

La biodiversité : quel rôle fonctionnel dans les écosystèmes forestiers ?

L'image de la biodiversité perçue par l'opinion est associée aux menaces qui pèsent sur la survie des espèces. Pour exacte qu'elle soit, la simplification, qui consiste à s'attacher uniquement à la composante patrimoniale de la diversité biologique, conduit à occulter ses aspects fonctionnels. Ces derniers, à travers l'ensemble des processus biologiques et physiques qu'ils sous-tendent, ont pourtant un rôle crucial sur le fonctionnement des écosystèmes (et celui de la biosphère), leurs capacités évolutives, et les biens et services fournis à la société. Dans les écosystèmes forestiers, quels sont ces processus favorisés par la biodiversité ? Leur connaissance peut-elle être appliquée à une gestion forestière durable ?

La biodiversité : aspects fonctionnels

La biodiversité fonctionnelle se réfère aux rôles joués par l'ensemble des organismes vivants présents dans l'écosystème forestier pour assurer son fonctionnement (fig.1) en termes de : i) grands flux d'éléments (eau, carbone, minéraux) et d'énergie ; ii) d'interactions biotiques au sein l'écosystème (prédation, parasitisme, symbioses, etc.) ; iii) d'adaptation aux perturbations et conditions environnementales nouvelles (capacité évolutive). Du fonctionnement de cette diversité biologique à travers des processus complexes qui se déroulent au sein d'écosystèmes eux-mêmes très complexes, dépend l'essentiel des services écosystémiques (cf. fiche 4.01) actuels et futurs.

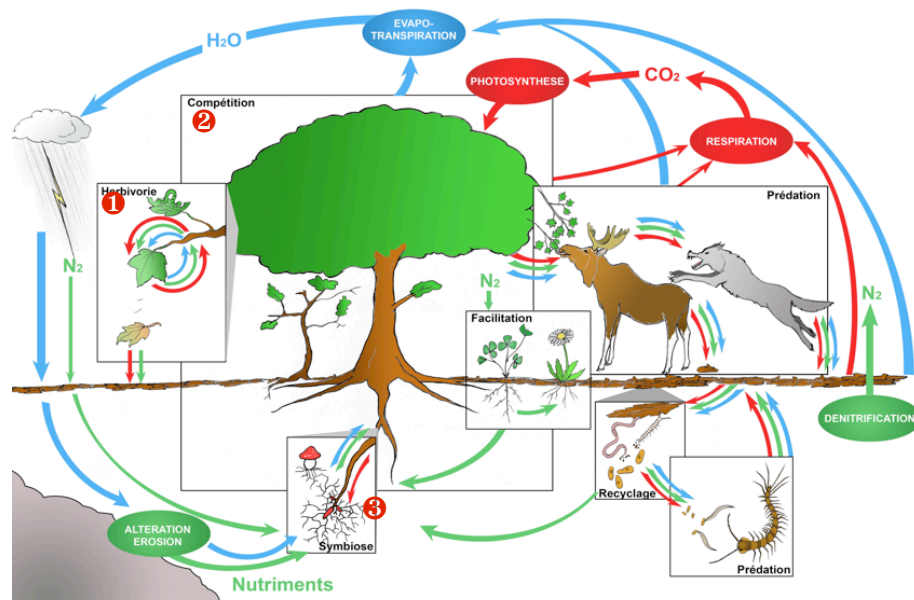


Figure 1. Représentation schématique des interactions et flux dans les écosystèmes. Les flèches de couleur représentent les flux de matière : eau, carbone, azote. Les flux d'éléments minéraux et d'énergie ne figurent que partiellement dans ce schéma. Les «boîtes» rectangulaires représentent les interactions (exemple : compétition, symbiose) Source : société française d'écologie - <https://www.sfecologie.org/regard/regards-3-mouquet/>

Devant la complexité des processus en jeu, l'option retenue dans cette fiche est de se limiter à un «focus» sur trois des «boîtes» représentées dans la figure 1 : ❶ - l'herbivorie, avec un exemple sur les insectes ravageurs et leurs relations avec leurs arbres hôtes ; ❷ - la compétition, avec un exemple sur le comportement de peuplements mélangés face à la disponibilité de l'eau dans le sol ; ❸ - la symbiose avec le cas des champignons mycorhiziens. Pour chacun de ces trois cas, des perspectives d'applications à la gestion forestière des connaissances acquises sont présentées.

Les forêts plus diverses en essences sont-elles plus résistantes aux insectes bio-agresseurs ?

(d'après Jactel, Académie d'Agriculture de France, 2015)

Depuis une vingtaine d'années, les chercheurs ont entrepris de vérifier des hypothèses fondées sur l'intuition ou des observations empiriques, datant pour certaines de presque deux siècles, qui considéraient les forêts mélangées comme moins exposées aux risques sanitaires que les forêts pures. Ils veulent, d'une part **quantifier l'effet de cette diversité** sur les niveaux de dégâts d'insectes, et d'autre part **élucider les mécanismes écologiques** à la base des différences constatées dans ces niveaux de dégâts et liées à une éventuelle "résistance par association" végétale.» (Barbosa et al. 2009). Les objectifs finalisés de ces études sont d'améliorer la gestion forestière en prévenant les risques sanitaires .

Une comparaison des dégâts d'insectes ravageurs entre forêts pures et mélangées, conduite dans une vaste gamme d'écosystèmes forestiers, a montré clairement l'intérêt d'un point de vue sanitaire d'une association d'espèces (fig.2A). Alors que l'on se focalisait sur la résistance individuelle des arbres, il faut maintenant considérer la résistance par association végétale des populations d'arbres. Plus récemment, d'autres analyses comparatives ont révélé que le degré de résistance des forêts mélangées dépend du type d'insecte ravageur. Ainsi, un ravageur «spécialiste», inféodé à une espèce d'arbre hôte, sera contrecarré par le mélange d'espèces, ce qui ne sera pas le cas d'un insecte «généraliste», qui pourra même tirer parti du mélange pour causer davantage de dégâts sur l'essence principale. Le degré de résistance des peuplements mélangés dépend aussi du type d'essences associées dans le mélange. Ainsi la composition du mélange est plus importante que sa richesse spécifique (fig. 2B)

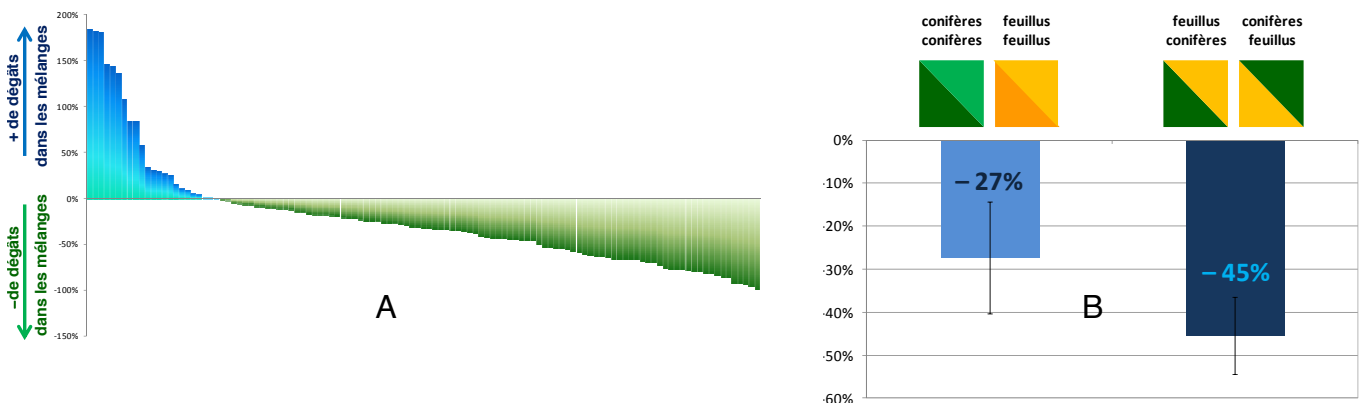


Figure 2. Les peuplements mélangés montrent globalement moins de dégâts d'insectes herbivores que les peuplements purs (A), mais cette réduction (en %) dépend du type de mélange (B). Une méta-analyse des publications scientifiques parues entre 1966 et 2006, a rassemblé 119 études (dont 41 en Europe) dans lesquelles les niveaux moyens de dégâts causés par une espèce donnée d'insecte ravageur sur une essence forestière particulière étaient comparés dans des peuplements purs ou mélangés, dans une même région et pendant la même période. Cette analyse qui concerne au total 33 espèces d'insectes et 33 espèces d'arbres, révèle que dans près de 80% des cas (histogrammes en vert) une essence forestière gérée en peuplements purs est significativement plus attaquée par les insectes herbivores qu'en peuplements mélangés. Toutefois la résistance aux insectes est meilleure quand le mélange associe conifères et feuillus, plutôt que conifères entre eux ou feuillus entre eux (Source : Jactel et Brockerhoff 2007).

Les mécanismes sous-jacents de cette diversité de résistance sont de deux types : une **réduction de l'accessibilité aux arbres hôtes** (l'espèce d'intérêt sylvicole ou essence objectif), et une **augmentation de l'activité des ennemis naturels** des insectes ravageurs (certains oiseaux insectivores) ou certains insectes *parasitoïdes* ou prédateurs des ravageurs). On peut d'ailleurs jouer sur ces deux facteurs en : i) plantant en mélange une -ou d'autres- espèce(s) arborée(s) non consommée(s) ; ii) constituant une barrière visuelle pour l'insecte en «camouflant» l'essence objectif derrière des lignes d'arbres de taille équivalente mais d'une autre espèce ; iii) constituant une barrière olfactive créée par l'émission de composés organiques volatils (répulsifs pour les insectes) par d'autres végétaux interplantés avec l'essence objectif ; iv) améliorant l'accueil et la survie des ennemis naturels dans le peuplement ou son voisinage, en complantant certaines espèces ou en maintenant de vieux arbres à cavités.

Ces résultats ouvrent la voie au développement de plantations mélangées dans une approche d'agro-écologie (fig. 3), mais ils n'envisagent l'assemblage d'espèces que sous l'angle de la limitation des risques sanitaires. Une approche plus globale associant écologues, sylviculteurs et économistes, est nécessaire afin de mesurer les effets positifs et négatifs, notamment en termes de coûts et bénéfices, du mélange d'essences sur la croissance des arbres objectifs, sur leur résistance aux ravageurs ou d'autres fonctions écosystémiques, mais aussi sur la gestion des peuplements, afin de trouver le meilleur compromis dans une perspective de gestion durable.

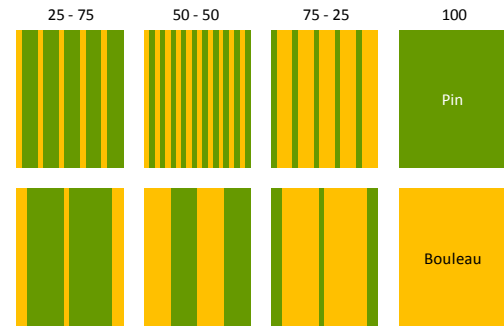
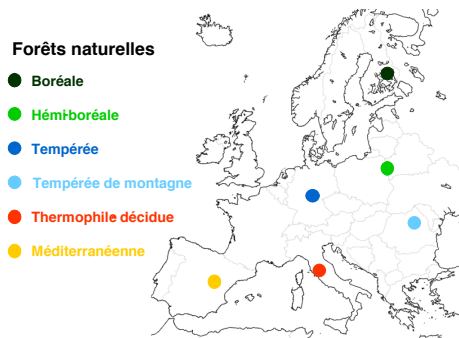


Figure 3. Exemples de mélange pin-bouleau à des taux variables pour limiter les dégâts de la chenille processionnaire - Source Jactel, 2015

Favoriser la diversité des essences pour limiter le risque de sécheresse : est-ce une bonne stratégie ? (d'après Grossiord, Académie d'Agriculture de France, 2015)

Le mélange d'essences est souvent présenté comme plus résistant et résilient vis-à-vis de facteurs adverses, biotiques ou abiotiques. Est-ce bien le cas s'agissant des sécheresses dont on sait qu'elles vont augmenter en fréquence et en intensité du fait du changement climatique ? Menée dans le cadre de la plateforme coopérative FunDivEurope, une étude rétrospective a analysé la relation entre diversité en essences et résistance à la sécheresse dans 160 peuplements forestiers européens, situés dans six régions le long d'un gradient Nord-Sud en Europe et représentent six principaux types forestiers (fig. 4). Des tendances contrastées pour cette relation ont été observées en fonction des types forestiers étudiés (Tableau 1), 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.**



Type forestier	Nombre 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	20 - 50 cm	Négatif
Hémi-boréal	5	Faible	70 - 80 cm	Nul
Tempérée de montagne	4	Intermédiaire	80 - 120 cm	Nul
Tempérée	5	Fort	60 - 120 cm	Positif
Thermophile-décidue	5	Fort	80 - 120 cm	Positif
Méditerranéen	4	Fort	5 - 40 cm	Nul

Figure 4 et Tableau 1. Effet global de la diversité en essences sur la résistance à la sécheresse dans 160 peuplements forestiers présents dans six grands types de forêt. Le tableau indique le type forestier étudié, correspondant à chaque région d'étude, le nombre d'espèces présentes au maximum dans les parcelles 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. La fréquence et l'intensité des sécheresses ont été estimées à partir de données climatiques et du modèle de bilan hydrique « Biljou » (Granier et al. 1999) concernant deux années contrastées, une sèche et une humide. Dans chaque peuplement, on a également calculé son exposition à la sécheresse du sol à travers la différence de composition isotopique du carbone entre l'année la plus sèche et la plus humide, mesurée par l'analyse de carottes de bois prélevées dans les arbres. (Source : Grossiord - Académie d'Agriculture de France, 2015)

Les champignons mycorhiziens et les arbres : un partenariat gagnant/gagnant (d'après Peter et al. in «Les approches intégratives en tant qu'opportunités de la conservation de la biodiversité forestière» (Kraus & Krumm, ed., 2015).

On dénombre dans le monde, plus de 6 000 champignons mycorhiziens associés aux arbres forestiers.

Leur fonction est de mobiliser au profit des arbres des nutriments et de l'eau, tout en bénéficiant eux-mêmes des sucres élaborés par l'arbre (photosynthèse). Ils produisent aussi des substances antibiotiques qui protègent les racines des arbres des organismes pathogènes. Les champignons mycorhiziens sécrètent également des enzymes extracellulaires impliquées dans la décomposition de la matière organique. Les activités de ces enzymes peuvent être mesurées et permettent de préciser le rôle fonctionnel des champignons mycorhiziens dans le recyclage de la matière organique dans les sols. Les champignons mycorhiziens forment des réseaux d'hyphes souterrains reliant les arbres entre eux et permettant le transfert des nutriments, de l'eau et du carbone. Ils facilitent la régénération des semis, en particulier en conditions difficiles comme après un dégât de tempête ou durant une sécheresse.



Figure 5. Un champignon ectomycorhizien très fréquent en forêt : *Laccaria laccata* (source wikimedia commons - Jerzy Opiola)

Ces réseaux jouent et vont jouer un rôle important pour la stabilité des écosystèmes forestiers dans les scénarios de changement climatique prévus. À cet égard, on considère que le maintien d'une grande diversité de champignons au sein des forêts est important pour le bon fonctionnement, l'adaptation et la résilience des écosystèmes forestiers. En général, la diversité mycorhizienne croît avec la diversité forestière et les stades de succession. À la suite de perturbations comme les coupes rases, les feux ou les tempêtes, la diversité mycorhizienne est plus élevée dans les stades initiaux de la dynamique. La fertilisation azotée des forêts liée aux dépôts atmosphériques ou à l'application d'engrais, réduit la production de sporophores, ainsi que la diversité mycorhizienne, ce qui accroît la vulnérabilité de l'écosystème forestier aux autres stress, car l'adaptation de la communauté mycorhizienne, et le maintien de ses fonctions, peuvent ne plus être assurés.

La biodiversité des essences a-t-elle un effet sur la productivité (en volume de biomasse) des forêts?

Cette question très difficile a fait l'objet d'une étude mondiale sur les forêts des grands biomes terrestres. Un groupe international a analysé un ensemble de données issues de plus de 770 000 placettes permanentes échantillonnées dans 44 pays, et contenant plus de 30 millions d'arbres de 8 737 espèces. Ils ont trouvé une **relation positive et cohérente entre la diversité des espèces et la productivité des écosystèmes forestiers** aux échelles du paysage, du pays et de l'éco-région. En moyenne, une perte de 10% de la biodiversité entraîne une perte de productivité de 3%. En termes économiques, les auteurs ont estimé que le maintien de la biodiversité pour la productivité forestière mondiale a une valeur cinq fois supérieure aux coûts de conservation à l'échelle mondiale. Ils soulignent l'intérêt potentiel d'une transition des pratiques de gestion forestières, de peuplements purs ou pauvres en espèces vers des peuplements plus mélangés. (Source : Liang et 83 co-auteurs - *Science* 354 (# 6309), 14/10/2016). Toutefois, l'application de ces résultats à l'échelle du peuplement ne va pas de soi. La productivité n'est pas le seul critère considéré par les gestionnaires. Ils doivent mettre en oeuvre une analyse multi-critères et intégrer une analyse coûts-bénéfices d'un changement des pratiques sylvicoles.

Ce qu'il faut retenir

- Le rôle fonctionnel de la biodiversité dans les forêts est crucial car il sous-tend la fourniture de nombreux services écosystémiques
- Les mécanismes en jeu sont d'une complexité extrême mais leur connaissance permet de faire progresser la gestion durable des forêts
- La diversité des forêts, de leurs conditions de milieu, de leur gestion et de leur environnement socio-économique rend irréaliste toute généralisation en termes de gestion. Une approche intégrant l'ensemble des enjeux est nécessaire

Conseil : voir aussi les fiches : 2.01, 2.06, 4.04 et 5.09