

Les forêts tempérées face aux conséquences du changement climatique : Est-il primordial de favoriser une plus forte diversité d'arbres dans les peuplements forestiers?

Charlotte Grossiord¹ - Arthur Gessler² - André Granier¹ - Damien Bonal^{1*}

¹INRA, UMR 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, INRA-Université de Lorraine, 54280 Champenoux, France

²Long-term Forest Ecosystem Research (LWF), Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, Switzerland

* : Auteur correspondant

Résumé

Une plus forte biodiversité dans les peuplements forestiers est suggérée comme étant un mode de gestion permettant d'adapter les forêts à l'accentuation des sécheresses dans le futur. Nous présentons ici une synthèse sur la relation entre diversité en essences d'arbre et résistance à la sécheresse des peuplements forestiers tempérés. Des tendances contrastées pour cette relation ont été observées en fonction des types forestiers étudiés, des essences présentes dans le peuplement, ou du contexte pédoclimatique local. La généralisation de modes de gestion forestière intégrant des mélanges de plusieurs essences ne semble donc pas nécessairement assurer une meilleure résistance à la sécheresse des peuplements forestiers tempérés.

Abstract

A higher biodiversity in temperate forests is suggested to be an appropriate management practice to consider in the context of increased droughts in the future. We present here a synthesis on the relationship between tree species diversity and drought resistance in temperate forests. Contrasting trends for this relationship have been found according to the studied forest types, the species found in these forests, or the local pedoclimatic conditions. The generalization of forest management practices with mixed tree species thus does not seem to necessarily provide better resistance of temperate forests to drought.

Article

La France, si l'on exclut les départements d'outre-mer, est le troisième pays européen pour sa surface forestière, celle-ci représentant environ 30 % du territoire national. Cet écosystème occupe un rôle primordial pour l'homme car il fournit de nombreux services « d'approvisionnement », tels que la production de bois d'œuvre ou d'énergie, mais aussi de gibier ou encore de plantes sauvages utilisées par l'industrie pharmaceutique. De plus, les forêts rendent un grand nombre de services « de régulation », non systématiquement pourvus de valeur commerciale, en agissant sur l'environnement par la purification des eaux, la régulation du climat local, ou en atténuant l'érosion des sols.

Afin de répondre à une demande toujours croissante en bois d'œuvre et d'énergie tout en préservant l'environnement, la gestion de ces écosystèmes doit s'effectuer aujourd'hui dans le cadre d'une gestion durable. Ce cadre de gestion, à orientation écologique, nécessite d'adapter ces écosystèmes aux conséquences du changement climatique, tout en répondant aux besoins socioéconomiques liés à l'utilisation des ressources de la forêt. En particulier, il convient de mettre en place des modes de gestion conférant aux forêts une forte résistance aux conditions environnementales futures, ou à défaut un fort niveau de résilience à de possibles événements extrêmes.

La communauté scientifique travaille ainsi au développement de méthodes de gestion viables à court et à long terme des écosystèmes forestiers. Deux décennies de recherche dans le domaine de l'écologie forestière ont montré que la biodiversité joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés, notamment dans leur capacité à fournir un ensemble de services écologiques (Pérot et Vallet, 2012). Il existe aujourd'hui une très forte convergence dans les résultats scientifiques sur le fait que dans un environnement donné, les peuplements de forêt mélangée (au minimum deux essences en mélange) produisent plus de bois (biomasse aérienne) que les monocultures de ces mêmes essences. De plus, il a été montré que les forêts mélangées peuvent avoir une meilleure résistance face aux attaques d'insectes ou face à la propagation de maladies (Jactel et Brockerhoff, 2007). Une approche de gestion durable qui favorise le maintien d'une diversité d'essences forestières dans les forêts en Europe, en particulier en France et en Allemagne, a ainsi émergé depuis le début du XXI^e siècle.

L'une des conséquences du changement climatique en Europe est l'augmentation de la fréquence d'événements extrêmes de sécheresse. La sécheresse en 2003 dans l'ouest de l'Europe illustre les conséquences que de tels événements pourraient avoir dans l'avenir sur ces écosystèmes : une forte diminution de la productivité et parfois une forte hausse de la mortalité. Dans cette perspective, les questions primordiales pour un gestionnaire forestier sont premièrement de savoir si le fait de gérer une plantation ou une forêt avec une seule ou plusieurs espèces pourrait modifier le niveau de sécheresse rencontrée chaque été ou lors d'épisodes exceptionnels, et deuxièmement de comprendre les conséquences de ces sécheresses sur le fonctionnement de l'écosystème, en particulier la productivité et le bilan hydrique.

Dans cet article, après avoir présenté succinctement les différents processus d'interaction des essences forestières à l'origine de l'effet du mélange d'essences sur le fonctionnement des écosystèmes et défini la notion de résistance à la sécheresse, nous présentons une synthèse des résultats de la recherche obtenus récemment sur la question : est-ce que les forêts diversifiées en Europe sont plus résistantes aux sécheresses que les forêts monospécifiques ?

Les processus d'interactions des essences

Afin de comprendre le lien étroit entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, il est primordial de s'intéresser aux processus biologiques qui sont à l'œuvre. Ces processus dits

« d'interactions des espèces » sont de diverses natures et peuvent mener à des effets divergents sur le fonctionnement des espèces (interactions négatives face à interactions positives), et par conséquent sur le fonctionnement des écosystèmes qu'elles constituent. Ces processus font appel à la notion de « niche écologique » qui caractérise la position occupée par une espèce dans un écosystème. Cette niche est propre à chaque espèce et peut être décrite par le moyen de paramètres physicochimiques et biologiques qui caractérisent le milieu préférentiel pour cette espèce et les relations avec les espèces avoisinantes.

Les interactions *négatives* des espèces s'expliquent par la compétition pour les ressources. En écologie, ce processus désigne le fait que des individus d'une même espèce (compétition intraspécifique) ou d'espèces différentes (compétition interspécifique) sont en concurrence pour l'acquisition des ressources d'un milieu donné, en particulier quand celles-ci sont limitées. La compétition s'exprime lorsque des individus occupent la même niche écologique, ou en tout cas des niches qui se chevauchent fortement. Les ressources disponibles sont alors prélevées au même endroit ou de façon simultanée par différents individus. Ces ressources sont, par exemple, l'eau, la lumière ou encore les nutriments. Les conséquences de la compétition, du point de vue de la survie ou de la croissance des espèces, peuvent être négatives pour l'ensemble des espèces en interaction, ou négatives pour certaines et neutres pour d'autres.

Les interactions *positives* des espèces sont de deux ordres. Le premier est issu du processus de « complémentarité » pour les ressources. La complémentarité s'exprime lorsque des espèces qui cohabitent dans le même milieu ne partagent pas la même niche écologique. L'acquisition des ressources disponibles par les différentes espèces en interaction a lieu alors à des niveaux différents dans l'écosystème (par exemple, plus ou moins profondément dans le sol, ou à des hauteurs différentes dans la canopée) ou à des périodes différentes au cours de l'année. Ce processus traduit donc une diminution temporelle ou spatiale de la compétition entre espèces par l'intermédiaire d'un meilleur partage des ressources disponibles dans l'écosystème. Un exemple concret d'un tel processus en forêt est l'interaction entre une essence à enracinement superficielle comme le Hêtre avec une essence à enracinement profond comme le Chêne (Zapater *et al.*, 2011). Par l'occupation de strates différentes du sol, les espèces utilisent de façon meilleure les ressources disponibles dans le sol.

Le deuxième processus d'interaction positive est appelé « facilitation ». Ce processus se traduit par un effet bénéfique d'une espèce sur une autre espèce avec laquelle elle est en interaction dans un milieu donné. Un exemple connu dans le domaine forestier est celui de la facilitation exercée par une espèce fixatrice d'azote atmosphérique sur une espèce non fixatrice d'azote. L'azote fixée par l'espèce fixatrice telle que le Robinier rentre dans le cycle de l'azote de l'écosystème et peut être rendue disponible à l'espèce non fixatrice comme le Peuplier en mélange avec le Robinier, ce qui améliore ainsi son statut nutritif et engendre généralement une augmentation de la production de biomasse (Kelty *et al.*, 2006). Un autre exemple de facilitation est illustré par l'effet de l'Aulne glutineux sur l'enracinement du Chêne pédonculé (Lefèvre *et al.*, 2006) : sur des sols à nappe temporaire, la présence de l'Aulne engendre une diminution de la hauteur de nappe et une meilleure prospection des horizons argileux profonds par les racines de Chêne sous le mélange. Le Chêne présente alors une meilleure croissance en hauteur et une meilleure résistance à la sécheresse dans les mélanges que dans les peuplements purs.

La notion de résistance à une contrainte

Avant d'aborder l'impact de la diversité sur la résistance à la sécheresse, il convient de bien définir la notion de résistance à la sécheresse. En biologie, cette notion fait appel à la capacité d'une espèce à maintenir ou non son niveau de fonctionnement quand elle subit une perturbation, comme par exemple l'attaque d'insectes ou de pathogènes ou des épisodes de

canicule ou de sécheresse. L'évaluation de la résistance nécessite donc de disposer d'un élément de référence sur le fonctionnement de l'écosystème observé en dehors de la situation de contrainte environnementale. Ainsi, en mesurant le statut d'un individu avant et après une perturbation, nous sommes en mesure de déterminer son niveau de résistance. Les scientifiques utilisent généralement le niveau de production de bois comme indicateur de la résistance des écosystèmes forestiers soumis à des contraintes. Cependant, la résistance peut être déterminée à travers d'autres paramètres physiologiques mesurés sur les arbres associés à d'autres fonctions majeures de l'arbre (par exemple, les flux d'eau, l'allocation en biomasse vers les différents organes...).

Influence de la diversité en essences forestières sur le niveau d'exposition à la sécheresse

Les sécheresses estivales observées chaque année, ou les événements extrêmes de sécheresse rencontrés à des fréquences variables en Europe, modifient la disponibilité en eau dans le sol pour les arbres sur des périodes plus ou moins longues et avec des intensités plus ou moins fortes. La question posée alors est de comprendre si les processus d'interaction des essences dans les forêts mélangées engendrent une modification du niveau d'exposition à la sécheresse des arbres dans un peuplement mélangé par rapport aux peuplements monospécifiques.

Dans une étude réalisée sur les six types forestiers majeurs en Europe (boréal, hémiboréal, tempérée, tempérée de montagne, thermophile-décidue, et méditerranéenne), représentant les principales conditions climatiques en Europe, Grossiord *et al.* (2013, 2014a) ont testé l'influence du niveau de diversité en essences forestières sur le niveau d'exposition à la sécheresse, et donc l'impact du mélange d'essences sur la résistance à la sécheresse de ces écosystèmes. Les six types forestiers étudiés étaient répartis dans six régions en Europe qui s'étendent le long d'un gradient nord-sud (figure 1).

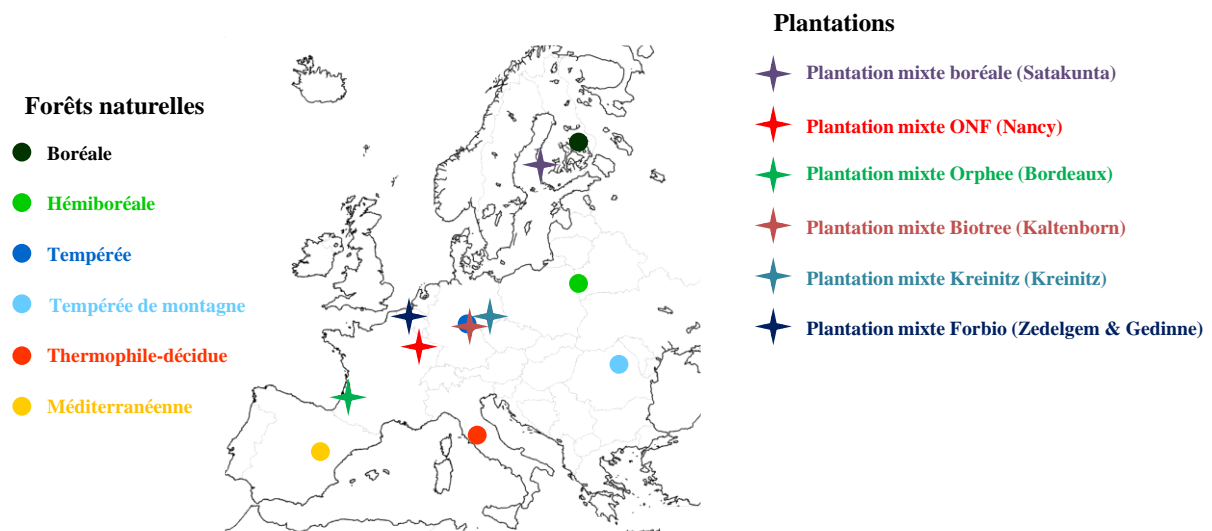


Figure 1: Localisation des sites de forêt naturelle en Europe étudiés par Grossiord *et al.* (2013, 2014a) (ronds). En sus, nous avons indiqué les dispositifs expérimentaux (plantations) installés en Europe qui permettent d'étudier l'influence du mélange d'espèces sur le fonctionnement de l'écosystème (étoiles). Certains des travaux présentés ici sont issus d'expérimentations menées dans ces dispositifs.

Dans chaque région, de 26 à 42 placettes forestières de 30 m × 30 m ont été identifiées : elles ont été sélectionnées de façon à intégrer le plus large gradient de diversité en essences (de une à cinq espèces en interaction). Afin de déterminer le niveau d'exposition à la sécheresse de ces arbres au cours d'un événement extrême et de mettre en évidence des différences de résistance à la sécheresse entre les peuplements, ces auteurs ont mesuré la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) dans les cernes de bois final de deux années sélectionnées parce qu'elles caractérisaient l'été le plus humide ou l'été le plus sec au cours des 14 dernières années pour chaque région. Les cernes contenus dans ces carottes contiennent en effet la signature du fonctionnement physiologique d'un arbre au cours de l'année considérée, en particulier son fonctionnement en réponse à la sécheresse. La différence de composition isotopique du carbone entre l'année la plus sèche et l'année la plus humide ($\Delta\delta^{13}C = \delta^{13}C_{sécheresse} - \delta^{13}C_{humide}$) représente alors le niveau d'exposition à la sécheresse subi par le peuplement.

Photo 1

Peuplement mélangé en forêt de Białowieża (Pologne). Ce type forestier est composé de Bouleau, de Charme, de Chêne pédonculé, d'Épicéa et de Pin sylvestre. Ces essences présentent des caractéristiques fonctionnelles très contrastées mais leur mélange ne semble pas bénéfique en termes de résistance à la sécheresse. Photo C. Grossiord



Pour un site donné, Grossiord *et al.* (2013, 2014a) ont observé une importante variabilité de $\Delta\delta^{13}C$, soulignant des différences majeures d'exposition à la sécheresse entre les différents peuplements. De même, des différences majeures de $\Delta\delta^{13}C$ ont été observées entre les six régions : ce résultat est cohérent avec le gradient climatique (nord - sud de l'Europe) étudié et les niveaux de sécheresse rencontrés entre les régions. Mais le résultat principal de cette étude est le fait que pour certains types forestiers, un rôle majeur de la diversité sur le niveau d'exposition à la sécheresse a été mis en évidence, alors que pour les autres types, il n'a pas été possible de conclure à des effets significatifs (tableau 1).

Tableau 1: Caractéristiques des six régions étudiées et effet global de la diversité sur la résistance à la sécheresse dans ces milieux. Le tableau indique le type forestier étudié, correspondant à chaque région d'étude, le nombre d'espèces présentes au maximum dans les placettes étudiées, la fréquence et l'intensité des épisodes de sécheresse au cours de la période 1998-2011, la profondeur moyenne du sol, et l'effet global de la diversité en espèces d'arbre sur la résistance à la sécheresse de l'écosystème. Adapté de Grossiord *et al.* (2013, 2014a).

Type forestier	Nombre maximal d'espèces présentes	Fréquence et intensité des épisodes de sécheresse	Profondeur du sol	Effet de la diversité sur la résistance à la sécheresse
Boréal	3	Faible	Intermédiaire	Négatif
Hémiboréal	5	Faible	Profond	Nul
Tempéré de montagne	4	Intermédiaire	Profond	Nul
Tempéré	5	Fort	Profond	Positif
Thermophile-décidu	5	Fort	Profond	Positif
Méditerranéen	4	Fort	Superficiel	Nul

En forêt boréale, les peuplements avec une forte diversité d'essences sont globalement plus exposés à la sécheresse (relation négative entre diversité et $\Delta\delta^{13}C$). Les peuplements mélangés sont donc moins résistants à un événement extrême de sécheresse que les monocultures des mêmes espèces (tableau 1). Cette relation négative suggère des niveaux de compétition forts pour les ressources hydriques entre les espèces présentes, à savoir le Pin sylvestre, l'Épicéa et Bouleau. Il semblerait notamment que cet effet négatif émerge du fait de la forte compétitivité du Bouleau pour l'acquisition de l'eau. Cette capacité accrue d'acquérir les ressources hydriques dans le sol par rapport aux autres espèces a pour conséquence de diminuer fortement les ressources disponibles pour le Pin sylvestre et l'Épicéa en situation de mélange, et d'engendrer, à l'échelle du peuplement, un effet globalement négatif.

À l'inverse, en forêts tempérées et thermophiles-décidues, une forte diversité d'essences a été associée à une moindre exposition à la sécheresse, et donc à une plus forte résistance au stress hydrique (tableau 1). Une moindre exposition au stress hydrique dans les peuplements les plus diversifiés témoigne en particulier d'une meilleure disponibilité en eau pour les essences qui constituent ces écosystèmes lorsqu'elles sont en mélange. Cela suggère que des processus sous-jacents de facilitation ou de complémentarité pour les ressources hydriques s'opèrent entre les essences constituant ces types forestiers. Dans ces peuplements, le gestionnaire forestier semble pouvoir améliorer leur résistance aux événements extrêmes de sécheresse en privilégiant une sylviculture favorisant une forte diversité des essences et des assemblages d'essence avec des caractéristiques fonctionnelles hétérogènes dans le peuplement. En particulier, il pourrait être intéressant de s'intéresser à des assemblages de résineux et de feuillus.

Les trois autres types forestiers étudiés (hémiboréal, tempéré de montagne, et méditerranéen) n'ont, quant à eux, montré aucun effet de la diversité sur l'exposition à la sécheresse (tableau 1). Ces résultats suggèrent que la résultante des interactions qui s'opèrent entre les espèces (compétition, complémentarité et facilitation) ne modifie pas la disponibilité en eau par rapport à des peuplements monospécifiques. Il est cependant intéressant de noter que dans ces trois types forestiers, un effet fort de la compétition (calculée à partir d'indices prenant en compte la surface terrière dans le peuplement) sur le niveau d'exposition à la sécheresse a été observé. Le niveau de diversité en essences ne contrôle donc pas ces niveaux, mais l'intensité de la

compétition entre les arbres joue un rôle majeur. Le gestionnaire forestier pourrait jouer sur ce paramètre pour améliorer l'adaptation de ces peuplements forestiers à des conditions de sécheresse plus intenses dans le futur, indépendamment de l'identité des essences présentes dans le peuplement.

Les résultats présentés précédemment illustrent l'effet de la diversité sur la composition isotopique du carbone, un paramètre physiologique intégratif du fonctionnement des arbres considéré comme un indicateur de réponse à la sécheresse. Il importe néanmoins de s'intéresser plus directement à ces effets sur des fonctions particulières de l'écosystème forestier : la productivité et la transpiration.

Photo 2

Forêt mélangée du parc national de Hainich (Allemagne). Cette forêt est composée d'Érable sycomore, d'Épicéa, de Hêtre, de Frêne et de Chêne sessile. Ce mélange d'essences engendre une meilleure résistance à la sécheresse. Photo C. Grossiord



Influence de la diversité en essences forestières sur la productivité

Des études récentes menées en dendrochronologie ont été consacrées au rôle de la diversité en espèces d'arbre sur la résistance à la sécheresse de peuplements forestiers en termes de productivité. Dans le massif vosgien, un effet bénéfique du mélange Sapin - Hêtre a été observé sur le maintien de la production de bois au cours d'épisodes de sécheresse par rapport à des situations où ces espèces sont en monoculture (Lebourgeois *et al.*, 2013). Le Sapin plus

particulièrement montre une moindre diminution de sa croissance lorsqu'il est en interaction avec le Hêtre que lorsqu'il est en monoculture. La présence du Hêtre est donc bénéfique pour le Sapin, mais la réciproque n'est pas observée.

Une autre étude menée le long d'un gradient écologique au sud de l'Allemagne a montré que la résistance du Hêtre face aux importantes sécheresses de 1976 et de 2003 est meilleure en mélange Hêtre - Chêne sessile qu'en monoculture (Pretsch *et al.*, 2013). La diminution de la productivité du Hêtre lors de ces épisodes était beaucoup plus faible quand celui-ci était en mélange avec du Chêne sessile qu'en peuplement monospécifique. Cet effet positif n'est pas observé en revanche chez le Chêne sessile.

L'absence d'effet du mélange sur la relation entre déficit hydrique du sol et largeur de cernes a été observée également chez le Chêne sessile et le Pin sylvestre dans une étude menée en France par Toïgo *et al.* (2015b). Ces auteurs montrent que les largeurs de cerne diminuent fortement lors d'épisodes de sécheresse pour ces deux espèces, mais cette diminution n'est pas différente entre les peuplements purs ou en mélange. Néanmoins, ces auteurs observent un effet du mélange sur la relation entre déficit hydrique et densité moyenne du bois de ces cernes pour ces deux essences, et donc des conséquences sur la productivité à l'échelle de la placette.

Il importe de souligner que l'effet de la diversité sur la productivité des forêts peut dépendre également de la fertilité des sols. A partir de données de croissance issues de l'Inventaire forestier national en France, Toïgo *et al.* (2015a) démontrent en effet que l'effet positif de la diversité en essences d'arbre sur la productivité des peuplements est d'autant plus marqué que la fertilité des sols dans ces peuplements est faible. Ce résultat rejoint l'hypothèse assez générale en écologie des communautés que les processus de complémentarité entre espèces pour l'acquisition des ressources apparaissent principalement quand ces ressources sont limitantes.

Ces différentes études, menées dans des milieux différents et sur des espèces variées, soulignent la complexité des relations entre diversité des espèces, productivité des peuplements, disponibilité en eau et en éléments minéraux. Tous les mélanges d'essence ne semblent pas être bénéfiques en termes de productivité. Quand des effets bénéfiques du mélange apparaissent, les auteurs attribuent ces effets à des processus de facilitation ou de complémentarité pour l'acquisition de l'eau et des éléments minéraux dans le peuplement mélangé, mais les interactions au niveau aérien (acquisition de la lumière) interviennent également.

Influence de la diversité en essences forestières sur la transpiration

L'étude de la transpiration instantanée des arbres à l'aide de capteurs mesurant le flux de sève permet de suivre la réponse directe des arbres et des espèces à une diminution de la ressource hydrique du sol lors d'un épisode de sécheresse. L'observation de la diminution de la transpiration des arbres dans différentes conditions de mélange au cours d'une sécheresse permet alors de mettre en évidence, au cours de la saison de croissance, les associations d'essences qui favorisent une plus forte résistance à la sécheresse au cours de l'été.

Dans la région de Toscane, en Italie, Grossiord *et al.* (2014b) ont suivi l'évolution de la transpiration du Chêne sessile et du Chêne chevelu (*Quercus cerris* L.) au cours de la sécheresse estivale de 2012, dans des peuplements où ces deux essences se trouvaient soit en mélange soit en peuplement pur. Dans ce massif forestier, les deux essences montrent une diminution de leur transpiration au cours de la sécheresse (figure 2a). Cependant, la diminution pour le Chêne chevelu semble beaucoup plus marquée en mélange qu'en peuplement pur, alors qu'il n'y a pas de différence marquée entre mélange et peuplement pur pour le Chêne sessile. Ce résultat semble indiquer que le mélange impacte ici négativement l'accès aux ressources hydriques pour

le Chêne chevelu, alors que la présence du Chêne chevelu n'a pas d'impact sur l'alimentation en eau du Chêne sessile.

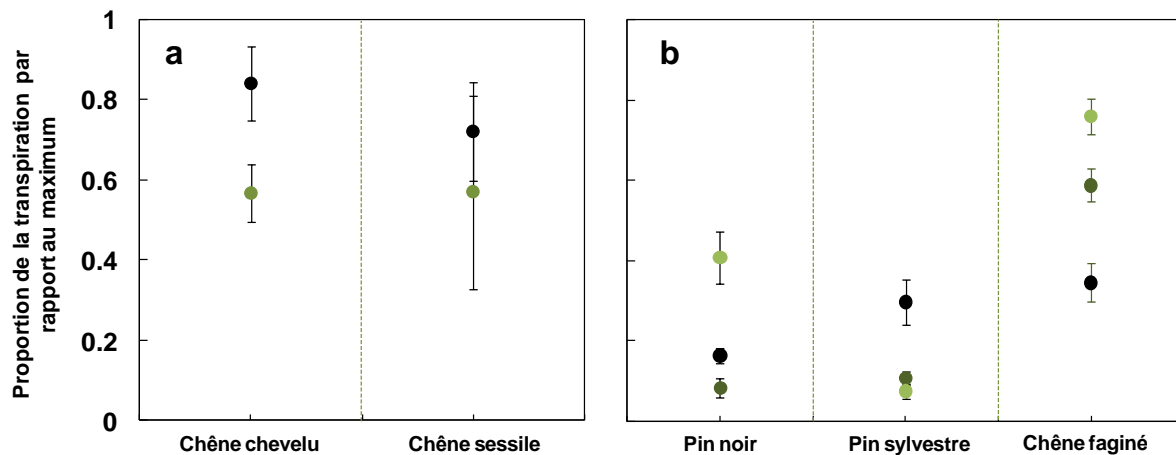


Figure 2: Effet du mélange d'espèces sur la diminution de la transpiration des arbres au cours d'une sécheresse. Données adaptées de Grossiord *et al.* (2014b, 2015). Les deux figures représentent l'influence du mélange d'espèces sur la proportion moyenne de la transpiration (en pourcentage du maximum de transpiration observé avant la sécheresse) au cours d'une sécheresse dans des placettes dans (a) une forêt en Italie composée de Chêne chevelu et de Chêne sessile, et (b) une forêt en Espagne composée de Pin noir, de Pin sylvestre et de Chêne faginé. Les symboles noirs représentent les peuplements purs respectifs de chaque espèce. Dans (a), les symboles verts représentent le mélange Chêne chevelu-Chêne sessile. Dans (b), pour le Pin noir, le cercle vert clair représente le mélange avec le Pin sylvestre et le cercle vert foncé celui avec le Chêne faginé; pour le Pin sylvestre, le cercle vert clair représente le mélange avec le Pin noir et le cercle vert foncé celui avec le Chêne faginé; pour le Chêne faginé, le cercle vert clair représente le mélange avec le Pin sylvestre et le cercle vert foncé celui avec le Pin noir. Les barres verticales représentent l'écart à la moyenne d'un échantillon de 4 ou 5 arbres par espèce.

Lors d'une étude similaire en forêt méditerranéenne en Espagne impliquant trois essences en interaction (Pin sylvestre, Pin noir, et Chêne faginé : *Quercus faginea* Lam.), Grossiord *et al.* (2015) ont mis en évidence également des comportements différenciés entre les essences en fonction des mélanges considérés (figure 2b). Le Chêne faginé montre une moindre diminution de sa transpiration lorsqu'il est en interaction avec le Pin sylvestre par rapport à la situation de peuplement pur. La même tendance est observée avec le Pin noir, bien que dans une moindre mesure. Concernant le Pin noir, le mélange avec le Chêne faginé semble être défavorable pour sa transpiration (diminution plus importante en mélange qu'en peuplement pur), alors que l'interaction avec le Pin sylvestre lui semble bénéficiaire (moindre diminution en mélange qu'en peuplement pur). Le Pin sylvestre, au contraire, semble pâtir de la présence des autres essences en mélange : il montre une plus forte diminution de sa transpiration par rapport à la monoculture.

Ces deux études suggèrent que les essences les plus adaptées à la sécheresse, en particulier celles présentant un enracinement profond, telles que le Chêne sessile, le Chêne faginé ou encore le Pin noir, bénéficient de la présence d'autres essences en mélange. Au contraire, l'association de ces espèces avec des espèces moins bien adaptées à des conditions

environnementales stressantes du point de vue hydrique (comme le Chêne chevelu ou le Pin sylvestre) semble influencer négativement la disponibilité en eau pour ces espèces, et donc leur transpiration et leur productivité. Il est probable qu'une stratification verticale s'opère au niveau des racines dans ces différentes associations d'espèces (complémentarité pour l'acquisition des ressources et différenciation de niche écologique) et explique ces effets du mélange. Ce résultat est cohérent avec des observations faites dans une plantation mélangée Acacia-Eucalyptus en Australie (Forrester *et al.*, 2010). Dans cette plantation, l'Acacia en mélange occupe principalement les horizons superficiels du sol alors que l'Eucalyptus étend ses racines à des horizons plus profonds.

Le partage de l'espace souterrain par les racines des arbres semble donc jouer un rôle important dans l'effet de la diversité sur la résistance à la sécheresse. Afin de mettre en évidence ce processus, Grossiord *et al.* (2014c) ont étudié à l'aide d'un traceur (deutérium de l'eau, isotope stable de l'hydrogène) la profondeur d'extraction de l'eau de quatre essences en mélange (Hêtre, Chêne sessile, Douglas, Épicéa) dans une jeune plantation (14 ans) en Allemagne. Cette expérimentation a permis de mettre en évidence que dans cette plantation, les racines de ces essences prélèvent l'eau principalement en surface. Néanmoins, une stratification verticale entre les essences apparaît : le Douglas et l'Épicéa prélèvent l'eau un peu plus profondément que le Hêtre et le Chêne sessile. De plus, la profondeur d'extraction de l'eau par le Hêtre dépend de la proportion de conifères dans son voisinage : quand celle-ci est très forte, le Hêtre a tendance à prélever de l'eau plus en profondeur. Une stratification verticale du prélèvement de l'eau, et donc vraisemblablement de la localisation des racines, existe donc bien entre ces essences qui présentent des différences structurelles et fonctionnelles (feuillus et conifères) importantes. Ce résultat est cohérent avec des travaux antérieurs, en particulier sur l'effet positif de la présence d'Aulne glutineux dans des peuplements de Chêne pédonculé soumis à de fortes contraintes hydriques (Lefèvre *et al.*, 2006). Ces auteurs ont montré que la profondeur de prospection racinaire du Chêne pédonculé dans des sols à nappe temporaire dépendait de la présence ou non de l'Aulne glutineux. Dans le mélange Chêne – Aulne, la nappe présente un abaissement du fait de la forte transpiration de l'Aulne. Le Chêne développe alors un système racinaire plus profond sous le mélange qu'en peuplement pur ; cela lui permet alors de mieux supporter de fortes périodes de sécheresse, comme en 2003. Ces travaux suggèrent que la stratification verticale des racines jouerait un rôle important dans les effets observés de la diversité sur la résistance à la sécheresse dans les écosystèmes forestiers, à travers l'acquisition de l'eau et des éléments minéraux. Néanmoins, il est important de ne pas ignorer le rôle potentiellement fort des interactions au sein du compartiment aérien (Pretzsch, 2014). Un partage similaire de la ressource lumineuse peut en effet avoir lieu au niveau de la canopée, quand des essences aussi différentes en termes d'architecture que des conifères et des feuillus sont en interaction. Les interactions d'essences peuvent modifier les niveaux de lumière et d'ombre de certaines espèces par rapport à d'autres, engendrant potentiellement aussi la modification des niveaux d'humidité atmosphérique dans la canopée à l'origine de la régulation stomatique. Nous pouvons également émettre l'hypothèse qu'une plus importante diversité en essences peut être associée à une plus forte diversité de la communauté microbienne du sol, en particulier des endo- et ectomycorhizes. Ces mycorhizes contribuent à l'alimentation hydrique et minérale des arbres. L'influence de leur diversité sur la résistance à la sécheresse des arbres reste encore inconnue et des travaux sont en cours à l'INRA de Nancy-Lorraine pour tenter de mettre en évidence ces interactions.

Conclusions

Bien que le nombre d'études portant sur le rôle de la diversité des espèces d'arbre sur la résistance des forêts aux événements extrêmes et plus particulièrement à la sécheresse soit en

augmentation au cours de la dernière décennie, le manque de connaissances sur ces interactions limite les conclusions que nous pouvons tirer sur le choix de stratégies de gestion des écosystèmes forestiers dans le contexte des changements climatiques. Même si le rôle bénéfique de la diversité en essences d'arbre sur différentes fonctions primordiales de ces écosystèmes (d'un point de vue économique, écologique, voire loisirs et touristique) est confirmé par de nombreuses études, il semble difficilement envisageable de proposer, à ce stade des connaissances scientifiques, des conclusions fermes pour les gestionnaires forestiers en zone tempérée sur le rôle de la diversité en essences d'arbre sur la résistance à la sécheresse. Les travaux présentés dans cet article soulignent en effet l'impossibilité de généraliser le rôle de la diversité dans la résistance de ces écosystèmes aux conséquences du changement climatique. Une plus forte diversité en essences d'arbre dans un peuplement semble pouvoir contribuer à une meilleure résistance à la sécheresse de ces peuplements dans certaines conditions, mais il ne s'agit pas d'une condition *sine qua non*. De plus, d'autres facteurs abiotiques tels que la fertilité des sols influencent le fonctionnement de ces écosystèmes et peuvent moduler ces relations. Ainsi, favoriser une forte diversité d'essences dans les peuplements forestiers tempérés ne semble pas être systématiquement une méthode de gestion appropriée afin d'adapter les forêts aux conséquences du changement climatique. Il est à noter que les effets positifs d'une forte diversité ont été observés dans les forêts qui montrent les plus fortes intensités des épisodes de sécheresse au cours de la dernière décennie (tableau 1) et les régions où la fréquence de ces événements extrêmes est la plus forte. À l'inverse, ces épisodes sont rares et restent de faible intensité dans les sites correspondants aux forêts de type boréal et hémiboréal, sites où un effet négatif ou inexistant de la diversité a été observé (tableau 1). Il semblerait donc que les conditions environnementales locales (pluviométrie, intensité des sécheresses, fertilité des sols, réserve utile du sol...) influencent en partie le rôle de la diversité sur la résistance à la sécheresse. Nous émettons l'hypothèse alors que les réponses positives des forêts mélangées par rapport aux peuplements monospécifiques pourraient être liées à l'adaptation sur le moyen ou long terme des espèces, et de l'écosystème, à ces conditions environnementales stressantes.

Ces conditions locales devraient être spécifiquement prises en compte par les gestionnaires forestiers dans la préparation des plans de gestion intégrant ou non des mélanges d'essences. Il convient aussi pour la communauté scientifique d'améliorer encore les connaissances sur les processus d'interaction entre essences et sur les situations pédoclimatiques potentiellement favorables pour des interactions positives, afin de pouvoir proposer aux gestionnaires forestiers des méthodes de gestion durables adaptées à chaque milieu.

Remerciements

Les résultats présentés dans cet article ont été obtenus dans le cadre d'un projet du Septième Programme cadre européen (FP7/2007-2013) N° 265171 et de projets ayant bénéficié d'une aide de l'État gérée par l'Agence nationale de la recherche au titre du programme Investissements d'avenir portant la référence n° ANR-11-LABX-0002-01 (Laboratoire d'Excellence ARBRE).

Références citées

- FORRESTER (D.I.), THEIVEYANATHAN (S.), COLLOPY (J.J.), MARCAR (N.E.). - Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. - *Forest Ecology and Management*, vol. 259, 2010, pp. 1761-1770.
- FORRESTER (D.I.) - The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. - *Forest Ecology and Management*, vol. 312, 2014, pp. 282-292.
- GROSSIORD (C.), GRANIER (A.), GESSLER (A.), JUCKER (T.), BONAL (D.). - Does drought influence the relationship between biodiversity and ecosystem functioning in boreal forests? - *Ecosystems*, vol. 17, 2013, pp. 394-404.
- GROSSIORD (C.), GRANIER (A.), RATCLIFFE (S.), BOURIAUD (O.), BRUELHEIDE (H.), CHECKO (E.), FINER (L.), FORRESTER (D.I.), POLLASTRINI (M.), SCHERER-LORENZEN (M.), VALLADARES (F.), BONAL (D.), GESSLER (A.). - Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to extreme drought. - *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, vol. 111, 2014a, pp. 14812–14815.
- GROSSIORD (C.), GRANIER (A.), GESSLER (A.), BUSSOTTI (F.), POLLASTRINI (M.), BONAL (D.). - Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. - *Forest Ecology and Management*, vol. 318, 2014b, pp. 54-61.
- GROSSIORD (C.), BERGER (S.), BRECHET (C.), GESSLER (A.), GRANIER (A.), HENSCHER (R.), HOMMEL (R.), SCHERER-LORENZEN (M.), BONAL (D.). - Impact of interspecific competition on the depth of soil water extraction in a young temperate mixed plantation. *Journal of Hydrology*, vol. 519, 2014c, pp. 3511-3519.
- GROSSIORD (C.), FORNER (A.), GESSLER (A.), GRANIER (A.), POLLASTRINI (M.), VALLADARES (F.), BONAL (D.). - Influence of species interactions on transpiration of Mediterranean tree species during a summer drought. *European Journal of Forest Research*, vol. 134, 2015, pp. 365–376.
- JACTEL (H.), BROCKERHOFF (E.G.). - Tree diversity reduces herbivory by forest insects. - *Ecology Letters*, vol. 10, 2007, pp. 835-848.
- KELTY (M.J.). - The role of species mixtures in plantation forestry. - *Forest Ecology and Management*, vol. 233, 2006, pp. 195–204.
- LEBOURGEOIS (F.), GOMEZ (N.), PINTO (P.), MERIAN (P.). - Mixed stands reduce *Abies alba* tree ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. - *Forest Ecology and Management*, vol. 303, 2013, pp. 61-71.
- LEFÈVRE (Y.), LEBOURGEOIS (F.), BRÉDA (N.). - Comportement des essences forestières sur sol à nappes temporaire. – *Revue Forestière Française*, vol. 58, 2006, pp. 295-304.
- PÉROT (T.), VALLET (P.). - Des forêts mélangées, une stratégie pour produire du bois face aux enjeux énergétiques et climatiques ? - *Sciences Eaux et Territoires*, Cahier Spécial no. II, 2012, pp. 6-11.
- PRETZSCH (H.), SCHUTZE (G.), UHL (E.). - Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. - *Plant Biology*, vol. 15, 2013, pp. 483-495.
- PRETZSCH (H.). - Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands

compared with monocultures. - *Forest Ecology and Management*, vol. 327, 2014, pp. 251-264.

TOÏGO (M.), VALLET (P.), PEROT (T.), BONTEMPS (J.-D.), PIEDALLU (C.), COURBAUD (B.). - Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, vol. 103, 2015a, pp. 502-512.

TOÏGO (M.), VALLET (P.), TUILLERAS (V.), LEBOURGEOIS (F.), ROZENBERG (P.), PERRET (S.), COURBAUD (B.), PÉROT (T.). - Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea* – *Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management*, vol. 345, 2015b, pp. 73-82.

ZAPATER (M.), HOSSANN (C.), BREDA (N.), BRECHET (C.), BONAL (D.), GRANIER (A.). - Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using ^{18}O soil water labeling. - *Trees, Structure and Function*, vol. 25, 2011, pp. 885-894.