRETZSCH¹⁰).



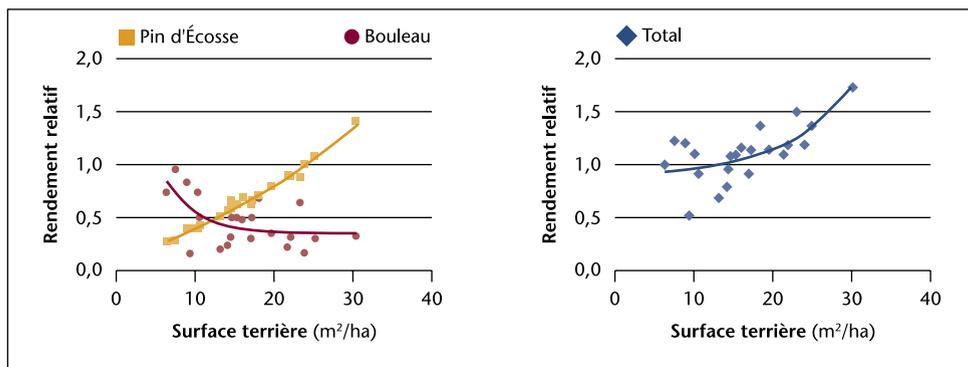


Figure 3 – Production relative de peuplements mélangés de pin d'Écosse et de bouleau (à droite) par rapport à leur équivalent en monoculture (à gauche). Évolution en fonction de la surface terrière (d'après WIJDEVEN et al.¹⁶).

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

- ¹ 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.
- ² 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.
- ³ 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.
- ⁴ LOREAU M., NAEEM S., INCHAUSTI P., BENGTS-SON 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.
- ⁵ LUYSSAERT S. et al. [2007]. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* **13** : 2509-2537.
- ⁶ Millennium Ecosystem Assessment [2005]. *Ecosystems and Human Well-being : Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- ⁷ 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.
- ⁸ 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.
- ⁹ PIOTTO D. [2008]. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255 : 781-786.
- ¹⁰ 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.
- ¹¹ 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.
- ¹² 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.
- ¹³ 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.
- ¹⁴ 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.
- ¹⁵ 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.
- ¹⁶ 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