



HAL
open science

Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques

Myriam Legay, Thomas Cordonnier, Jean-Francois Dhote

► **To cite this version:**

Myriam Legay, Thomas Cordonnier, Jean-Francois Dhote. Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Revue forestière française*, 2008, 60 (2), pp.181-190. 10.4267/2042/18142 . hal-01195100

HAL Id: hal-01195100

<https://hal.science/hal-01195100>

Submitted on 31 May 2020

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.

LES FORÊTS MÉLANGÉES SONT-ELLES PLUS RÉSISTANTES, PLUS RÉSILIENTES QUE LES AUTRES?

DES FORÊTS MÉLANGÉES POUR COMPOSER AVEC LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

MYRIAM LEGAY - THOMAS CORDONNIER - JEAN-FRANÇOIS DHÔTE

Dans une première partie, nous montrons que la composition des couverts forestiers devrait évoluer rapidement au cours du prochain siècle, sous l'effet conjugué des changements climatiques et des changements de comportement des gestionnaires en réponse à la crise de l'énergie et à ses implications forestières. S'il apparaît de manière certaine que les changements climatiques modifieront la dynamique des mélanges, il semble que l'on puisse profiter également de la gestion de ces mélanges pour en tamponner les effets indésirables. Cet aspect est développé dans la deuxième partie. Enfin, nous évoquerons une tout autre conséquence de la confrontation des forêts mélangées au changement climatique : ne devrait-on pas profiter de cette situation transitoire pour enrichir de manière ambitieuse nos connaissances sur l'autécologie comparée des espèces et, surtout, la dynamique des peuplements hétérogènes ?

CONTEXTE : UN SIÈCLE DE TRANSITION

La composition en essences d'un peuplement est le résultat de son histoire et du milieu (sol, climat) dans lequel il s'est développé. Or, au cours du prochain siècle, les conditions de croissance des peuplements vont évoluer rapidement sous l'effet des changements globaux, et de la dérive climatique en particulier. À quelles tendances d'évolution spontanée de la composition en essences peut-on s'attendre ?

Glissement des aires climatiques potentielles

Bien présente dans les esprits, notamment suite aux travaux de Badeau *et al.*, la première tendance déterminante est la modification des aires climatiques des espèces, comparable en première analyse à un glissement vers le nord (de l'ordre de quelques centaines de kilomètres en moyenne en France d'ici la fin du siècle), ou à une remontée en altitude (de l'ordre de quelques centaines de mètres). Assimiler ces évolutions de la répartition des végétaux à un déplacement suppose implicitement que l'on attend peu de modification des "types de compositions", mais une simple redistribution géographique de ces types. Or la réalité sera certainement plus complexe.

Dissymétrie des fronts de retrait et de progression

La rapidité de l'évolution attendue exclut que le couvert végétal puisse s'équilibrer avec le climat au fur et à mesure de son évolution : la prise en compte de la dynamique du phénomène laisse attendre des écarts par rapport à ce modèle. Ainsi, les phénomènes en jeu sur le front de progression des espèces — dissémination, installation de jeunes plants — sont de nature diffé-

rente de ceux qui marquent le front de recul — dépérissement, mortalité ou échec du renouvellement. Rien ne permet de penser que ces deux fronts progresseront au même rythme. On peut imaginer que les peuplements installés d'espèces pérennes, comme les arbres forestiers, auront la capacité de résister pendant un certain temps à l'évolution défavorable de leurs conditions environnementales. Les "lots de résistance" ainsi formés seraient à terme réduits soit par des événements climatiques sévères, soit par non renouvellement des générations.

De même, les aptitudes fort différentes des espèces à la dissémination (Dupouey *et al.*, 2002) devraient induire des vitesses différentielles d'avancement du front de progression, se traduisant par une modification de la composition des couverts au profit des espèces mobiles, et donc en particulier des pionnières, mais aussi au profit des espèces déplacées par l'homme, de façon volontaire ou non, ce mode de dispersion étant, à n'en pas douter, le plus rapide ! Le développement du Palmier chanvre, *Trachycarpus fortunei* (Hook.) Wendl. (Walther, 2007) dans les forêts du Tessin, ou encore celui du Laurier-cerise (*Prunus laurocerasus* L.) dans de nombreuses forêts en France ou en Suisse (M. Dobbertin, communication personnelle) est un exemple de modification de la composition des peuplements sous l'effet du changement global — ici réchauffement plus transport humain — qui ne manquera pas de frapper les esprits.

Pour prendre un exemple moins anecdotique, considérons deux espèces forestières dont l'aire de répartition en France devrait s'étendre sous l'effet du réchauffement global : le Chêne vert et le Pin maritime. La première est jusqu'ici peu ou pas utilisée en reboisement, et n'est susceptible d'atteindre naturellement que des vitesses de progression limitées (bien que très supérieures à celles des espèces les moins mobiles), que l'on peut supposer de l'ordre de celles atteintes par les chênes européens à feuilles caduques au cours de leur recolonisation post-glaciaire, c'est-à-dire de l'ordre de 500 m/an (selon Huntley et Birks, 1983, cités par Petit *et al.*, 2002). Inversement, le Pin maritime a été largement étendu par l'homme au-delà de son aire de répartition spontanée, au-delà même du bioclimat qui lui est favorable. En forêt de Fontainebleau par exemple, il a fait l'objet de premières tentatives d'acclimatation sous le règne de François I^{er}. Ces plantations et les semis naturels qui en sont issus, très bien adaptés aux sols sableux de Fontainebleau, ont par contre été décimés par des épisodes froids (1709, 1879...), et le Pin sylvestre, mieux adapté au climat du Bassin parisien, a été préféré dans les reboisements plus forestiers entrepris à partir de la fin du XVIII^e siècle (d'après Perraud, 2003). Cependant, ici ou là, dans les chaos rocheux du massif, à la faveur d'un micro-abri ou par meilleure adaptation individuelle, des sujets de Pin maritime se sont maintenus. On peut imaginer qu'un réchauffement du climat permettra à l'espèce, à partir de ce type "d'avant-postes", de conquérir rapidement les zones de progression de son aire potentielle, d'autant plus qu'il s'agit d'une espèce pionnière, à graines légères. Ainsi, il y a tout lieu de penser que la conquête par le Pin maritime des nouveaux territoires favorables sera plus rapide que celle du Chêne vert.

Ces exemples permettent de comprendre que les différentes espèces d'arbres ne répondront pas de la même façon aux changements climatiques. Il en résultera une évolution de la composition des mélanges, mais cette évolution se traduira-t-elle par un appauvrissement ou un enrichissement de la diversité en espèces ?

La diversité en espèces ligneuses dans les forêts va très généralement décroissant des basses latitudes vers les hautes latitudes, des forêts tropicales aux forêts boréales (Franc, 2008). Dans ce gradient, les forêts méditerranéennes présentent un niveau de diversité élevé (d'après Quézel *et al.*, 1999, elles seraient deux fois plus riches en espèces ligneuses que les forêts de type européen). Cette diversité, cependant, se manifeste essentiellement dans les strates arbustives. À l'échelle de la France, la richesse en espèces d'arbres suit plutôt un gradient décroissant d'est en ouest (IFN, 2006), lié probablement à la présence, à l'est de notre pays, de sols calcaires et de montagnes, aux forêts mixtes et hétérogènes. Les régions les plus riches en espèces d'arbres

Les forêts mélangées sont-elles plus résistantes, plus résilientes que les autres ?

sont ainsi des régions calcaires où le climat n'est pas limitant : Champagne, Jura, contreforts pyrénéens, ou encore des régions de moyenne montagne, favorables aux peuplements mixtes et aux introductions résineuses (Massif central, Vosges).

Comment imaginer l'impact de la dérive climatique sur cette répartition de la diversité en espèces ? On pourrait poser l'hypothèse que dans le Sud de l'Europe, où la forêt arrive à sa limite climatique avec des types de végétations plus arides, cette évolution risque d'appauvrir la composition des mélanges, d'autant que la barrière physique de la Méditerranée oppose un obstacle à la colonisation spontanée des espèces du sud vers le nord. Inversement, le réchauffement pourrait permettre un enrichissement (spontané ou assisté) des mélanges dans la moitié Nord de la France : des espèces limitées par le froid, comme le Pin maritime, déjà cité, ou le Châtaignier, pourraient ainsi s'introduire progressivement dans des peuplements au nord de leur répartition actuelle.

Une réserve tempère ce raisonnement : cette tendance à l'enrichissement en espèces arborées au nord pourrait être contrecarrée par l'assèchement du climat, en particulier là où le déficit hydrique est déjà limitant, comme dans la plaine de la Harth ou dans la poche de sécheresse ligérienne.

Modification du régime des perturbations

En France, la forêt connaît actuellement des conditions particulièrement favorables aux dryades, c'est-à-dire aux espèces de fin de successions forestières, comme le Hêtre ou le Sapin. Dans l'arrière-pays méditerranéen, la maturation des pinèdes qui ont colonisé les terrains délaissés par l'élevage, ou encore celle des boisements RTM⁽¹⁾ se traduit par la progression du Hêtre et du Sapin (Courdier et Dreyfus, 2005). Dans d'autres régions, une gestion des peuplements maîtrisant les accidents (éclaircies, contrôle des incendies...), mais opérant des prélèvements souvent inférieurs à la production biologique, conduit également à une densification et une maturation des peuplements. Ainsi, depuis quelques décennies, tant la surface forestière que les volumes sur pied tendent à augmenter. Aux dires de nombreux gestionnaires, bien que ce fait reste à vérifier objectivement, la part du Hêtre dans les peuplements augmente au détriment des chênes, par exemple dans les anciens taillis-sous-futaie de l'Est de la France.

L'accroissement annoncé de la sévérité des événements climatiques extrêmes, et en particulier des sécheresses sévères, en provoquant des vagues de mortalité, directement ou en déclenchant des pullulations d'insectes, créera des ouvertures dans des peuplements aujourd'hui fermés, ou tout au moins un abaissement de la densité, favorable à l'apparition de la régénération, en particulier celle des espèces pionnières et nomades. La forte présence du Bouleau dans les forêts sujettes aux accidents climatiques par la nature de leur sol (qu'il soit très filtrant, comme à Fontainebleau, ou soumis à des alternances hydriques, comme en Sologne) illustre ce lien entre régime de perturbation et place des espèces pionnières.

À l'inverse du précédent mécanisme de glissement des aires biogéographiques, qui risque de modifier la composition des peuplements aux franges des aires de répartition des espèces ou dans les stations limitantes, cette évolution favorable aux pionnières peut se manifester dans l'ensemble de l'aire.

Crise de l'énergie et changements associés des pratiques de gestion

Le contexte économique, tout autant que le contexte biophysique, est annonciateur de changements profonds à court ou moyen terme, pour la gestion forestière. Le forum de discussions et

(1) Restauration des terrains en montagne.

de débats, organisé par le GIP ECOFOR en décembre 2006, a mis en lumière les lignes de fracture potentielles (Ecoforum, 2007).

La crise de l'énergie et le marché du carbone, qui émerge progressivement, commencent à susciter de nouvelles stratégies de production, en concurrence potentielle entre elles et avec les anciennes. Faut-il produire de la biomasse et ressortir des cartons les systèmes de taillis à courte rotation ? Le bois d'œuvre, en tant que produit à faible impact énergétique, sera-t-il confirmé dans sa position de produit le plus rémunérateur pour le sylviculteur ? Le marché du carbone, dont les mécanismes et les avatars sont encore obscurs pour le profane, va-t-il prendre son essor et rémunérer le stockage de carbone sur pied ?

Quels que soient les choix faits par les gestionnaires, qui seront probablement très divers, ils s'accompagneront de stratégies de prise en compte du changement climatique, elles aussi variées. La Société Forestière de la Caisse des dépôts et consignations, gestionnaire privé de poids, a déjà annoncé son intention de développer des essences comme le Robinier, le Pin laricio ou le Cèdre — cette dernière essence faisant la couverture du numéro du mois de mai 2007 de *Forêt Entreprise* avec le titre suivant : "Climat propice pour le Cèdre".

L'ensemble de ces tendances transformera, et transforme déjà, les pratiques de gestion, et donc les caractéristiques des peuplements, selon les qualités des essences recherchées (par exemple croissance rapide *versus* qualités technologiques et résistance à la sécheresse), la structure des peuplements requise (taillis, futaie, voire regain d'intérêt pour le taillis-sous-futaie), et la composition (l'usage énergétique du bois étant celui qui permet le mieux la valorisation des peuplements mélangés).

Ainsi, si le changement climatique risque bien de modifier le paysage des forêts mélangées avec une augmentation supposée des espèces héliophiles et nomades, la vitesse de ces modifications dépendra en partie des changements de pratiques de gestion, que ce soit à des fins d'adaptation écologique ou d'adaptation économique (filières). Une hypothèse raisonnable consiste à considérer que les forêts mélangées devraient rester prépondérantes mais pourraient évoluer vers des compositions originales et des dynamiques inédites.

LES MÉLANGES COMME OUTIL DE GESTION

Si la composition des peuplements est dans un premier temps l'héritage d'une longue histoire, elle est aussi pour le forestier l'un de ses principaux choix de gestion, et occupe une place centrale dans la démarche d'aménagement. La question du choix des essences est en particulier la première interrogation des sylviculteurs face aux modifications annoncées du climat, mais ce n'est certainement pas celle à laquelle on peut donner les réponses les plus simples !

Bien souvent, le mélange des essences est préconisé pour renforcer la résistance et la résilience des forêts vis-à-vis du changement climatique (Legay et Mortier, 2006 ; ÖBF, 2007). Avant de discuter les fondements scientifiques et pratiques de cette recommandation, définissons ce que nous entendons par mélange.

Pour une définition sylvicole du mélange

Puisqu'il s'agit de discuter de prescription sylvicole, nous nous placerons du point de vue du sylviculteur. Pour que le mélange des espèces ait une réalité sylvicole, il faut que deux essences objectifs au moins soient travaillées, de façon à occuper à maturité des proportions significatives de l'étage principal, sur la même unité de gestion, sans partition spatiale (si ce n'est liée transitoirement aux

modalités d'introduction d'une espèce), c'est-à-dire que les deux espèces puissent coexister dans la mise en régénération du peuplement. Nous excluons donc ici les mélanges très transitoires, ou les parquets délimités. *A contrario*, l'exigence d'un mélange intime pied à pied, ou encore d'une égalité stricte des âges d'exploitabilité, ou d'une stabilité dans le temps des proportions, nous paraît formelle. Ainsi, le mélange Chêne-Hêtre, malgré la différence des âges d'exploitabilité des deux espèces, nous apparaît comme digne d'être pris en compte, le tempérament de dryade du Hêtre permettant à de nouvelles recrues de pousser dans l'étage principal tout au long de la vie du peuplement de Chêne. La présence d'une proportion importante d'essences secondaires, accompagnant une essence principale vers laquelle la gestion du peuplement est orientée, mérite d'être prise en considération. Différentes situations montrent en effet qu'en cas de déclin de l'espèce principale, ces essences secondaires peuvent prendre le relais dans la dynamique du peuplement, offrant au gestionnaire une solution de repli au moins transitoire. C'est le cas des fruitiers (Alisiers, Cormier, Merisier...) dans les peuplements de Hêtre dépérissants à Chizé (Verger, 2007) ou en région méditerranéenne.

Le mélange tamponne les effets des perturbations

Le premier argument avancé en faveur des mélanges relève de la règle de prudence consistant à "ne pas mettre tous ses œufs dans le même panier". Face à un stress, en effet, les différentes espèces composant un peuplement mélangé sont rarement affectées de façon identique. Les stress biotiques, en particulier, n'affectent souvent qu'une essence, ou quelques-unes, dans le peuplement, car les bioagresseurs (insectes, pathogènes) ne sont généralement adaptés qu'à un nombre limité d'espèces (voir Jactel *et al.*, 2008). Si les stress abiotiques ne présentent pas la même spécificité, les seuils de vulnérabilité physiologiques des différentes espèces ne sont pas les mêmes. Ainsi, les épisodes de dépérissement ou de mortalité enregistrés par le Département de la Santé des Forêts (ministère de l'Agriculture et de la Pêche) depuis sa mise en place il y a vingt ans n'ont concerné généralement qu'une seule espèce, à l'exception notable du dépérissement ayant affecté la forêt de la Harth dans les années 1990, occasionné par des conditions hydriques particulièrement sévères (Nageleisen, communication personnelle).

Au total, le mélange des espèces améliore donc généralement la résistance globale du couvert, et ses capacités de cicatrisation. Dans le cas des forêts tempérées, cet effet dit "d'échantillonnage" reste malgré tout limité par le nombre restreint des espèces susceptibles de pousser en mélange. Il faut par ailleurs être conscient que la valorisation de cette résistance globale (qui peut en pratique s'accompagner d'un mitage important du couvert), ou de cette capacité de cicatrisation spontanée, sera plus volontiers valorisée dans un système de gestion relativement extensif, ayant recours principalement à la régénération naturelle — ce qui limite l'universalité apparente de cette règle "de bon sens". Dans un système de gestion intensif en effet, le mitage du couvert entraînera souvent la décision de renouvellement complet du peuplement, même si ce n'est pas nécessairement la meilleure solution, y compris au plan économique.

1 + 1 > 2 ?

Mais le bénéfique du mélange ne dépasse-t-il pas cette simple valeur "additive" (« deux essences valent mieux qu'une ») ? De nombreux auteurs considèrent en effet que la diversité des peuplements est une garantie de plus grande stabilité, par le jeu d'une réelle complémentarité entre espèces (Mac Cann, 2000). Force est de constater cependant qu'il s'agit plus d'une hypothèse d'écologie théorique, érigée parfois en axiome, que d'un résultat nettement établi dans le contexte des forêts européennes. Cette hypothèse a d'ailleurs connu des fortunes diverses selon les époques et a reçu ses confirmations expérimentales les plus claires dans des contextes assez éloignés de nos forêts, soit par la diversité en espèces des peuplements considérés (par exemple des prairies), soit par la nature des interactions entre les espèces considérées (réseaux

trophiques, communautés planctoniques), voire dans des écosystèmes virtuels. Dans leur synthèse sur « Biodiversité, perturbations, fonctionnement de l'écosystème et gestion des forêts européennes », Bengtsson *et al.* (2000) proposent une revue bibliographique des effets de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème.

Quelques résultats illustrent toutefois très concrètement cette loi. Ainsi, Hervé Jactel montre que dans 80 % des études consacrées à l'effet du mélange des essences sur la sensibilité des forêts aux attaques d'insectes, un effet favorable est mis en évidence (Jactel *et al.*, 2007). Deux mécanismes contribuent à ce résultat : le mélange réduit l'accessibilité des espèces consommées d'une part, et d'autre part il permet le maintien d'une communauté plus forte de régulateurs naturels (prédateurs, parasites). Ainsi, en présence d'un ravageur spécifique, non seulement les espèces non attaquées résistent, mais leur présence en mélange avec l'espèce sensible rend l'attaque moins efficace. Une exception notable cependant, cohérente avec cette analyse : une attaque d'insectes polyphages concentre ses effets sur l'espèce la plus sensible.

Cet exemple de stabilité supérieure grâce au mélange illustre un principe général : pour que le mélange présente des propriétés originales par rapport aux espèces pures face à un stimulus donné (ici stress abiotique, ou attaque biotique), il faut non seulement que les espèces qui le composent aient des réponses contrastées à ce stimulus, mais encore que le mélange agisse lui-même sur le stimulus, comme dans l'exemple de la sensibilité aux attaques d'insectes phytophages. Les tempéraments contrastés des espèces en matière d'alimentation en eau, ou encore de recyclage des éléments nutritifs, permettent d'imaginer des combinaisons d'espèces possédant des propriétés intéressantes par rapport à l'exploitation des ressources hydriques ou nutritives, mais à notre connaissance peu de résultats expérimentaux probants étayant cette idée séduisante. La première raison à cela réside probablement dans la difficulté à manipuler expérimentalement des écosystèmes forestiers, conjuguée avec la difficulté à appréhender un mélange d'arbres (à quelle échelle considérer les phénomènes ?) (Scherer Lorenzen *et al.*, 2005).

Le mélange, pour jouer souplement avec un facteur limitant

D'un point de vue plus pratique encore, le mélange est une façon pragmatique, voire naturelle, de gérer au mieux des conditions écologiques variables et limitantes. Par exemple, le mélange du Chêne et du Pin a permis de mettre en valeur de nombreuses stations difficiles. Ainsi, dans les stations sur sables soufflés de la forêt de Fontainebleau, où le Chêne est de qualité mais souvent difficile à régénérer, les lacunes des régénérations de Chêne sont comblées spontanément par le Pin, permettant ainsi la formation d'un couvert complet, dont la composition évolue progressivement au profit du Chêne au fur et à mesure de sa maturation.

Le mélange du Chêne sessile et du Chêne pédonculé, dans les forêts présentant des faciès hydromorphes, se structure aussi en fonction de la microtopographie, probablement autant par sélection d'une pluie mixte de glands que par reproduction de chaque espèce sous elle-même.

Ainsi, le mélange des espèces offre un moyen de gérer souplement l'équilibre des espèces dans l'espace (en fonction des hétérogénéités) et dans le temps (au fur et à mesure de la maturation du peuplement). Cet équilibre est d'ailleurs en grande partie autorégulé : la répartition spatiale n'est pas définie par le sylviculteur, mais constatée à l'issue de la régénération, puis progressivement travaillée à partir de cet état initial.

Le mélange, pour une transition douce

On peut étendre cette idée à l'adaptation des peuplements au changement climatique, en introduisant dans les peuplements vulnérables des essences mieux adaptées aux conditions futures.

L'introduction du Pin (sylvestre ou maritime), dans les plaines de l'Ouest de la France, évoquée ci-dessus avec le cas de Fontainebleau, donne un exemple de ce type d'introduction par mélange (même si elle n'a pas nécessairement été pensée ainsi à l'époque). Cette voie d'introduction permettrait de transformer les peuplements sans affecter brutalement leur composition, ni la biodiversité qui leur est associée. On peut même penser que le rythme même d'introduction s'autorégule, avec par exemple une dissémination importante de l'espèce introduite en cas de dépérissement de l'espèce en place.

Cette recommandation soulève la question de la stabilité du mélange. Dans les deux exemples du mélange Chêne-Pin en forêt de Fontainebleau ou du mélange sessile-pédonculé en fonction de la microtopographie, la stabilité *mutatis mutandis* du mélange est garantie par une hétérogénéité spatiale, qui favorise un certain équilibre entre les deux espèces. Dans le cas contraire, le mélange peut se révéler instable. Les interventions de gestion peuvent souvent maintenir cet équilibre instable, comme dans le cas du mélange Chêne-Hêtre, mais cette instabilité peut parfois déborder les capacités d'intervention du gestionnaire. Si la stabilité des mélanges ne nous paraît pas un critère de premier ordre dans une période de transition rapide des conditions environnementales, un certain nombre de précautions s'imposent cependant. L'espèce à introduire doit présenter certains traits conditionnant son intégration harmonieuse aux peuplements en place. Elle ne doit pas, en particulier, avoir un tempérament exclusif, combinaison d'une fructification abondante et d'une bonne résistance à l'ombrage (le Chêne rouge est à ce titre à éviter). Les espèces présentant des capacités de dissémination végétative élevées (comme le Robinier ou l'Ailanthé) doivent également être introduites avec circonspection, du moins dans le cadre d'une gestion en mélange (ces capacités seront au contraire un atout dans le cadre d'un système de production en taillis à courte rotation).

Ainsi, dans le cadre des changements climatiques, la recherche d'un mélange (par introduction ou par accompagnement des dynamiques naturelles) semble justifiée lorsque les espèces présentent des réponses contrastées aux perturbations (augmentation de la résistance ou de la résilience du peuplement) ou lorsqu'elles modifient directement les caractéristiques des agents de perturbation (ex. insectes phytophages). Reste que la nature de ces mélanges dits "efficaces" est mal connue et que leur compatibilité avec une gestion multifonctionnelle intégrant des objectifs de production n'est pas assurée. À ce stade de connaissance, il paraît finalement sage de rechercher le mélange des essences tant que les conditions techniques et économiques le permettent.

LES MÉLANGES, COMME OBJET D'ÉTUDE

Des progrès peuvent encore être faits dans l'observation des mélanges existants et de leur dynamique. Les données acquises par l'Inventaire forestier national sont à cet égard d'une grande richesse. Leur examen approfondi révèle l'existence de mélanges peu décrits dans la littérature, comme les mélanges Sapin-Hêtre-Érable mis en évidence par Pinto (2006) à l'occasion de son travail de thèse. Ces données méritent d'être exploitées de façon plus approfondie, notamment pour étudier la façon dont les essences s'associent dans les zones de transition écologiques. Ces études permettraient de suggérer des pistes de diversification des peuplements dans la perspective du changement climatique.

Par ailleurs, pour l'observation même des effets du changement climatique sur les peuplements forestiers, les situations de mélange offrent un intérêt particulier en permettant d'observer dans les mêmes conditions de milieu les évolutions éventuellement divergentes de deux espèces sous l'effet de l'évolution du climat. Ainsi, Vennetier *et al.* (2005) ont pu faire le constat, à la Sainte-Baume, de l'évolution croisée des productivités du Pin d'Alep et du Pin sylvestre au cours du

XX^e siècle, amorçant le déplacement de la limite bioclimatique entre ces deux espèces. Il serait intéressant, de la même façon, de se pencher sur les peuplements mélangés de Hêtre et de Chêne (sessile, pédonculé ou pubescent) en limite sud-ouest de l'aire du Hêtre. Enfin, les nombreux peuplements présentant un mélange de Chêne sessile et pédonculé ont, en diverses occasions, permis d'observer l'évolution divergente des deux espèces, notamment suite à un stress climatique (Becker et Lévy, 1983 ; Bréda, 1998). Dans les cas où les deux espèces observées sont susceptibles d'échanger des gènes, comme dans le cas des Chênes sessile et pédonculé, on pourrait poser l'hypothèse que la composition génétique de la régénération permettrait d'observer une introgression⁽²⁾ active en direction de l'espèce la plus adaptée à l'évolution des conditions environnementales.

En matière de compréhension des mécanismes à l'œuvre dans les changements globaux, les évolutions comparées d'espèces en mélanges pourraient peut-être permettre, en exploitant les différences de comportement entre ces espèces, de démêler la part des différents facteurs. Ainsi, il semble intéressant de confronter, sur un même site, la réponse des espèces à feuillage caduc, conditionnée par la saison de végétation, à celle des espèces à feuillage persistant, l'évolution de la croissance d'espèces ayant des fonctionnements stomatiques différents en réponse à l'augmentation de la concentration en CO₂, ou encore les changements éventuels de productivité d'une espèce pour laquelle l'azote disponible dans le milieu n'est pas *a priori* un facteur limitant, par exemple une espèce fixatrice d'azote.

Nous pensons donc que l'étude des peuplements mélangés devrait occuper une place de choix dans la recherche forestière dans le contexte du changement climatique. Une meilleure connaissance des peuplements mélangés permettrait d'imaginer des scénarios d'évolution des peuplements permettant une adaptation progressive, en partie autorégulée. Le suivi en continu de l'évolution des espèces en peuplement mélangé sous l'effet des conditions changeantes de l'environnement offre certainement des situations privilégiées pour l'observation des premiers effets du changement climatique, et des perspectives intéressantes pour l'analyse des différents facteurs à l'œuvre dans le changement global.

CONCLUSIONS

Le changement climatique et ses conséquences économiques devraient donc faire évoluer la composition des peuplements, sans diminuer la part des peuplements mélangés, mais avec des dynamiques peut-être inédites en réponse à cette transition rapide. En termes de gestion, la recherche du mélange des essences, par introduction ou inflexion des dynamiques spontanées, apparaît comme une voie intéressante pour accompagner l'adaptation des peuplements au changement climatique, en limitant les risques de crises brutales, en augmentant les capacités de cicatrisation après une crise et en permettant une gestion souple et adaptative de l'évolution des peuplements. Ainsi le changement climatique nous incite à approfondir l'étude du comportement des espèces en mélange et le suivi de la dynamique des peuplements hétérogènes, en renouvelant le contexte des questions de recherche fondamentales (traits de vie, fonctionnement des communautés) ou finalisées (quels mélanges pour quel bénéfice de gestion ?) dont ces peuplements font l'objet (Dhôte *et al.*, 2005).

Les inquiétudes qu'il suscite à juste titre nous invitent à observer plus en détail des dynamiques rapides sous la pression de l'évolution des conditions environnementales : sachons nous emparer

(2) Mouvement des gènes d'une population ou taxon à un autre par hybridation menant à une restauration par croisement et au flux génique.

Les forêts mélangées sont-elles plus résistantes, plus résilientes que les autres ?

de cette expérience imposée, notamment en accordant plus d'attention aux limites d'aire et zones de transition bioclimatiques, situations traditionnellement évitées au profit des écosystèmes typiques plus faciles à caractériser.

Myriam LEGAY
UMR 1137 Écologie et écophysologie forestière
INRA/ONF
F-54280 CHAMPENOUX
(legay@nancy.inra.fr)

Thomas CORDONNIER
Direction technique – RD
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
Boulevard de Constance
F-77300 FONTAINEBLEAU
(thomas.cordonnier@onf.fr)

Jean-François DHÔTE
UMR 1092 LERFoB
INRA-ENGREF Nancy
actuellement
Direction technique
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
Boulevard de Constance
F-77300 FONTAINEBLEAU
(jean-francois.dhote@onf.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- BADEAU (V.), DUPOUEY (J.-L.), CLUZEAU (C.), DRAPIER (J.), LE BAS (C.). — Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des essences forestières françaises. — Projet Carbofor, rapport final. — 2004.
- BECKER (M.), LÉVY (G.). — Le Dépérissement du Chêne : les causes écologiques. Exemple de la Forêt de Tronçais et premières conclusions. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 5, 1983, pp. 341-356.
- BENGTSSON (J.), NILSSON (S.V.), FRANC (A.), MENOZZI (P.). — Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. — *Forest Ecology and Management*, 132, 2000, pp. 39-50.
- BRÉDA (N.). — Analyse rétrospective de la croissance radiale des Chênes de la forêt domaniale de la Harth. — Rapport de convention ONF/INRA. — 1998.
- COURDIER (J.), DREYFUS (P.). — Retour du Hêtre et du Sapin dans les pineraies pionnières de l'arrière-pays méditerranéen. Conséquences pour la gestion et la biodiversité. — *Rendez-Vous techniques*, n° 10, 2005, pp. 56-62.
- DHÔTE (J.-F.), CORDONNIER (T.), DREYFUS (P.), LE GOFF (N.). — Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées. — *Rendez-Vous techniques*, n° 10, 2005, pp. 22-31.
- DUPOUEY (J.-L.), BODIN (J.). — Déplacements déjà observés des espèces végétales : quelques cas emblématiques mais pas de migrations massives. — *Rendez-Vous techniques*, hors-série n° 3 “Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques”, 2007, pp. 35-39.
- DUPOUEY (J.-L.), SCIAMA (D.), KOERNER (W.), DAMBRINE (E.), RAMEAU (J.-C.). — La Végétation des forêts anciennes. — *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 6, 2002, pp. 521-532.
- ECOFORUM 2006. — Face aux changements environnementaux, sociétaux, économiques, quelle gestion, quelle recherche pour la forêt de demain ? — *Revue forestière française*, vol. LIX, n° 3, 2007, pp. 197-336.
- FRANC (A.). — Étudier et comprendre une forêt mélangée : une tâche difficile. Réflexions basées sur le développement des recherches en forêt boréale, tempérée et tropicale. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 2, 2008, pp. 129-137.
- IFN. — La Forêt française. Les résultats de la campagne de levés 2005. — Nogent-sur-Vernisson : Inventaire forestier national, 2006. — 113 p.
- JACTEL (H.), BROCKERHOFF (E.G.). — Tree diversity reduces herbivory by forest insects. — *Ecology Letters*, vol. 10, n° 9, 2007, pp. 835-848.

- JACTEL (H.), BROCKERHOFF (E.G.), PIOUS (D.). — Le Risque sanitaire dans les forêts mélangées. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 2, 2008, pp. 168-180.
- LEGAY (M.), MORTIER (F.). — La Forêt face au changement climatique, adapter la gestion forestière. — ONF, 2006 (Les dossiers forestiers n° 16).
- MC CANN (K.S.). — The diversity-stability debate. — *Nature*, 405, 2000, pp. 228-233.
- PERRAUD (P.P.). — L'Histoire du Pin sylvestre à Fontainebleau. — Fontainebleau : ONF, 2003.
- ÖBF. — Changements climatiques en forêts autrichiennes. — Communiqué de presse, 2007 (traduction André Labarrière).
- PETIT (R.J.), BREWER (S.), BORDACS (S.), BURG (K.), CHEDDADI (R.), COART (E.), COTTRELL (J.), CSAIKL (U.M.), VAN DAM (B.), DEANS (J.D.), ESPINEL (S.), FINESCHI (S.), FINKELDEY (R.), GLAZ (I.), GOICOECHEA (P.G.), JENSEN (J.S.), KONIG (A.O.), LOWE (A.J.), MADSEN (S.F.), MATYAS (G.), MUNRO (R.C.), POPESCU (F.), SLADE (D.), TABBENER (H.), DE VRIES (S.G.M.), ZIEGENHAGEN (B.), DE BEAULIEU (J.L.), KREMER (A.). — Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. — *Forest Ecology and Management*, vol. 156, n° 1-3, 2002, pp. 49-74.
- PINTO (P.). — Écologie et croissance du Sapin en peuplements purs et mélangés dans le Massif vosgien. — Nancy : ENGREF, 2006 (Thèse).
- QUÉZEL (P.), MÉDAIL (F.), LOISEL (R.), BARBERO (M.). — Biodiversité et conservation des essences forestières du bassin méditerranéen. — *Unasylva*, 50, 1999.
- SCHERER LORENZEN (M.) *et al.* — Forest diversity and function : temperate and boreal Forests. — *Ecological studies*, 176, 2005, 399 p.
- VENNETIER (M.), VILA (B.), LIANG (E.Y.), GUIBAL (F.), RIPERT (C.), CHANDIOUX (O.). — Impact du changement climatique sur la productivité forestière et le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne française. — *Ingénierie-EAT*, 44, 2005, pp. 49-61.
- VERGER (S.). — Bilan de quatre arboreta de comportement en Centre-Ouest : quels résultats ?. — *Rendez-Vous techniques*, n° 15, 2007, pp. 57-63.
- WALTHER (G.-R.) *et al.* — Palms tracking climate change. — *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, n° 6, 2007, pp. 801-809.

DES FORÊTS MÉLANGÉES POUR COMPOSER AVEC LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES [Résumé]

Cet article tente de faire le point sur les interactions entre changement climatique et mélange d'espèces dans les peuplements forestiers. Les changements climatiques vont affecter la composition des peuplements, non seulement par la modification du climat moyen, mais aussi par la modification du régime des perturbations, ou encore indirectement par les effets induits sur la filière forêt-bois et les stratégies des sylviculteurs. Ces effets, complexes, pourraient notamment s'opérer au bénéfice des pionnières et des espèces déplacées par l'homme, et aboutir à des dynamiques inédites. Mais le mélange des espèces peut également être mis à profit par le gestionnaire pour atténuer les impacts du changement climatique, et adapter progressivement et souplement la composition des peuplements. Les situations de mélange méritent d'ailleurs d'être mieux analysées, pour alimenter cette réflexion technique, mais également pour mieux comprendre les effets de changement en cours en jouant sur la différenciation des réponses des composants du mélange.

MIXING FOREST SPECIES TO COPE WITH CLIMATE CHANGE [Abstract]

This article attempts to provide an overview of the interaction between climate change and species mixture in forest stands. Climate change affects stand composition not only because average climate is changed but also due to the change in the disturbance regime, as well as indirectly through the induced effects on the forestry and forest-based industries and forest management strategies. These complex effects could be favourable to pioneer species and ones that have been displaced by man, possibly leading to unprecedented dynamics. However, forest managers too may use species mixtures to reduce the impact of climate change by gradually and flexibly adapting stand composition. Mixed species sites in fact deserve more extensive research so as to inform these technical decisions, but also to gain a better understanding of the effects of ongoing changes through the differentiated response of the species entering into the composition.
