



**HAL**  
open science

## Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées

Jean-Francois Dhote, Thomas Cordonnier, Philippe Dreyfus, Noël Le Goff

► **To cite this version:**

Jean-Francois Dhote, Thomas Cordonnier, Philippe Dreyfus, Noël Le Goff. Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2005, 10, pp.22-31. hal-02671163

**HAL Id: hal-02671163**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02671163>**

Submitted on 10 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.

## Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées

Les forêts hétérogènes, par leurs enjeux, constituent un domaine de recherches et d'investigations particulièrement important pour la gestion. Des chercheurs nous livrent ici leurs analyses, en s'appuyant sur une synthèse bibliographique fouillée dont l'intégralité est publiée : les nombreuses références retenues pourront ainsi alimenter la réflexion des lecteurs désireux d'approfondir certains points.

Les peuplements hétérogènes recouvrent une large gamme de formes forestières (Schütz, 1990) :

- des peuplements à une seule strate de végétation mélangée ;
- des mélanges stratifiés, chacune des strates étant pure ou mélangée ;
- des formations inéquiennes dans l'une au moins des strates (taillis-sous-futaie) ;
- des futaies jardinées, régulières par parquets ou par bouquets.

Nous insisterons assez peu sur les outils de description statique, par exemple les typologies de peuplement (Bastien, 2001 ; McElhinny *et al.*, 2005). En revanche, nous tenterons de préciser quelques enjeux socio-économiques et scientifiques autour de leur dynamique, de leur fonctionnement et de leur gestion, dans le contexte particulier des forêts tempérées.

### Situation en France métropolitaine

Le bilan suivant s'appuie sur plusieurs sources, compilées par MAP (2000). La répartition des surfaces forestières en unités de végétation homogènes indique un fractionnement prononcé : 25 % de la surface en unités inférieures à 50 ha, 37 % en unités supérieures à 500 ha. 82 % des lisières non-forestières concernent des terres agricoles, 13 % des milieux semi-



Futaie irrégulière avec mélange d'essences (chênes-pins)

T. Sardin, ONF

naturels. Les formations *a priori* les plus pures (taillis, futaies de conifères ou de feuillus) représentent 40 % de la surface, les mélanges futaie-taillis plus du tiers, les futaies jardinées autour de 5 %.

À l'échelle nationale, le pool d'espèces en forêt est élevé : 73 espèces indigènes, 9 acclimatées, 54 exotiques. Localement, la richesse spécifique des placettes IFN se répartit comme suit : 32 % comptent une seule espèce arborée recensable, 30 % deux espèces, 21 % trois espèces, 17 % quatre et plus. Cette richesse varie entre grandes régions : les

peuplements à 1 ou 2 espèces sont très abondants dans le grand Sud-Ouest, le Midi méditerranéen et le Massif central ; les peuplements les plus riches se trouvent dans les plaines, collines et reliefs de l'Est. Le degré de pureté moyen des peuplements, mesuré en pourcentage du volume, varie de 91 % quand l'essence prépondérante est le pin maritime à 50 % pour le charme. Les formations les plus pures (> 80 %) regroupent des forêts méditerranéennes ou artificialisées (pin maritime, douglas, pin noir d'Autriche) ou des milieux à fortes contraintes (pin à crochets, pin d'Alep,

mélèze). Les essences sociales cultivées de manière semi-intensive (épicéa, sapin, pin sylvestre, châtaigner, chêne sessile, hêtre) ont une pureté comprise entre 70 et 80 %. Enfin, dans la gamme 50 - 70 %, on trouve essentiellement des stades pionniers (chêne pédonculé, saules, bouleaux, tremble, frêne).

En Europe tempérée, diversité ne se confond pas avec naturalité. Dans les forêts sub-naturelles d'altitude et les forêts d'Europe orientale en conservation intégrale depuis un siècle (Leibundgut, 1982 ; Falinski, 1986 ; Korpel, 1995), la végétation climacique est relativement pauvre, par comparaison avec la riche flore des régions analogues d'Asie ou d'Amérique (Latham et Ricklefs, 1993). Du fait de la longueur du cycle sylvigénétique (200 à 350 ans), ces forêts naturelles présentent une forte prépondérance de faciès homogènes en espèces et en structure. Les stades ouverts, à forte diversité et nécessaires au retour des essences de lumière, y sont 1,5 à 3 fois moins représentés qu'en forêt gérée (Schütz et Oldeman, 1996). Les formes d'allure jardinée sont généralement très fugaces, pendant la phase de désagrégation ; elles ne se maintiennent durablement que là où les perturbations sont fortes et récurrentes et le milieu très contraignant, par exemple dans les pessières subalpines (Korpel, 1995) ou en région méditerranéenne (Fady, 2004). Ce rôle important des régimes de perturbation dans l'homogénéité structurale a un caractère très général (Tilman, 1988).

Dans le contexte européen, les forêts françaises se distinguent donc par une forte diversité, à toutes les échelles. Celle-ci est liée d'une part à la large gamme des conditions bioclimatiques, d'autre part, et sans doute dans une proportion importante, aux conséquences des usages du sol actuels et anciens : importance des structures irrégulières issues du traitement en taillis-sous-futaie, place privilégiée accordée à la régénération naturelle, importance des formations jeunes ou dégradées, structure d'ensemble très fractionnée et en forte interaction avec des milieux ouverts, agricoles ou semi-naturels.

## Enjeux environnementaux et socio-économiques

### Peuplements hétérogènes, pratiques de gestion et biodiversité

La biodiversité est devenue un des enjeux majeurs de la gestion durable des forêts, pour des raisons éthiques et socio-économiques (Barthod, 1996). Les relations entre gestion forestière et biodiversité sont envisagées selon deux points de vue réciproques (Millier et al., 2004). Sur le plan patrimonial, quel est l'impact des pratiques sur la biodiversité ? De façon utilitariste, quels bénéfices annexes (stabilité, pérennité, moindres coûts) peut-on retirer de pratiques de promotion de la diversité ? Nous insistons plutôt sur ce second point de vue (rôle fonctionnel de la biodiversité), en empruntant beaucoup à l'ouvrage de synthèse « *Forest diversity and function* » (Scherer-Lorenzen et al., 2005).

Vis-à-vis de la biodiversité, les forêts hétérogènes apportent une contribution directe (cortège des essences ligneuses) mais surtout indirecte par l'association avec des espèces inféodées et la création de biotopes diversifiés, liés aux trouées ou lisières créées pour pérenniser le mélange (Gosselin et Laroussinie, 2004). Dans le détail, les relations entre la diversité du couvert forestier et celle des communautés associées sont très variées, selon les niches écologiques, les traits de vie et le fonctionnement des espèces d'intérêt (végétation basse, mammifères, oiseaux, insectes, champignons, micro-organismes). Par sa complexité, l'exemple de l'avifaune est intéressant (Le Tacon et al., 2001) : si les conifères hébergent en général une faune moins riche que les feuillus, quatre espèces font exception dont deux exotiques (douglas, épicéa, mélèze et cèdre) ; dans le massif du Ventoux, le milieu le plus riche est la cédraie, en raison de sa végétation structurée ; en plaine, la futaie régulière est localement plus pauvre en oiseaux que le taillis-sous-futaie, mais plus riche quand on la considère globalement sur tout son cycle sylvicole. En ce qui concerne les cervidés, la disponibilité alimentaire a une répartition spatiale nettement distincte selon le mode de traitement,

régulier ou jardiné, ce qui a des impacts sur la capacité d'accueil et la protection de la régénération forestière sous forte pression animale (Landmann et Muller, 1998 ; Lakière et al., 2001).

En matière de conservation (Rameau, 2001), les consignes de gestion privilégient des approches souples et dynamiques, en exploitant les capacités naturelles des espèces (migrations), avec des échelles d'intervention qui dépassent fréquemment le cadre du peuplement (espèces à larges territoires diversifiés) et le contexte strictement forestier (pelouses, milieux humides). Jactel et al. (2005) montrent qu'un contrôle des insectes ravageurs est possible via l'installation d'îlots de feuillus au sein de grands massifs résineux. Bengtsson et al. (2000) insistent d'une part sur l'intérêt patrimonial des milieux à faible densité arborée, d'autre part sur des solutions au niveau des paysages (réseaux de sites-refuge à forte diversité au sein d'espaces gérés intensivement). Compte tenu de la variabilité des situations, Schütz et Oldeman (1996) prônent une diversification des biotopes en combinant toutes les techniques sylvicoles disponibles : « *futaies claires et sombres, irrégulières et homogènes, finement mélangées et monospécifiques [...] régénérations aussi bien en grandes surfaces que très ponctuelles voire continues* ».

En résumé, si les peuplements hétérogènes ont bien des impacts significatifs sur la diversité des communautés associées, ils ne constituent qu'un outil spécifique au sein d'une stratégie patrimoniale globale.

### Résistance et résilience des peuplements hétérogènes vis-à-vis des aléas

Après les chablis massifs de 1990 et 1999 en Europe, de nombreux travaux ont tenté de préciser l'effet des méthodes sylvicoles et des caractéristiques du couvert sur la sensibilité des arbres au vent (Dhôte, 2005). Au-delà des résultats classiques sur les facteurs climatiques, la station et les sensibilités spécifiques, les deux facteurs influents affectés par la sylviculture sont la taille des arbres (hauteur, surface exposée,

élancement) et la rugosité du couvert (lisières, hétérogénéité des hauteurs, ouverture suite aux éclaircies). Il n'y a pas d'amélioration de la résistance dans les couverts mélangés à une strate ; par référence à la futaie régulière, la sensibilité en taillis-sous-futaie est identique (hêtre) ou plus forte (chênes). L'avantage des peuplements hétérogènes semble plutôt résider dans une meilleure résilience : chablis de plus petite taille, régénération en attente ou plus facile à obtenir et donc retour plus rapide vers un état satisfaisant.

En ce qui concerne les insectes ravageurs, les peuplements mélangés présentent en moyenne de moindres dégâts ou des niveaux de population plus faibles, la seule exception étant le cas des insectes polyphages (Jactel *et al.*, 2005). Cette meilleure résistance repose sur un accès réduit aux hôtes, un impact plus fort des ennemis naturels et une spécialisation sur les espèces-hôte les plus sensibles. Il existe aussi des phénomènes de compensation : dans les forêts mélangées du Nord-Est canadien, la mortalité des résineux pendant

les pullulations de tordeuse provoque une croissance accélérée des feuillus et enclenche la régénération des résineux (Saucier, 1997).

Pretzsch (2005) montre que, dans les forêts mélangées de Bavière après la sécheresse de 1976, la réaction négative du hêtre a été plus faible et de plus courte durée que celle de l'épicéa. Il s'ensuit un bénéfice par rapport à la situation des peuplements purs de l'espèce sensible : comme dans le cas des ravageurs, l'essence moins sensible bénéficie d'une baisse de pression de compétition et utilise mieux les ressources du milieu. Cela contribue à soutenir la production et à tamponner l'effet des perturbations.

En résumé, les peuplements hétérogènes présentent une meilleure résilience vis-à-vis des aléas. Sous l'angle des risques, on doit toutefois être attentif non pas à l'hétérogénéité des peuplements dans l'absolu, mais aux essences en présence. En effet, les sensibilités spécifiques sont en général très variables (de 1 à 10 entre chêne et épicéa pour le risque chablis) ; ces sensibilités ne sont pas forcément réduites en tant que telles par le mélange, qui est bénéfique par effet de système (prise de relais). Le mélange protège plutôt la forêt que les espèces.

### Forêts mélangées et changements environnementaux

Les recherches accumulées depuis la crise des « pluies acides », dans les années 1980, ont produit des résultats très importants :

- le caractère évolutif des écosystèmes forestiers (altération de la chimie des sols, acidification, eutrophisation, changements de flore) ;
- l'influence conjointe et en interaction de la pollution atmosphérique (dépôts acidifiants, ozone, CO<sub>2</sub>) et des pratiques de gestion (choix d'essences, densité des peuplements, diversité spécifique) sur le fonctionnement des écosystèmes et leur sensibilité aux aléas (sécheresse, pathogènes) ;
- une productivité forestière en Europe en augmentation depuis 150 ans, y compris dans les régions affectées par



T. Cordonnier, ONF

des dépérissements (sapinières et pessières d'Europe tempérée). Plus récemment, l'attention s'est focalisée sur les impacts forestiers, constatés et à venir, des changements environnementaux (climat, CO<sub>2</sub>, dépôts azotés). On s'attend à des évolutions plus ou moins prononcées pour la fertilité des sols, la composition spécifique, l'état de santé, la stabilité physique et la productivité.

Cette situation a trois conséquences pour les gestionnaires. Le milieu ne peut plus être considéré comme stationnaire, d'où le besoin d'outils évolutifs et généraux pour la caractérisation des stations. Le milieu ne peut plus être considéré comme indépendant des pratiques de gestion : le raisonnement linéaire usuel (station → essences potentielles et fertilité → critères d'exploitabilité et modes de récolte) doit faire place à des interactions plus subtiles (gestion → état des sols, disponibilité en eau → fertilité → gestion). Enfin, les décisions sont prises dans un contexte marqué par des tendances à long terme, des aléas pouvant entraîner de fortes perturbations et une incertitude concernant aussi bien les scénarios de changements environnementaux (sensibles aux hypothèses politiques et technologiques) que la réponse des écosystèmes.

Dans ce cadre, développer des capacités de résilience et d'adaptation est aujourd'hui considéré comme une motivation majeure pour des forêts plus mélangées, selon une « hypothèse d'assurance » (Naeem, 1998) : diminution des risques, sélection progressive des essences mieux adaptées aux nouvelles conditions climatiques (Pretzsch, 2005). On devrait aussi analyser le risque de favoriser, notamment par la futaie irrégulière, la progression d'essences d'ombre ou nomades (sapin, hêtre, frêne) dans des stations qui à long terme ne satisferont pas leurs besoins en eau (Schütz, 1999).

### **Tendances sylvicoles, conduite et conversion en forêt hétérogène**

Les problèmes posés et les évolutions sylvicoles varient entre grandes régions. En Allemagne et Europe centrale, une motivation importante est d'améliorer la stabilité et la profitabilité de forêts rési-

neuses, par des politiques de conversion en forêts mélangées et/ou irrégulières, voire de retour progressif vers des forêts feuillues « natives » (Otto, 1986 ; Sterba et Zingg, 2001). En Scandinavie, on s'intéresse surtout aux mélanges à but cultural (bouleaux-résineux). En France, le débat porte sur la meilleure valorisation des forêts feuillues mélangées de plaine (Bock et Richter, 2002). Dans les forêts de montagne, la pérennité de la fonction de protection et la rentabilisation des coûts d'exploitation sont deux questions majeures.

Il existe une forte convergence quant aux objectifs : développer des méthodes sylvicoles moins coûteuses et efficaces, favoriser la multifonctionnalité par des systèmes en bonne santé et adaptables (Schütz et Oldeman, 1996). De manière croissante, les innovations s'inspirent d'idées naturalistes : automatisation biologique, utilisation des pionnières comme éducatrices des essences-objectif, futaie à couvert continu, imitation des perturbations naturelles (Quine *et al.*, 1999 ; Bengtsson *et al.*, 2000 ; Turckheim et Bruciamacchie, 2005).

La diversité des situations se reflète dans l'alternative entre sylvicultures de peuplements ou d'arbres. Les premières prévalent dans les pays scandinaves, les secondes dans les régions où la filière est peu intégrée (objectif de gros bois à forte valeur ajoutée, gestion de la qualité individuelle, exploitation des niches commerciales : Bastien et Wilhelm, 2000). Vis-à-vis de l'irrégularité, la distinction formelle entre forêts mélangées et irrégulières s'affaiblit, l'argument étant que la promotion du mélange et le refus des sacrifices d'exploitabilité conduisent forcément à un recouvrement très large entre phases d'amélioration et de régénération. Néanmoins, on constate en pratique une capitalisation progressive des peuplements, liée à la productivité en hausse et aux difficultés de commercialisation des bois de faible valeur. Localement, la pérennisation de structures finement irrégulières suppose un long processus de conversion et un dosage délicat des coupes pour contrecarrer les tendances naturelles à la régularisation du couvert et à l'exclusion des essences les moins com-

pétitives (Schütz, 2001).

Il existe encore peu de résultats sur l'économie comparée des systèmes de production. Des travaux scandinaves indiquent une rentabilité meilleure pour les mélanges épicéa-bouleaux que pour les plantations pures (Valkonen et Valsta, 2001). Lors de la conversion en futaie irrégulière, on observe une modification importante dans la structure des coûts de gestion (Bouillie, 2001) ; le facteur limitant actuel, pour l'évaluation économique, est la capacité des modèles de croissance à simuler correctement la régénération et à intégrer les risques (Hanewinkel et Pretzsch, 2000).

### **Quelles questions scientifiques sont posées actuellement ?**

#### **Autécologie des essences forestières**

Pour le choix des essences et leur conduite en forêts hétérogènes, on a besoin de renouveler les approches de l'autécologie des essences. Les progrès attendus concernent la description des milieux, la modélisation des niches écologiques et de la productivité, et enfin, compte tenu des changements environnementaux, la diversification des traits de vie spécifiques considérés (phénologie, dispersion, appétence pour la faune, sensibilité aux stress...). La caractérisation du milieu doit expliciter les facteurs énergétiques, hydriques et trophiques (Bergès, 1998) : climat, géomorphologie, réserve utile, fertilité et toxicité des sols. Une attention particulière est apportée aux facteurs qui vont connaître des évolutions régionalisées (température, bilan hydrique, nutrition azotée).

Ces progrès sont rendus possibles par la disponibilité accrue d'outils informatiques puissants : modèles numériques de terrain, grandes bases de données climatiques (modèle *Aurelhy*, Météo France), dendrométriques et écologiques (IFN) ou phytoécologiques (*EcoPlant*, Engref). En croisant ces données sous SIG et grâce aux progrès des techniques de modélisation, on peut étudier sur de vastes territoires les variations de présence / absence ou de productivité, et identifier ainsi les facteurs écologiques clé qui déterminent la niche écologique et la

compétitivité relative des essences. En France, des résultats sont disponibles pour l'indice de fertilité de l'épicéa et du hêtre sur un tiers ou la totalité du territoire et pour la niche écologique du sapin dans les Vosges (Seynave *et al.*, 2004 ; Pinto et Gégout, 2005). Ces travaux vont permettre progressivement :

- de préciser l'influence du contexte climatique et édaphique sur la dynamique des mélanges ;
- d'identifier et interpréter, notamment par référence aux usages anciens des sols, les écarts entre végétations potentielle et actuelle ;
- de cartographier les régions naturelles où les perturbations les plus fortes seraient attendues sous changement climatique.

### Rôle des différentes sources de perturbations dans la dynamique forestière

Dans les recherches sur la biodiversité ou le climat, on relève actuellement un intérêt très vif pour les différentes sources de perturbations : chablis, incendies, avalanches, sécheresse, herbivores, pathogènes épidémiques. Ces phénomènes sont étudiés soit en tant que facteurs influençant la dynamique des écosystèmes et la biodiversité (Bengtsson *et al.*, 2000 ; Jöngiste *et al.*, 2005), soit pour mettre au point des pratiques sylvicoles visant à maintenir une certaine permanence des fonctions en présence d'aléas (Cordonnier, 2004), soit enfin comme source d'inspiration possible pour des méthodes de gestion (Quine *et al.*, 1999). Cette problématique des perturbations concerne par plusieurs aspects le champ des forêts hétérogènes, en particulier à travers la sensibilité différentielle des essences.

### Régénération et mortalité

La dynamique forestière repose sur des flux démographiques (régénération, mortalité) et sur la croissance. Ces phénomènes sont contrôlés par des processus de dispersion, de compétition, des perturbations naturelles et des pratiques de gestion (Houllier,

1995 ; Franc *et al.*, 2000). Or de très forts déplacements d'aires potentielles de répartition des espèces sont attendus au cours des décennies à venir, sous l'influence des changements climatiques (Kienast *et al.*, 2000 ; Badeau et Dupouey, *in* Loustau, 2004). Les modalités de ces déplacements restent très difficiles à anticiper, compte tenu de la rapidité du réchauffement attendu. L'utilisation et le pilotage de la dynamique forestière en forêts hétérogènes sont une des options de gestion permettant d'accompagner ces évolutions. Pour en étudier la faisabilité, la seule méthode accessible est l'expérimentation virtuelle sous scénarios climatiques explicites, en simulant l'effet de stratégies de coupe sur la dynamique des espèces. Cela nécessite des systèmes d'information complets, incorporant des modèles robustes pour les flux démographiques et la croissance, et capables de gérer des phénomènes de dispersion à l'échelle du massif : la plate-forme Capsis est particulièrement adaptée à la résolution de ces problèmes (Dreyfus, 2004).

Dans ce cadre, les recherches sur la régénération et la mortalité se développent dans les différentes équipes du Cemagref et de l'Inra. La régulation des deux phénomènes par la lumière et la compétition latérale est bien étudiée, de même que les processus de dispersion (Courbaud *et al.*, 2001 ; Dreyfus, 2004 ; Kunstler, 2005). Les programmes de recherche financés suite aux tempêtes Lothar et Martin ont permis de progresser sur la mortalité par chablis. Une généralisation de ces travaux permettrait de mieux prédire les flux démographiques, en prêtant attention à l'ensemble des facteurs (lumière, climat, sol) et processus écologiques de contrôle (dispersion, banque de graines des sols, faune sauvage, réaction au stress hydrique, pertes par chablis, compétition).

### Climat lumineux et caractérisation écophysiological de la tolérance à l'ombrage

Pour comprendre le fonctionnement des forêts hétérogènes, un enjeu scientifique important est de savoir expliciter les res-

sources en jeu, leur disponibilité, leur capture et leur usage par les différentes essences. Dans ce cadre, le rôle de la lumière donne lieu à un investissement très fort des équipes de recherche françaises (Inra, Cemagref), en partenariat avec l'ONF : c'est le cas du Projet ANR-ECOGER « Bases d'une gestion durable des forêts mélangées : écophysologie, croissance et démo-génétique des espèces constitutives », coordonné par E. Dreyer et C. Collet (Inra Nancy).

Pour la caractérisation du climat lumineux, il existe dans le monde une dizaine d'approches de modélisation appliquées à la forêt, qui diffèrent par le degré de détail dans la description du couvert et les processus physiques pris en compte. Les travaux actuels visent à construire des modèles d'interception du rayonnement selon la structure du couvert, afin de prédire la quantité d'énergie au sol (Courbaud *et al.*, 2003 ; Porté *et al.*, 2004 ; Piboule *et al.*, 2005), dont découlent probabilité d'apparition des semis, compétition et croissance différentielle des espèces au stade juvénile. Concernant la réponse à la lumière, on cherche à préciser, d'un point de vue morphologique et écophysiological, les notions intuitives de tolérance à l'ombrage et de plasticité. Les travaux sont consacrés aux effets induits par le climat lumineux, entre les stades semis et perchis, sur plusieurs processus : interception du rayonnement, photosynthèse, allocation entre organes, fonctionnement hydrique, croissance et architecture aérienne et souterraine, bilan de carbone (Curt *et al.*, 2005 ; Dreyer *et al.*, 2005). Sur le plan forestier, les retombées attendues concernent la régulation du couvert pour assurer la survie des essences souhaitées, le développement d'outils de diagnostic pour la valeur d'avenir et la qualité morphologique des jeunes arbres (ramification, port), ainsi que la création d'outils de simulation intégrés.

### Productivité, compétitivité et croissance des essences

L'observation des relations entre diversité et productivité, *in situ* et à l'échelle de l'écosystème, apporte un éclairage précieux sur les interactions entre espèces. Les expériences disponibles

concernent des mélanges à deux espèces (Jones *et al.*, 2005) et permettent de décrire comment l'utilisation des ressources du milieu est modifiée par le mélange : neutralité, antagonisme ou bénéfique. Les résultats observés vont d'un bénéfice de +30 % quand les essences sont très complémentaires à une dégradation de -30 % quand elles sont très redondantes (Pretzsch, 2005). Quelques cas où un mélange produit plus que la meilleure des deux espèces sont mentionnés (mélèze-épicéa, aulne-douglas).

Ces comportements peuvent résulter de plusieurs mécanismes (Kelty, 1992) : réduction de la compétition du fait de niches complémentaires (stratification aérienne ou souterraine) ou de différences temporelles sur la saison ou sur le cycle de vie (phénologies complémentaires, espèces précoces ou tardives), effets de facilitation par amélioration de la nutrition (décomposition plus rapide des litières mélangées, Hättenschwiler, 2005) ou association avec des fixatrices d'azote. De ce fait, le résultat dépend aussi de la qualité de la station : par exemple, un bénéfice lié à la stratification aérienne est plus probable quand les ressources du sol (eau, azote) sont peu ou pas limitantes. Les situations de complémentarité ou redondance des niches mériteraient d'être étudiées plus systématiquement.

Pour la croissance, une lacune importante concerne la différenciation sociale dans des couverts mélangés et/ou irréguliers (régressions, promotions, viabilité des arbres après une phase d'attente en sous-étage). On aurait besoin d'explicitier :

- le rôle des structures spatiales (agrégées ou aléatoires, répulsion ou attraction entre espèces) dans la survie des espèces en mélange (Goreaud *et al.*, 2002) ;
- les stratégies de développement aérien et la plasticité de la croissance sous la pression d'une essence plus compétitive (cf. travaux de J.M. Ottorini et N. Le Goff sur les mélanges hêtre-frêne) ;
- l'impact des différences de sensibili-



Ch. Allégrini

té entre espèces vis-à-vis des aléas (sécheresse, bris de cimes...) sur leur vigueur et leur compétitivité relative.

Le débouché pratique de ces travaux, directement ou par l'intermédiaire de simulateurs, concerne par exemple la définition de mélanges réalisables à coût raisonnable.

#### Sylviculture et formation de la qualité en forêts hétérogènes

Les connaissances acquises dans le domaine de l'écophysiologie, de la croissance et de la branchaison permettent de faire un certain nombre de constats :

- la compression latérale intervient de façon importante dans le processus d'élagage naturel.
- En présence d'une compression latérale, un couvert vertical modéré permet d'obtenir des tiges aux caractéristiques de branchaison plus favorables (pour le hêtre : Vinkler *et al.*, à paraître).

- Chez certaines essences, des alternances de ralentissement et d'accélération brutales peuvent s'avérer défavorables pour les propriétés technologiques du bois.

■ L'exigence en lumière augmente avec la taille, ce qui aggrave le risque de compression à mesure que les tiges se développent.

■ Les différences de tolérance à la compétition des essences forestières sont marquées (p. ex. intolérance particulière du merisier, de l'alisier torminal).

Dans le cas des systèmes irréguliers, ces éléments semblent aller dans le sens d'une gestion assez fine du couvert (interventions fréquentes et modérées, trouées de tailles intermédiaires) permettant un accroissement continu des tiges, limitant les risques de forte compression ou de mise en lumière trop brutale. Dans le cas des peuplements réguliers mélangés dominés par une essence sociale, des interventions spécifiques peuvent s'avérer nécessaires pour favoriser les tiges d'essences intolérantes (ex. détourage des feuillus précieux). L'exercice se complique cependant lorsque le nombre d'espèces augmente. En outre, le diagnostic de la vigueur, de la qualité et de la valeur d'avenir des individus reste particulièrement délicat pour les feuillus, qui plus est dans les stades juvéniles. Le projet de recherche sur la réactivité des perches feuillues dans les peuplements irréguliers, élaboré en partenariat avec l'Inra (projet ANR-ECOGER) et auquel participe l'IDF, devrait apporter des éléments d'amélioration sur ce sujet. Dans le cas de peuplements riches en essences forestières, certains auteurs prônent des méthodes de gestion pragmatiques basées sur un gradient d'ouvertures compatible avec les exigences en lumière des espèces en phase juvénile et sur une structure spatiale de ces ouvertures compatible avec leur capacité de dispersion (Coates et Burton, 1997). L'efficacité de ces préconisations, très théoriques, sur la qualité des bois n'est pour l'instant nullement démontrée.

La problématique de la qualité du bois ne peut être appréhendée pleinement sans une approche économique de la gestion. Cette approche doit tenir compte des coûts de gestion, de l'incidence de cette gestion sur la qualité des bois et des débouchés potentiels des produits. L'association entre

modèles de croissance, modèles de propriétés du bois (Nepveu, ce numéro page 43) et modèles microéconomiques permettrait sans doute d'apporter de l'eau au moulin.

### Les approches de modélisation des forêts hétérogènes

La plupart des questions qu'on se pose aujourd'hui sur les forêts hétérogènes nécessitent le recours à des modèles, disponibles au sein de simulateurs : mise au point d'itinéraires sylvicoles (par exemple en relation avec une typologie de peuplements), étude de la diversité au niveau d'un massif compte tenu des pratiques de gestion, prévision de l'impact des changements climatiques. De manière générale, ces modèles incluent les processus de croissance, régénération et mortalité. Deux grandes familles de méthodes sont utilisées aujourd'hui :

■ les modèles d'arbres dépendants des distances, où chaque arbre est situé dans l'espace, sont très performants pour faire de l'expérimentation virtuelle sur les sylvicultures irrégulières ;

■ les *gap-models*, ou modèles de trouées (Franc *et al.*, 2000), ont une représentation plus rudimentaire des peuplements (juxtaposition de cellules à l'intérieur desquelles les arbres ne sont pas situés spatialement), mais sont bien adaptés pour des applications à l'échelle du paysage. Ils sont notamment utilisés pour étudier l'évolution des aires de répartition des espèces sous changements climatiques (Bugmann *et al.*, 2001).

En France, trois ateliers de simulation très complets sont actuellement disponibles. Le premier, *Ventoux*, a été créé à l'Inra-Avignon pour étudier la maturation sylvigénétique des boisements RTM (recolonisation des peuplements de pins par le hêtre et le sapin pectiné : Dreyfus, 2004 ; Porté *et al.*, 2004). Les deux autres, *Mountain* et *Samsara*, ont été développés par le Cemagref-Grenoble, à l'échelle du peuplement et dans un but d'aide à la décision pour l'élaboration de sylvicultures en montagne (Courbaud *et al.*, 2001 ; Courbaud *et al.*, 2003). Un qua-

trième atelier, *SimCAP*, est en construction pour les hêtraies mélangées du Nord-Est, avec une philosophie voisine des deux précédents (Ottorini et Le Goff, 2004).

### Contributions de l'ONF à la recherche

En lien avec l'action « Forêts hétérogènes » pilotée par la direction technique (Sardin et Dunoyer, ce numéro page 18), le département recherche a établi des conventions de recherche et de développement avec le Cemagref (convention pluriannuelle 2002-2007) et l'Inra (Laboratoire d'étude des ressources forêt-bois, convention ModelFor 2005-2010) au sein desquelles des actions spécifiques sont consacrées aux forêts hétérogènes. Ces recherches traitent une grande partie des questions identifiées plus haut : autécologie des essences, rôle de la compétition, dynamique forestière. Les modèles développés (hêtraies mélangées du Nord-Est, hêtraies-sapinières-pessières des Alpes du Nord, mélanges chêne sessile-pin sylvestre dans le Centre, forêts mélangées des Vosges) devraient permettre d'avancer sur certaines questions du forestier :

■ quelle est la dynamique des forêts hétérogènes en l'absence d'interventions sylvicoles ?

■ Quels itinéraires permettent de garantir une gestion durable des peuplements mélangés et/ou inéquiens (renouvellement, production, protection) ?

■ Quels sont les outils pertinents de description de ces peuplements, de contrôle de la production ?

■ Comment tenir compte, dans les stratégies de gestion, des changements globaux, des perturbations biotiques et abiotiques ?

■ Quelles sont les conséquences de l'hétérogénéité sur la qualité des bois et leur commercialisation ?

Au sein du projet « Bases d'une gestion durable des forêts mélangées : croissance, écophysiologie et démo-génétique des espèces constitutives », l'ONF

■ pilote une étude sur la réactivité des perches feuillues en système irrégulier ;

■ met en place une expérience consacrée à l'influence de la vitesse, de l'intensité et de la spatialisation du relevé du couvert sur le mélange hêtre-pin noir dans la régénération des peuplements du Ventoux ;

■ valorise des dispositifs ONF encore peu exploités scientifiquement (double clinal hêtre-érable sycomore de la forêt de Haye, dispositif hêtre – frêne – érable sycomore de Moyeuve) ;

■ participe aux recherches sur la relation structure du peuplement – répartition de la lumière sous couvert ;

■ participe à une réflexion sur la prise de données spatiales lors des inventaires typologiques ou statistiques, la structure spatiale représentant une dimension importante des forêts hétérogènes.

Au cours des différents échanges avec les partenaires de la recherche, il est apparu qu'un effort important devait être consacré à l'expérimentation. La méthode expérimentale permet en effet de mettre en évidence les liens de cause à effet et de démêler ainsi l'écheveau complexe des relations structure-fonction dans les peuplements mélangés ou irréguliers. Pour avancer dans ce sens, l'ONF participe à une réflexion inter-organismes, dans le cadre du GIS Coopérative de données modélisation, sur l'observation et l'expérimentation en forêts hétérogènes. Le groupe aura pour tâche de définir une méthodologie commune d'acquisition de données permettant d'alimenter la communauté des chercheurs et des gestionnaires.

Encore peu présent sur les questions de biodiversité dans les forêts hétérogènes, l'ONF tente de mettre le pied à l'étrier en participant au comité de pilotage d'une thèse intitulée : « Impacts de l'es-

sence dominante et du mélange d'essences sur la biodiversité floristique dans les forêts de plaine », thèse encadrée par le Cemagref de Nogent-sur-Vernisson (thème de Recherche ECOSYLV) et l'Inra de Nancy (équipe Ecologie forestière, Lerfob).

**Jean-François DHÔTE**

Inra – Directeur du Lerfob  
Nancy  
dhote@nancy-engref.inra.fr

**Thomas CORDONNIER**

ONF, direction technique  
département recherche  
thomas.cordonnier@onf.fr

**Philippe DREYFUS**

Inra – Unité de recherches forestières  
méditerranéennes (URFM)  
Avignon  
dreyfus@avignon.inra.fr

**Noël LE GOFF**

Inra – Lerfob équipe Croissance  
et production Nancy  
le\_goff@nancy.inra.fr

**Bibliographie**

BARTHOD C., 1996. La gestion durable des forêts tempérées : aux racines du débat international actuel. Rev. For. Fr., XLVIII (n° spéc. 1996) : 13-22.

BASTIEN Y., WILHELM G.J., 2000. Une sylviculture d'arbres pour produire des gros bois de qualité. Rev. For. Fr., LII (5) : 407-424.

BASTIEN Y. (éd.), 2001. Typologie des peuplements. Actes de la table d'hôte sur la sylviculture des peuplements irréguliers. Engref., Nancy (France), 148 p. + annexes

BENGTSSON J., NILSSON S.G., FRANC A., MENOZZI P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. For. Ecol. & Man., 132 : 39-50.

BERGÈS L., 1998. Variabilité individuelle et collective de la croissance et de la

densité du bois de *Quercus petraea* en relation avec les facteurs écologiques. Thèse de Doctorat ENGREF, Nancy, 388 p

BOCK J., RICHTER C., 2002. Gestion des peuplements mélangés dans le Nord de la France : principaux types de mélange rencontrés et présentation des techniques sylvicoles utilisées pour leur conduite. Rapport du Contrat « Forêts hétérogènes » ECOFOR/ONF n°2000-03. 215 p.

BOUILLIE J., 2001. Analyse des résultats de la gestion de deux massifs forestiers privés traités en futaie irrégulière : utilisation de la main d'œuvre, prélèvement et évolution du capital sur pied. Rev. For. Fr., LIII (2) : 139-150.

BUGMANN H., REYNOLDS J.F., PITELKA L.F., 2001. How much physiology is needed in forest gap models for simulating long term vegetation response to global change. Climatic Change, 51, 249-557.

COATES K.D., BURTON P.J. 1997. A gap based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. For. Ecol. & Man., 99 : 337-354.

CORDONNIER T., 2004. Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers. Thèse de Doctorat ENGREF (Paris), 257 p.

COURBAUD B., GOREAUD F., DREYFUS P., BONNET F.R., 2001. Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model : some examples based on the CAPSIS software « Uneven-Aged Spruce Forests » module. For. Ecol. & Man., 145 : 15-28.

COURBAUD B., COLIGNY F. DE, CORDONNIER T., 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. Agric. & For. Meteorol., 116 : 1-18.

CURT T., COLL L., PRÉVOSTO B., BALANDIER P., 2005. Growth, allocational flexibility and root morphological plasticity of beech seedlings in relation

to light and herbaceous competition. *Ann. For. Sci.*, 62 : 51-60.

DHÔTE J.F., 2005. Implications of forest diversity for the resistance to strong winds. In « Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems », M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.D. Schulze (éds), Springer Vlg (Berlin), *Ecological Studies*, 176 : 291-307.

DREYER E., COLLET C., MONTPIED P., SINOQUET H., 2005. Caractérisation de la tolérance à l'ombrage des jeunes semis de hêtre et comparaison avec les essences associées. *Revue Forestière Française*, LVII (2) : 175-188.

DREYFUS PH., 2004. Gestion d'une Évolution Forestière Majeure de l'Arrière Pays Méditerranéen : la maturation sylvigénétique des pinèdes pionnières. Conséquences pour la Biodiversité sur le Site Pilote du Mont Ventoux. In : « Biodiversité et gestion forestière. Résultats scientifiques et actions de transfert », C. Millier, V. Barre et S. Landeau (éd.), GIP-ECOFOR, MAPAR, MEDD, Paris. 142-152.

FADY B., 2004. Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems ? 9ème congrès de l'International Organization of Plant Biosystematics « Plant Evolution in Mediterranean Climate Zones », 16-19 Mai 2004, Valencia, Espagne. Communication orale.

FALINSKI J.B., 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Ecological studies in Bialowieza forest*. Junk Publishers, Dordrecht, 537 p.

FRANC A., GOURLET-FLEURY S., PICARD N., 2000. Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes. ENGREF Paris, 312 p.

GOREAUD F., LOREAU M., MILLIER C., 2002. Spatial structure and the survival of an inferior competitor : a theoretical model of neighbourhood competition in plants. *Ecol. Modelling*, 158 : 1-19.

GOSELIN M. ET LAROUSSINIE O. (Coord.), 2004. Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique. Cemagref Ed., GIP ECOFOR, 320 p.

HANEWINKEL M., Pretzsch H., 2000. Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. *For. Ecol. & Man.*, 134 : 55-70.

HÄTTENSCHWILER S., 2005. Effects of species diversity on litter quality and decomposition. In « Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems », M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.D. Schulze (éds), Springer Vlg (Berlin), *Ecological Studies*, 176 : 149-164.

HOULLIER F., 1995. À propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 50 : 273-282.

JACTEL H., BROCKERHOFF E., DUELLI P., 2005. A test of the biodiversity – stability theory : meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In « Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems », M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.D. Schulze (éds), Springer Vlg (Berlin), *Ecological Studies*, 176 : 235-262.

JÖGISTE K., MOSER W.K., MANDRE M. (éd.), 2005. Disturbance dynamics and ecosystem-based forest management. *Scand. J. For. Res.*, 20 (suppl. n°6), 160 p.

JONES H.E., MCNAMARA N., MASON W.L., 2005. Functioning of mixed-species stands : evidence from a long-term forest experiment. In « Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems », M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.D. Schulze (éds), Springer Vlg (Berlin), *Ecological Studies*, 176 : 111-130.

KELTY M.J., 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-stands.

In « The ecology and silviculture of mixed-species forests », Kelty M.J., Larson B.C., Oliver C.D. (éd.). Kluwer, Dordrecht, 125-141.

KIENAST F., ZIMMERMANN N., WILDI O., 2000. Évolutions possibles des aires de répartition des principales essences forestières en fonction des scénarios de changement climatique. *Rev. For. Fr.*, LII (n° spécial 2000) : 119-126.

KORPEL S., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer Vlg, Stuttgart, 310 p.

KUNSTLER G., 2005. Dynamique du paysage et dynamique des espèces arborées dominantes. La régénération de *Fagus sylvatica* L. et de *Quercus pubescens* Willd. sur les Grands Causses. Thèse de Doctorat ENSAM, Montpellier, 108 p. + annexes

LAKIÈRE V., NORMANT P., BALLON P., 2001. Disponibilités alimentaires pour le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans deux sapinières régulière et jardinée du Second Plateau du Jura. *Rev. For. Fr.*, LIII (5) : 511-526.

LANDMANN G., MULLER S., 1998. Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord. Rapport de synthèse, Min. Aménagement du Territoire et Environnement, Paris.

LATHAM R.E., RICKLEFS R.E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In « Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives », ed. R.E. Ricklefs, D. Schluter, Univ. Chicago Press, Chicago, p. 294-314.

LE TACON F., SELOSSE M.A., GOSELIN F., 2001. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Deuxième partie : interventions sylvicoles et biodiversité. *Rev. For. Fr.*, LIII (1) : 55-80.

LEIBUNDGUT H., 1982. Europäische Urwälder der Bergstufe. Paul Haupt Vlg, Bern, 308 p.

LOUSTAU D. (éd.), 2004. Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. Rapport Final Projet GICC 2001 « Gestion des impacts du changement climatique » et Convention Gip ECOFOR n° 3/2001, Juin 2004, Inra, Bordeaux-Pierroton (France). 137 p.

MAP, 2000. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris, France, 129 p.

MCELHINNY C., GIBBONS P., BRACK C., BAUHUS J., 2005. Forest and woodland stand structural complexity : its definition and measurement. *For. Ecol. & Man*, 218 : 1-24.

MILLIER C., BARRE V., LANDEAU S. (éd.), 2004. Biodiversité et gestion forestière - Résultats scientifiques et actions de transfert. Rapport de synthèse, GIP-ECOFOR (Paris).

NAEEM S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv. Biology*, 12 : 39-45.

OTTO H.J., 1986. Standörtliche Voraussetzungen, Ziele und Waldbautechnik in Fichten-Buchen-Mischbeständen des Harzes. Teil I : Standorte, Leistungsstruktur und Geschichte der Mischbestände von Fichte und Buche im Harz ; Teil II : Ziele, Möglichkeiten und Waldbautechnik von Mischbestände der Fichte und Buche im Harz. *Allg. F. und J. Ztg*, 157, 188-196 et 214-222.

OTTORINI J.M., LE GOFF N., 2004. Etude de la dynamique des peuplements mélangés de hêtre et de frêne par modélisation et simulation. Séminaire « Forêts Hétérogènes GIP EcoFor », ENGREF, Nancy, 22 – 24 juin 2004.

PIBOULE A., COLLET C., FROCHOT H., DHÔTE J.F., 2005. Reconstructing crown shape from stem diameter and tree position to supply light models. I.

Algorithms and comparison of light simulations. *Ann. For. Sci.*, 62 : 645-657

PINTO P., GÉGOUT J.C., 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate forest tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, sous presse.

POMMERENING A., 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry* 75 (3) : 305-324

PORTÉ A., HUARD F., DREYFUS P., 2004. Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agric. & For. Meteorol.* 126 : 167-174.

PRETZSCH H., 2005. Diversity and productivity in forests : evidence from long-term experimental plots. In « Forest Diversity and Function : Temperate and Boreal Systems », M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.D. Schulze (éds), Springer Vlg (Berlin), *Ecological Studies*, 176 : 41-64.

QUINE C.P., HUMPHREY J.W., FERRIS R., 1999. Should the wind disturbance patterns observed in natural forests be mimicked in planted forests in the British uplands ? *Forestry*, 72 (4) : 337-358.

RAMEAU J.C. (éd.), 2001. Gestion de la biodiversité. Réalisations concrètes. *Rev. For. Fr.*, LIII, n° spéc. 2001, 375 p.

RAMEAU J.C., MANSION D., DUMÉ G., TIMBAL J., LECOINTE A., DUPONT P., KELLER R., 1989. Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : plaines et collines. Institut pour le Développement Forestier, Paris.

SAUCIER J.P., 1997. Modélisation de l'accroissement radial des quatre principales essences des peuplements mélangés de bouleau jaune et de résineux soumis à des perturbations naturelles (Québec). Thèse de Doctorat ENGREF, Nancy, 201 p.

SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.D. (éds), 2005. Forest diversity and function. Temperate and boreal systems. Springer Vlg (Berlin), *Ecological*

*Studies*, 176 : 399 p.

SCHÜTZ J.P., 1990. Sylviculture, 1 — Principes d'éducation des forêts. Pr. Polytechn. et Univ. Romandes, Lausanne (Switzerland), 243 p.

SCHÜTZ J.P., 1999. Close-to-nature silviculture : is this concept compatible with species diversity ? *Forestry*, 72, 4, 359-366.

SCHÜTZ J.P., 2001. Opportunities and strategies of transforming regular forest to irregular forests. *For. Ecol. & Man.*, 151 : 87-94.

SCHÜTZ J.P., OLDEMAN R.A.A., 1996. Gestion durable par automation biologique des forêts. *Rev. For. Fr.*, XLVIII (n° spéc. 1996) : 65-74.

SEYNAVE I., GÉGOUT J.C., HERVÉ J.C., DHÔTE J.F., DRAPIER J., BRUNO E., DUMÉ G., 2004. Étude des potentialités forestières pour l'Epicéa commun dans l'est de la France à partir des données de l'IFN. *Rev. For. Fr.*, LVI (6) : 537-550.

STERBA H., ZINGG A., 2001. Target diameter harvesting – a strategy to convert even-aged forests. *For. Ecol. & Man.*, 151 : 95-105.

TILMAN D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton Univ. Press, Princeton (New Jersey), 360 p.

TURCKHEIM B. DE, BRUCIAMACCHIE M., 2005. La futaie irrégulière. Théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature. Edisud, Paris, 286 p.

VALKONEN S., VALSTA L., 2001. Productivity and economics of mixed two-storied spruce and birch stands in Southern Finland simulated with empirical models. *For. Ecol. & Man.*, 140 : 133-149.

VINKLER I., NINGRE F., COLLET C., 2005. Comportement du hêtre sous abri : les intérêts d'une bonne gestion du couvert. À paraître dans les Rendez-Vous Techniques.