



HAL
open science

Raisonner la gestion des hêtraies mélangées

Catherine C. Collet, Philippe Balandier, T. Cordonnier, E. Dreyer, Philippe Dreyfus, Francois Lefèvre

► **To cite this version:**

Catherine C. Collet, Philippe Balandier, T. Cordonnier, E. Dreyer, Philippe Dreyfus, et al.. Raisonner la gestion des hêtraies mélangées. *Biofutur*, 2009, 28 (305), p. 36 - p. 40. hal-00478469

HAL Id: hal-00478469

<https://hal.science/hal-00478469>

Submitted on 30 Apr 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Raisonner la gestion des hêtraies mélangées

Catherine COLLET¹, Philippe BALANDIER², Thomas CORDONNIER³, Erwin DREYER⁴, Philippe DREYFUS⁵, François LEFEVRE⁵

1. INRA, AgroParisTech, UMR1092 LERFoB, F54280 Champenoux

2. CEMAGREF, UR Ecosystèmes Forestiers, Nogent-sur-Vernisson / INRA-UBP, UMR 547 PIAF, Domaine de Crouelle, F63039 Clermont Ferrand

3. ONF, Département Recherche, Boulevard de Constance F77300 Fontainebleau

4. INRA, Université Henri Poincaré, UMR1137 EEF, F54280 Champenoux

5. INRA, URFM, Site Agroparc F84914 Avignon cedex 9

Contacts:

collet@nancy.inra.fr

philippe.balandier@cemagref.fr

thomas.cordonnier@cemagref.fr

dreyer@nancy.inra.fr

dreyfus@avignon.inra.fr

lefevre@avignon.inra.fr

Le hêtre en mélange : une opportunité pour l'avenir

La forêt française est constituée pour environ la moitié de sa surface de peuplements comprenant plusieurs essences en mélange. Gestionnaires et usagers de la forêt sont très intéressés par ces peuplements mélangés, jugés à même de répondre à la double exigence d'une meilleure protection de l'environnement et du maintien de la production de bois.

En comparaison avec des peuplements mono-spécifiques*¹, il est assez généralement admis que les peuplements mélangés apportent une plus forte diversification écologique, tant végétale qu'animale, tout en offrant également une plus grande variété de paysages forestiers. De plus, ces peuplements présenteraient une plus forte résistance ou tout du moins une plus forte résilience aux aléas climatiques (vents forts, sécheresse, températures extrêmes) et aux bio-agresseurs. Un recours accru aux peuplements mélangés serait ainsi une stratégie permettant d'atténuer les impacts potentiels des changements climatiques sur les forêts ⁽¹⁾.

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est l'une des principales essences forestières en France ; il couvre 10% de la surface forestière métropolitaine et fait l'objet d'enjeux économiques et patrimoniaux majeurs. La moitié du volume de hêtre présent dans les forêts françaises se trouve dans des peuplements mélangés ⁽²⁾. En raison de l'aptitude du hêtre à se développer dans des milieux très divers, les mélanges à base de hêtre sont très variés: mélanges d'essences feuillues ou mélanges mixtes résineux-feuillus, forêt de plaine ou forêt de montagne, peuplements de structures très variables. A cette diversité des peuplements s'ajoute une grande diversité des objectifs de gestion, allant des objectifs de production de bois, jusqu'à des objectifs de protection et de conservation du milieu et des objectifs sociétaux de loisir ou d'éducation. La conduite des hêtraies mélangées se place le plus

souvent dans le cadre d'une gestion multifonctionnelle, qui recherche un équilibre entre ces objectifs.

Les gestionnaires forestiers ont une bonne connaissance de la sylviculture du hêtre, et de nombreux guides et outils de gestion sont disponibles. Néanmoins, en peuplement mélangé, le hêtre pousse en association avec d'autres essences, dont beaucoup demeurent peu connues sur le plan sylvicole. La gestion des hêtraies mélangées bute donc tout d'abord sur un manque de connaissances concernant les essences associées au hêtre. Ensuite, la plupart des outils de gestion forestière ont été développés pour des peuplements mono-spécifiques et ne sont pas adaptés aux peuplements mélangés. Nous manquons également de connaissances fondamentales sur la dynamique de développement des peuplements mélangés. Pour finir, les questions sur la conservation des milieux et notamment sur le maintien de la diversité inter et intra-spécifique dans les peuplements ont été jusqu'à présent peu prises en compte dans la gestion forestière et sont insuffisamment intégrées dans les outils actuels d'aide à la décision.

Des programmes de R&D sont actuellement menés par l'INRA, le Cemagref et l'ONF pour développer des outils d'aide à la décision pour la gestion des hêtraies mélangées. Ces programmes se focalisent sur la dynamique de développement des mélanges et des différentes essences qui les constituent, et sur la diversité génétique et fonctionnelle au sein des mélanges. Une approche de modélisation s'appuyant sur un jeu important de données de terrain a été mise en œuvre. L'objectif est de simuler la dynamique des peuplements dans des cas de figure complexes faisant intervenir de nombreux facteurs, à l'échelle de la parcelle ou du massif forestier et à moyen terme ou long terme, pour pouvoir ensuite réaliser des comparaisons de scénarios sylvicoles ou d'orientations d'aménagement à l'échelle du massif forestier.

Dynamiques de développement des hêtraies mélangées

Problématiques spécifiques à la modélisation de la dynamique des peuplements mélangés

Les modèles de dynamique de peuplements actuellement disponibles pour les gestionnaires forestiers portent majoritairement sur les peuplements mono-spécifiques et réguliers*2. Ces modèles sont le plus souvent basés sur les notions d'arbre moyen et de hauteur dominante*3 qui permettent d'établir des règles simples décrivant l'accroissement du peuplement. Ces notions découlent du caractère homogène de ces peuplements et sont difficilement extrapolables aux peuplements mélangés. Dans ces derniers, modéliser l'accroissement des arbres requiert une approche individuelle qui considère que la croissance des arbres est fonction de la compétition locale qu'il subissent (3).

Par ailleurs, la grande majorité des modèles établis pour les peuplements mono-spécifiques se focalisent sur la phase adulte et n'intègrent que rarement la phase de régénération qui présente une dynamique plus complexe (Fig.1). Cette approximation est acceptable pour les peuplements monospécifiques car elle ne conduit généralement qu'à une imprécision sur la durée de la phase de régénération. En revanche, dans le cas des peuplements mélangés, elle conduit à des incertitudes sur la composition spécifique et la structure des peuplements au sortir de cette phase qui empêche toute utilisation dans un but de prédiction.

Des approches axées sur la compétition pour la lumière

Les modèles de croissance utilisent en entrée comme en sortie quasi-exclusivement des variables décrivant le développement aérien des arbres. Ceci s'explique en premier lieu, par les variables d'intérêt du sylviculteur qui se concentrent le plus souvent sur la grume produite par les arbres et, en second lieu, par la difficulté de description et d'analyse du développement de la partie souterraine des arbres. Cette restriction limite les mécanismes pris en compte dans la modélisation de la compétition entre arbres, qui se réduisent souvent à la compétition pour la lumière. La modélisation

du processus de compétition consiste alors en une estimation du partage de la lumière entre arbres voisins. Cette estimation permet de calculer une croissance totale pour chaque arbre, croissance qui peut ensuite être allouée aux différents compartiments de l'arbre. On peut distinguer différentes approches pour modéliser la compétition, selon le degré de détail utilisé dans la formulation du partage de la lumière entre houppiers voisins:

- *Estimation de l'interception de la lumière (Fig.2)*. Les modèles sont basés sur des représentations 3D du feuillage des arbres, décrit à des échelles allant de la feuille au houppier entier. Un modèle de transmission de lumière couplé à une distribution de l'éclairement incident est ensuite appliqué à ces représentations, pour calculer la quantité de lumière interceptée par chaque arbre et estimer la croissance qu'elle permet.
- *Estimation de l'accès à la lumière (Fig.3)*. La croissance de chaque arbre est calculée à partir d'une représentation 3D de l'enveloppe de son houppier, qui permet d'évaluer un accès global de l'arbre à la lumière par rapport à ses voisins (sans faire de calcul explicite de la quantité de lumière interceptée) et fournit ainsi une estimation de sa croissance relativement à celle des voisins.
- *Estimation de la compétition globale (Fig.4)*. La compétition subie par chaque arbre est estimée par des indices combinant des variables de dimension, de position relative et des paramètres de forme des arbres dans un voisinage déterminé. Ces indices permettent ensuite d'évaluer le potentiel de croissance de chaque arbre.

Une phase clé : la régénération des peuplements

La phase de régénération comprend une période d'ouverture du couvert adulte, au cours de laquelle les jeunes arbres croissent en hauteur et accèdent à la canopée. Ces ouvertures peuvent suivre des modalités très diverses, depuis les petites trouées transitoires aux ouvertures en plein, et induisent une hétérogénéité spatiale et temporelle forte de la compétition exercée par le peuplement mature. De plus, la distribution des semis dans la parcelle est également extrêmement hétérogène, de par l'irrégularité de la distribution initiale, elle-même fortement accentuée dans un deuxième temps par l'hétérogénéité des conditions de croissance.

Les modèles qui simulent la dynamique des régénérations mélangées doivent prendre en compte cette hétérogénéité, car la variété des conditions de compétition auxquelles sont soumis les jeunes arbres induit des dynamiques très contrastées et qui, de plus, diffèrent selon les essences. Pour modéliser la compétition subie par les semis, des approches similaires à celles des phases adultes sont utilisées, depuis les méthodes explicitant l'interception de la lumière par chaque individu jusqu'aux méthodes basées sur les indices dendrométriques de compétition.

Le développement de ces modèles est actuellement freiné par le manque de données quantitatives sur la dynamique de développement des jeunes collectifs, notamment la mortalité individuelle, la croissance différentielle des espèces, et leur modulation par la compétition et les conditions du milieu. Pour le hêtre, les niveaux de lumière nécessaires à la survie et à une bonne croissance sont connus, de même que les effets de la lumière sur la qualité morphologique des jeunes arbres. On dispose ainsi pour cette essence de plusieurs modèles décrivant la croissance des semis en fonction de la compétition exercée par les arbres adultes, par les autres semis ou par la présence de plantes adventices. En outre, la réponse du hêtre à des couverts changeants a été partiellement caractérisée. En revanche, les espèces que l'on rencontre en mélange avec le hêtre sont beaucoup moins bien connues et on dispose de données souvent très fragmentaires.

Des peuplements virtuels pour permettre la prédiction

Pour lancer une simulation de dynamique de peuplement, il faut disposer d'états initiaux réalistes afin d'éviter des biais importants dans les prédictions. La définition de l'état initial comprend la description de l'ensemble des caractéristiques requises comme paramètres d'entrée du simulateur. Dans le cas des modèles utilisant une description de la compétition locale pour estimer la croissance

des arbres, cette description est extrêmement coûteuse et il ne peut pas être envisagé de l'effectuer à partir de mesures de terrain. Elle peut être obtenue de manière alternative en construisant par simulation, et à partir d'un jeu de données très simplifié, un peuplement initial virtuel (3). Une suite d'outils logiciels a été développée, permettant de construire des peuplements mélangés virtuels mais réalistes du point de vue de la distribution spatiale des arbres et des niveaux de compétition locale. Il est maintenant possible d'utiliser des modèles de croissance pour analyser la dynamique des peuplements mélangés avec des situations initiales réalistes.

Diversité génétique et fonctionnelle

Des modèles démo-génétiques pour intégrer la diversité génétique

Au sein de chaque espèce, les individus diffèrent, cette variabilité étant déterminée par l'interaction de facteurs environnementaux et génétiques. Les arbres forestiers se caractérisent par une très grande diversité génétique et leurs caractéristiques génétiques adaptatives sont souvent nettement différenciées entre populations mais aussi au sein des peuplements. Caractériser cette diversité intra-peuplement et connaître les mécanismes de son évolution sont des enjeux majeurs pour prédire la capacité d'ajustement des peuplements à un environnement changeant. Le pas de temps pris en compte est de l'ordre du siècle, c'est-à-dire de très peu de générations d'arbres.

Au pas de temps considéré, la diversité génétique des arbres d'une forêt évolue sous l'effet de différents processus: contribution inégale des arbres reproducteurs à la régénération, flux de graines et de pollen, sélection naturelle. Les processus de régénération, croissance, reproduction et mortalité sont des processus démographiques qui influencent les processus d'évolution de la diversité génétique: la régénération et la croissance des arbres déterminent la densité du peuplement et donc la compétition qui, à son tour, affecte l'intensité de la sélection naturelle et le système de reproduction. En retour, la diversité génétique détermine le potentiel de croissance ou de survie des individus, affectant ainsi la dynamique démographique. Ces rétroactions complexes entre dynamique démographique et diversité génétique sont au cœur des modèles dits « démo-génétiques ». Une démarche en plusieurs points est alors mise en œuvre: (i) caractériser et quantifier la diversité génétique de caractères adaptatifs ou fonctionnels; (ii) comprendre et modéliser les processus qui gouvernent l'évolution de cette diversité; (iii) intégrer ces processus dans un modèle global; (iv) réaliser des simulations pour mieux comprendre les interactions entre processus et faire des prédictions.

Selon cette démarche, différents processus déterminant la dynamique de la diversité génétique dans des hêtraies mélangées ont été analysés et mis en relation avec l'évolution de la démographie des individus, notamment les flux de pollen et de graines, les variations de fécondité entre individus, le régime de reproduction, les purges de consanguinité. De nouvelles méthodes ont été développées pour inférer simultanément la fonction de dispersion du pollen et des graines ainsi que les variations de fécondité entre individus. Chez le hêtre, la dispersion des graines est globalement limitée. La dispersion à longue distance apparaît importante sur les sites en cours de recolonisation, alors qu'elle est négligeable dans une hêtraie mature.

Une approche de simulation a permis de mieux comprendre les interactions complexes entre flux de gènes, sélection naturelle et structure spatiale des hétérogénéités environnementales. En effet, dans un environnement hétérogène, la sélection favorise les individus les mieux adaptés localement mais les flux de gènes ont généralement tendance à limiter l'efficacité de cette adaptation locale. Dans certains cas, si l'hétérogénéité environnementale n'est pas aléatoire mais en gradient et si les flux de gènes se font à courte distance, alors des flux de gènes peuvent au contraire rendre la sélection locale plus efficace.

Caractériser la diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle correspond à la diversité des rôles fonctionnels présents dans un écosystème. Elle est souvent caractérisée en utilisant les valeurs de traits fonctionnels préalablement

sélectionnés comme reflétant de manière adéquate ces différents rôles. Pour les arbres, les traits fonctionnels incluent des caractéristiques morphologiques, anatomiques, physiologiques ou biochimiques, dont on sait qu'elles sont corrélées à différentes fonctions (ex.: type de reproduction, mode d'acquisition et d'utilisation des ressources). Deux questions essentielles posées par la gestion des forêts mélangées ont trait à la diversité fonctionnelle:

- *Comment faire coexister au sein d'un peuplement des essences présentant des exigences écologiques différentes?* Répondre à cette question suppose de disposer d'informations sur la diversité fonctionnelle existant au sein des essences qui constituent le peuplement, puis d'utiliser ces informations pour définir des modes de gestion qui soient compatibles avec les exigences des différentes essences.
- *Quel rôle remplit la diversité fonctionnelle dans le bon fonctionnement d'un massif forestier?* De manière générale, il est établi qu'une forte diversité fonctionnelle est nécessaire pour assurer le fonctionnement harmonieux et la stabilité des écosystèmes. Dans le cas spécifique des hêtraies mélangées, les connaissances sur la diversité fonctionnelle intra- ou interspécifique sont actuellement insuffisantes pour déterminer les niveaux de diversité qu'il faut maintenir pour assurer les diverses fonctions assignées à ces forêts et améliorer leur résistance aux aléas biotiques et abiotiques.

L'importance de la diversité inter et intra-spécifique des traits fonctionnels des espèces ligneuses est encore relativement mal connue, et la caractérisation de cette diversité est de mise en œuvre relativement complexe. Les mises au point récentes de différentes méthodes de criblage de la diversité sur de larges échantillons devraient permettre avancées rapides sur la caractérisation de la diversité fonctionnelle dans les peuplements mélangés. L'utilisation des isotopes stables de carbone, d'azote et d'oxygène permet d'approcher plusieurs fonctions essentielles comme l'acquisition de l'eau, de l'azote et l'assimilation de carbone, en caractérisant des grands nombres d'individus. Plus récemment, une méthode rapide de caractérisation de la vulnérabilité des vaisseaux conducteurs à la cavitation a été développée et a montré que ce trait, partiellement relié à la résistance à la sécheresse, présente une forte diversité entre espèces constituant les peuplements mélangés.

Développer des modèles de dynamique forestière

Les simulateurs de la dynamique des hêtraies mélangées actuellement disponibles permettent d'évaluer des scénarios de gestion et d'estimer leurs conséquences sur certains services rendus par ces forêts (production de bois, maintien d'un couvert continu, préservation de la diversité). En parallèle, ces simulateurs sont utilisés pour tester des hypothèses sur le fonctionnement écologique des hêtraies mélangées, permettant ainsi de pointer de nouvelles pistes de recherche.

Références bibliographiques:

- (1) Landeau S et Landmann G (2008) Revue Forestière Française 60: 99-105.
- (2) Morneau F et al. (2008) Revue Forestière Française 60: 107-120.
- (3) Goreaud F et al. (2007) Revue Forestière Française 59: 137-161.
- (4) Da Silva D et al. (2008) Multiscale Modeling and Simulations 7, 2: 910-933.
- (5) Ottorini JM et al. (1995) Revue Forestière Française 47: 97-105.
- (6) Goreaud F et al. (2005) Vertigo 16 (2): 1-12.

Glossaire:

- *1 **peuplement mono-spécifique**: peuplement dont l'essence principale représente plus de 75% du taux de couvert libre du peuplement total.
- *2 **peuplement régulier**: peuplement dont les arbres forment une canopée homogène à une strate.
- *3 **hauteur dominante**: hauteur moyenne des cent plus gros arbres par hectare.

Légendes des figures:

Figure 1: Cycle de la dynamique forestière, représentant les principales phases et les processus impliqués.

Figure 2: M μ SLIM (4) effectue une représentation numérique en 3D des houppiers des arbres (a), estime la distribution de l'éclairement incident direct et indirect (b), et calcule par analyse d'image la quantité de lumière interceptée et transmise par chaque houppier (c).

Figure 3: SimCAP (5) gère une représentation numérique 3D du houppier de chaque arbre pour établir son développement (a). Ce processus s'effectue dans la direction verticale, avec dissymétrie dans les directions radiales, et tient compte de la compétition locale exercée par les houppiers voisins (b). En fonction des relations entre les différents compartiments aériens de chaque arbre, un accroissement volumique annuel lui est alloué et distribué sur la longueur de la tige (c).

Figure 4: VENTOUX (6) évalue la compétition par combinaison d'indices de densité et de statut concurrentiel. L'indice de densité locale évalue l'intensité d'une compétition moyennée au niveau d'une cellule de 10 m x 10 m. Le statut concurrentiel de chaque individu est estimé en cumulant les dimensions des compétiteurs plus grands (en gris) que l'individu considéré (en jaune) (1 à 4 : statuts concurrentiels de plus en plus défavorable).

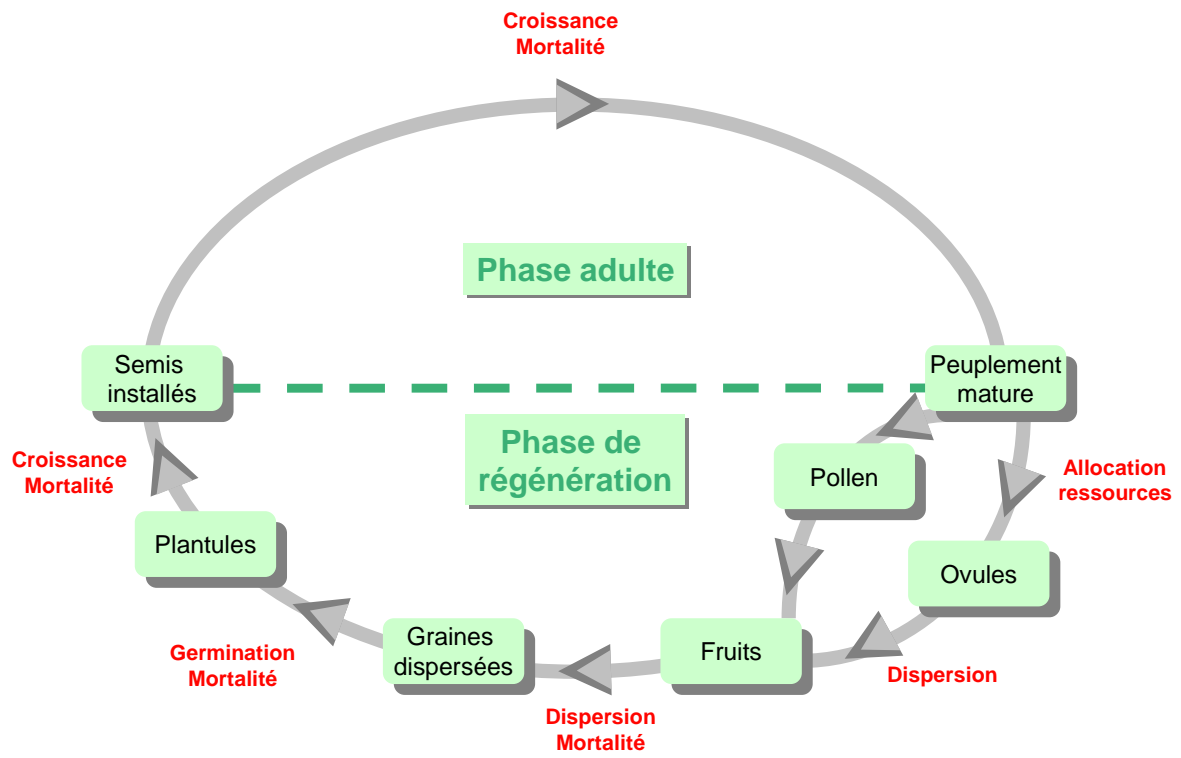


Figure 1.

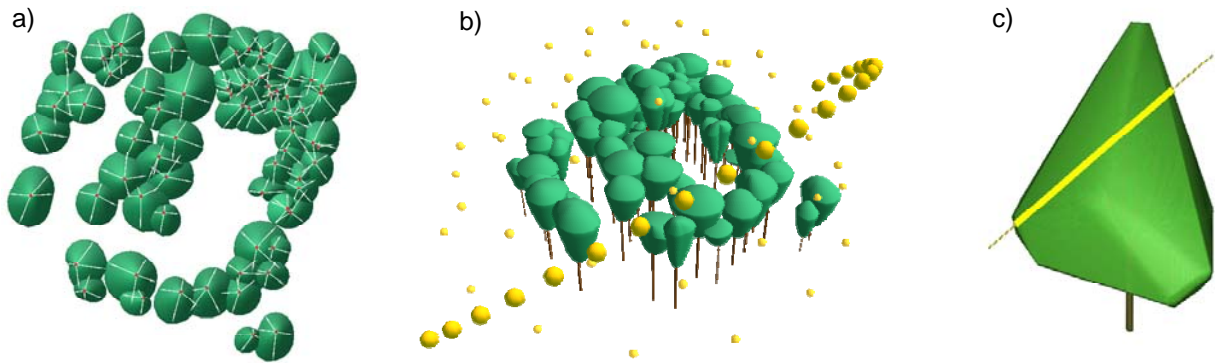


Figure 2.

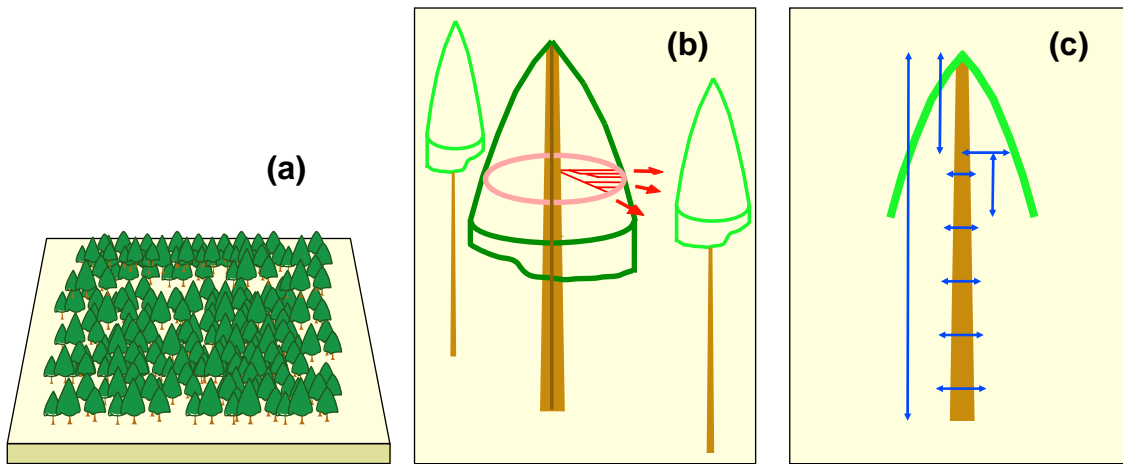


Figure 3.

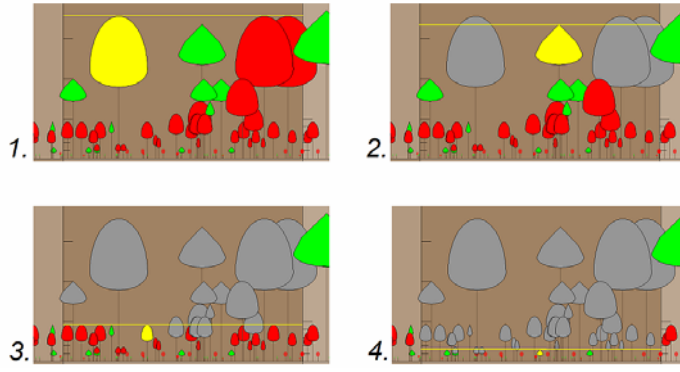


Figure 4.