



HAL
open science

Intérêt des mélanges pour limiter la vulnérabilité vis-à-vis des crises biotiques

Patrick Vallet, Hervé Jactel, Thomas Perot

► To cite this version:

Patrick Vallet, Hervé Jactel, Thomas Perot. Intérêt des mélanges pour limiter la vulnérabilité vis-à-vis des crises biotiques. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2012, 38, pp.63-71. hal-02599108

HAL Id: hal-02599108

<https://hal.inrae.fr/hal-02599108>

Submitted on 11 Jul 2024

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.



Patrick Vallet
Irstea Nogent,
Unité Écosystèmes forestiers

Patrick Vallet est ingénieur des Mines (ce qui n'est pas banal chez les forestiers) et docteur en sciences forestières et du bois. Il est spécialisé dans la modélisation de la croissance des peuplements forestiers ; il a travaillé sur différentes applications avant de s'intéresser aux propriétés des forêts mélangées (notamment les mélanges à base de chêne), et c'est sur ce sujet que nous lui avons demandé d'intervenir aujourd'hui.

Intérêt des mélanges pour limiter la vulnérabilité vis-à-vis des crises biotiques

Bonjour,

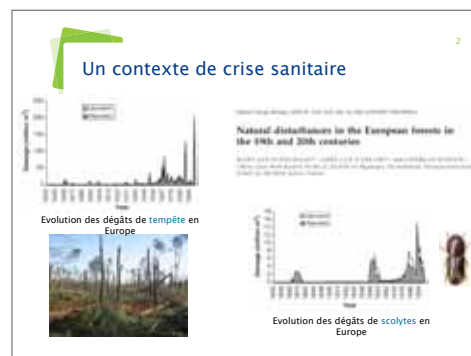
Je vais vous faire une présentation à partir des travaux de l'équipe à laquelle j'appartiens avec Thomas Pérot, l'unité Écosystèmes forestiers d'Irstea Nogent-sur-Vernisson, mais aussi à partir des travaux de l'UMR BIOGECO de l'INRA Bordeaux, en particulier les travaux d'Hervé Jactel.

Je vais d'abord faire en deux diapos un rapide rappel sur le contexte de crise sanitaire : il ne s'agit plus seulement de changement climatique, mais plus largement de changements globaux. Après quoi je développerai la question qui m'amène aujourd'hui, celle de l'intérêt du mélange d'essences pour limiter la vulnérabilité des peuplements forestiers.

Un contexte de crise sanitaire

Premier exemple du contexte de crise sanitaire : vous voyez sur le graphique de gauche l'évolution des dégâts de tempête en Europe, reportés de 1850 à 2000 (il y manque donc les tempêtes de 2009) et simultanément, à droite, l'évolution des dégâts de scolytes. Les dégâts de scolytes suivent manifestement ceux des tempêtes. Les forestiers, les Landais en particulier, connaissent bien les dégâts qu'il a pu y avoir après les tempêtes de 1999 ou 2009.

Deuxième exemple, celui de l'évolution de l'aire de distribution de la processionnaire du pin, avec des résultats qui sont très commentés (on en a encore parlé tout récemment dans le cadre du RMT Aforce). La carte montre la rapidité de l'extension de la processionnaire vers le nord et le nord-est. Cette extension est favorisée par l'augmentation des températures hivernales, en profitant aussi du transport accidentel d'individus par l'homme.



Quel intérêt du mélange d'essence sur la vulnérabilité des peuplements forestiers ?

1. Etat de l'art sur l'intérêt du mélange par rapport aux crises biotiques
2. Compensation de croissance dans les mélanges chêne sessile / pin sylvestre
3. Mélange, productivité et changement climatique dans les peuplements sapin - épicéa



Intérêt du mélange d'essences pour la vulnérabilité ? 1 – État de l'art

Venons-en à l'intérêt du mélange d'essences pour limiter la vulnérabilité des peuplements forestiers à ces crises biotiques, que je vais présenter en trois points :

- je dresserai d'abord l'état de l'art sur l'intérêt du mélange, d'après les travaux d'Hervé Jactel ;
- ensuite, j'entrerai un peu plus dans le détail sur les travaux que nous avons conduits à Nogent sur le mélange chêne sessile – pin sylvestre, et plus particulièrement sur un phénomène de compensation de croissance entre les deux essences suite à une attaque de Diprion pini (lophyre du pin) ;
- enfin, je ferai une brève ouverture sur quelque chose qui ne relève pas des crises biotiques, mais qui concerne plus largement les questions de mélange et de productivité face au changement climatique, avec l'exemple des peuplements de sapin – épicéa.

Analyse de la littérature scientifique



119 cas dans la littérature scientifique internationale (1966 - 2006)

Comparaison pour les mêmes sites et périodes :

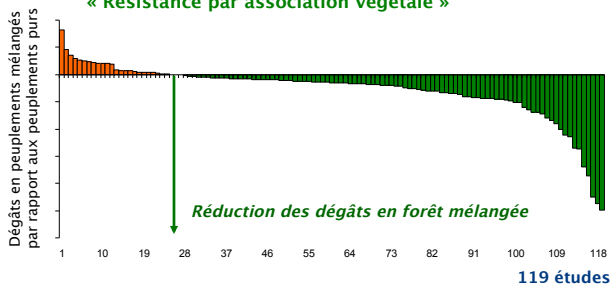
- dégâts d'une espèce d'insecte ravageur
- sur une essence forestière donnée
- conduite en peuplement *pur* / peuplement *mélangé*

Hervé Jactel a produit en 2007, dans la revue Ecology Letters, moins connue que Nature (citée tout à l'heure par Myriam Legay), mais néanmoins très cotée, une métaanalyse sur 119 cas d'études.

Il a rassemblé 119 cas d'études dans la littérature scientifique internationale sur 40 ans (1966-2006) et il a utilisé une méthode d'homogénéisation des résultats pour que les études soient comparables entre elles, de façon à comparer, pour les mêmes sites et sur la même période, les dégâts d'une espèce d'insecte ravageur sur une essence forestière donnée suivant qu'elle était en peuplement pur ou mélangé.

Analyse de la littérature scientifique

« Résistance par association végétale »



Les résultats principaux sont résumés sur cette figure, avec :

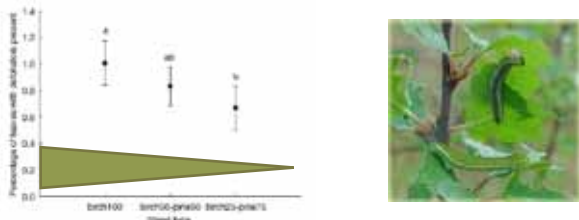
- en abscisse le nombre d'études ou plus exactement les 119 études, classées par ordre de résultat pour la lisibilité du graphique ;
- en ordonnée le taux de dégâts en peuplement mélangé par rapport au peuplement pur.

On a donc en orange les cas où il y a plus de dégâts en peuplement mélangé qu'en peuplement pur et en vert ceux où il y a moins de dégâts dans le mélange. Et il en ressort que dans 80% des cas recensés, le mélange a apporté une réduction du taux de dégâts par les phytophages.

C'est une analyse globale, et il faut ensuite s'intéresser aux mécanismes qui ont permis ça ; dans cette littérature, Hervé Jactel en a repéré trois.

Quelques mécanismes

1. Effet de la densité de l'hôte (mécanisme de dilution)



Le niveau de dégâts par l'insecte ravageur diminue avec la proportion de plante hôte dans le mélange

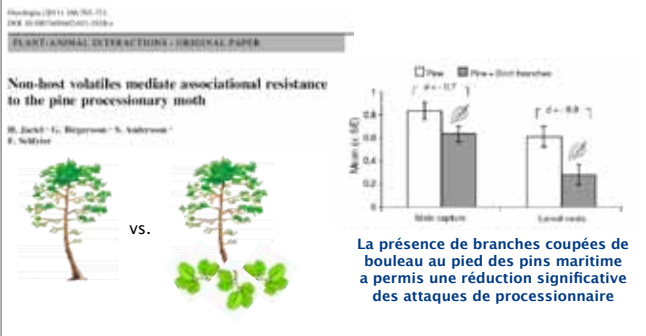
Vehviläinen *et al.*, Basic and Applied Ecology, 2006

Le premier mécanisme est un effet de la densité de l'hôte. Ici vous avez un exemple scandinave concernant les dégâts d'un insecte ravageur du bouleau, une chenille, dans les peuplements de bouleau (birch) et pin sylvestre (pine) en fonction du taux de présence des 2 essences.

Le taux de dégât par arbre est inférieur dans les peuplements mélangés. L'interprétation de cette étude est ce qu'on a appelé un mécanisme de dilution : quand les individus de l'essence hôte sont mélangés (« dilués ») dans une autre essence forestière, le transport d'un arbre à l'autre est sans doute plus difficile et on n'atteint pas les masses critiques.

Quelques mécanismes

2. Barrières chimiques à la localisation de l'hôte



La présence de branches coupées de bouleau au pied des pins maritime a permis une réduction significative des attaques de processionnaire

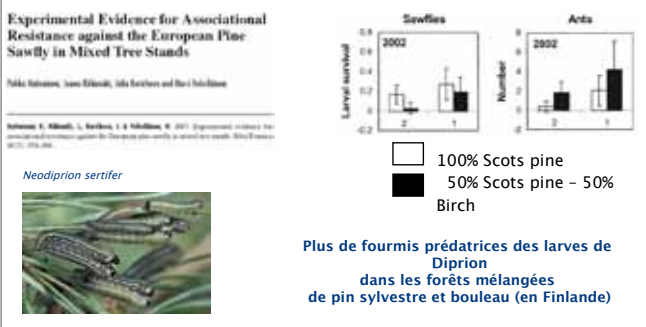
Le deuxième mécanisme, ce sont des barrières chimiques à la localisation de l'hôte : une essence joue un rôle d'écran par rapport à une autre qui risque d'être attaquée par un insecte spécialiste.

Pour illustrer ça, je présente ici des travaux récents de l'équipe d'Hervé Jactel. Ils ont comparé les taux de dégâts de processionnaire du pin sur le pin maritime selon que le pin était seul ou qu'on avait disposé des branches de bouleau à son pied ; et ils ont observé un taux de dégâts significativement inférieur sur les pins qui étaient entourés de branches de bouleau (en grisé).

Ils ont confirmé ça sur un autre ravageur, le scolyte (ce n'est pas représenté ici) : ils ont disposé des rondins de pin maritime avec des diffuseurs de composés volatils de bouleau et d'autres sans diffuseurs, et ils ont obtenu le même résultat. Ce sont bien ces composés volatils de bouleau qui font écran au scolyte pour attaquer les rondins.

Quelques mécanismes

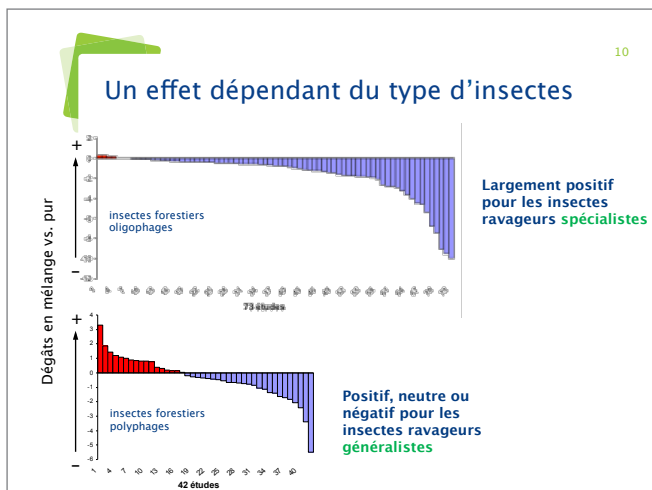
3. Renforcement du contrôle biologique par les ennemis naturels



Plus de fourmis prédatrices des larves de Diprion dans les forêts mélangées de pin sylvestre et bouleau (en Finlande)

Le troisième mécanisme est ce qu'on appelle le renforcement du contrôle biologique par les ennemis naturels. Dans le cas d'un insecte ravageur spécialiste d'une essence, le mélange d'essences forestières permet d'avoir plus de prédateurs, globalement plus généralistes. Et avec plus de prédateurs, la population de ravageurs diminue.

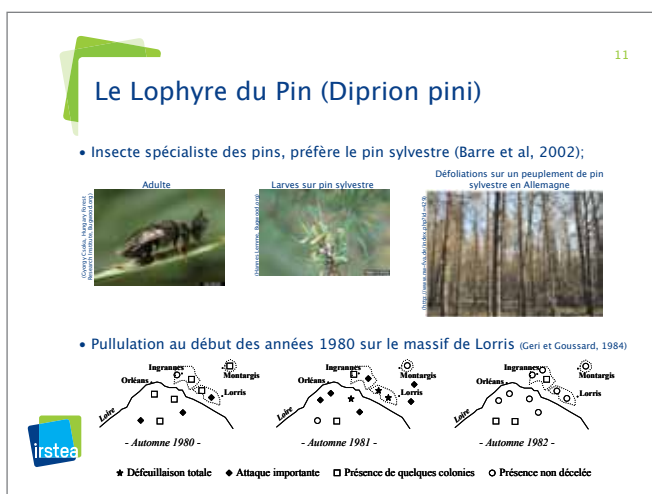
On en a ici un exemple en Finlande : à gauche, on a comparé sur deux sites expérimentaux la survie des larves de Diprion (sawflies) dans des peuplements purs de pin sylvestre (en blanc) et mélangés bouleau – pin sylvestre (en noir) et on a constaté que le mélange réduit sensiblement la survie des larves. À droite, on fait le parallèle avec le nombre de fourmis (ants), qui sont bien plus nombreuses dans les peuplements mélangés. Cette plus grande abondance de fourmis, qui sont prédatrices des larves de Diprion (entre autres) induit une diminution de la survie de ces larves dans les peuplements mélangés.



Ce sont donc les 3 mécanismes qui expliquent l'effet positif du mélange, mais le constat doit cependant être nuancé.

Je vous ai beaucoup parlé d'insectes ravageurs spécialistes. Or Hervé Jactel a distingué dans sa métaanalyse les cas où il s'agissait d'attaques par des insectes spécialistes (graphique du haut, 78 cas) et ceux où il s'agissait de ravageurs plus généralistes (en bas, 42 cas). Dans le cas des insectes spécialistes, le constat est largement positif, puisque les dégâts sont quasiment toujours moindres dans les peuplements mélangés. En revanche, lorsqu'on a affaire à des généralistes, le constat est plus nuancé et l'effet du mélange peut être soit positif, soit négatif, soit neutre.

Ici se termine ma première partie sur l'état de l'art.

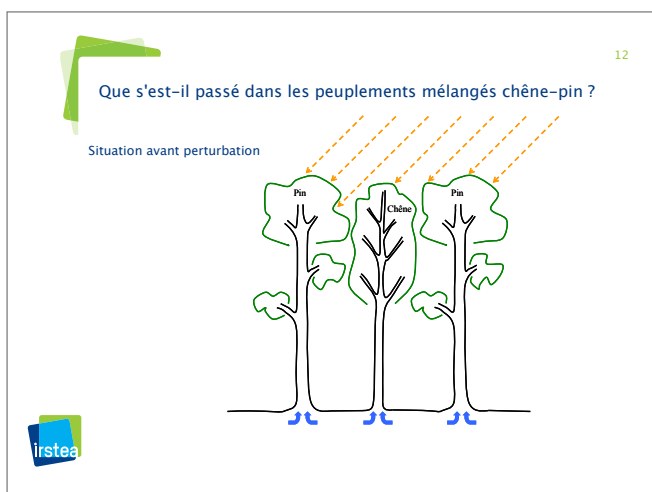


Intérêt du mélange d'essences pour la vulnérabilité ? 2 – Compensation de croissance

Je vais parler maintenant de l'étude que nous avons faite, avec le soutien de l'ONF, sur le phénomène de compensation de croissance dans les mélanges chêne sessile - pin sylvestre. On est ici en forêt d'Orléans, dans le massif de Lorris, en présence d'un insecte ravageur du pin sylvestre, le lophyre du pin (*Diprion pini*) : on voit à gauche la forme adulte et, au centre, les larves qui mangent des aiguilles de pin. NB : cet insecte est spécialiste des pins avec une préférence pour le pin sylvestre. À droite, un peuplement de pin sylvestre totalement défolié par *Diprion pini* en Allemagne ; c'est un peu ce qui s'est passé dans les années 80 sur le massif de Lorris.

À l'automne 1980, quelques dégâts de *Diprion* ont été observés. Puis il y a eu en 1981 une attaque très importante, avec défoliation totale d'un bon nombre de parcelles à pin sylvestre, suivie d'un retour à la normale ou presque en 1982. Ces données sont extraites d'un article de 1984 (Geri et Goussard) ; en fait, il y a eu une réplique vers 1984-85 avec une nouvelle attaque.

Nous avons étudié rétrospectivement ce qui s'est passé avec une hypothèse sur le fonctionnement du mélange représentée sur les schémas suivants.



Avant perturbation, on a la situation normale de ces mélanges, où les hauteurs du pin et du chêne sont globalement homogènes : chacun a accès à la lumière, ainsi qu'aux ressources en eau et en éléments minéraux.

L'attaque de *Diprion* a fait une défoliation totale des pins qui a permis au chêne d'avoir un bien meilleur accès à la lumière, mais aussi aux éléments minéraux et à l'eau, ce qui a potentiellement pu lui procurer un avantage de croissance.

Parallèlement, il y a un apport de nutriments très important par les fèces et par les tissus des insectes, ce qui renforce cette possibilité d'une croissance supplémentaire sur le chêne.

Ensuite il y a un retour à la situation initiale puisque dans la plupart des cas, même après une défoliation totale, le pin s'en sort et qu'il refait son feuillage dans les années qui suivent.

13

Que s'est-il passé dans les peuplements mélangés chêne-pin ?

Défoliation par *Diprion pini*
Réduction de la compétition
Aérienne et souterraine

irstea

14

Que s'est-il passé dans les peuplements mélangés chêne-pin ?

Apport de nutriments par les faeces
et les tissus des insectes
(De Groot et Turgeon, 1998)

irstea

15

Données disponibles : croissance et climat

- 9 peuplements mélangés

Massif de Lorris (14 400 ha)

- Taux de mélange en 2005
- entre 40 et 60% (surface terrière)
- Age à 130cm :
- Pins entre 50 et 120 ans
- Chênes entre 40 et 100 ans

Largeurs de cerne sur un échantillon d'individus
=> 271 pins et 224 chênes

irstea

L'hypothèse, c'est donc que, pendant cette période perturbée, la croissance du pin sylvestre a été évidemment très réduite, voire nulle, mais que celle du chêne a augmenté.

C'est donc ce que nous avons étudié sur le massif de Lorris en faisant des sondages sur 9 dispositifs (carottages sur une trentaine d'individus de chaque essence par dispositif, dont le taux de mélange était entre 40 et 60 % en 2005. Et nous avons lu les carottes pour voir ce qui s'était passé sur la période de perturbation 1981-1986. Parallèlement les données climatiques du poste météo de Nogent-sur-Vernisson ont permis de faire des modèles de largeur de cernes dépendants de l'année climatique (bonne ou mauvaise année).

16

Réactions du chêne et du pin

- Compensation fonctionnelle, complémentarité temporelle

Compensation suite à une attaque de ravageur

- Réduction de la compétition
- Apport de nutriments

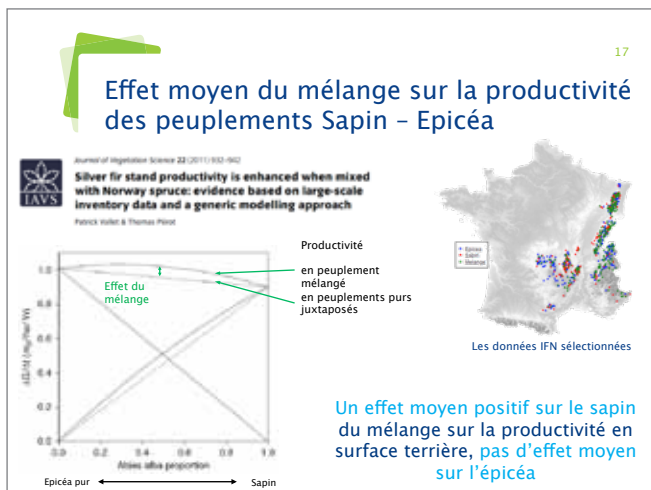
Une compensation fonctionnelle existe-t-elle face à un aléa abiotique ?

Sur la période perturbée : $\text{Ecart Chêne} = -70\% \times \text{Ecart Pin}$

irstea

Le résultat principal est représenté sur cette figure. L'axe des ordonnées correspond à un niveau standardisé de la production. Le niveau zéro (pointillé horizontal) correspond à la production attendue, une fois qu'on a décorrélé l'ensemble des déterminants de la croissance : âge de l'individu, climat de l'année, etc. Si on est au-dessus de zéro, c'est que la croissance est supérieure à ce qui est attendu, et si on est en dessous, c'est qu'elle est inférieure. Entre les deux traits verticaux qui délimitent la période de perturbation, on voit qu'il y a eu une forte diminution de la croissance du pin et, exactement dans le même temps, une forte augmentation de celle du chêne. Alors que, en dehors de cette période perturbée, on a une bonne synchronie entre les deux essences. Ce qui montre qu'il y a une compensation fonctionnelle sur la production de bois entre les deux essences : le pin, attaqué par l'insecte spécialiste du pin, ne pousse plus, mais la perte de croissance est compensée par le chêne dans le cas des peuplements mélangés. L'écart positif sur le chêne vaut environ 70 % de l'écart négatif sur le pin, c'est-à-dire que le chêne a compensé 70 % de la perte de production sur le pin. Par contre, la synchronie en dehors de la période perturbée laisse penser qu'en cas de perturbation climatique (variation d'une année sur l'autre), il n'y a pas de complémentarité fonctionnelle entre les deux essences.

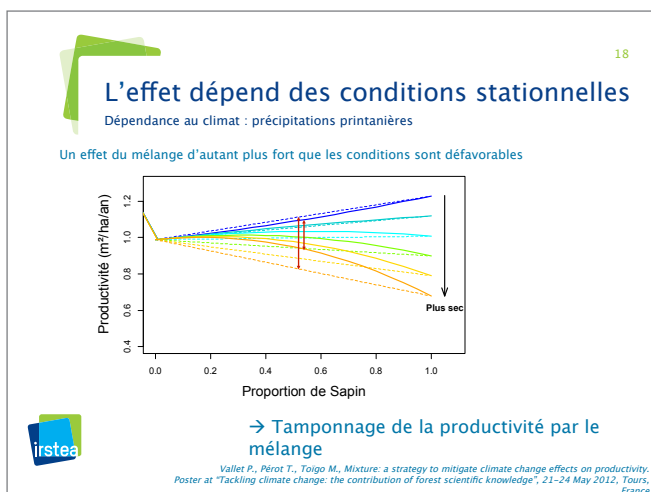
En résumé : forte compensation de croissance face à l'aléa biotique (attaque de l'insecte), mais pas de compensation face à l'aléa abiotique (mauvaise année climatique).



Intérêt du mélange d'essences pour la vulnérabilité ? 3 – Mélange, productivité et changement climatique

Voici maintenant d'autres résultats récents que nous avons obtenus, là encore avec le soutien de l'ONF, sur le mélange d'essences et la productivité, mais cette fois par rapport au changement climatique (et non aux crises biotiques). C'est une étude qui concerne les peuplements de sapin – épicéa. La carte montre les placettes que nous avons sélectionnées dans les données IFN : points bleus = peuplements d'épicéa ; points rouges = sapin ; points verts = mélange sapin-épicéa.

La figure est ce qu'on appelle un diagramme de remplacement. En abscisse, on a la proportion de sapin dans le mélange : de 0 % à gauche (épicéa pur) à 100 % à droite (sapin pur) en passant par tous les degrés de mélange. En ordonnée, la productivité (moyenne) en surface terrière. Les droites « diagonales » représentent une sorte de productivité moyenne pour du sapin pur ou de l'épicéa pur. Si on n'avait pas d'effet du mélange (si, plutôt qu'un mélange intime, on avait deux peuplements purs juxtaposés), la productivité serait représentée par la droite pointillée du haut ; ce qu'on mesure par une approche de modélisation, c'est l'écart de la productivité du mélange par rapport à cette droite : c'est l'effet du mélange par rapport à la productivité. Ce qu'on voit (en haut du diagramme) c'est que l'effet du mélange sapin-épicéa sur la productivité est globalement positif. Mais on voit aussi (en dessous) que cet effet positif ne concerne que le sapin, et pas l'épicéa.



Par ailleurs cet effet moyen du mélange sur la productivité est, dans le détail, dépendant des conditions stationnelles. Plus les conditions sont défavorables, plus l'effet du mélange est important.

Ici j'ai zoomé sur les précipitations printanières qui semblent intéressantes au regard du changement climatique : l'épicéa répond relativement peu à cette variable, mais le sapin, lui, répond assez fortement. Si on a de bonnes précipitations (bleu foncé), on va avoir une meilleure productivité, mais l'effet du mélange sera de très faible à plutôt négatif ; à l'opposé, si on est dans des conditions beaucoup plus sèches (en orangé), la productivité sera inférieure, mais l'effet du mélange (écart entre la courbe pleine et la droite pointillée) sera positif et beaucoup plus fort. Finalement, sur tout l'éventail des conditions stationnelles, l'écart de productivité entre les peuplements mélangés sapin-épicéa sera beaucoup plus faible que si on avait des peuplements purs (flèches rouges).

Il s'agit là d'une forme de tamponnage des effets du changement climatique sur la productivité par le mélange (pour cette variable). Et c'est plutôt le côté optimiste des messages de la recherche (cf. ce que disait Jean-François Dhôte juste avant) : on peut avoir des conditions plus sèches et le sapin produirait moins, mais peut-être que le mélange offrira une manière de tamponner les effets.



19


Conclusion

L'intérêt du mélange n'est pas systématique, mais largement positif par rapport aux attaques de ravageurs

Intérêt des dispositifs de suivi des peuplements :

- ORPHEE (Bordeaux) : 12ha - 25 000 arbres
- OPTMix (Irstea Nogent-sur-Vernisson) : ~36ha, expérimentation stade adulte, mélange chêne sessile / pin



En conclusion

L'effet du mélange n'est pas systématique, mais il est largement positif vis-à-vis des ravageurs, surtout spécialistes, et il peut s'avérer intéressant du point de vue de la productivité.

Ceci dit nous avons besoin, pour avancer sur ces questions complexes, de dispositifs expérimentaux et de suivi à long terme, comme :

- ORPHEE, installé sur 12 ha par l'INRA Bordeaux pour étudier les mécanismes de réponse au climat des associations d'essences (5 essences très dissemblables) ;
- OPTMix, un observatoire du mélange chêne sessile – pin sylvestre en forêt d'Orléans, que nous venons d'installer sur 36 ha de peuplements adultes de différents niveaux de densité et taux de mélange, pour étudier plus avant leur fonctionnement vis-à-vis des événements biotiques et abiotiques.

Il y aurait sans doute encore beaucoup à dire, mais j'en terminerai là.

Merci pour votre attention.

Questions/Réponses

Introduction de Jean-François Dhôte :

Nous avons choisi de demander à Patrick Vallet cet exposé sur la résistance par rapport aux crises biotiques parce qu'il circule beaucoup d'idées sur les bonnes performances des mélanges. On s'imagine par exemple que les mélanges sont par principe plus résistants que les peuplements « purs », or ce n'est pas forcément le cas : il est bien montré par exemple que le mélange n'apporte pas plus de résistance par rapport aux tempêtes. Par contre, la résistance aux risques biotiques est bien documentée, basée sur un long historique avec beaucoup d'essais : le constat est donc solide, mais pas absolu, comme on l'a vu.

Deuxième aspect : pourquoi l'ONF soutient-il autant ces travaux sur les mélanges ? Ces questions sont à l'interface entre biodiversité et sylviculture. On entend parfois une opposition entre biodiversité et sylviculture, selon l'idée que le mélange d'espèces voulu par les forestiers ne serait pas de la biodiversité, mais de la sylviculture. Cela revient à dire implicitement que la biodiversité exclut tout ce qui est contrôlé par le marteau du forestier ou par ses choix d'aménagiste, avec l'idée sous-jacente que la biodiversité serait nécessairement « sauvage » (concept de « wilderness »). Il faut assumer que notre choix d'espèces (et la façon dont on les associe) est en soi une contribution à la biodiversité avec un impact sur le fonctionnement des écosystèmes, on le voit bien au travers des exemples qui ont été présentés ici, et sur la résistance aux perturbations.

Il ne faut pas tout miser sur la résilience : la résistance est aussi quelque chose de très important. Si nos forêts résistent plus ou moins bien aux grosses perturbations attendues, cela aura un impact sur les services qu'elles assurent et en particulier sur la régulation du cycle du carbone, qui est une mission qui nous dépasse très largement (nous gestionnaires locaux), mais qui est une contribution globale aux cycles climatiques. C'est pour toutes ces raisons que l'ONF soutient les travaux

que réalise l'équipe de Patrick Vallet : nous pensons que c'est une bonne façon d'examiner ces choses-là, avec une approche expérimentale et pratique, même s'il y a un lourd investissement de terrain et s'il faut y consacrer des surfaces importantes en forêt publique.

Denis Dagneaux, directeur d'agence Nord-Alsace : Je suis agréablement surpris par cette présentation parce que, en effet, on nous oppose souvent que le mélange « sylvicole », d'ailleurs souvent hérité des tempêtes, n'est pas une solution. Je suis en particulier intéressé par les essais sur l'interaction bouleau/processionnaire du pin. Dans l'Est, c'est la processionnaire chêne qui nous préoccupe : y a-t-il des recherches du même ordre en ce qui la concerne ? Au-delà de la vulnérabilité des peuplements ou de la production, c'est aussi un problème de santé publique.

Par ailleurs, nous n'avons pas sur la question du mélange la même vision que nos voisins allemands : eux sont plutôt partisans de la hêtraie pure climacique, alors que nous souhaitons plutôt un mélange hêtre, douglas, etc. Y a-t-il des études là-dessus ?

Et enfin est-ce qu'on s'intéresse aussi à ce qui se passe dans le sol ? Pour avoir étudié les systèmes racinaires du sapin et de l'épicéa après tempêtes, j'ai l'impression qu'il peut y avoir un effet du mélange par rapport à l'absorption de l'eau et des minéraux, les différentes essences n'exploitant pas les mêmes horizons.

Patrick Vallet : Je ne connais pas d'étude sur la processionnaire du chêne, mais je sais que l'équipe d'Hervé Jactel aimerait dupliquer le genre d'étude que nous avons pu faire sur la compensation de croissance à des échelles plus larges : il serait possible de monter des projets européens sur différents cas d'études, en fonction du type de ravageur et du contexte climatique (en se plaçant sur un gradient).

Concernant le mélange en hêtraie : nous y travaillons ; la démarche de modélisation que j'ai présentée pour le sapin-épicéa est étendue au hêtre. La démarche n'inclut pas le mélange hêtre/douglas, faute d'un nombre suffisant de « points » IFN. On étudie les mélanges hêtre/sapin, hêtre/épicéa et sapin/épicéa, mais pas encore le cas hêtre/sapin/épicéa : c'est un peu en limite de ce qui est possible avec les données. Par ailleurs, nous avons en cours une thèse de généralisation, à partir des données IFN, sur les mélanges à base de chêne (sessile), selon une démarche un peu similaire à ce qu'a fait Marie Charru sur les changements de productivité (voir l'exposé de Myriam Legay). Cette thèse est également soutenue par l'ONF.

Enfin nous nous intéressons aussi à ce qui se passe dans le sol : sur le dispositif OPTMix qu'on vient d'installer (20 parcelles cartographiées), on a mis des sondes à humidité dans le sol à différentes profondeurs dans les différentes modalités du mélange chêne-pin pour 2 niveaux de densité (l'un des enjeux étant de voir si une sylviculture dynamique consomme réellement moins d'eau). On n'étudiera pas finement l'arrangement entre les 2 essences, c'est beaucoup trop lourd par rapport à nos capacités de terrain, mais les sondes à humidité donneront le type de réponse dont vous parlez, au moins de manière intégrée.

Myriam Legay : Pour la processionnaire du chêne, les seuls qui étudient l'espèce actuellement sont des collègues belges ; personne en France à ma connaissance, sauf Nathalie Bréda sur la question des impacts. Il serait intéressant de leur proposer ce type de question (effet du mélange sur la vulnérabilité du chêne à la processionnaire, effet de barrière chimique...).

Mais je voudrais revenir à la 1^{re} diapo, sur les crises sanitaires et dégâts de tempêtes, pour souligner que l'augmentation constatée des dégâts de tempête n'est pas contradictoire avec ce que j'ai dit sur l'absence de signal d'augmentation des tempêtes elles-mêmes. Ce n'est pas parce qu'il n'y a pas de tendance claire sur les vents forts qu'il n'y a pas de tendance claire sur les dégâts. Les dégâts résultent de l'interaction des vents et des couverts qui, eux, ont évolué avec l'augmentation de la productivité : ils ont grandi en hauteur et la hauteur est le 1^{er} facteur de vulnérabilité.

Jean-François Dhôte : On n'a pas tout à fait répondu à la question sur la complémentarité des espèces. Or c'est une des hypothèses principales pour l'amélioration de la productivité par le mélange : peut-être qu'en associant des espèces qui n'ont pas exactement les mêmes niches on peut mieux exploiter les potentialités du milieu. On peut imaginer des tas de combinaisons concrètes. Il y a l'exemple des complémentarités racinaires (on imagine bien comment ça peut marcher pour le sapin et l'épicéa) ; il peut y avoir des complémentarités en cours de saison de végétation avec des phénologies différentes (cf. mélanges feuillus résineux, l'exemple le plus évident). C'est aussi une des raisons pour

lesquelles on a voulu étudier le mélange chêne-pin avec Irstea, l'une des questions étant : est-ce que le pin aide à réguler le fonctionnement hydrique de la chênaie ou est-ce qu'il le dégrade ? Il peut y avoir des réponses contrastées en cours de saison entre hiver et printemps-été. C'est important à explorer, et la littérature scientifique disponible est encore assez pauvre là-dessus.

On a potentiellement un grand champ de réflexion avec les mélanges spontanés existants, étant donné qu'en France on a une forêt très mélangée, à toutes les échelles où on la regarde, ce qui est *a priori* un atout du point de vue de la résistance et de l'écologie (même si ce n'est pas facile à gérer). Mais il y a aussi un champ de réflexion sur la création de mélanges par introduction d'espèces, voire sur l'utilisation du mélange pour faciliter l'introduction d'espèces, soit pour des raisons écologiques soit aussi pour des raisons psychologiques : même si on admet qu'on aura besoin d'introduire des espèces pour maintenir l'état de santé des forêts, ce n'est pas aussi simple que ça a pu l'être il y a 50 ou 100 ans, les données sociologiques de la foresterie ont changé ! Il y a tout un chantier à imaginer des mélanges dont on pense *a priori* qu'ils vont bien marcher, sans se lancer dans une expérimentation complètement combinatoire dont on ne se sortirait pas : réfléchir pour repérer, à partir des propriétés respectives des espèces, celles qui pourraient assez bien s'accorder entre elles. C'est un continent inexploré à ma connaissance et c'est pourquoi des travaux comme ceux de Traitaut (dans le cadre du RMT Aforce) sont importants, puisque ça cherche à systématiser la connaissance autécologique sur les espèces : on en aura besoin pour imaginer les introductions et mélanges pertinents.

Patrick Vallet : Quand on a vu les résultats sur l'effet des mélanges sur la productivité, avec un effet positif mais pas systématique (comme en témoigne le cas du sapin et de l'épicéa), on a aussi fait l'hypothèse de complémentarité de niche. Elle est étayée par le graphique que j'ai présenté sur l'effet des conditions stationnelles : quand on est en situation favorable, un meilleur agencement racinaire n'est pas nécessaire ; en situation défavorable, c'est là où la complémentarité de niche est intéressante. Mais si on va plus loin et qu'on arrive en situation critique, cette complémentarité de niche peut devenir défavorable : si le mélange prospecte mieux une ressource (eau, éléments minéraux...) dont la disponibilité globale est insuffisante (la prospection supplémentaire n'augmente pas la part globale du « gâteau »), il arrivera qu'une des 2 essences sera en déficit. L'hypothèse de complémentarité de niche fonctionne bien, sauf quand on arrive aux extrêmes de la disponibilité (en eau, en minéraux, en lumière...).

Samuel Autissier, responsable antenne bois en DT COAL : Vous avez parlé de mélange dans l'étage principal. Qu'en est-il du mélange entre étages superposés et y a-t-il un impact, entre autres sur les problèmes de sécheresse, du fait de la superposition des indices foliaires dans les 2 étages ?

Patrick Vallet : On n'a pas étudié ça, mais on est en train de le prendre en compte dans la thèse dont je viens de parler parce que, dans les peuplements de chêne IFN, il y en a un certain nombre qui sont à deux étages. On aura des éléments de réponse avec cette thèse, on en aura d'autres avec le dispositif OPTMix, où on étudie notamment l'humidité, puisque dans la modalité « claire » on va avoir un développement du sous-étage, qu'on va laisser évoluer : il ne sera pas aussi important que ce que vous évoquez ici, mais on aura néanmoins quelques éléments de réponse.

Alain Girard, RUT agence Ain-Loire-Rhône : À propos de la productivité du sapin – épicéa : on a parlé des précipitations printanières, mais y a-t-il des études concernant l'effet de l'évolution du régime des précipitations sur la production des différentes essences ?

Patrick Vallet : Il y a sans doute des éléments de réponse en fouillant dans la littérature, et il y a en particulier le projet Traitaut du RMT Aforce, dont l'objectif est de revisiter l'écologie des essences pour tenter de prévoir leur réaction aux évolutions du climat. J'ai parlé de précipitations printanières parce que c'est quelque chose d'un peu général. En fait, on utilise les données du modèle Aurélhy de Météo France comme données d'entrée de nos modèles : on a testé un certain nombre de variables et c'est plutôt les précipitations d'avril qui ressortaient ; globalement, c'est la pluviométrie printanière qui est discriminante (et beaucoup moins la pluviométrie estivale), mais entre avril, mai ou mars, ça ne change pas grand-chose. Donc on peut approcher l'effet de la distribution des précipitations avec notre type de méthode, mais c'est loin d'être parfait parce que les données du modèle Aurélhy sont elles-mêmes issues de modèles et ça réduit la gamme de variabilité qu'on devrait avoir. Pour pallier cette difficulté, on cherche des données météo plus propres qui, couplées à celles de l'IFN, permettraient (peut-être) d'apporter des réponses à une échelle relativement large pour pas mal d'essences. NB : les données de l'IFN sont extrêmement riches pour ce genre d'étude.

Myriam Legay : Sur ce genre de question, la dendrochronologie apporte classiquement des résultats : elle donne en général les fonctions de réponse de la croissance annuelle aux différents paramètres du climat. On sait que suivant les essences ce ne sont pas les mêmes paramètres qui sont les plus sensibles, mais, de mémoire, les pluies de printemps ou plutôt le bilan hydrique de printemps joue beaucoup sur la croissance des résineux.

Patrick Vallet : En fait c'est contrasté, et le cas du sapin-épicéa est intéressant : pour l'épicéa, on a vu que les pluies de printemps ne jouent pas, c'est plutôt l'humidité du sol qui est importante (RU, charge en éléments grossiers) alors que le sapin réagit plutôt à l'humidité atmosphérique. C'est en tout cas comme ça qu'on interprète le fait que, dans notre

modèle épicéa, c'étaient plutôt des variables liées au sol qui ressortaient alors que, dans le modèle sapin, c'étaient plutôt des variables climatiques directes. Sans doute le bilan hydrique de printemps est important pour les résineux, mais c'est à nuancer parce que, même pour le sapin et l'épicéa qui sont relativement proches, on peut avoir des différences significatives.

Hervé Le Bouler (en tant que scientifique) : Sur cette question de la productivité, je présente des résultats, ou plutôt des hypothèses qui seront à vérifier, dans le cadre du projet Nomade (nouvelles méthodes d'acclimatation des essences) du RMT Aforce. Je suis parti des 37 000 points IFN où on a les données par arbre : il semble que, tant qu'on est dans la niche de l'espèce (c'est-à-dire en particulier dans les limites de la tolérance au stress hydrique, lequel intègre climat, réserve utile et station) la productivité reste dans la gamme des manuels de sylviculture classiques ; mais quand on approche des limites de cette niche climatique, on a une baisse de productivité brutale. On le voit aussi en dendrochronologie : pour le chêne de l'Ouest, le calage de 1976 pour la lecture des « carottes » est très visible. Cela pourrait être l'illustration d'un système à cliquet, c'est-à-dire qu'on voit peu de choses actuellement, mais ça pourrait brutalement se « casser » en limite de niche.

Patrick Vallet : Je confirme. Nous avons eu la même démarche en constatant que la productivité ne dépendait pas (notamment) des précipitations, même chez le hêtre, ce qui nous a beaucoup surpris. Nous avons fait la même observation sur les 37 000 points IFN ; or il se trouve que la sélection de points correspondant à notre étude reste dans la limite d'un minimum de 700-800 mm de précipitations annuelles. Ce qui voudrait dire qu'on n'est pas encore dans la situation où on pourrait se casser la figure, parce que les réponses des espèces ne sont sans doute pas linéaires : ce sont des réponses complexes. Le nombre de points sur la frange critique n'est pas suffisant pour pouvoir le prouver statistiquement (+ l'imprécision sur les données du modèle Aurélhy), mais « visuellement » on a l'impression que c'est ça l'explication.

Bernard Gamblin : Pour conclure cette discussion, rappelons que le mélange d'essences est prévu par les directives et orientations nationales d'aménagement (DNAG – ONAG) ; nous avons bien fait acter que nous souhaitons un minimum de mélange ; c'est aussi un des indicateurs mis en valeur dans le bilan patrimonial : selon l'IFN, la proportion de peuplements domaniaux mélangés (avec au moins 2 essences) est de 92 %. Le mélange d'essences est à la fois requis par les instructions et mis en œuvre dans la forêt publique.

Il y en a deux types qui n'ont pas été traités, mais qui ici sont importants pour nous et sur lesquels il faut évidemment réfléchir : le mélange chêne - hêtre et le cas de la chênaie-charmaie.