LA BIODIVERSITÉ DES FORÊTS FACE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE : DE NOUVELLES PISTES POUR LA GESTION

En réponse au besoin d'adapter les forêts au changement climatique, les recherches sur le rôle de la diversité en essences dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers se sont notamment multipliées. En particulier, le *mélange d'essences* est souvent mentionné comme un facteur pouvant améliorer la production et limiter le risque face au changement climatique. Pour autant, la généralité de ce résultat est parfois mise en doute. C'est pourquoi le programme Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques (BGF) a jugé opportun de placer ce thème dans l'appel à propositions 2014-2018. Les projets BIOPICC¹ et DISTIMACC² ont principalement traité de ce sujet. Le changement climatique est aussi au coeur du projet POTENCHENE³, centré sur les interactions entre les peuplements de chêne et plusieurs espèces impliquées dans leur régénération et leur processus de fructification, étape cruciale de la dynamique forestière.

1

LE MÉLANGE D'ESSENCES DANS LE CONTEXTE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE : LES PROJETS BIOPICC ET DISTIMACC

Afin de proposer des modes de gestion forestière adaptés au changement climatique, des connaissances plus approfondies s'avèrent nécessaires sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers mélangés.

Deux projets de la tranche BGF 2014-2018 ont abordé ces aspects : BIOPICC¹ a analysé les interactions, sous contrainte climatique, entre les arbres et les autres espèces impliquées

dans la croissance des arbres (insectes herbivores et leurs prédateurs, végétation du sous-bois), alors que DISTIMACC² a étudié l'influence du mélange d'essences sur la production de bois, en contexte de changement climatique. Ces deux projets fournissent des éléments visant à augmenter la capacité de résistance et de résilience des peuplements gérés face au changement climatique.

- ¹ BIOdiversité et Productivité des forêts : effets des Interactions biotiques sous Contraintes Climatiques.
- ² Diversité STabilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers : quelle Ingénierie et quels Mélanges pour l'Adaptation au Changement Climatique, de la Provence aux Alpes du Nord ?
- ³ POTENntiel de régénération des CHÊNaies dans le contexte de changement climatique : quel avenir pour le masting et les consommateurs de glands ?

Le programme BIODIVERSITÉ, GESTION FORESTIÈRE ET POLITIQUES PUBLIQUES (BGF) en quelques mots

Animé par le Groupement d'intérêt public Ecofor et soutenu par le ministère de l'Agriculture, le programme incitatif de recherche « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF) du ministère de l'Écologie a pour objectif de développer les connaissances nécessaires à une prise en compte effective de la biodiversité dans la gestion forestière au sens large, c'est-à-dire de l'exploitation forestière à la

gestion d'espaces boisés protégés. Depuis sa création en 1996, le programme a soutenu 39 projets et généré de nombreuses publications, recueils et synthèses qui contribuent à éclairer les politiques publiques. Entre 2014 et 2018, cinq projets étudiant diverses facettes des interactions entre adaptation des forêts au changement climatique et préservation de la biodiversité ont été menés.







Les mécanismes en jeu

Les mécanismes qui sous-tendent la production de bois dans les peuplements mélangés reposent en particulier sur la nature et l'intensité des interactions entre les espèces d'arbres, placées sous la dépendance forte des conditions environnementales. Or, les évolutions attendues du climat sont susceptibles de bouleverser ces interactions, soit directement par le biais des modifications dans la hiérarchie compétitive entre les espèces par exemple, soit indirectement via la modification de certains processus étroitement associés à la dynamique forestière (décomposition, régénération).

Les principaux mécanismes qui sous-tendent des effets fonctionnels du mélange d'essences sont (i) la compétition, lorsque plusieurs espèces exploitent les mêmes ressources présentes en quantités limitées (comme la lumière), ce qui peut mener à une diminution de la croissance de certaines espèces voire de leur survie, (ii) la complémentarité

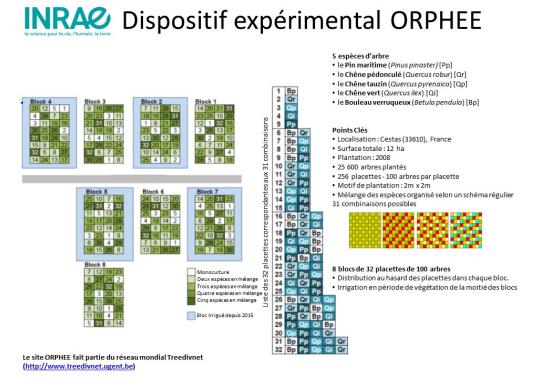
d'utilisation des ressources, lorsque les espèces exploitent différemment les ressources disponibles, ce qui peut conduire à des augmentations de rendement d'une ou de plusieurs essences comparé aux peuplements purs respectifs, (iii) la facilitation, lorsqu'au moins l'une des deux bénéficie de l'interaction et que celle-ci ne cause de dommage à aucune des espèces, et (iv) la compensation fonctionnelle, lorsque les espèces répondent différemment aux changements ou perturbations, les années défavorables pour une espèce peuvent être neutres voire favorables pour les autres espèces, ce qui peut mener à des compensations de productivité à l'échelle du peuplement. Il peut en résulter des augmentations de la productivité moyenne des peuplements mélangés ainsi que la réduction de la variabilité temporelle de cette productivité par rapport aux peuplements purs correspondants.

Des recherches basées sur l'expérimentation et la modélisation

Le projet BIOPICC s'est appuyé sur le dispositif expérimental ORPHEE, constitué de 256 parcelles au sud de Bordeaux, et visant le contrôle de la sécheresse estivale (figure 1) via le recours à l'irrigation de certaines placettes entre le mois de mai et le mois d'octobre, afin de lever le stress hydrique caractéristique de cette période.

Le projet DISTIMACC a fait varier la température et les précipitations en se fondant sur des placettes en conditions réelles. Situé dans le sud-est de la France, le dispositif GMAP repose sur la comparaison in situ de triplets de placettes associant un peuplement mature mélangé à deux essences à ses peuplements purs correspondants (figure 2) avec des arbres dominants âgés de 70 à 220 ans.

Figure 1 : Schéma du dispositif ORPHEE. https://sites.google.com/view/orpheeexperiment/home



Les mesures sont réalisées soit au niveau de l'arbre, notamment sur ses feuilles (surface foliaire, dureté des feuilles, stockage en eau, teneur en carbone et en azote...) et son tronc (croissance, densité du bois, âge par dendrochronologie) soit dans les parties de l'écosystème associées à la dynamique forestière

Figure 2 : Schéma du gradient de placettes

Etudier in situ l'impa sur les communautés et le fonce un gradient latitudinal... Effet climat à large échellede grad Effet clir Bauges - Combe d'Ire Sud Vercors - Lente Mont Ventoux Sainte Baume CITS CONTROLL DE CONTROLL

(régénération, litières, sols, densité racina l'expérimentation, les projets DISTIMACC et simulations (cf. encadré ci-contre).

Les résultats marquants

Les résultats varient selon le type de mélange et les facteurs climatiques, mais aussi selon l'échelle considérée (arbre ou peuplement), la nature des données (observées vs. théoriques) et les outils utilisés (expérimentation, modélisation). C'est pourquoi l'interprétation des résultats n'est pas toujours immédiate.

L'identité des espèces d'arbres joue davantage que leur nombre dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Le projet BIOPICC a ainsi montré que : (i) les bouleaux sont sensibles à la compétition pour l'eau lorsqu'ils sont à proximité d'autres bouleaux ou de pins alors que les pins sont très sensibles à la sécheresse, quelle que soit l'identité des compétiteurs ; (ii) les caractéristiques foliaires (surface foliaire, teneur en matière sèche, dureté, épaisseur des feuilles...) varient, chez le chêne et le bouleau, en fonction de l'identité des arbres voisins, avec des différences très marquées entre les monocultures et les mélanges chênepin ; (iii) dans les parcelles mélangées associant bouleau et pin maritime, la présence du bouleau dans le peuplement se traduirait par une augmentation du taux de décomposition des litières.

Tableau 1. Effets de la composition sur la productivité au niveau de l'arbre, avec ou sans contrainte hydrique (mesures de circonférence) (projet BIOPICC).

Vert : effet positif ; rouge : effet négatif ;

gris : effet non significatif.

Des effets de complémentarité entre essences, dépendant de l'identité des espèces d'arbres, sont mis en évidence

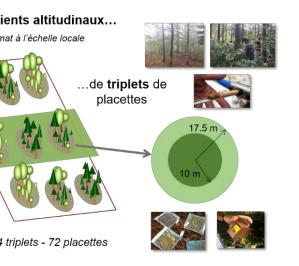
Pour BioPICC, le dispositif expérimental ORPHEE a permis d'étudier l'influence de la composition en essences sur la croissance des arbres (pins et bouleaux), à différents niveaux de densité. Le tableau 1 décrit les patrons de réponse individuels des arbres et illustre que la croissance des pins est améliorée par la présence du bouleau. Quant à l'échelle des peuplements, il est notable que la substitution du pin par le bouleau induit un effet positif du mélange d'essences sur la productivité par rapport au peuplement pur, mais uniquement à densité intermédiaire (1 250 tiges par hectare), du fait de l'augmentation de la croissance des pins en présence de bouleaux (avantage compétitif). L'addition d'une essence intercalaire se traduit par une diminution de la productivité moyenne de chaque essence dans le mélange, même si la productivité totale du peuplement entre mélange et pur reste équivalente. Dans DISTIMACC, la productivité des peuplements mélangés à deux essences (hêtre-sapin au nord, hêtre-chêne pubescent au sud) a montré, pour la période 1997-2012, un effet positif des deux mélanges, avec un gain plus marqué pour le mélange hêtre-sapin au bénéfice du hêtre.

		Pour une densite intermediaire		Pour une densite forte	
		(1 250 tiges par ha)		(2 500 tiges par ha)	
		sous stress	sans stress	sous stress	sans stress
Peuplements	Addition de bouleaux				
de pins	Substitution par du bouleau				
Peuplements	Addition de pins				
de bouleaux	Substitution par du pin				

GMAP https://oreme.org/observation/foret/gmap/

de Placettes forestières - GMAP

ct du climat et de la diversité tionnement des écosystèmes forestiers



aire, végétation du sous-bois). En complément de BIOPICC ont eu recours à des études basées sur des

Le modèle ForCEEPS : un outil d'aide à la gestion en devenir

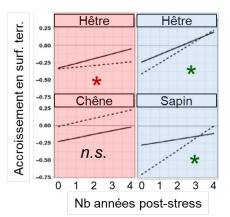
En complément de l'expérimentation, les projets DISTIMACC et BIOPICC ont eu recours au *modèle ForCEEPS* (FORest Community Ecology and Ecosystem ProcesseS) visant à simuler l'établissement des semis, la croissance, la compétition et la mortalité d'arbres de différentes espèces. Conçu à l'échelle de la placette (environ 1000 m²), le modèle est alimenté avec des données d'origines diverses : dispositifs expérimentaux des deux projets, données dendrométriques de l'IGN, littérature. Ce modèle de dynamique forestière prend en compte la compétition pour la lumière et les contraintes environnementales telles que le stress hydrique ou la température. Pour les besoins spécifiques à chaque projet, le modèle a enfin été enrichi avec un *module d'herbivorie* (BIOPICC) afin de prédire l'effet du mélange pin-bouleau sur la résistance à long terme du pin vis-à-vis la consommation de feuilles par la chenille processionnaire et un *module de gestion* (DISTIMACC) développé pour en faire un outil d'aide à la gestion.

Même s'il comporte des simplifications inhérentes à la modélisation de tout système complexe, ForCEEPS peut s'appliquer à une large gamme d'espèces et de conditions, notamment climatiques.

L'effet des mélanges sur la productivité dépend fortement de la contrainte hydrique

Dans le projet DISTIMACC, l'étude des mélanges a montré que la stabilité temporelle de la production des peuplements purs et mélangés était équivalente, que ce soit à l'échelle de la placette ou de l'arbre. Cependant, les mélanges hêtre-sapin étaient plus résilients que les peuplements purs lors d'un évènement de sécheresse fort, puisque les hêtres et les sapins mesurés retrouvaient une productivité équivalente à celle avant l'année stressante beaucoup plus vite dans les peuplements mélangés que dans les peuplements purs. Si on ne peut conclure à une supériorité systématique des mélanges sur la stabilité et la résilience de la production, il apparaît que plus les espèces du mélange répondent de façon asynchrone aux variations climatiques (changements de température et de stress hydrique), plus la stabilité et la résilience du mélange sont fortes.

Dans le cas du projet BIOPICC, le stress hydrique modifie également la nature et l'intensité des effets de la diversité des arbres sur les interactions biotiques impliquant les insectes, leurs prédateurs et la végétation du sous-bois. Ainsi, dans le cas de la défoliation par les



insectes herbivores, le mélange a un effet positif mais seulement à condition que la ressource en eau ne soit pas limitante pour la croissance des arbres.

Si les résultats de ces deux projets portent sur une gamme limitée de mélanges, ils montrent que le rôle tampon du mélange d'essences sur la productivité du peuplement, notamment face à la sécheresse, dépend de l'identité des espèces, et en parleur tolérance à la ticulier de sécheresse. Sur un plan méthodologique, BIOPICC et DISTIMACC illustrent la diversité et la complémentarité des outils existants - expérimentation, observations in situ, modélisation – pour appréhender les effets du changement climatique et de la richesse spécifique sur les écosystèmes fores-

Figure 3: Réponse relative de l'accroissement en surface terrière des arbres après un événement de stress lié à une sécheresse extrême (sur la période 1995-2012). Les lignes pleines et en pointillés sont, respectivement, les tendances moyennes pour un arbre avec un voisinage uniquement composé d'arbres de la même espèce ou uniquement d'espèces différentes. Rose: partie sud du gradient GMAP (hêtre et ch. pubescent); bleu: partie nord du gradient GMAP (hêtre et sapin). Un accroissement en surface terrière négatif signifie une croissance plus forte avant l'année stressante. Les étoiles (*) indiquent si la réponse de la résilience (pente de la courbe) diffère entre les peuplements 100% purs et les peuplements mélangés; tandis que "ns" correspond à une réponse inchangée.

2

POTENTIEL DE RÉGÉNÉRATION DES CHÊNAIES DANS LE CONTEXTE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE : LE PROJET POTENCHÊNE

Essence emblématique en forêt métropolitaine, le chêne occupe une place importante dans la dynamique des écosystèmes forestiers, notamment pour les espèces qui en dépendent comme les ongulés sauvages⁴ ou certaines communautés d'insectes⁵. Ces animaux ont en retour un impact sur la démographie du chêne et notamment sa reproduction. Or, la fructification du chêne se caractérise par des glandées massives, intermittentes et synchronisées à l'échelle de la population de chêne, un phénomène appelé masting. L'imprévisibilité de la fructification complique la gestion de la régénération des peuplements. Le projet POTENCHENE a visé à améliorer la compréhension du phénomène du masting chez les chênes ainsi que ses conséquences sur la dynamique des populations de certains consommateurs de glands et sur le renouvellement de la forêt.

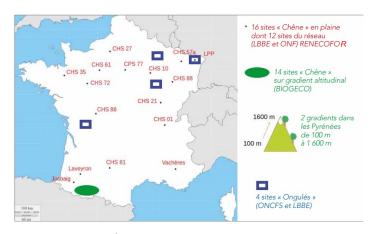


Figure 4 : réseaux de sites suivis dans PotenChêne.

⁴ Trois espèces d'ongulés sauvages consommateurs de glands sont étudiées : sanglier, cerf, chevreuil.

⁵ On observe cinq espèces d'insectes parasites des glands (siège exclusif de la ponte et du développement larvaire complet de coléoptères curculionidés et du carpocapse - un lépidoptère).

Des recherches fondées sur un réseau d'observation étendu et des bases de données complémentaires

Le projet s'appuie sur des analyses réalisées à partir des données provenant d'une part des observations réalisées dans le cadre du projet et d'autre part de l'analyse de données d'archives (cf. figure 4 en page 4). Les données ont été mobilisées pour alimenter des modèles visant à identifier les processus-clés du masting et à simuler les dynamiques de production de fruits chez le chêne.

Comprendre le masting et anticiper son évolution dans un contexte de changement climatique

Le projet POTENCHENE s'est penché sur les fluctuations temporelles des glandées en lien avec la pollinisation du chêne et a cherché à quantifier l'influence de la température, des précipitations et de l'humidité relative sur les dynamiques polliniques et de fructification, afin de prédire si les glandées auraient tendance à devenir plus fréquentes et régulières ou au contraire plus rares et imprévisibles sous l'effet du changement climatique.

Le processus de pollinisation constitue la pierre angulaire du masting.

Des températures moyennes élevées de printemps associées à de faibles précipitations favorisent la dispersion du pollen par le vent et donc l'intensité de la fructification des chênes. Le masting s'annonce d'autant plus intense que l'efficacité de la pollinisation est faible. La production massive de fruits par un arbre une année donnée se traduit par une diminution de la production de pollen l'année suivante ; inversement, l'absence de fructification une année donnée s'accompagne d'une très forte production de fleurs l'année suivante pour les mêmes individus.

L'élévation des températures printanières favorise l'augmentation de la production fruitière moyenne.

Le suivi pluri-annuel de l'effort de reproduction des populations de chênes sessiles et pédonculés et l'observa-

tion d'un dispositif indépendant installé le long de gradients altitudinaux dans les Pyrénées montrent une augmentation de la production fruitière avec l'augmentation des températures printanières, au cours des deux dernières décennies. Toutefois, cet effet favorable du réchauffement est conditionné par une disponibilité suffisante en eau.

Vers des scenarii pour prédire l'évolution de la dynamique des glandées

Une méthode simplifiée de quantification des fructifications de chêne a été mise au point. Basée sur le dénombrement des glands au sol fin octobre et la météo de l'année n-1, elle fournit une estimation relativement juste des glandées aux échelles de l'arbre et de la population d'arbres, permettant d'anticiper les glandées à l'année n.

Bien que le modèle mécaniste du masting élaboré dans le cadre de ce projet ne permette pas encore de générer des dynamiques de glandées fidèles aux observations, les chercheurs tablent sur le maintien d'une forte fructification des glandées associée à l'augmentation de leur régularité (donc de leur prévisibilité), compte-tenu de la hausse prévisible des températures printanières. L'objectif est d'améliorer la modélisation afin d'établir in fine des scenarii de prédiction de l'évolution de la dynamique des glandées.

Conséquences sur la démographie des consommateurs de glands et la régénération des chênaies

Le projet POTENCHENE a mis en évidence une chaîne rétroactive glandée-consommateurs de glands (prédation par les sangliers ou parasitisme par les insectes) dans la régénération des chênaies.

Masting et dynamique des communautés d'insectes coévoluent.

La construction d'un modèle de dynamique et d'évolution des communautés montre que le masting génère des opportunités de niches écologiques distinctes et favorise la diversité spécifique des insectes spécialistes des glands. Parallèlement, on observe que le parasitisme des fruits par les insectes diminue fortement leur potentiel de germination.

Les ongulés sauvages ralentissent le processus de régénération des semis de chêne.

Le masting du chêne impacte la survie des marcassins et les stratégies de reproduction des laies. A l'inverse, les ongulés ont un effet contrasté sur le succès de régénération des chênaies : l'accroissement de leur population diminue la survie et la croissance des jeunes plants de chêne, mais en même temps la présence des ongulés réduit la compétition interspécifique du hêtre et des ronces (deux espèces végétales dont le développement est aussi défavorable à la régénération du chêne).



Les projets BIOPICC et DISTIMACC ont confirmé la prédominance de l'effet de l'identité des espèces dans les interactions entre diversité, climat et fonctionnement des écosystèmes forestiers. Dès lors, la composition spécifique des peuplements forestiers peut constituer, pour le gestionnaire forestier, un levier de gestion susceptible d'augmenter la productivité des forêts et leur résistance aux aléas climatiques ou biotiques. Si les performances des peuplements mélangés n'ont, le plus souvent, pas été moins bonnes, du point de vue de leurs fonctions écosystémiques (productivité moyenne, résilience, résistance aux attaques d'herbivores), que celles des peuplements purs, elles ne sont pas non plus toujours nettement plus performantes. En outre, la densité des peuplements est une variable-clé qui module les effets mélanges et la réponse au stress hydrique. Au final, jouer sur le mélange d'essences pour assurer un bon niveau de productivité et une meilleure résilience des peuplements forestiers dans un futur proche peut être une option pertinente pourvu que ces mélanges soient adaptés au cas par cas; cela nécessite le développement d'une véritable « ingénierie des mélanges ».

Par ailleurs, le projet POTENCHENE a permis la mise au point d'une méthode simplifiée de quantification des glandées et le développement d'un modèle de simulation de l'évolution du masting et des communautés d'insectes et d'ongulés. Il a mis en évidence l'importance de la pollinisation dans le masting et une augmentation marquée de la production moyenne de glands des chênes sessile et pédonculé depuis 20 ans corrélée à l'augmentation des températures printanières. La production fruitière moyenne et sa régularité devraient continuer d'augmenter dans le contexte du changement climatique, si la disponibilité en eau au printemps n'est pas limitante, favorisant la croissance démographique des consommateurs de glands avec des conséquences contrastées sur la régénération des chênaies dues à la chaîne rétroactive glandée—consommateurs de glands.

Retrouvez les rapports des projets, la bibliographie et les autres synthèses

Synthèse n°1 : La biodiversité dans l'espace et le temps forestiers

Synthèse n°2 : Quels indicateurs pour la biodiversité forestière ?

Synthèse n°3 : Quels compromis entre biodiversité, production et autres services forestiers ?

Synthèse n°4 : Gestion durable et biodiversité des sols forestiers

Synthèse n°5 : Cartographie de la dynamique forestière tropicale : quelles implications pour la gestion des forêts guyanaises ?

Synthèse n°6 : Les propriétaires forestiers et la biodiversité : motivations et réceptivité aux incitations

sur http://bgf.gip-ecofor.org

Rédaction : Xavier Morin, Cécile Nivet, Viviane Appora, Guy Landmann.

Relecture: Nicolas Picard, Thomas Cordonnier, Frédéric Gosselin, Marie Cluzel, Bastien Catsagneyrol.

Mise en page: Viviane Appora.

Publié en 2022.