



HAL
open science

Le risque sanitaire dans les forêts mélangées

Herve Jactel, Eckehard Brockerhoff, Dominique Piou

► **To cite this version:**

Herve Jactel, Eckehard Brockerhoff, Dominique Piou. Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Revue forestière française*, 2008, 60 (2), pp.168-180. <10.4267/2042/18141>. <hal-02664467>

HAL Id: hal-02664467

<https://hal.inrae.fr/hal-02664467v1>

Submitted on 9 Feb 2025

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.



Copyright - All rights reserved

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

LE RISQUE SANITAIRE DANS LES FORÊTS MÉLANGÉES

HERVÉ JACTEL - ECKEHARD BROCKERHOFF - DOMINIQUE PIOUS

L'histoire récente des forêts témoigne d'une réduction continue de la diversité des essences forestières gérées pour la production. Selon les dernières statistiques de la FAO (2007), la surface des forêts plantées, principalement des monocultures, est passée de 175 à 225 millions d'hectares entre 1990 et 2005. L'Europe se situe au deuxième rang derrière l'Asie avec 60 millions d'hectares en 2005 soit un accroissement de 20 % lors des quinze dernières années. La progression la plus forte est enregistrée en Russie, suivie du Portugal, de l'Espagne, de l'Irlande, de la Suède et de la France. Dans notre pays, l'IFN (2005) estime que la surface des forêts plantées avoisine les 2 millions d'hectares avec un accroissement de l'ordre de 10 % sur une période comparable (1989-2004). Au total, environ la moitié de la surface des forêts françaises serait constituée de peuplements monospécifiques (Morneau *et al.*, 2008). Cette évolution à l'échelle mondiale semble une tendance à long terme et il est prévu que pour satisfaire la demande croissante en bois, fibres et ressources énergétiques, les forêts plantées assurent bientôt à elles seules plus de 50 % de la production de biomasse ligneuse (FAO, 2007).

Parallèlement, avec le changement climatique, les forestiers craignent un accroissement des problèmes phytosanitaires en forêt. Les insectes et champignons pathogènes pourraient en effet bénéficier d'un accroissement des températures pour multiplier le nombre de générations annuelles ou accélérer leur développement tandis que les arbres souffriraient davantage des stress hydriques ou des cataclysmes météorologiques (Rouault *et al.*, 2006 ; Desprez-Loustau *et al.*, 2006 ; Piou *et al.*, 2006).

Or, depuis longtemps les forestiers considèrent que les forêts mélangées seraient moins exposées aux risques sanitaires que les forêts pures, ce que sont la plupart des plantations. Ainsi, dès 1828, le professeur de sylviculture allemand von Cotta déclare que « *comme les espèces d'arbres n'utilisent pas les ressources de la même manière, la croissance est plus vive dans les peuplements mélangés et ni les insectes ni les tempêtes ne peuvent y faire autant de dégâts, de sorte qu'une plus grande diversité de produits forestiers est disponible pour satisfaire aux diverses demandes* » (librement traduit d'après Scherer-Lorenzen *et al.*, 2005). Barthod (1994) cite de nombreux autres précis de sylviculture des XIX^e et XX^e siècles qui affirment généralement qu'il faut donner la préférence aux peuplements mélangés pour réduire les dégâts d'insectes ou de champignons sans toutefois apporter de preuve tangible de cette moindre sensibilité. De même, Gibson et Jones (1977), Watt (1992), Landmann (1998), Wainhouse (2005) rapportent de nombreux exemples de problèmes sanitaires importants dans les forêts pures, tout en rappelant le manque de données quantitatives ou expérimentales pour établir la démonstration d'une plus grande résistance des forêts mixtes. Ils rappellent en outre qu'il est difficile de séparer l'effet de la simplification de la composition en essences d'autres effets comme l'intensification des pratiques sylvicoles, le recours à des espèces exotiques, les mauvais choix stationnels, etc.

Récemment cependant un certain nombre de revues de la littérature scientifique ont été publiées (Jactel *et al.*, 2005 ; Pautasso *et al.*, 2005 ; Koricheva *et al.*, 2006 ; Jactel et Brockerhoff, 2007) permettant un progrès certain dans l'évaluation objective de la relation entre diversité des essences forestières et sensibilité aux dégâts sanitaires. Le premier objectif du présent article est donc de réaliser une synthèse de ces nouvelles informations concernant l'effet de la diversité spécifique des forêts sur leur résistance aux attaques d'insectes ravageurs, de champignons pathogènes et de mammifères herbivores. Le deuxième objectif de cette synthèse bibliographique est d'exposer les mécanismes écologiques sous-jacents à la relation diversité-résistance afin d'en tirer les enseignements nécessaires à une amélioration de la gestion forestière pour la prévention des risques sanitaires.

COMPARAISON DES DÉGÂTS ENGENDRÉS PAR LES AGENTS BIOTIQUES DANS LES PEUPELEMENTS PURS ET MÉLANGÉS

Les insectes : des dégâts réduits en peuplements mélangés pour les ravageurs oligophages

Dans une méta-analyse des publications scientifiques parues entre 1966 et 2006, Jactel et Brockerhoff (2007) ont rassemblé 119 études (dont 41 en Europe) dans lesquelles les niveaux moyens de dégâts causés par une espèce donnée d'insecte ravageur sur une essence forestière particulière étaient comparés dans des peuplements purs ou mélangés, dans une même région et pendant la même période. Cette analyse, qui concerne au total 33 espèces d'insectes et 33 espèces d'arbres, révèle que, dans près de 80 % des cas, une essence forestière gérée en peuplements purs est significativement plus attaquée par les insectes herbivores qu'en peuplements mélangés. Cette proportion varie cependant avec la spécificité des insectes ravageurs.

Une méta-analyse est une méthode statistique permettant de combiner les résultats de plusieurs études indépendantes sur une question donnée. Elle permet une analyse plus précise d'un problème par l'augmentation du nombre de cas étudiés et de proposer une conclusion générale que chaque étude particulière ne suffit pas à étayer. Cette démarche est largement utilisée en médecine pour l'interprétation globale d'études cliniques parfois contradictoires car portant sur de petits échantillons. Elle est de plus en plus appliquée aux questions d'écologie.

Le niveau de dégâts par les insectes oligophages⁽¹⁾ est pratiquement toujours inférieur dans les peuplements mélangés (93 % des cas). Par exemple, la cochenille *Matsucoccus feytaudi*, strictement inféodée au Pin maritime, présente des niveaux de populations plus élevés dans les peuplements purs de Pin maritime en Corse que dans les peuplements mixtes associant le Pin laricio (Jactel *et al.*, 2006). La processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, qui attaque surtout les pins, provoque des défoliations plus faibles sur le Pin laricio lorsque celui-ci est en mélange avec du Hêtre (Géri, 1980). L'acarien *Acalitus rudis*, qui forme des galles sur les feuilles de Bouleau, commet moins de dégâts sur *Betula pendula* quand cette essence est associée au Pin sylvestre (Vehviläinen *et al.*, 2006).

En revanche, l'effet de la diversité des essences forestières sur les attaques d'insectes polyphages peut être soit positif soit négatif, avec une réduction des dégâts en peuplements mélangés dans seulement 60 % des cas. Deux exemples permettent d'illustrer cette variabilité.

(1) Les insectes oligophages (ou spécialistes) sont ceux qui se développent aux dépens d'essences appartenant au même genre ou à la même famille alors que les polyphages (ou généralistes) peuvent se nourrir d'arbres de plusieurs familles botaniques.

Le charançon *Hylobius abietis* s'attaque préférentiellement aux pins et aux épicéas, commettant d'importants dégâts dans les jeunes reboisements de conifères en Europe. Plusieurs études ont montré que ses dégâts sur des plants d'épicéa sont réduits dans les peuplements mixtes associant un couvert de pins (Nordlander *et al.*, 2003 ; Peterson et Örlander, 2003). Le bombyx disparate, *Lymantria dispar*, est un insecte forestier européen qui s'attaque surtout aux essences feuillues (chênes et fruitiers). Introduit accidentellement aux États-Unis au siècle dernier, il commet des dégâts considérables et s'est révélé l'un des ravageurs forestiers les plus polyphages, capable de consommer le feuillage de centaines d'espèces de feuillus mais aussi de conifères. Contrairement à la tendance générale d'un moindre niveau d'herbivorie dans les forêts mélangées, il apparaît là-bas que les pins sont moins attaqués par *Lymantria dispar* en peuplements purs qu'en peuplements mixtes de pins et de chênes (Gottschalk et Twery, 1989).

Les mammifères herbivores : une même tendance à la réduction des dégâts en peuplements mélangés pour les espèces les moins polyphages

Les études portant sur la sensibilité comparée des peuplements purs et mélangés aux attaques de mammifères herbivores sont beaucoup moins nombreuses et souvent limitées aux forêts boréales. Dans des systèmes expérimentaux où des jeunes arbres de plusieurs espèces avaient été coupés puis enfoncés dans la terre gelée afin de constituer des peuplements mélangés artificiels, les dégâts d'élan (*Alces alces*) se sont révélés similaires sur Pin sylvestre, que cette essence soit présente en peuplements purs ou mélangés avec des Aulnes ou des Trembles (Danell *et al.*, 1991 ; Edenius, 1991). Dans deux autres études, l'abrutissement par les élans des jeunes plants de Pin sylvestre était souvent plus intense dans les peuplements mixtes que dans les peuplements purs, notamment lorsque les essences préférées pour leur appétence étaient présentes comme le Bouleau (Vehviläinen et Koricheva, 2006) ou le Tremble, le Saule et le Sorbier (Heikkilä et Härkönen, 1996). En aucun cas les dégâts commis par ce grand herbivore généraliste ne se sont avérés réduits en forêt mixte. De même, le pourcentage d'arbres écorcés chaque année par le cerf (*Cervus elaphus*), un autre cervidé présentant un faible degré de spécialisation alimentaire, ne semble pas dépendant du nombre d'espèces ligneuses dominantes (Verheyden *et al.*, 2006).

En revanche, avec des herbivores de plus petite taille et plus spécialisés l'hiver dans leur régime alimentaire comme le lièvre variable et le campagnol, l'essence objectif subit des dégâts variables dans les reboisements mixtes selon la composition du mélange. En général, les dégâts sont plus élevés dans les peuplements purs mais, dans les peuplements mélangés, la présence d'autres espèces appétentes augmente le risque de consommation de l'essence objectif (Hjälten *et al.*, 1993 ; Vehviläinen et Koricheva, 2006). Ces observations sont à rapprocher des constatations faites pour les insectes, qui semblent indiquer que la sensibilité des forêts mélangées à l'herbivorie dépend du degré de spécialisation des herbivores et de la proportion d'espèces peu ou pas "comestibles" dans le mélange.

Les champignons pathogènes : les peuplements mélangés associant essences hôtes et non-hôtes résistent mieux

Deux articles de synthèse récents se sont penchés sur la relation entre diversité et sensibilité des forêts aux champignons pathogènes (Pautasso *et al.*, 2005 ; Koricheva *et al.*, 2006). Ils rapportent une réduction des dégâts ou de la progression de la maladie dans les peuplements mélangés pour plusieurs pathogènes comme *Armillaria ostoyae*, agent de pourridié racinaire sur conifères (Morrison *et al.*, 1988 ; Gerlach *et al.*, 1997), *Ceratocystis fagacearum*, agent de flétrissement du Chêne (Menges et Loucks, 1984) et *Gremmeniella abietina*, agent d'un chancre sur *Pinus contorta* (Karlman *et al.*, 1994). Le cas le mieux documenté reste cependant celui du fomes, *Heterobasi-*

dion annosum, autre pourridié racinaire. Korhonen *et al.* (1998) puis Pautasso *et al.* (2005) ont recensé 13 études dans lesquelles l'incidence du fomes a été comparée dans des peuplements de conifères (Pins, Épicéas ou Sapins) purs ou mélangés entre eux ou avec des feuillus. Dans neuf de ces études (70 % des cas), l'abondance ou les dégâts du fomes étaient réduits dans les forêts mixtes (divers conifères ou conifères et feuillus). Plus récemment, Thor *et al.* (2005) ont également montré que l'incidence du fomes sur l'Épicéa commun (*Picea abies*) dans les forêts mélangées diminuait significativement avec la proportion d'Épicéa dans le mélange. McCauley et Cook (1980) ont observé une relation analogue entre l'abondance de l'agent de pourridié racinaire *Phellinus weirii* et la proportion de Douglas, son hôte préféré, en Amérique du Nord.

En revanche, il semble que la conduite en peuplements mélangés n'augmente pas la résistance des forêts aux champignons pathogènes de type généraliste. Ainsi *Phytophthora cinnamomi*, pathogène racinaire très agressif et ubiquiste, a provoqué des dégâts importants après son introduction accidentelle dans les forêts naturelles d'Eucalyptus en Australie, malgré leur grande diversité en espèces ligneuses (McDougall *et al.*, 2002). D'autres espèces comme *Phytophthora ramorum* ou *Phytophthora kernoviae*, responsables de la "mort soudaine des chênes" sont aussi connues pour infecter de nombreuses espèces ligneuses, notamment du sous-bois comme les rhododendrons et les viornes, qui peuvent alors servir de source d'infection pour les arbres du peuplement (Brasier *et al.*, 2005).

LES MÉCANISMES ÉCOLOGIQUES QUI EXPLIQUENT LA RELATION ENTRE DIVERSITÉ ET RÉSISTANCE DES FORÊTS AUX AGENTS BIOTIQUES

La répartition des risques

À l'échelle de la forêt, le maintien d'une grande diversité d'essences forestières présente l'avantage de répartir le risque. Puisque toutes les espèces d'arbres ne sont pas également sensibles à tous les ravageurs et pathogènes, plus le nombre de ces essences augmente dans une forêt, plus celle-ci a des chances de contenir un grand nombre d'arbres qui peuvent échapper aux infestations. Ces arbres indemnes peuvent alors combler les trouées laissées par les arbres morts ou dépérissants, permettant le maintien ou la restauration de la structure et du fonctionnement de la forêt. Cette dynamique est d'ailleurs observée dans certains écosystèmes naturels où des pathogènes autochtones affectent essentiellement les peuplements âgés à faible diversité d'essences sensibles, ce qui permet l'installation d'essences moins sensibles ou tolérantes. Ces pathogènes sont ainsi un des moteurs de la distribution spatiale des espèces susceptibles et résistantes (Gilbert, 2002). La première raison pour laquelle les forêts mélangées sont plus capables de résister aux dégâts sanitaires correspond donc à la théorie de l'assurance (Loreau *et al.*, 2001 ; Pautasso *et al.*, 2005), ou encore au vieil adage qui conseille de ne pas mettre tous ses œufs dans le même panier. Il faut cependant rappeler que l'augmentation de la diversité des essences forestières s'accompagne en général d'un accroissement de la diversité des espèces d'insectes (Novotny *et al.*, 2006) et champignons associés (Burrows et Pflieger, 2002), pouvant conduire à augmenter la probabilité que tous les arbres du peuplement soient infestés par au moins une espèce de ravageur ou de pathogène et donc que celui-ci subisse plus de dégâts. Il conviendrait donc de comparer les peuplements mixtes ou mélangés en intégrant toutes les causes possibles de dégâts phytosanitaires, mais aucune étude de la sorte ne semble actuellement disponible (Koricheva *et al.*, 2006).

Pour une espèce d'arbre donnée, l'intérêt de la gérer en peuplements mixtes plutôt qu'en peuplements purs pour réduire le risque sanitaire peut être expliqué par deux mécanismes principaux : la réduction de l'accessibilité des arbres hôtes et le renforcement de l'impact des ennemis naturels.

L'accessibilité des arbres hôtes

Le mélange d'une essence objectif — la plus intéressante au plan économique par exemple — avec des essences associées, conduit en général à l'établissement d'un certain nombre de barrières à la colonisation de cette essence par les herbivores ou pathogènes (Jactel *et al.*, 2005). La première barrière est de type quantitatif, elle correspond à une plus faible probabilité d'infestation. Pour une surface donnée de peuplement, l'augmentation du nombre d'essences associées dans l'étage dominant diminue le nombre d'arbres de l'essence objectif. La ressource qu'ils représentent est plus limitée, réduisant les capacités de développement des insectes ou champignons qui en dépendent.

Ces hypothèses semblent confirmées par les résultats de la méta-analyse sur les insectes ravageurs (Jactel et Brockerhoff, 2007) qui montrent que, dans huit études où les peuplements purs d'une essence forestière ont été comparés à plusieurs types de mélanges variant par la proportion en espèces d'arbres associées, les dégâts sur cette essence objectif diminuent quand sa proportion diminue dans le mélange.

Un deuxième type de barrière, de type mécanique ou physico-chimique, est apporté par les essences associées et limite les capacités de localisation ou de contamination puis de colonisation des arbres hôtes. Certains insectes, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) au Canada ou le bombyx disparate, se dispersent par les jeunes larves emportées par le vent, tout comme de nombreux champignons sont disséminés par le vent qui transporte les spores. Dans les forêts mixtes, la probabilité que ces organes de dispersion passive touchent un arbre hôte est réduite, alors qu'augmente le risque d'être intercepté par une essence non hôte, ce qui diminue au final le risque d'établissement d'une infection (Kemp et Simmons, 1979 ; Heybroek, 1982). Un certain nombre de maladies racinaires s'étendent par contact ou anastomose racinaire. La présence d'une espèce non hôte entre deux arbres de l'essence objectif peut permettre d'éviter la transmission de la maladie de l'un à l'autre comme cela a été observé avec le fomes (Linden et Vollbrecht, 2002). Pour les insectes (Watt, 1992) ou les mammifères herbivores qui repèrent visuellement leurs arbres hôtes (Pietrzykowski *et al.*, 2003), le mélange d'essences peut contribuer à les masquer. Dans les jeunes régénérations, les plants forestiers peuvent également être protégés de l'abroustissement par les grands herbivores par des plantes nurses qui assurent une barrière physique (plantes épineuses) ou chimique (plantes toxiques) (Smit *et al.*, 2007). De nombreuses espèces d'insectes utilisent aussi l'odeur des plantes hôtes pour les identifier et les infester, comme les scolytes des conifères qui perçoivent les composés terpéniques émis par les arbres. Or, un nombre croissant d'études démontrent que ces scolytes peuvent aussi capter les odeurs d'essences non hôtes (feuillus) et utiliser ce signal pour éviter des habitats défavorables. Les forêts mélangées, présentant une plus grande diversité de composés olfactifs, seraient donc moins sujettes aux pullulations de scolytes (Zhang et Schlyter, 2004). Là encore les résultats de la méta-analyse sur les insectes herbivores (Jactel et Brockerhoff, 2007) semblent corroborer cette hypothèse puisque, en moyenne et pour les insectes oligophages, la réduction des niveaux de dégâts dans les peuplements mélangés est deux fois plus importante quand ces mélanges associent des feuillus et des résineux, aux émissions d'odeurs plus contrastées, que lorsqu'ils associent seulement des résineux ou seulement des feuillus.

Le troisième obstacle à l'infection des arbres hôtes dans les forêts mélangées est de nature phénologique. Pour de nombreuses espèces d'insectes défoliateurs des essences caducifoliées, les jeunes larves ne peuvent s'alimenter que sur les jeunes feuilles, nécessitant une bonne coïncidence temporelle entre l'éclosion des œufs et le débourrement des bourgeons (van Asch et Visser, 2007). De même, pour certains champignons pathogènes comme les rouilles, la coïncidence phénologique entre l'émission des spores et le débourrement foliaire ou l'élongation des

rameaux est une condition du succès de l'infection (Desprez-Loustau et Wagner, 1997 ; Blenis et Li, 2005). Dans les forêts mixtes, il est peu probable que cet ajustement temporel soit optimal avec toutes les essences forestières, ce qui réduit le taux global d'infection (Du Merle et Mazet, 1983). À l'inverse, dans les forêts pures, la pression de sélection est plus forte sur les insectes ou les pathogènes pour ajuster leur cycle biologique à la période étroite de présence du stade sensible chez l'arbre hôte, ce qui contribue à l'émergence de populations mieux adaptées et donc plus agressives (Mitter *et al.*, 1979).

Pour les herbivores polyphages ou les pathogènes généralistes, un dernier type d'obstacle à la colonisation de l'essence hôte opère dans les forêts mélangées, qui s'apparente au processus de diversion. Lorsque les niveaux de populations de ces agents biotiques sont encore faibles et que le mélange forestier associe à l'essence objectif des plantes plus appétentes ou plus sensibles, ces dernières sont souvent les premières affectées, réduisant les dégâts sur l'essence objectif. Ainsi, deux ravageurs de l'Eucalyptus en Australie, *Amblypelta cocophaga* (Bigger, 1985) et *Chrysophtharta bimaculata* (Elek, 1997), commettent moins de dégâts sur cette essence quand elle est cultivée en présence d'espèces indigènes d'arbres ou d'arbustes préférées par les insectes.

Cependant, le plus souvent, le mélange d'espèces d'arbres conduit au phénomène inverse c'est-à-dire à une augmentation du risque de dégâts par les insectes polyphages et les champignons généralistes selon un processus de type contagieux (White et Whitham, 2000). Lorsque les insectes augmentent leur niveau de population, il arrive un moment où la ressource constituée par les essences associées vient à manquer. Ils "basculent" alors sur l'essence objectif et lui occasionnent des dégâts d'autant plus importants qu'ils sont devenus très nombreux. Dans la méta-analyse sur les insectes forestiers, 42 études concernaient des polyphages. Dans 21 cas, les essences associées n'étaient pas ou étaient moins préférées à l'essence objectif et les niveaux de dégâts restaient plus faibles dans les peuplements mélangés. À l'inverse dans les 21 autres cas, au moins une autre essence plus favorable au développement du ravageur était associée à l'essence objectif dans le mélange et celui-ci se révélait plus exposé au risque sanitaire que le peuplement pur. Les herbivores comme le campagnol ou l'élan (Pusenius *et al.*, 2003 ; Vehviläinen et Koricheva, 2006) ou les marsupiaux arboricoles (Pietrzykowski *et al.*, 2003) montrent des résultats similaires puisque la présence d'une plante plus appétente dans le mélange augmente le taux de consommation des essences moins appétentes. Bien que moins documenté, il est probable qu'un tel processus de contagion existe aussi pour les champignons pathogènes de type généraliste ; ces derniers, en infectant d'abord un hôte sensible et produisant un inoculum important, seraient ensuite capables d'infecter des hôtes moins sensibles. Ainsi Hansen et Goheen (2000) rapportent que les peuplements purs de Pin sont rarement infectés par *Phellinus weirii* alors que des pins peuvent être infectés lorsqu'ils poussent en mélange avec des conifères plus sensibles comme le Douglas.

L'association de certaines espèces végétales dans le peuplement forestier peut également conduire à une augmentation de l'incidence des insectes ravageurs ou des champignons pathogènes de type hétéroécique, c'est-à-dire ayant besoin de deux hôtes différents pour compléter leur cycle biologique. Si ces hôtes alternants sont présents dans la même parcelle, ils peuvent chacun subir des dégâts importants. Ainsi, la rouille courbeuse des pins, *Melampsora pinitorqua*, effectue une part de son cycle reproductif sur les feuilles de Peupliers ou de Trembles et de nombreuses études ont montré que la sensibilité des peuplements mélangés de Pin à ce pathogène augmente logiquement avec l'abondance de Peupliers dans le mélange (Mattila, 2002, 2005). De même, le chermès du Douglas, *Adelges cooleyi*, commet des dégâts sur l'Épicéa de Sitka où il effectue sa phase sexuée quand l'Épicéa est mélangé au Douglas sur lequel le puceron se reproduit par parthénogénèse (Wainhouse, 2005).

L'impact des ennemis naturels

La troisième raison majeure pour laquelle les forêts mélangées sont généralement moins exposées aux risques sanitaires est qu'elles offrent des meilleures conditions de survie et de développement aux ennemis naturels des insectes ravageurs ou champignons pathogènes, permettant donc un contrôle biologique plus efficace de ces bioagresseurs (Root, 1973 ; Jactel *et al.*, 2005). Dans une étude récente réalisée en Finlande, il a ainsi été montré que les larves de la tenthrède défoliatrice *Neodiprion sertifer* présentent un taux de survie deux fois plus élevé dans des peuplements purs de Pin sylvestre que dans des peuplements mélangés avec du Bouleau, où l'abondance de fourmis prédatrices est elle-même deux fois plus importante (Kaitaniemi *et al.*, 2007).

Il est largement reconnu que la diversité des insectes (Siemann *et al.*, 1998 ; Novotny *et al.*, 2006) et des champignons (Burrows et Pflieger, 2002) augmente avec celle des plantes. Dans les forêts les plus riches en espèces arborées, les prédateurs, parasitoïdes ou antagonistes, s'ils ne sont pas eux-mêmes trop spécialistes, disposent donc en principe d'une plus grande diversité et abondance d'hôtes ou de proies de substitution permettant de maintenir des populations stables en attendant de se reporter sur l'insecte ravageur ou le champignon pathogène. Ainsi au moins trois espèces d'insectes parasitoïdes généralistes de la tordeuse des pousses de l'épinette, *Choristoneura fumiferana*, sont connues pour parasiter d'autres espèces de Lépidoptères défoliateurs d'essences feuillues (Maltais *et al.*, 1989 ; Cappucino et Martin, 1997 ; Cappucino *et al.*, 1998), conduisant à un plus fort taux de parasitisme de la tordeuse dans les forêts mélangées (Kemp et Simmons, 1978). De même, la punaise anthocoride *Elatophilus nigricornis* est naturellement prédatrice de la cochenille du Pin laricio, *Matsucoccus pini*, en Corse mais elle peut s'attaquer à la cochenille du Pin maritime, *Matsucoccus feytaudi*, récemment introduite dans l'île. Dans des conditions stationnelles analogues, le Pin maritime s'avère moins infesté par *Matsucoccus feytaudi* dans les forêts mixtes de Pin maritime et de Pin laricio, où la punaise prédatrice est également plus abondante, laissant supposer un contrôle biologique plus efficace dans les peuplements mélangés (Jactel *et al.*, 2006). Il est aussi suggéré que les forêts mélangées abritent davantage d'espèces de champignons antagonistes, capables de réguler les niveaux d'infestation des pathogènes ou de ralentir leur expansion, comme cela a été observé pour le fomes, *Heterobasidion annosum* (Johanson et Marklund, 1980 ; Fedorov et Poleschuk, 1981).

Les forêts mixtes pourraient également fournir de meilleures ressources alimentaires de complément aux ennemis naturels des insectes et champignons pathogènes. Les adultes des insectes parasitoïdes de la tordeuse des pousses des pins, *Rhyacionia buoliana* (Syme, 1975), ou du scolyte de l'Épicéa, *Ips typographus* (Hougardy et Gregoire, 2000), voient leur longévité considérablement augmentée lorsqu'ils peuvent consommer le nectar des plantes à fleurs présentes dans les forêts de conifères. Le miellat produit par les pucerons est une autre source essentielle de glucides pour les insectes parasitoïdes et les forêts mélangées semblent fournir un meilleur apport de miellat car les différentes espèces d'arbres qui les composent hébergent à leur tour différentes espèces de pucerons qui diffèrent par leur qualité et par leur période de production (Zoebelein, 1957). De même, la présence d'espèces d'Acacia dans le sous-bois des forêts d'Eucalyptus augmente la quantité d'azote dans le sol, permettant une diversification de la flore microbienne au sein de laquelle certaines espèces pourraient exercer une action antagoniste vis-à-vis de *Phytophthora cinnamomi* (Murray, 1987).

Les forêts mélangées présentent aussi une plus grande diversité structurale et un plus grand nombre de micro-habitats, offrant donc davantage de refuges ou d'abris potentiels aux ennemis naturels pour se protéger contre des conditions climatiques adverses (Finke et Denno, 2002) ou pour se reproduire (Dickson, 1979). Il a ainsi été récemment montré que la huppe fasciée *Upupa epops*, un important prédateur de la processionnaire du pin, se maintient préférentiellement dans

les forêts de Pin maritime où subsistent des bosquets de vieux chênes dans lesquels elle trouve les cavités nécessaires à sa nidification (Barbaro *et al.*, 2007).

CONCLUSIONS

Un nombre croissant de données objectives semblent donc accréditer l'hypothèse d'une plus forte résistance des forêts mélangées aux agents biotiques. Pour autant la diversification des forêts ne saurait être vue comme la panacée pour réduire les dégâts sanitaires. Il reste en effet que certaines forêts mélangées sont particulièrement exposées aux risques biotiques (Koricheva *et al.*, 2006) alors qu'il existe des monocultures forestières "chanceuses" (Pautasso *et al.*, 2005) qui échappent à ces problèmes. Cette apparente contradiction vient sans doute d'un manque d'analyse des mécanismes écologiques qui sous-tendent la relation entre diversité et résistance des forêts aux ravageurs et pathogènes. En testant l'hypothèse que les forêts mélangées sont moins sensibles à ces bioagresseurs car leurs arbres hôtes sont moins accessibles et leurs ennemis naturels plus efficaces, nous avons soulevé deux points importants :

- la composition de l'assemblage des essences forestières dans les mélanges est plus importante que le nombre d'espèces d'arbres associées ;
- l'intensité et le signe (positif ou négatif) de l'effet de la diversité des forêts sur la résistance aux pathogènes dépendent du degré de spécialisation trophique de ces agents biotiques.

En résumé, l'association d'autres essences hôtes, plus sensibles ou appétentes, à une essence objectif accroît son risque d'infestation par les ravageurs ou pathogènes généralistes ou polyphages. À l'inverse, l'addition d'une grande proportion d'essences non hôtes, différant largement par leurs caractéristiques biologiques de l'essence objectif, conduit à une réduction sensible des infestations par les herbivores et les pathogènes spécialistes ou oligophages. Or, une même essence forestière peut être exposée aux dégâts de nombreuses espèces de ravageurs ou de pathogènes différant par leur degré de spécialisation et le nombre d'espèces hôtes. La diversification des forêts comme méthode de prévention du risque sanitaire devrait donc s'appuyer sur une analyse approfondie de la prévalence des principaux agents biotiques de l'essence objectif pour en déterminer les plus fréquents et dommageables. Si ces derniers s'avèrent polyphages ou généralistes, il est probablement inutile de favoriser la gestion de l'essence objectif en peuplements mélangés. Si, au contraire, ses principaux bioagresseurs présentent un spectre restreint d'essences hôtes ou sensibles, il paraît recommandé de favoriser le mélange en prenant soin d'associer des essences forestières qui ne soient hôtes pour aucun de ces agents pathogènes. Bien entendu, ces suggestions ne valent que pour la limitation du risque sanitaire, elles ne considèrent pas l'effet de l'assemblage des essences forestières sur leur croissance et donc la production de biomasse par les forêts mélangées. Certaines associations peuvent en effet conduire à des situations de compétition pour la ressource entre espèces d'arbres ou au contraire de facilitation, produisant des effets contrastés sur la productivité (Forrester *et al.*, 2005). Ces suggestions n'intègrent pas davantage les problèmes sylvicoles et économiques soulevés par la gestion des essences forestières en mélange.

Une approche globale devrait donc être initiée, associant écologues, sylviculteurs et économistes, afin de mesurer les effets positifs et négatifs du mélange d'essences forestières pour la croissance des arbres, pour leur résistance aux ravageurs mais aussi pour la gestion sylvicole des peuplements, afin de trouver le meilleur compromis. Si cette gestion optimale des forêts mélangées peut paraître difficile à atteindre à l'échelle du peuplement forestier, notamment en raison des contraintes technico-économiques, il faut garder à l'esprit que la diversité des essences forestières existe également à l'échelle du paysage, notamment sous forme d'assemblages de

parcelles de compositions différentes. Or, une étude récente souligne l'intérêt de l'hétérogénéité des paysages agricoles pour la prévention du risque d'attaque d'insectes dans les cultures agricoles (Bianchi *et al.*, 2006). Il conviendrait donc sans doute d'intensifier les recherches sur la distribution spatiale des infestations de ravageurs et pathogènes dans les paysages forestiers afin de vérifier si leur hétérogénéité est bien un facteur de réduction du risque sanitaire et si les mécanismes écologiques qui relient la diversité à la résistance des forêts s'appliquent aussi à cette échelle. Des boisements mixtes constitués d'essences variées et maintenus dans les espaces interstitiels d'un paysage de forêt de production, où les essences les plus productives sont gérées en peuplements purs, pourraient en effet contribuer à limiter l'accès des ravageurs et pathogènes aux arbres hôtes et constituer des réserves biologiques pour leurs ennemis naturels.

Hervé JACTEL
Équipe Entomologie forestière & Biodiversité
UMR 1202 BIOGECO
INRA
Domaine de l'Hermitage
F-33612 CESTAS
(herve.jactel@pierreton.inra.fr)

Eckehard BROCKERHOFF
SCION - New Zealand Forest Research Institute
PO Box 29237
CHRISTCHURCH 8540 (NEW ZEALAND)
(Eckehard.Brockerohoff@scionresearch.com)

Dominique PIOU
DÉPARTEMENT DE LA SANTÉ DES FORÊTS
Impasse R. Lavigne
F-33150 CENON
(dominique.piou@agriculture.gouv.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- BARBARO (L.), COUZI (L.), BRETAGNOLLE (V.), NEZAN (J.), VETILLARD (F.). — Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the Eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. — *Biodiversity and Conservation*, 2007, pp. 1073-1087.
- BARTHOD (C.). — Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées - 1^{re} partie. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 6, 1994, pp. 609-628.
- BIANCHI (F.J.J.A.), BOOIJ (C.J.H.), TSCHARNTKE (T.). — Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. — *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences*, n° 273, 2006, pp. 1715-1727.
- BIGGER (M.). — The effect of attack by *Amblypelta cocophaga* (Hemiptera: Coreidae) on growth of *Eucalyptus deglupta* in the Solomon Islands. — *Bulletin of Entomological Research*, 75, 1985, pp. 595-608.
- BLENIS (P.), LI (W.H.). — Incidence of main stem infections of lodgepole pine by western gall rust decreases with tree age. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, n° 6, 2005, pp. 1314-1318.
- BRASIER (C.M.), BEALES (P.A.), KIRK (S.A.), DENMAN (S.), ROSE (J.). — *Phytophthora kernoviae* sp nov., an invasive pathogen causing bleeding stem lesions on forest trees and foliar necrosis of ornamentals in the UK. — *Mycological Research*, 109, 2005, pp. 853-859.

- BURROWS (R.L.), PFLEGER (F.L.). — Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. — *Canadian Journal of Botany*, 80, 2002, pp. 120-130.
- CAPPUCINO (N.), MARTIN (M.A.). — The birch tube-maker *Acrobasis betulella* in a fragmented habitat: the importance of patch isolation and edges. — *Oecologia*, n° 110, 1997, pp. 69-76.
- CAPPUCINO (N.), LAVERTU (D.), BERGERON (Y.), REGNIERE (J.). — Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. — *Oecologia*, n° 114, 1998, pp. 236-242.
- DANELL (K.), EDENIUS (L.), LUNDBERG (P.). — Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. — *Ecology*, vol. 72, n° 4, 1991, pp. 1350-1357.
- DESPREZ-LOUSTAU (M.L.), MARÇAIS (B.), NAGELEISEN (L.M.), PIOUS (D.), VANNINI (A.). — Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. — *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 6, 2006, pp. 597-612.
- DESPREZ-LOUSTAU (M.L.), WAGNER (K.). — Influence of silvicultural practices on twisting rust infection and damage in maritime pine, as related to growth. — *Forest Ecology and Management*, vol. 98, n° 2, 1997, pp. 135-147.
- DICKSON (J.G.). — Seasonal population of insectivorous birds in mature bottomland hardwood forest in south Louisiana. In : The role of insectivorous birds in forest ecosystems / J.G. Dickson, R.N. Connor, R.R. Fleet, J.A. Jackson, J.C. Kroll. — New-York : Academic Press, 1979. — pp. 261-269.
- DU MERLE (P.), MAZET (R.). — Phénologies comparées du Chêne pubescent, du Chêne vert et de *Tortrix viridana* (Lepidoptera : Tortricidae). Mise en évidence chez l'insecte de deux populations sympatriques adaptées chacune à l'un des chênes. — *Acta Oecologica - Oecologia Applicata*, n° 4, 1983, pp. 55-74.
- EDENIUS (L.). — The effect of resource depletion on the feeding behaviour of a browser: winter foraging by moose on Scots pine. — *Journal of Applied Ecology*, vol. 28, n° 1, 1991, pp. 318-328.
- ELEK (J.A.). — Assessing the impact of leaf beetles in eucalyptus plantations and exploring options for their management. — *Tasforests*, n° 9, 1997, pp. 139-154.
- FAO. — State of the World's Forests. Selected issues in the forest sector. Planted Forests. — 2007. <http://www.fao.org/docrep/009/ao773e/ao773e00.htm>
- FEDOROV (N.J.), POLESCHUK (J.M.). — Conifer root rot studies in the USSR for the years 1976-1978. — *European Journal of Forest Pathology*, 11, 1981, pp. 44-50.
- FINKE (D.L.), DENNO (R.F.). — Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. — *Ecology*, 83, 2002, pp. 643-652.
- FORRESTER (D.I.), BAUHUS (H.), COWIE (A.L.). — On the success and failure of mixed-species tree plantations: lessons learned from a model system of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. — *Forest Ecology and Management*, n° 209, 2005, pp. 147-155.
- GÉRI (C.). — Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers : cas de *Diprion pini* et dynamique des populations de la processionnaire du Pin en Corse. — Université de Paris-Sud, 1980 (Thèse).
- GERLACH (J.P.), REICH (P.B.), PUETTMAN (K.), BAKER (T.). — Species, diversity, and density affect tree seedling mortality from *Armillaria* root rot. — *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1997, pp. 1509-1512.
- GIBSON (I.A.S.), JONES (T.M.). — Monoculture as the origin of major pests and diseases. In: Origins of pest, parasite, disease and weed problems / J.M. Cherrett, G.R. Sagar eds. — 8th Symposium of the British Ecological Society, Bangor, April 12-14 1976. — Oxford : Blackwell Scientific Publication, 1977. — pp. 139-161.
- GILBERT (G.S.). — Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. — *Annual Review of Phytopathology*, 40, 2002, pp. 13-43.
- GOTTSCHALK (K.W.), TWERY (M.J.). — Gypsy moth in pine-hardwood mixtures. In : Pine-hardwood mixtures: a symposium on management and ecology of the type / T.A. Waldrop editor. — *USDA Forest Service General Technical Report SE 58*, 1989, pp. 50-58.
- HANSEN (E.M.), GOHEEN (E.M.). — *Phellinus weirii* and other native root pathogens as determinants of forest structure and process in western North America. — *Annual Review of Phytopathology*, vol. 38, 2000, pp. 515-539.
- HEIKKILÄ (R.), HÄRKÖNEN (S.). — Moose browsing in young Scots pine stands in relation to forest management. — *Forest Ecology and Management*, vol. 88, n° 1-2, 1996, pp. 179-186.
- HEYBROEK (H.M.). — Monoculture versus mixture: interactions between susceptible and resistant trees in mixed stand. In : Resistance to disease and pest in forest trees / H.M. Heybroek, B.R. Stephan, K. von Weissenberg editors. — Wageningen : Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1982. — pp. 326-341.

- HJALTEN (J.), DANELL (K.), LUNDBERG (P.). — Herbivore avoidance by association – Vole and hare utilization of woody plants. — *Oikos*, vol. 68, n° 1, 1993, pp. 125-131.
- HOUGARDY (E.), GREGOIRE (J.-C.). — Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. — *Entomologia Experimentalis et Applicata*, vol. 96, n° 3, 2000, pp. 253-263.
- IFN. — Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises. Édition 2005. — Nogent-sur-Vernisson : IFN, 2005.
- JACTEL (H.), BROCKERHOFF (E.). — Tree diversity reduces herbivory by forest insects. — *Ecology Letters*, vol. 10, n° 9, 2007, pp. 835-848.
- JACTEL (H.), BROCKERHOFF (E.), DUELLI (P.). — A test of the biodiversity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In : Forest Diversity and Function – Temperate and Boreal Systems / M. Scherer-Lorenzen, C. Körner, E.-D. Schulze, eds. — Springer Verlag, 2005 (Ecological studies, vol. 176, pp. 235-262).
- JACTEL (H.), MENASSIEU (P.), VÉTILLARD (F.), GAULIER (A.), SAMALENS (J.C.), BROCKERHOFF (E.G.). — Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bark scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, 2006, pp. 314-323.
- JOHANSSON (M.), MARKLUND (E.). — Antagonists of *Fomes annosus* in the rhizosphere of grey alder (*Alnus incana*) and Norway spruce (*Picea abies*). — *European Journal of Forest Pathology*, 10, 1980, pp. 385-396.
- KAITANIEMI (P.), RIIHIMÄKI (J.), KORICHEVA (J.), VEHVILÄINEN (H.). — Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. — *Silva Fennica*, 41, 2007, pp. 259-268.
- KARLMAN (M.), HANSSON (P.), WITZELL (J.). — *Scleroderris* canker on lodgepole pine introduced in northern Sweden. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, 1994, pp. 1948-1959.
- KEMP (W.P.), SIMMONS (G.A.). — Influence of stand factors on survival of early instar spruce budworm. — *Environmental Entomology*, 8, 1979, pp. 993-996.
- KORHONEN (K.), DELATOUR (C.), GREIG (B.J.W.), SCHÖNHAR (S.). — Silvicultural control. In : *Heterobasidion annosum*. Biology, ecology, impact and control / S. Woodward, J. Stenlid, R. Karjalainen, A. Hüttermann, eds. — Wallingford : CABI, 1998. — pp. 283-313.
- KORICHEVA (J.), VEHVILÄINEN (H.), RIIHIMÄKI (J.), RUOHOMÄKI (K.), KAITANIEMI (P.), RANTA (H.). — Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, 2006, pp. 324-336.
- LANDMANN (G.). — Forest health, silviculture and forest management. In : Problemas sanitarios en los sistemas forestales: de los espacios protegidos a los cultivados rapido / R. Montoya, editor. — Madrid : Organismo Autonomo Parques Nacionales, 1998. — pp. 155-183 (Coleccion Technica).
- LINDEN (M.), VOLLBRECHT (G.). — Sensitivity of *Picea abies* to butt rot in pure stands and in mixed stands with *Pinus sylvestris* in southern Sweden. — *Silva Fennica*, vol. 36, n° 4, 2002, pp. 767-778.
- LOREAU (M.), NAEEM (S.), INCHAUSTI (P.), BENGTSSON (J.), GRIME (J.P.), HECTOR (A.), HOOPER (D.U.), HUSTON (M.A.), RAFFAELLI (D.), SCHMID (B.), TILMAN (D.), WARDLE (D.A.). — Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. — *Science*, 294, 2001, pp. 804-808.
- MALTAIS (J.), REGNIÈRE (J.), CLOUTIER (C.), HEBERT (C.), PERRY (D.F.). — Seasonal biology of *Meteorus trachynotus* (Hymenoptera: Braconidae) and of its overwintering host *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae). — *Canadian Entomologist*, 121, 1989, pp. 745-756.
- MATTILA (U.). — Probability models for pine twisting rust (*Melampsora pinitorqua*) damage in Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands in Finland. — *Forest Pathology*, 35, 2005, pp. 9-21.
- MATTILA (U.). — The risk of pine twisting rust damage in young Scots pines: a multilevel logit model approach. — *Forest Ecology and Management*, 165, 2002, pp. 151-161.
- MCCAULEY (K.J.), COOK (S.A.). — *Phellinus weirii* infestation of two mountain hemlock forests in the Oregon Cascades. — *Forest Science*, 26, 1980, pp. 23-29.
- MCDUGALL (K.L.), HOBBS (R.J.), HARDY (G.E.S.). — Vegetation of *Phytophthora cinnamomi*-infested and adjoining uninfested sites in the northern Jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest of Western Australia. — *Australian Journal of Botany*, vol. 50, n° 3, 2002, pp. 277-288.
- MENGES (E.S.), LOUCKS (O.L.). — Modeling a Disease-Caused Patch Disturbance: Oak Wilt in the Midwestern United States. — *Ecology*, 65, 1984, pp. 487-498.
- MITTER (C.), FUTUYAMA (D.J.), SCHNEIDER (J.C.), HARE (J.D.). — Genetic variation and host plant relations in a parthenogenetic moth. — *Evolution*, 33, 1979, pp. 777-790.

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

- MORNEAU (F.), DUPREZ (C.), HERVÉ (J.-C.). — Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 2, 2008, pp. 107-120.
- MORRISON (D.J.), WALLIS (G.W.), WEIR (L.C.). — Control of *Armillaria* and *Phellinus* root disease: 20-year results from the Shimikin stump removal experiment. — Canadian Forest Service, Pacific Forest Centre, Victoria, *Information Report BC-X-302*, 1988.
- MURRAY (D.I.L.). — Rhizosphere microorganisms from the Jarrah forest of Western Australia and their effects on vegetative growth and sporulation in *Phytophthora cinnamomi* sands. — *Australian Journal of Botany*, 35, 1987, pp. 567-586.
- NORLANDER (G.), BYLUND (H.), ÖRLANDER (G.), WALLERTZ (K.). — Pine weevil population density and damage to coniferous seedlings in a regeneration area with and without shelterwood. — *Scandinavian Journal of Forest Research*, 18, 2003, pp. 438-448.
- NOVOTNY (V.), DROZD (P.), MILLER (S.E.), KULFAN (M.), JANDA (M.), BASSET (Y.), WEIBLEN (G.D.). — Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? — *Science*, 313, 2006, pp. 1115-1118.
- PAUTASSO (M.), HOLDENRIEDER (O.), STENLID (J.). — Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity. Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems. — *Ecological Studies: Analysis and Synthesis*, 176, 2005, pp. 263-289.
- PETERSSON (M.), ÖRLANDER (G.). — Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, 2003, pp. 64-73.
- PIETRZYKOWSKI (E.), MCARTHUR (C.), FITZGERALD (H.), GOODWIN (A.N.). — Influence of patch characteristics on browsing of tree seedlings by mammalian herbivores. — *Journal of Applied Ecology*, vol. 40, n° 3, 2003, pp. 458-469.
- PIOU (D.), NAGELEISEN (L.M.), DESPREZ-LOUSTAU (M.L.), CANDAU (J.N.). — Les risques sanitaires consécutifs à l'été 2003 à la lumière de la littérature. — *Rendez-Vous techniques*, n° 11, 2006, pp. 28-33.
- PUSENIUS (J.), PRITTINEN (K.), ROININEN (H.), ROUSI (M.). — Effects of the availability of herbaceous food on vole attacks on birch seedlings. — *Ecoscience*, vol. 10, n° 2, 2003, pp. 155-160.
- ROOT (R.B.). — Organisation of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). — *Ecological Monograph*, 43, 1973, pp. 94-125.
- ROUAULT (G.), CANDAU (J.N.), LIEUTIER (F.), NAGELEISEN (L.M.), MARTIN (J.C.), WARZEE (N.). — Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. — *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 6, 2006, pp. 613-624.
- SCHERER-LORENZEN (M.), KORNER (C.), SCHULZE (E.D.). — The functional significance of forest diversity: the starting point. Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems. — *Ecological Studies: Analysis and Synthesis*, 176, 2005, pp. 3-12.
- SIEMANN (E.), TILMAN (D.), HAARSTAD (J.), RITCHIE (M.). — Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. — *American Naturalist*, 152, 1998, pp. 738-750.
- SMIT (C.), VANDENBERGHE (C.), DEN OUDEN (J.), MULLER-SCHARER (H.). — Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. — *Oecologia*, vol. 152, n° 2, 2007, pp. 265-273.
- SYME (P.D.). — The effects of flowers on the longevity and fecundity of two native parasites of the European pine shoot moth in Ontario. — *Environmental Entomology*, n° 4, 1975, pp. 337-346.
- THOR (M.), STAHL (G.), STENLID (J.). — Modelling root rot incidence in Sweden using tree, site and stand variables. — *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 20, n° 2, 2005, pp. 165-176.
- VAN ASCH (M.), VISSER (M.E.). — Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony. — *Annual Review of Entomology*, 52, 2007, pp. 37-55.
- VEHVILÄINEN (H.), KORICHEVA (J.). — Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. — *Ecography*, vol. 29, n° 4, 2006, pp. 497-506.
- VEHVILÄINEN (H.), KORICHEVA (J.), RUOHOMÄKI (K.), JOHANSSON (T.), VALKONEN (S.). — Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. — *Basic and Applied Ecology*, 7, 2006, pp. 1-11.
- VERHEYDEN (H.), BALLON (P.), BERNARD (V.), SAINT-ANDRIEUX (C.). — Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. — *Mammal Review*, vol. 36, n° 3, 2006, pp. 217-234.
- WAINHOUSE (D.). — Ecological methods in forest pest management. — Oxford (UK) : Oxford University Press, 2005.

- WATT (A.D.). — Insect pest population dynamics: Effects of tree species diversity. *In* : The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees / M.G.R. Cannell, D.C. Malcolm, P.A. Robertson eds. — Oxford : Blackwell Scientific Publications, 1992. — pp. 267-275.
- WHITE (J.A.), WHITHAM (T.G.). — Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. — *Ecology*, 81, 2000, pp. 1795-1803.
- ZHANG (Q.H.), SCHLYTER (F.). — Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. — *Agricultural and Forest Entomology*, vol. 6, n° 1, 2004, pp. 1-19.
- ZOEBELEIN (G.). — Die Rolle des Waldhonigtaus im Nahrungshaushalt forstlich nützlicher Insekten. — *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 76, 1957, pp. 24-34.

LE RISQUE SANITAIRE DANS LES FORÊTS MÉLANGÉES (Résumé)

L'accroissement des surfaces de plantations forestières, souvent constituées d'une seule essence, et les menaces sanitaires qui pèsent sur les forêts dans le contexte du changement climatique ravivent l'intérêt porté à la relation entre diversité des essences forestières et résistance des forêts aux attaques d'insectes, de champignons et de grands herbivores. L'analyse de la littérature scientifique internationale montre que les forêts mélangées résistent mieux en général que les forêts pures aux agents biotiques spécialistes ou oligophages alors que les généralistes ou polyphages commettent autant de dégâts dans les deux types de forêt. Les deux principales causes de la moindre sensibilité des forêts mélangées aux ravageurs et pathogènes sont la réduction de l'accessibilité des arbres hôtes et le renforcement du contrôle biologique par les ennemis naturels. Plus que leur richesse spécifique, c'est la composition quantitative et qualitative de l'assemblage des essences forestières qui détermine le degré d'exposition des forêts mélangées aux risques sanitaires.

DISEASE RISK IN MIXED FORESTS (Abstract)

The increase in planted forests areas, often as pure species, in combination with the health hazards for forests arising from climate change have sparked increasing interest in the relationship between the diversity of forest species and their resistance to insects, fungi and large herbivores. A review of the international scientific literature shows that, generally speaking, mixed forests are more resistant than pure ones to specialist, oligophagous biotic agents, whereas generalist, polyphagous agents generally cause the same amount of damage in both types of forest. The two main reasons that explain that mixed forests are less sensitive to pests and disease agents are the diminished accessibility to host trees and intensified biological control by natural enemies. What determines the degree of exposure of mixed forests to the risk of disease is the quantitative and qualitative composition of the mixture of forest species rather than their species-richness.
