

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 Gascogne⁷, 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 Canada¹³. En général, la littérature porte plutôt sur l'impact de ces facteurs de stress sur la biodiversité que

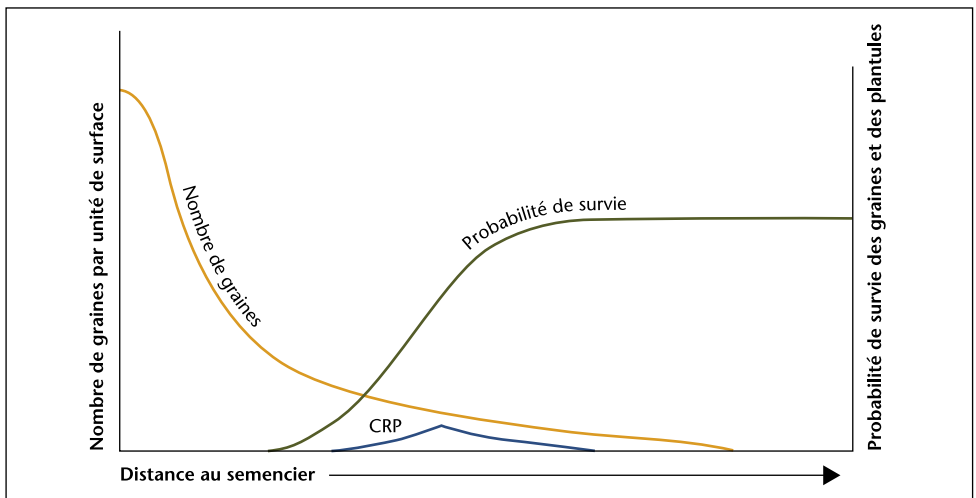
sur la relation inverse, avec peut-être une exception en ce qui concerne les ravageurs animaux. Cette opinion est cependant peut-être biaisée parce qu'exprimée ici par un entomologiste. À quelques exceptions près, cet article portera donc sur l'influence qu'exerce la composition des massifs forestiers 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 ans¹¹ : 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 étude¹¹ 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 comparant¹⁰⁻¹⁹⁻¹⁴⁻¹⁸⁻¹⁵. 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 JANZEN¹¹, 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.



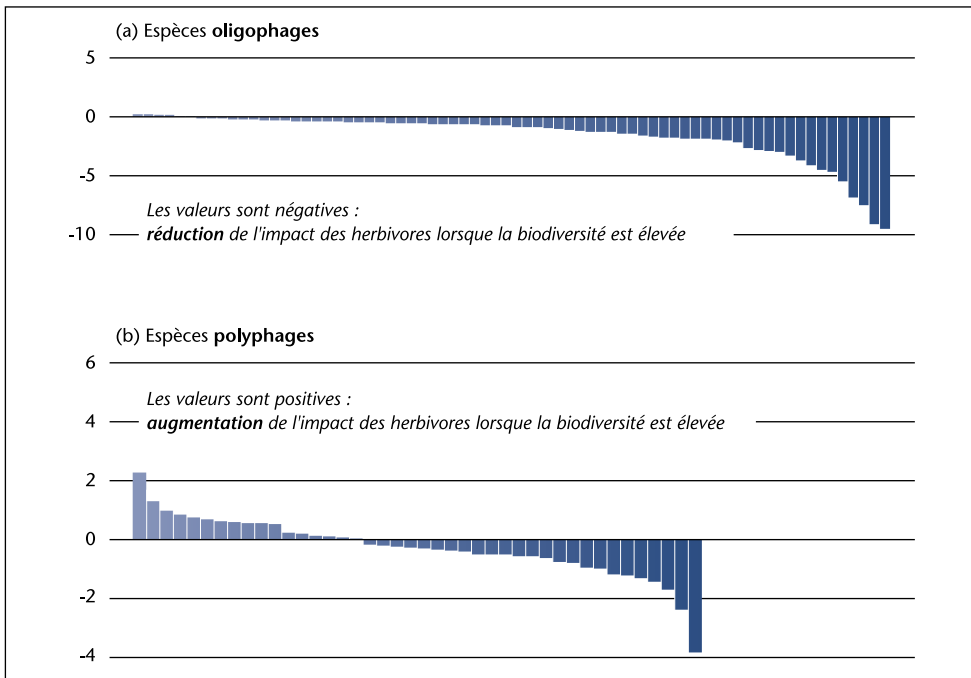


Figure 2 – Aperçu synthétique des études de cas relatives à l'abondance d'herbivores ou à l'importance de leurs dégâts en monoculture ou en peuplement mélangé : (a) espèces oligophages et (b) espèces polyphages. Les valeurs négatives correspondent aux cas où la biodiversité forestière est associée à de moindres dégâts d'herbivores ; les valeurs positives correspondent à des cas où une plus grande diversité est associée à des dégâts plus importants⁹.

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 synthèse⁵⁻¹¹⁻¹³⁻²⁻¹⁶⁻¹²⁻⁴, mais l'approche la plus approfondie a été opérée par une série de méta-analyses récentes portant sur des insectes herbivores⁸⁻⁹⁻¹⁷.

INSECTES, MALADIES, VENTS...

L'une de ces méta-analyses⁸ 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 études⁹, 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 étude¹⁷ 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 maladies¹², on observe que la diversité des essences semble rendre les forêts moins sensibles aux champignons pathogènes.

À propos du vent⁴, 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

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 mélangés⁶.



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 catégories⁸ :

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-hôtes¹⁰) ;
 - et des barrières chimiques (masquage des hôtes par des médiateurs chimiques produits par d'autres espèces¹⁹).
2. Les peuplements mélangés offrent des conditions plus favorables aux ennemis naturels : ils offrent des hôtes ou des proies alternatives¹⁸, des abris et des sources de nourriture pour les parasitoïdes adultes (bien que même des peuplements purs puissent procurer ce type de ressources⁶).
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 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 pinèdes¹⁰.

d'hôtes au cours de leur cycle annuel (voir aussi à ce sujet l'encart « Un et un font trois... » dans l'article de Brancourt 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

- ¹ 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.
- ² 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.
- ³ 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.
- ⁴ 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.
- ⁵ GADGIL P.D., BAIN J. [1999]. Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. *New Forests* **17** : 227-238.
- ⁶ 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.
- ⁷ Inventaire Forestier National. www.ifn.fr
- ⁸ 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.
- ⁹ JACTEL H., BROCKERHOF E.G. [2007]. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* **10** : 835-848.
- ¹⁰ 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.
- ¹¹ JANZEN D.H. [1970]. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* **104** : 501-528.
- ¹² 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.
- ¹³ 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.
- ¹⁴ 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.
- ¹⁵ 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.
- ¹⁶ 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.
- ¹⁷ VEHVILAINEN 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.
- ¹⁸ 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.
- ¹⁹ 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