

Relation entre diversité des espèces d'arbres et productivité des forêts

par Bart MUYS, Fernando VALLADARES, Filippo BUSSOTTI, Federico SELVI et Michael SCHERER-LORENZEN

Les scientifiques et les décideurs se sont penchés sur la biodiversité des forêts méditerranéennes essentiellement d'un point de vue de la conservation. Mais la biodiversité est de plus en plus considérée comme un facteur important du fonctionnement même des écosystèmes. Cet article examine plus particulièrement la relation diversité-productivité en forêt. Mais la tâche n'est pas facile car l'état de la forêt et sa croissance sont déterminés par de nombreux facteurs interdépendants, environnementaux et de gestion. Dans ce cadre, un dispositif expérimental très spécifique serait utile via le développement d'un réseau international d'expériences et, tout particulièrement, sur certains sites méditerranéens.

Introduction

La productivité primaire engendrée par la photosynthèse et la respiration est une fonction essentielle qui sous-tend la vie, contribuant largement aux services d'approvisionnement de bois et d'autres produits forestiers ainsi qu'aux services de régulation de la séquestration et du stockage du carbone (MEA 2005). La gestion durable des forêts vise à co-optimiser les fonctions de stock (biomasse et carbone), les fonction de taux (croissance, séquestration) et la stabilité des stocks et des flux (PACALA & KINZIG 2002). Depuis le XIX^e siècle, les forestiers se sont demandés si les forêts mixtes seraient plus productives que les monocultures (PRETZSCH 2005), mais jusqu'ici, il n'y a pas eu de réponse concluante.

Durant la dernière décennie, une très forte corrélation positive entre diversité et productivité s'est vérifiée dans le cadre d'expériences d'assemblages d'espèces de prairie (TILMAN *et al.* 2001, LOREAU *et al.* 2001). Cela s'explique en partie par la complémentarité des espèces dans l'accès aux ressources souterraines (ex. VERHEYEN *et al.* 2008). Dans cette contribution, on veut explorer si des tendances similaires existent dans le domaine des forêts.

Preuve des relations biodiversité/ productivité dans les forêts

De nombreuses observations mondiales, à l'échelle des peuplements, sur d'importantes essences forestières comme l'épicéa, le sapin de Douglas, le pin ou l'eucalyptus ont révélé une plus grande productivité dans les monocultures par rapport à des peuplements mixtes composés de ces mêmes essences (PRETZSCH 2005). Mais d'autres études, réalisées sur ces mêmes espèces, signalent, au contraire, des effets positifs des mélanges d'espèces sur la productivité jusqu'à 10 à 20%. De telles relations positives entre diversité et productivité ont été principalement observées sur des sols riches, alors que, sur des sols pauvres, les mélanges d'espèces ont montré un effet souvent négatif sur la productivité (KÖRMER 2005). Une synthèse d'études menées à l'échelle de peuplements forestiers tropicaux a montré une croissance en diamètre globalement meilleure dans les plantations forestières mixtes par rapport aux monocultures (PIOTTO 2008). MÖLDER *et al.* (2008) a trouvé une relation positive entre la biomasse herbacée et la diversité de la strate arborée dans des forêts de feuillus en Allemagne.

Jusqu'ici, très peu d'études ont évalué les relations entre diversité et productivité au-delà de l'échelle du peuplement. Une première tentative de tester l'hypothèse biodiversité/productivité avec un inventaire forestier régional a été faite par VILA *et al.* (2007) en Catalogne (Cf. Fig. 1). Ils ont remarqué une augmentation de la production de bois du peuplement en présence d'une richesse d'espèces d'arbres antérieure

à la fermeture de la canopée dans une forêt sclérophylle, moindre dans des forêts de conifères et pas dans des forêts de feuillus.

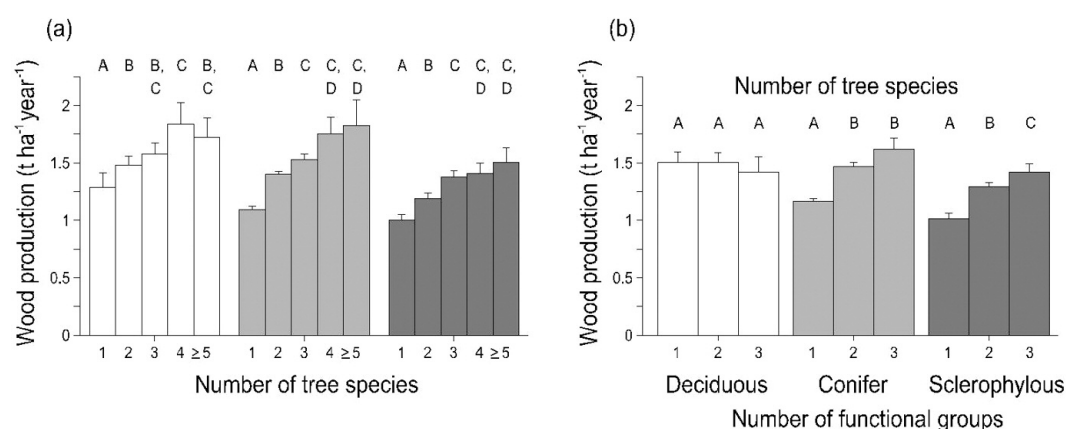
Cela suggère que, dans les forêts méditerranéennes, cette relation peut être observée au début du processus de succession écologique des forêts ou sur des sites en marge. Depuis, quelques analyses de données d'inventaires nationaux pour déduire les effets de forêts mélangées sont en cours, en France et en Allemagne (ex. MORNEAU *et al.*, 2008). En analysant une base de données globale NPP, LUYSSAERT *et al.* (2007) ont montré que le bilan net du carbone des forêts est assez similaire dans le monde entier parce que, pour des températures annuelles moyennes et des précipitations au-dessus des optimums de 10°C et 1500 mm, la photosynthèse est de plus en plus compensée par des taux de respiration plus élevés. La variation globale entre les divers sites forestiers n'est pas tant l'effet de différences climatiques, mais est plutôt due à des facteurs tels que l'âge des forêts, la gestion et l'historique des perturbations qui, entre autres, influencent la composition d'espèces d'arbres.

Cette brève revue montre que les résultats des diverses études d'observations sur la relation diversité/productivité dans les forêts ne sont pas univoques. Les relations diversité/productivité observées semblent dépendantes du contexte et fortement dépendantes des facteurs environnementaux et des pratiques de gestion. Cette découverte souligne la nécessité d'expérimentations bien conçues, synthétiques et non univoques à l'échelle des communautés végétales.

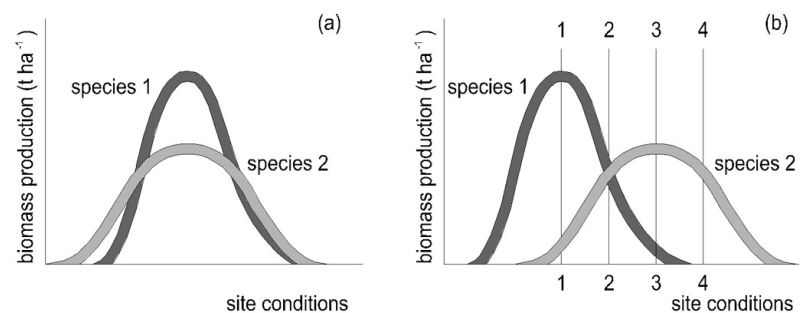
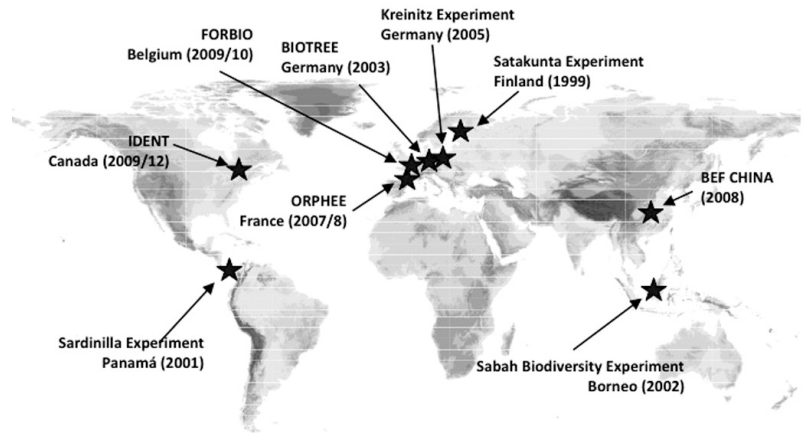
Ces dernières années, des avancées méthodologiques ont été débattues dans la littérature récente (SCHERER-LORENZEN *et al.* 2007, LEUSCHNER *et al.* 2009) et ont conduit à la a-

Fig. 1 :

L'analyse de l'inventaire forestier catalan a révélé des relations positives entre le nombre d'espèces d'arbres et la production de bois, et aussi entre le nombre de groupes fonctionnels et la production de bois dans les forêts sclérophylles à feuillage persistant, mais de façon moins prononcée dans les peuplements de feuillus et de conifères (les lettres majuscules dans les graphiques montrent les différences significatives entre les groupes). Les résultats suggèrent un effet de complémentarité plus fort au début des stades de succession écologique sur les sites marginaux, ce qui semble contradictoire avec les résultats sous climat tempéré froid. Source Vila *et al.* 2007



mise en place d'assemblages d'espèces d'arbres, sur de grandes étendues et à long terme, afin d'étudier la relation fonctionnelle entre la diversité d'arbres et la productivité des forêts, en Allemagne, Finlande, Belgique, France, Panama, Malaisie, Chine et Canada (Cf. Fig. 2). Malheureusement, aucune expérience n'a été, jusqu'ici, établie dans le biome méditerranéen. En plus d'une plateforme expérimentale, le projet FP7 FunDivEurope¹ comprend également une plateforme exploratoire, où des parcelles avec des niveaux différents de diversité d'espèces d'arbres ont été sélectionnées à l'intérieur de zones de forêt mature, dans des conditions environnementales homogènes. Six de ces sites d'exploration ont été établis en Europe, deux se situent dans la région méditerranéenne (Parc naturel de l'Alto Tajo en Espagne et forêts Berignone-Tatti et Belagaio en Italie en climat subméditerranéen).



De haut en bas, Fig. 2 :

Le réseau global des expérimentations synthétiques des communautés évaluant le rôle de la diversité d'espèces d'arbres consiste en plus de 2900 parcelles expérimentales couvrant plus de 600 hectares et plus de 600 000 arbres plantés (www.treedivnet.ugent.be). Fond de carte représentant la diversité des plantes vasculaires, BARTHLOTT *et al.* 2005.

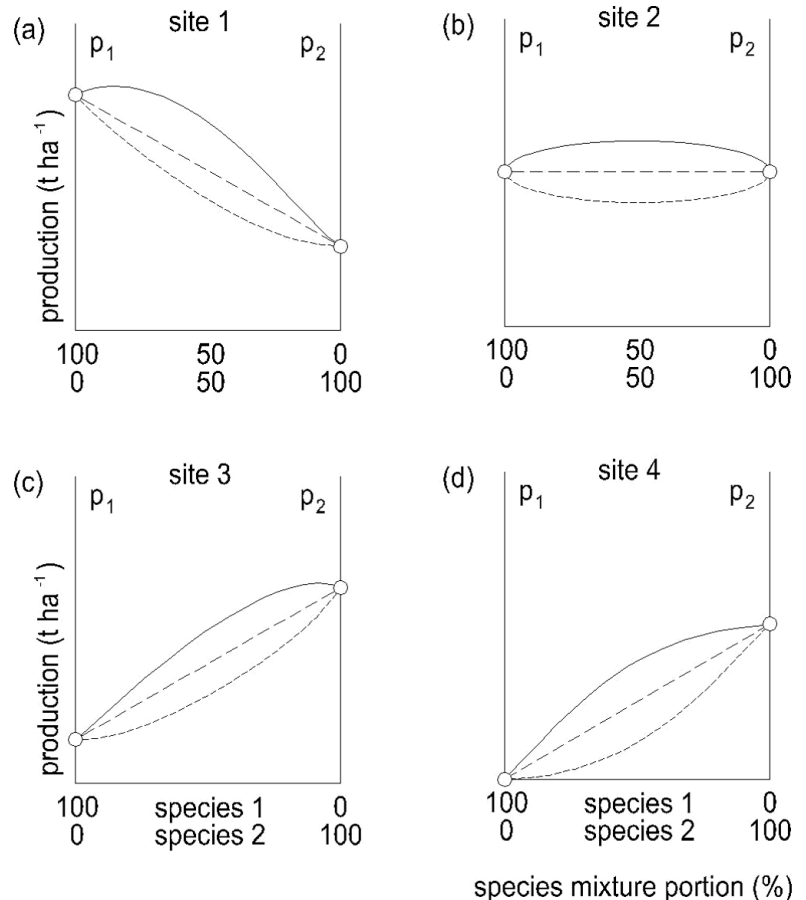
Fig. 3 :

La production de biomasse en fonction du site pour deux espèces d'arbres.

- a) les espèces avec des niches écologiques similaires.
b) les espèces avec des niches écologiques différentes. (PRETZSCH 2005). Les sections 1-4 se réfèrent aux interactions entre espèces expliquées dans la figure 4.

Fig. 4 :

La production de biomasse pour deux espèces d'arbres dans les monocultures et les peuplements mélangés dans différentes conditions (les conditions 1-4 de la figure 3b). Lorsque deux espèces différentes avec des niches fortement distinctes co-habitent, leur productivité dépendra théoriquement de l'interaction complexe entre 3 types d'interactions entre espèces (interaction positive, ligne continue; interaction négative, pointillés, interaction neutre, ligne pointillée) dans 5 types de sites (gamme de croissance de l'espèce A mais en dehors de la gamme de croissance de l'espèce B (pas dans la figure), croissance optimale pour l'espèce A (figure 4a), potentiel de croissance identique pour les deux espèces (figure 4b), croissance optimale de l'espèce B (figure 4c), gamme de croissance de l'espèce B, mais en dehors de la gamme de croissance de l'espèce A (figure 4d) (PRETZSCH 2005).



Tentatives d'explication mécanistique

Les espèces d'arbres peuvent montrer différents types d'interactions en fonction des conditions abiotiques. Lorsque deux espèces occupent plus ou moins la même niche écologique, l'une étant plus productive que l'autre, alors l'introduction de la seconde espèce conduirait à une perte de productivité (Cf. Fig. 3a). Une telle situation, où la concurrence se situe entre espèces fonctionnellement similaires est commune dans les forêts, ce qui explique la multitude d'études démontrant des corrélations négatives entre diversité et productivité. Mais, lorsque différentes espèces appartenant à des niches bien distinctes cohabitent (Cf. Fig. 3b), alors la productivité dépendra de l'interaction complexe entre les deux et peut conduire à des résultats différents, en fonction de l'interaction espèces / site (Cf. Fig. 4).

Ces interactions possibles entre les espèces peuvent être testées sur le terrain en comparant la productivité ou tout autre indicateur de performance des parcelles/*patches* de monoculture par rapport à des parcelles/*patches* mixtes, situées sur le même site. Comme expliqué ci-dessus, l'interaction entre les espèces peut avoir un effet négatif (compétition), un effet neutre ou un effet positif. Mais les effets positifs n'impliquent pas tous une complémentarité des espèces. Par exemple, quelques études illustrent des modèles de différenciation de niches et de facilitation entre les espèces (HOOPER *et al.*, 2005). Il est également possible qu'il y ait tout simplement un effet de sélection/assurance. Cela signifie qu'une diversité supérieure d'espèces conduit à une probabilité plus élevée de la présence d'espèces performantes (par exemple un mélange intégrant une espèce d'arbre fixatrice d'azote sur des sols pauvres) ou à une probabilité plus élevée de voies alternatives (par exemple un mélange composé de frêne et d'aulne comblant des espaces laissés par l'orme dans une forêt riveraine endommagées par la maladie hollandaise de l'orme). Des tests simples pour identifier le type d'interaction sont mentionnés dans les équations suivantes :

[1] *Effet de la diversité net (NDE) =*
 $[productivité\ observée] - [productivité\ attendue]$
 où la productivité attendue est la productivité moyenne pondérée de la zone des monocultures d'espèces mélangées.

[2] *Surproductivité transgressive (Dmax) =*
 $[productivité\ observée] - [productivité\ maximale\ d'une\ seule\ espèce]$

où la productivité maximale d'une espèce unique est la productivité de la monoculture des espèces les plus performantes mélangées.

Le résultat des équations [1] et [2] est comparé avec les quatre équations suivantes pour identifier le type d'interaction entre les espèces :

NDE<0: effet antagoniste (concurrence) [3]

NDE=0: aucun effet [4]

NDE>0; Dmax<0: effet sélection [5]

NDE>0; Dmax>0: effet complémentarité [6]

Dans une étude sur la croissance du pin sylvestre et du bouleau dans les Pays-Bas, WIJDEVEN *et al.* (2000) ont observé une plus grande productivité dans les mélanges que dans les monocultures de ces deux espèces, avec une augmentation de l'effet du mélange dans les peuplements disposant d'une plus grande surface terrière. En particulier, le bouleau a été plus productif dans le mélange que dans la monoculture. Les auteurs émettent l'hypothèse d'une complémentarité des ressources, éventuellement grâce à l'enracinement dans les différentes couches du sol, mais ne disposent pas de preuves mesurées confirmant cette hypothèse. PRETZSCH & SCHÜTZE (2009) ont été les premiers à prouver la complémentarité des ressources entre les espèces d'arbres dans un mélange. Alors que des mélanges de hêtres et d'épicéas sur des substrats pauvres conduisent toujours à la dominance de l'épicéa, sans effets de complémentarité, ils ont observé une surproductivité transgressive de 14 à 29% par rapport à la monoculture sur des sites riches en Allemagne du Sud, due à la stimulation mutuelle de croissance des deux espèces. Cette complémentarité prouvée était supposée être la conséquence de l'absorption et d'une distribution des nutriments plus efficace et d'une plus grande efficacité des houpes dans les mélanges.

Conclusion

Jusqu'à présent, peu d'éléments ont permis de décrire convenablement les relations entre la diversité et la productivité des forêts. Des études basées sur des observations ne permettent pas une approche expli-

cite de ces relations, car elles peuvent masquer des facteurs de confusion, tels que la variabilité des ressources abiotiques. Les défis méthodologiques ont sérieusement retardé la mise en place d'expérimentations dans les forêts, étant donné que ces écosystèmes sont dominés par des organismes vivants longévifs et de grande taille. Les résultats d'expériences plus récentes sont attendus pour favoriser, dans l'avenir, une avancée dans la compréhension du rôle de la biodiversité dans la productivité des forêts et la séquestration du carbone. En attendant, des analyses statistiques avancées d'études observatoires et de bases de données d'inventaire permettent de tester l'hypothèse de la diversité / productivité dans les forêts. Lorsque la complémentarité peut être démontrée, davantage de recherches basées sur les processus est nécessaire pour comprendre les mécanismes sous-jacents. L'étude de la fonction de la diversité forestière est une science jeune avec un besoin important de résultats scientifiques sur le biome méditerranéen. A partir des parcelles exploratoires du projet FunDivEurope en Italie et en Espagne, il est recommandé d'envisager la création d'assemblages expérimentaux d'arbres divers avec des espèces méditerranéennes typiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier Geert Willems (KULeuven) pour l'établissement des figures 1, 3 et 4 et Pieter Vangansbeke (UGent) pour celui de la figure 2.

Bibliographie

- Hooper, D.U., F. S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, D. A. Wardle (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Kinzig, A.P., Pacala, S. (2002). Successional biodiversity and ecosystem functioning. in A.P. Kinzig, S. Pacala, and D. Tilman, eds. *Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, pp. 175-212.
- Körner, Ch. (2005). An introduction to the functional diversity of temperate forest trees. In: M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner & E.-D. Schulze (eds). *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*. *Ecological studies* Vol. 176. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 13-37.
- Leuschner, C., Jungkunst, H.F., Fleck, S. (2009). Functional role of forest diversity: pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* 10: 1-9.
- 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. (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294, 804-808.
- Luyssaert, S. et al. (2007). CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* 13, 2509-2537.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Mölder, A., Bernhardt-Romermann, M., Schmidt, W. (2008). Herb-Layer Diversity in Deciduous Forests: Raised by Tree Richness or Beaten by Beech? *Forest Ecology and Management* 256, 272-281.
- Morneau, F., Duprez, C., Hervé, J.-C. (2008). Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'inventaire forestier national. *Revue Forestière Française* 60(2), 107-120.
- Piotto, D. (2008). A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255, 781-786.
- Pretzsch, H. (2005). Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. In: M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner & E.-D. Schulze (eds). *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*. *Ecological studies* Vol. 176. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 41-64.
- Pretzsch, H., Schütze, G. (2009) Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur J Forest Res* 128, 183-204.
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze E.D., Don A., Schumacher J., Weller E. (2007). Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 53-70.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C. (2001) Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment *Science* 294, 843 - 845.
- Verheyen, K., Bulteel, H., Palmborg, C., Olivie, B., Nijs, I., Raes, D., Muys, B. (2008). Can complementarity in water use help to explain diversity-productivity relationships in experimental grassland plots? *Oecologia* 156: 351-361.
- Vila, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibañez, J.J., Mata, T., Obon, B. (2007). Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10, 241-250.
- Wijdeven, S.M.J., Oosterbaan, A., van den Berg, C., van Jole, M. (2000). Groei van ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden. Resultaten van metingen in 22 opstanden op de Veluwe en de Sallandse heuvelrug. Alterra, Wageningen. Alterra-rapport 014.

Bart MUYS
K.U.Leuven, Belgium
and EFIMED, Spain
Email :
bart.muys@
ees.kuleuven.be

Fernando
VALLADARES
CSIC, Spain

Filippo BUSSOTTI
Federico SELVI
University of
Florence, Italy

Michael SCHERER-
LORENZEN
University
of Freiburg, Germany

Résumé

Les scientifiques et les décideurs politiques se sont penchés sur la biodiversité des forêts méditerranéennes essentiellement d'un point de vue de la conservation en raison du statut de *hotspot* de biodiversité du biome méditerranéen. Mais la biodiversité est de plus en plus considérée comme un facteur important du fonctionnement des écosystèmes, qui sous-tendent la fourniture d'autres services écosystémiques (TEEB 2008). Dans les prairies tempérées, par exemple, la corrélation entre la biodiversité et la productivité a été testée et examinée en détail. Dans les forêts méditerranéennes, la relation diversité-stabilité devrait être d'une importance supérieure compte tenu des conditions climatiques sèches et d'un contexte qui nécessite l'adaptation à une sécheresse croissante. Nous supposons que de nombreux gestionnaires forestiers de la région considèrent que les forêts mixtes sont plus stables contre les perturbations et même plus productives sur le long terme, mais il y a peu de preuves scientifiques pour affirmer cela.

Dans cet article, nous examinons d'abord quelques recherches sur les fonctions de la biodiversité et les théories pertinentes associées. Nous comparons les effets de complémentarité et de la sélection en tant que mécanismes possibles pour la fonction de la biodiversité et introduisons le concept de sur-rendement comme mesure de l'effet fonctionnel de la diversité basée sur la comparaison entre la forêt mélangée et les monocultures de ses constituants. Puis nous mettons en évidence les activités de recherche actuelles et futures dans les forêts méditerranéennes. Comme prévu, démontrer la relation diversité-productivité ou diversité-stabilité dans la forêt méditerranéenne n'est pas une tâche facile. Le problème est que l'état de la forêt et la croissance sont déterminés par de nombreux facteurs interdépendants environnementaux et de gestion, certains d'entre eux ayant une influence beaucoup plus forte que la diversité. Le contrôle de ces facteurs de confusion nécessiterait donc des techniques statistiques avancées ou un dispositif expérimental très spécifique.

Vilà *et al.* (2007) a fait la tentative la plus réussie à ce jour pour l'utilisation de données nationales d'inventaire forestier pour les tests sur la relation biodiversité-productivité dans la forêt méditerranéenne. Ils ont utilisé les données de l'inventaire de la Catalogne, au nord de l'Espagne, qui comprend des informations à haute résolution spatiale sur de nombreuses co-variables environnementales et de gestion associées. En somme, ils ont trouvé un niveau de production de bois plus élevé selon un degré de mélange d'arbres croissant dans des forêts de feuillus à feuilles persistantes, mais pas dans des forêts de feuillus à feuilles caduques ni de conifères. Cela suggère une corrélation positive entre la biodiversité et la productivité sur des sites davantage extrêmes ou marginaux.

Des études d'observation davantage contrôlées auront lieu dans le cadre du projet européen FP7 FunDivEUROPE, où de nombreux indicateurs des services écosystémiques et de la biodiversité associée seront mesurés selon des gradients de diversité d'essences forestières dans des secteurs choisis pour leur variabilité réduite des facteurs de confusion. Les deux sites méditerranéens sélectionnés sont le Parc naturel Alto Tajo, au centre de l'Espagne et les complexes de forêts publiques de Berignone-Tatti et Belagaio dans le centre-sud de la Toscane, en Italie.

Enfin, la nécessité d'expériences spécifiquement conçues pour évaluer la diversité des espèces d'arbres en contrôlant parfaitement les facteurs de confusion seront discutés dans le contexte du développement d'un réseau international d'expériences et de l'argumentation de la pertinence de certains sites méditerranéens à en faire partie.

Mots-clés : forêts mixtes, relation diversité-productivité, relation diversité-stabilité.