

# VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement

Numéro Volume 11 Numéro 2 (septembre 2011)  
Volume 11 Numéro 2

Yoan Paillet et Marion Gosselin

## **Relations entre les pratiques de préservation de la biodiversité forestière et la productivité, la résistance et la résilience : Etat des connaissances en forêt tempérée européenne**

### **Avertissement**

Le contenu de ce site relève de la législation française sur la propriété intellectuelle et est la propriété exclusive de l'éditeur.

Les œuvres figurant sur ce site peuvent être consultées et reproduites sur un support papier ou numérique sous réserve qu'elles soient strictement réservées à un usage soit personnel, soit scientifique ou pédagogique excluant toute exploitation commerciale. La reproduction devra obligatoirement mentionner l'éditeur, le nom de la revue, l'auteur et la référence du document.

Toute autre reproduction est interdite sauf accord préalable de l'éditeur, en dehors des cas prévus par la législation en vigueur en France.

**revues.org**

Revues.org est un portail de revues en sciences humaines et sociales développé par le Cléo, Centre pour l'édition électronique ouverte (CNRS, EHESS, UP, UAPV).

### Référence électronique

Yoan Paillet et Marion Gosselin, « Relations entre les pratiques de préservation de la biodiversité forestière et la productivité, la résistance et la résilience : Etat des connaissances en forêt tempérée européenne », *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* [En ligne], Volume 11 Numéro 2 | septembre 2011, mis en ligne le 09 septembre 2011. URL : <http://vertigo.revues.org/11133>

DOI : en cours d'attribution

Éditeur : Les éditions en environnements VertigO

<http://vertigo.revues.org>

<http://www.revues.org>

Document accessible en ligne sur :

<http://vertigo.revues.org/11133>

Document généré automatiquement le 22 octobre 2011. La pagination ne correspond pas à la pagination de l'édition papier.

© Tous droits réservés

Yoan Paillet et Marion Gosselin

# Relations entre les pratiques de préservation de la biodiversité forestière et la productivité, la résistance et la résilience : Etat des connaissances en forêt tempérée européenne

## Introduction

- 1 La gestion des forêts a toujours été confrontée à de multiples exigences sociétales et économiques : en France, la loi d'orientation forestière de 2001 rappelle le principe fondamental de la gestion multifonctionnelle des forêts. À l'heure actuelle, les gestionnaires forestiers doivent adapter leurs pratiques pour répondre à deux demandes particulièrement pressantes : celle d'augmenter les prélèvements de bois, en réponse à la crise énergétique et aux changements climatiques ; celle de préserver la biodiversité, en réponse à la crise de l'érosion de biodiversité, qui est globale et concerne aussi nos forêts tempérées européennes.
- 2 Face à cette double demande (produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité), qui exige d'eux des changements importants dans leurs pratiques, les gestionnaires forestiers posent souvent la question de l'utilité de la biodiversité. La mise en œuvre de pratiques en faveur de la biodiversité demande des adaptations de gestion qui ne vont pas forcément de soi pour les gestionnaires, qui attendent des informations sur les avantages connexes de ces pratiques pour l'écosystème forestier. Ils souhaitent ainsi mettre en œuvre ces mesures de préservation de la biodiversité sans pour autant mettre en péril leur outil de production. C'est cette question de l'utilité de la biodiversité qui a motivé la recherche bibliographique que nous présentons ici.
- 3 L'objectif de cette synthèse est d'étudier les relations entre des pratiques préconisées en faveur de la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème forestier. Sous le terme de fonctionnement, nous regroupons les notions de productivité, résistance et résilience définies comme suit (Gosselin et Laroussinie, 2004) :
  - la productivité forestière mesure l'efficacité des processus écologiques à transformer un ou plusieurs facteurs entrants (principalement eau, nutriments, lumière) en résultat (*p. ex.* biomasse, carbone), par unité de surface et de temps ;
  - la résistance est la capacité de la forêt à s'écarter le moins possible de son état initial lorsqu'une perturbation intervient (*p. ex.* vent, feu, attaque de pathogènes) ;
  - la résilience est la rapidité avec laquelle la forêt recouvre son état initial après avoir subi une perturbation.
- 4 Cet état des connaissances bibliographiques intéresse directement les gestionnaires et les propriétaires forestiers qui répondent de plus en plus à des exigences de préservation de la biodiversité dans le cadre d'une gestion forestière durable, sans pour autant identifier nettement les avantages sylvicoles à mettre en œuvre de telles mesures. En effet, même si la biodiversité a une valeur intrinsèque en tant que bien immatériel, les personnels en charge de la mise en œuvre d'une gestion forestière préservant la biodiversité se heurtent souvent à la question de l'utilité de ces pratiques de la part des propriétaires. En outre, des données précises sur le rapport entre fonctionnement de l'écosystème forestier et biodiversité manquent souvent dans les évaluations économiques de pratiques en faveur de la biodiversité (Chevalier et al., 2009a, b). Les analyses de type coûts-bénéfices ont en effet besoin de ce type de données pour intégrer dans les simulations d'itinéraires forestiers toutes les conséquences d'une pratique en faveur de la biodiversité sur les fonctions principales de l'écosystème (*p. ex.* production de biomasse, fertilité des sols, résistance aux pathogènes).

- 5 Le rapport entre mesures sylvicoles, en particulier le mélange d'essences, et fonctionnement de l'écosystème (au sens défini plus haut : productivité, résistance, résilience) est l'aspect le plus traité dans la bibliographie scientifique alors que le rapport entre mesures conservatoires (*p. ex.* conservation du bois mort ou mise en réserve intégrale) et fonctionnement de l'écosystème n'est que partiellement abordé, et souvent de manière indirecte. Concernant le mélange, la synthèse de Scherer-Lorenzen *et al.* (2005), centrée sur les forêts tempérées et boréales, constitue un "état 0" des connaissances sur les relations entre diversité et fonctionnement de l'écosystème forestier. Les conclusions présentées ici s'appuient donc très largement sur cet ouvrage, ainsi que sur d'autres synthèses publiées plus récemment (voir également Verheyen et Branquart, 2010 et les autres articles de Forêt Wallonne n° 106), de manière à dresser un "paysage" des études existantes sur le sujet, sans forcément viser à l'exhaustivité. Cette synthèse traite principalement des forêts tempérées européennes, car c'est dans ce contexte que sont préconisées les mesures en faveur de la biodiversité abordées ici et que sont posées les questions de l'utilité de ces mesures par les propriétaires. Quelques références issues d'autres contextes (*p. ex.* forêts nord-américaines) sont cependant incluses dans cette synthèse.
- 6 Nous traitons d'abord du lien entre mesures sylvicoles, en l'occurrence mélange ou diversité en essences, et fonctionnement de l'écosystème ; nous présentons ensuite le lien entre mesures conservatoires, en l'occurrence maintien du bois mort et établissement de réserves intégrales, et fonctionnement de l'écosystème. Nous analysons enfin les lacunes qui persistent en termes de connaissances sur un certain nombre d'aspects du fonctionnement de l'écosystème. Dans chacune de ces parties et chaque fois que possible, les fonctions traitées sont regroupées selon les 3 axes cités plus hauts : productivité, résistance et résilience.

## Influence de la composition en essences

- 7 La composition du peuplement forestier influence de nombreux aspects du fonctionnement de l'écosystème. Les études scientifiques abordent la question sous deux angles : l'influence du taux de mélange et l'influence du nombre d'essences sur la fonction étudiée. Dans le premier cas, elles comparent différents niveaux de mélanges à un peuplement pur, les essences en jeu restant les mêmes. Dans le deuxième cas, elles font varier le nombre d'essences sans forcément tenir compte de l'identité des essences
- 8 Les fonctions traitées sont essentiellement la croissance et à la production (comparaison peuplements purs vs. mélangés), la minéralisation de la matière organique de la litière et les capacités de résistance et de résilience (voir Kelty, 2006 dans le cas des plantations).

## Productivité

### *Croissance et production*

- 9 Les études évaluant la relation entre productivité et composition en essences différencient la productivité relative, c'est-à-dire la productivité de chaque espèce – qu'elle soit en peuplement pur ou en peuplement mélangé – et la productivité absolue, c'est-à-dire la productivité de l'ensemble du peuplement, toutes espèces confondues. Il est probable que les variations de productivité liées à la composition en essences aient une influence sur le stockage de carbone, mais nous n'avons pas identifié d'étude liant directement ces deux éléments.
- Effets du mélange d'essences sur la productivité absolue
- 10 Les premières recherches au 19<sup>e</sup> siècle ont montré que la productivité absolue des forêts mélangées<sup>1</sup> est en moyenne de 10 à 20 % (et jusque 50 %) supérieure à celle de forêts monospécifiques (voir les exemples cités par Körner, 2005). Ces résultats concernent principalement les sols riches et des espèces indigènes alors que sur sols pauvres, la productivité peut être moindre en peuplements mélangés (Körner, 2005). Les recherches plus récentes, sans doute réalisées dans des conditions mieux contrôlées, n'apportent pas de réponses très claires (par ex. Jones *et al.*, 2005 ; Légaré *et al.*, 2005a en forêt boréale), ce qui laisse supposer des biais (par exemple stationnels) dans les publications les plus anciennes.
- 11 Pour les essences les plus productives (en particulier le Douglas, l'Épicéa, certains Pins, l'Eucalyptus), le mélange diminue la productivité absolue, car on substitue des individus d'essences moins productives et la substitution n'est pas compensée par des interactions

biotiques positives (Pretzsch, 2005). Cependant, l'ajout de certains groupes fonctionnels d'espèces (*p. ex.* fixatrices d'azote) pourrait permettre d'améliorer la productivité d'essences déjà connues comme très productives (e.g. Forrester et al., 2006 dans le cas du mélange à partir d'Eucalyptus). Dans ce cas on parle d'un effet "sélection d'espèce" pour expliquer l'amélioration de la productivité.

12 Pretzsch (2005 ; 2009, chapitre 9) considère que les résultats reliant diversité en essences et productivité sont différents selon que les essences en mélange exploitent la même niche écologique ou des niches différentes, autrement dit, si les niches exploitées par les différentes essences sont plus ou moins complémentaires. Dans ce dernier cas, on parle d'un effet "de niche" pour expliquer l'amélioration de la productivité. Ces résultats dépendent également des conditions locales (station forestière) et des interactions biotiques entre les espèces en mélange (facilitation, compétition intra et interspécifique, différents niveaux de compétition, Keltly, 2006). Les effets du mélange peuvent donc être neutres, antagonistes ou synergiques : les mélanges d'essences sciaphiles sont généralement moins productifs que leurs équivalents monospécifiques car la compétition entre espèces (interspécifique) est plus forte que la compétition entre individus d'une même espèce (intraspécifique). Par contre, un mélange d'essences sciaphiles et héliophiles a tendance à montrer une productivité supérieure en biomasse sèche, car les niches exploitées sont complémentaires. L'interaction est dans ce cas positive.

13 Pretzsch (2005) conclut que la performance du peuplement pour l'utilisation de la ressource peut être augmentée de 30 % par le mélange d'espèces pionnières et dryades ou d'héliophiles et de sciaphiles (*p. ex.* chêne/hêtre, pin sylvestre/épicéa, pin sylvestre/hêtre) et plus généralement d'espèces qui occupent des niches écologiques suffisamment disjointes pour ne pas entrer en concurrence. Lorsque les niches des espèces se recouvrent trop, la compétition peut entraîner au contraire une réduction de la productivité allant jusqu'à 30 % (Voir également Richards et al., 2010)

Effets du taux de mélange sur la productivité relative

14 Cette question peut être traitée de deux façons :

- soit par des expérimentations qui reconstituent un gradient faisant varier progressivement la proportion de chaque essence, le nombre total de tiges par parcelle restant constant : cette solution expérimentale est peu utilisée en forêt, car elle demande beaucoup de temps en raison de la faible croissance des arbres ;
- soit en utilisant des données d'inventaires forestiers nationaux, récoltées sur un large gradient de taux de mélange et de conditions écologiques : c'est l'option choisie par Vallet et Pérot (sous presse) pour étudier l'influence du mélange Sapin-Épicéa en France sur la productivité relative de chacune de ces essences, ou par Rio et Sterba (2009) dans le cas du mélange Pin sylvestre – Chêne tauzin en zone méditerranéenne.

15 L'utilisation de jeux de données à large échelle nécessite de contrôler les effets d'éventuels facteurs confondants (variables stationnelles par exemple), pour bien dissocier les effets de ces facteurs de ceux du mélange lui-même. Ainsi, Vallet et Pérot (sous presse) proposent une méthode générique qui modélise dans un premier temps la productivité de chaque essence en peuplement pur, en fonction des effets des variables environnementales, de la densité du peuplement et de son stade de développement. Dans un deuxième temps, l'effet du mélange sur la productivité relative est modélisé en fonction de la proportion de l'essence considérée dans le mélange. Appliquée au mélange sapin-épicéa, pour lequel on fait l'hypothèse que les deux espèces exploitent des niches complémentaires au niveau racinaire et pour les besoins en lumière, la méthode montre que seul le sapin bénéficie d'un avantage de croissance en surface terrière : dans le cas d'un mélange équitable (50 % Sapin-50 % épicéa), la croissance annuelle en surface terrière augmente de 14,5 % pour le sapin par rapport à la croissance observée en peuplement pur, et la croissance globale du peuplement augmente aussi de 7 %. En revanche, l'épicéa ne voit pas sa productivité augmenter lorsqu'il est mélangé au sapin, par rapport au peuplement pur. Les résultats de Rio et Sterba (2009) sont positifs pour les deux essences étudiées : un mélange équitable aboutit à une augmentation de volume de 24 % pour le pin sylvestre et 53 % pour le chêne, l'augmentation globale de productivité du peuplement étant de

28 % en volume. D'autres exemples mettent en évidence des effets négatifs du mélange sur la productivité des essences : Brown (1992) montre un effet positif pour la plupart des mélanges testés, excepté pour le mélange chêne-épicéa, pour lequel la perte de 68 % de productivité du chêne n'est pas compensée par l'augmentation de 29 % pour l'épicéa.

Effets du nombre d'essences sur la productivité absolue

- 16 Les études récentes, réalisées à large échelle sur la base d'inventaires forestiers nationaux ou des métaanalyses, confortent les résultats précédents : Vilà *et al.* (2007) montrent que, pour les forêts méditerranéennes, la production de bois augmente avec la richesse en essences ; Piotta (2008) montre que les plantations mélangées ont une croissance radiale supérieure à celle des plantations pures (mais une croissance en hauteur identique) et que cet effet est en partie lié à la présence d'essences fixatrices d'azote dans les peuplements mélangés. Au-delà de l'effet du nombre d'essences, il y a donc un effet de la nature des essences en présence. Enfin, Paquette et Messier (2011) montrent à la fois un effet de la richesse en essences et en groupes fonctionnels sur la productivité des forêts québécoises qu'ils étudient. Cet effet varie en fonction du biome (boréal vs. tempéré) et est relié aux conditions abiotiques différentes dans ces deux zones : l'effet du nombre d'essences est plus fort en milieu contraignant (zone boréale : faible minéralisation, période de végétation courte) qu'en milieu moins contraignant (zone tempérée). Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que la redondance fonctionnelle (espèces qui remplissent la même fonction, *p. ex.* fixatrices d'azote) est sans doute plus forte dans les milieux fertiles que dans les milieux pauvres.

Effets du mélange d'essences sur le stockage de carbone

- 17 Les capacités de stockage de carbone sont intimement liées à la productivité du peuplement abordée ci-dessus. D'une manière directe cependant, aucune relation entre biodiversité des plantes (*a fortiori* des arbres) et stockage de carbone n'a pu être mise en évidence. Il se pourrait même qu'une telle relation n'existe pas et que l'effet du mélange d'essences sur le stockage de carbone soit seulement indirect, au travers d'un contrôle des interactions entre sol (racines, feuilles, organismes décomposeurs) et parties aériennes (Gleixner *et al.*, 2005).

*Décomposition de la litière : effets du mélange d'essences et des organismes du sol*

- 18 La décomposition de la litière est un élément essentiel de la fertilité du sol (Doelman *et al.*, 2004) et peut affecter la productivité d'un peuplement (Jonard *et al.*, 2009). Trois facteurs contrôlent la décomposition de la matière organique du sol et le cycle des nutriments : climat ; organismes du sol ; quantité et qualité de la litière (abondance et diversité des essences représentées par les feuilles de la litière). D'une manière générale, les micro-organismes du sol (bactéries, champignons, protozoaires) sont des espèces-clés de la transformation de l'énergie et des nutriments (Fitter *et al.*, 2005). La macrofaune du sol (vers de terre, millipèdes, isopodes) regroupe les principaux acteurs de la transformation de l'habitat [notion d'espèce ingénieur] (Lavelle *et al.*, 2006 ; Ponge, 2003 ; Scheu et Setälä, 2002).
- 19 La composition et la diversité des plantes (en particulier des arbres) semblent influencer sur les processus du sol qui en retour affectent les propriétés de l'écosystème, comme la résistance et la résilience (Wardle *et al.*, 2000), mais peu d'études concernent les forêts (Ponette, 2010). Pour certains groupes comme les mycorhizes impliquées dans l'absorption racinaire, il semble que la diversité des plantes-hôtes joue un rôle important sur la productivité de l'écosystème (Molina *et al.*, 1992 ; Wardle, 2006) : une plus grande diversité des plantes-hôtes favorise une plus grande diversité des mycorhizes associées ce qui permet une meilleure exploitation de la ressource. Toutefois, d'une manière plus générale, ce n'est pas forcément la diversité des organismes qui est nécessaire au bon fonctionnement du sol et de l'écosystème aérien, mais plutôt la présence de certaines espèces clés de voûte.
- 20 D'après Hättenschwiler (2005), le taux de décomposition global (traduit par la perte en masse totale de la litière) est plus fort dans les litières composées de plusieurs essences que dans les litières monospécifiques : on parle alors d'effet synergique du mélange (e.g. Légraré *et al.*, 2005b). D'autres études citées par l'auteur ne montrent pas d'effet significatif, ce qui a plutôt tendance à supporter l'hypothèse d'un effet purement additif de la diversité en essences de la litière. Enfin, peu d'études montrent un effet antagoniste, à savoir une diminution de la décomposition avec la diversité de la litière. Par contre, lorsque le taux de décomposition de

chaque essence composant la litière est mesuré individuellement, le mélange présente un effet significatif (positif ou négatif) sur la décomposition individuelle de chaque essence, alors que le taux de décomposition global ne diffère pas significativement de celui de la litière pure de chaque espèce. Ces résultats suggèrent des effets synergiques, additifs ou antagonistes non détectés lors des mesures de taux de décomposition sur l'ensemble de la litière. Ainsi, au sein du mélange, différents mécanismes simultanés pourraient être en jeu (Hättenschwiler, 2005) :

- la diversité de la litière pourrait stimuler l'activité des décomposeurs de niveaux trophiques supérieurs (effet "feed-back" sur la décomposition) ou inférieurs (cortèges microbiens) ;
- certains composants contenus dans la litière et libérés lors du processus de décomposition (*p. ex.* polyphénols) pourraient avoir une influence sur la vitesse de décomposition (Scheu, 2005). Cependant aucun lien clair avec la diversité des essences n'a été mis en évidence ;
- la décomposition d'une litière de "bonne qualité" (*i.e.* peu récalcitrante) pourrait favoriser la décomposition de la litière de mauvaise qualité. Ce type de mécanisme n'a pas été clairement démontré.

- 21 La richesse en essences et/ou la composition de la litière peuvent donc avoir un rôle dans les processus de décomposition et le fonctionnement de l'écosystème (e.g. Richards et al., 2010). Cependant, il semble que l'identité des espèces en présence soit plus importante que la diversité en elle-même (Ball et al., 2008) ou que les effets du climat (Cornwell et al., 2008). La diversité fonctionnelle aurait un rôle prépondérant sur celui de la diversité taxonomique, même si ces deux notions sont fortement liées (Diaz et al., 2006). Encore une fois, les études en forêt sont extrêmement rares.

## Résistances

### *Résistance aux pathogènes : effets de la diversité des essences*

- 22 La synthèse de Pautasso *et al.* (2005) traite de la sensibilité de différents peuplements aux pathogènes (fongiques) et identifie quatre groupes de réponse en fonction du degré de mélange et de la sensibilité : l'hypothèse de l'assurance, la sensibilité sans diversité, les monocultures chanceuses, la sensibilité avec diversité (Pautasso et al., 2005, Fig. 13.1, p. 265) :
- 23 D'une manière générale, "l'hypothèse de l'assurance" ("insurance hypothesis", Yachi et Loreau, 1999) postule que la diversité constitue un gage de résistance aux pathogènes : dans un mélange d'espèces, plus la niche "utilisable" par l'ensemble des espèces est large, plus la réponse de la communauté à une perturbation sera plastique. En effet, la complémentarité des niches entre espèces permet d'assurer la permanence des fonctions et l'intégrité de l'écosystème dans le temps (résistance et résilience) : certaines espèces peu fréquentes sont des espèces redondantes, prêtes à se multiplier en assurant la fonction d'une espèce plus abondante si celle-là disparaît. L'hypothèse de l'assurance suggère que la diversité permet de maintenir l'intégrité du système quand les conditions biotiques et abiotiques changent.
- 24 Dans le cas d'un mélange d'essences, l'hypothèse de l'assurance permet d'envisager deux effets : (i) maintien de la structure physique de la forêt après une attaque massive de parasites ; (ii) restriction de la maladie à un petit nombre d'individus. De même, une densité moindre d'hôtes potentiels peut réduire le risque d'attaque parasitaire. Ces effets s'appliquent à la fois pour la diversité interspécifique et pour la diversité intraspécifique (Müller-Starck et al., 2005). Cependant, si les bases théoriques de cette hypothèse sont documentées (e.g. Schwartz et al., 2000), les preuves empiriques ou expérimentales en forêt sont mal étayées : anecdotiques, extrapolées de résultats obtenus en agriculture. Les données étayant le rôle de la biodiversité dans la résilience des forêts manquent d'autant plus que les dispositifs de suivi à long terme sont souvent abandonnés lorsqu'ils subissent une perturbation, au profit des dispositifs en conditions stables. Néanmoins, les travaux récents de Jactel *et al.* sur les ravageurs (Jactel et al., 2008 ; Jactel et Brockerhoff, 2007) montrent une plus grande résistance aux pathogènes dans les peuplements mélangés. Les mécanismes associés à ces résistances sont discutés dans la récente synthèse de Jactel *et al.* (2009). Ainsi, des essences en mélange entraînent une "dilution" de l'offre alimentaire pour les ravageurs ce qui tend à limiter les dégâts sur l'essence

principale : les essences sensibles sont moins abondantes, plus dispersées dans l'espace ou encore des essences secondaires plus appétentes peuvent être consommées préférentiellement. Par ailleurs, certaines essences peuvent servir de barrière physique ou chimique aux ravageurs. Enfin, une plus grande diversité augmenterait les capacités de contrôle par les ennemis naturels des ravageurs (*p. ex.* pour les oiseaux insectivores).

- 25 De la même manière, conformément à l'hypothèse de l'assurance, les monocultures présentent généralement une sensibilité supérieure aux pathogènes du fait de leur faible diversité spécifique et génétique (illustrant la catégorie de "sensibilité sans diversité"). La synthèse de Korkhonen *et al.* (1998) pour *Heterobasidion annosum* et les travaux de Jactel *et al.* (Jactel *et al.*, 2008 ; Jactel et Brockerhoff, 2007) montrent une sensibilité accrue des monocultures par rapport à des peuplements mixtes. Cependant, en raison de nombreux facteurs confondants (climat, sol), il est difficile de comparer strictement plusieurs peuplements dans des conditions égales et des résultats contradictoires peuvent être observés. Par ailleurs, il existe des cas qui contredisent ces tendances générales : certains peuplements purs ont résisté à des attaques parasitaires massives (les "monocultures chanceuses" selon Pautasso), tandis que des peuplements mélangés ont subi des dégâts (exemples de "sensibilité avec diversité" : forêts dominées par *Eucalyptus marginata* en Australie, forêts nord-américaines, cas de *Pinus contorta* en Suède, Pautasso *et al.*, 2005 pp. 273-275).

#### *Résistance au vent : effets de la diversité en essences*

- 26 Les travaux menés après les tempêtes de grande ampleur ces dernières années n'apportent pas de preuves que la diversité en essences d'un peuplement augmenterait sa résistance aux chablis : les études en la matière aboutissent à des démonstrations peu robustes, partiales et contradictoires (Gardiner *et al.*, 2010). En effet, en raison d'un grand nombre de facteurs confondants, il n'est pas facile de tester proprement et de manière robuste cette relation (Dhote, 2005). Les données existantes sont difficiles à interpréter et fournissent des résultats contradictoires. D'une manière générale, la récente synthèse de Gardiner *et al.* (2010) montre que le mélange d'essences n'a que peu d'effet sur la stabilité générale du peuplement et que des facteurs comme la vitesse du vent, la nature du sol, la topographie et la gestion passée du peuplement forestier ont des effets plus forts. Des résultats récents issus d'expérimentation (Schalhaas, 2008, cité par Gardiner *et al.*, 2010) ou d'évaluation à large échelle à partir de données d'inventaires forestiers nationaux (Colin *et al.*, 2008 ; Colin *et al.*, 2009) n'indiquent pas de bénéfice du mélange quant à la résistance au vent. En particulier, l'association pied à pied d'une essence peu résistante au vent (*p. ex.* l'épicéa) avec une essence plus résistante (*p. ex.* le hêtre) n'aurait pas d'effet synergique sur la stabilité individuelle de chaque espèce (Gardiner *et al.*, 2010) : la stabilité de l'essence vulnérable n'est pas améliorée par le mélange avec l'essence plus résistante. Par contre, le mélange semble réduire les risques de dommages généralisés et de grande ampleur, mais les effets structuraux restent peu marqués (Colin *et al.*, 2009).

## Résilience

#### *Résilience post-tempête : effets de la diversité en essences*

- 27 Même si le mélange n'a pas d'effet positif démontré quant à la résistance du peuplement au vent, la diversité d'un peuplement augmente ses capacités de résilience après tempête (Gardiner *et al.*, 2010 ; Jactel *et al.*, 2009) en raison de la présence de semenciers de différentes espèces capables d'occuper rapidement les niches laissées vacantes par la perturbation. Par ailleurs, l'installation rapide de pionnières en début de succession peut protéger les plants d'essences dryades qui s'installent par la suite (variations climatiques, herbivores...).

## Influence du maintien de bois mort et de la mise en réserve forestière

- 28 Les mesures en faveur du maintien de bois mort incluent le bois mort au sol, le bois mort debout, le bois mort du houppier et plus largement la création de réserves forestières strictes (Gosselin et Paillet, 2010). Dans des peuplements exploités, il est recommandé de maintenir à

la fois une quantité (volume par hectare) et une diversité de types de bois morts (large gamme de diamètres, différents stades de décomposition, position ensoleillée ou ombragée) afin de favoriser la biodiversité qui en dépend. Si l'effet du maintien de bois mort sur la biodiversité est largement étudié, l'effet sur la productivité, la résistance et la résilience d'un peuplement est rarement présent dans la littérature, et généralement abordé de manière indirecte. Les données présentées ici concernent la productivité (fertilité des sols et stockage de carbone), la résilience (régénération forestière) et la résistance au pathogènes.

## Productivité

### *Fertilité des sols*

29 Dans le cycle biogéochimique du sol forestier, la minéralisation de la matière organique issue de la décomposition des arbres joue un rôle important. Dans leurs différentes synthèses, Cacot *et al.* (Cacot et al., 2004 ; Cacot et al., 2003 ; Cacot et al., 2005) estiment qu'une exportation d'arbres entiers plutôt que de la grume seulement (volume exploitable jusqu'à 7cm de diamètre en France) augmente la récolte de biomasse de 50 %, mais engendre une exportation supplémentaire de minéraux variant de 100 à 200 % selon les minéraux. Ces chiffres varient en fonction de l'âge du peuplement et de l'essence considérée, mais surtout des conditions locales : en effet l'essentiel des éléments minéraux du sol provient de la dégradation de la roche mère (Jonard et al., 2009). Cependant, sur stations pauvres, l'exportation supplémentaire engendrée par la récolte de rémanents peut affecter la fertilité du sol. De plus, l'exploitation des arbres entiers exporte plus de minéraux chez les feuillus que chez les résineux, mais comme le cycle sylvicole a tendance à être plus court chez ces derniers, lorsque l'on ramène à l'année l'exportation minérale de toute la vie du peuplement, l'exportation est plus forte pour les résineux que pour les feuillus (voir Cacot et al., 2003 et les références citées dans cette synthèse).

30 Ces travaux ont conduit à préconiser la limitation de une à deux récoltes des rémanents durant la vie du peuplement sur les stations les plus fertiles et de zéro à une sur les stations les moins fertiles (Cacot et al., 2005). Ces préconisations sont concordantes avec les pratiques en faveur de la biodiversité préconisant le maintien du bois mort d'une manière générale (Harmon et al., 1986), et en particulier des rémanents d'exploitation qui constituent une forte part de la cible de la récolte de bois énergie à l'heure actuelle (Gosselin et Paillet, 2010).

### *Stockage de carbone*

31 Le stockage de carbone concerne trois compartiments de l'écosystème forestier : le bois vivant, le bois en décomposition et la matière organique du sol et de la litière. La proportion de stockage dans ces trois compartiments peut varier fortement en fonction des essences considérées et du contexte (en particulier le biome : le stockage de carbone dans le sol et la litière étant particulièrement important dans les zones boréales, voir e.g. Hagemann et al., 2010). Sans établir de lien avec la biodiversité, il a été montré que les forêts primaires non exploitées ne perdent pas leur capacité à stocker du carbone avec l'âge (Luyssaert et al., 2008) et que, par rapport à une substitution par des jeunes forêts productives, la perte de carbone n'est compensée qu'au-delà de 200 ans (Harmon et al., 1990). Une tendance similaire a été observée pour la matière organique du sol, bien que des limitations méthodologiques persistent (Mund et Schulze, 2005). En revanche, nous n'avons pas identifié de publication traitant clairement du lien entre mise en réserve forestière proprement dite et stockage de carbone.

## Résilience

### *Renouvellement (régénération)*

32 Les travaux de Harmon *et al.* (Harmon et Franklin, 1989 ; Harmon et al., 1986) ont montré le rôle positif du bois mort au sol (souches et débris ligneux grossiers) sur la régénération d'un grand nombre d'essences en Amérique du Nord. La présence de bois mort au sol ou de souches fournit des sites de régénération privilégiés pour certaines essences, car ils permettent notamment de diminuer la compétition avec les espèces herbacées. Des résultats comparables ont été observés pour les forêts des Alpes (Bernier, 2005).

## Résistance

### *Résistance aux pathogènes*

- 33 Il est souvent avancé que la présence de bois mort en forêt (*a fortiori* de zones riches en bois mort telles que les réserves intégrales) constitue certes une source potentielle de ravageurs, mais aussi une source de prédateurs en mesure d'avoir une action de contrôle sur les ravageurs potentiels (Nageleisen, 2005). Le rapport d'expertise de Bouget *et al.* (2011) conclut cependant que le bois mort ne constitue pas forcément une source de ravageurs, hormis en conditions extrêmes du type chablis massifs sur épicéas suivis d'une épidémie de typographes (Bouget et Duelli, 2004). Les bénéfices liés au bois mort en tant que pourvoyeurs de prédateurs ne sont pas non plus suffisamment étayés pour avoir des conclusions fortes. Les seuls résultats significatifs concernent les oiseaux : la régulation des populations de scolytes par les pics serait facilitée par la présence de bois mort comme site de reproduction et de nourrissage (Fayt *et al.*, 2005).
- 34 Ainsi, du point de vue sanitaire, les recommandations visant à maintenir du bois mort en forêt exploitée et à la création de réserves intégrales en faveur de la biodiversité ne sont pas invalidées par la littérature scientifique. Tout au plus, on veillera à installer une zone tampon autour des réserves intégrales dominées par des essences sensibles en peuplement pur (e.g. épicéa, Bouget *et al.*, 2011).

## Conclusions

- 35 À l'issue de cette synthèse, force est de constater que les données reliant pratiques en faveur de la biodiversité telles que celles préconisées dans un contexte européen et fonctionnement de l'écosystème (en termes de productivité, résistance et résilience) sont partielles et n'apportent pas de réponse complète et univoque. Le tableau 1 résume les éléments abordés dans cet article.

**Tableau 1. Synthèse des éléments reliant les pratiques et les fonctions de l'écosystème forestier tempéré européen et le niveau des connaissances**

Pratique préconisée	Fonctions de l'écosystème		
	Productivité	Résistance	Résilience
Diversification des essences	<b>Bien documenté</b> - effet sur la croissance - décomposition de la litière et fertilité	<b>Moyennement documenté</b> - pathogènes - vent	<b>Faiblement documenté, dire d'expert</b>
Maintien de bois mort et création de réserves forestières	<b>Faiblement documenté, de manière indirecte</b> - fertilité - stockage de carbone	<b>Faiblement documenté</b> - pathogènes	<b>Faiblement documenté</b> - régénération

- 36 Ce tableau met en évidence que le champ de recherche sur ces thématiques n'est que très partiellement couvert. Si les aspects de productivité en relation avec le mélange d'essences restent la thématique la plus fertile, il reste beaucoup d'hypothèses à tester concernant la présence de bois mort en forêt en relation avec la résilience et la résistance des peuplements aux aléas. De plus, les aspects paysagers autour des réserves forestières ou des îlots de vieux bois restent à explorer : effets de proximité, connectivité et effets sur les peuplements adjacents.
- 37 D'une manière plus large, le lien entre d'autres fonctions de l'écosystème et d'autres pratiques en faveur de la biodiversité n'est pas traité à notre connaissance. Aucune étude concernant le lien entre purification de l'eau ou contrôle du régime hydrique et pratiques en faveur de la biodiversité forestière (mélange d'essences ou maintien de bois mort) n'a été identifiée. De la même manière, les liens entre diversité forestière et densité de pollinisateurs forestiers ou jouant un rôle sur les cultures adjacentes ne sont pas documentés. Dans ces deux cas, c'est la forêt en elle-même qui joue un rôle positif sur ces aspects du fonctionnement de l'écosystème, alors que les effets du mélange ou du maintien de bois mort restent méconnus.
- 38 En termes de prévention du risque lié au changement climatique, la biodiversité des essences forestières participe au principe de précaution : une forêt diversifiée sera plus à même de contenir un "pool" génétique potentiellement apte à résister au changement climatique et présentera des capacités d'adaptation supérieures à un peuplement monospécifique. Cependant, le facteur génétique n'est pas pris en compte dans les modèles actuels de

dynamique forestière en lien avec le changement climatique (cf. Badeau et al., 2004), malgré les travaux et recommandations de la Commission des Ressources Génétiques Forestières pour la France (CRGF et DGPAAT, 2008).

39 Les connaissances sur les relations entre ces pratiques et le fonctionnement des écosystèmes restent donc très fragmentaires, notamment en forêt. Si les hypothèses théoriques sont bien développées, leur test sur le terrain ou en conditions expérimentales se heurte à de nombreuses difficultés méthodologiques. Le panorama des études présentées dans cet article suggère que ce n'est pas tant la diversité du vivant qui doit être conservée pour le bon fonctionnement des écosystèmes (même si un niveau minimal de biodiversité est requis) que certaines composantes clefs de la biodiversité. L'effet sur le fonctionnement de l'écosystème ne suffit donc pas à justifier une politique de conservation telle que celle dans laquelle la France est engagée via les conventions internationales ou sa Stratégie Nationale pour la Biodiversité (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2006). Elle permet tout au plus d'apporter dans certains cas des arguments convaincants pour la mise en œuvre de pratiques en faveur de la biodiversité par les gestionnaires. Mais cela ne remet pas pour autant en cause l'objectif de conservation de la biodiversité, justifié par au moins deux raisons :

40 En l'absence de connaissances plus précises sur le niveau de diversité requis et sur la nature des espèces ou groupes fonctionnels clefs, la conservation de la diversité du vivant apparaît comme une assurance face au risque de perte irréversible d'espèces : le principe de précaution prévaut.

41 La biodiversité en tant que telle, et dans sa totalité, fait partie intégrante des bénéfices dits "immatériels", d'ordre spirituels, esthétiques, récréatifs ou éducatifs, liés aux écosystèmes et que, par éthique, nous nous devons de conserver.

42 Toutefois, l'effet des pratiques préconisées sur le fonctionnement de l'écosystème permet d'apporter dans plusieurs cas des arguments convaincants pour conforter les gestionnaires dans la mise en œuvre de pratiques en faveur de la biodiversité.

## Remerciements :

43 Nous remercions F. Archaux, F. Gosselin, A. Lassauce, T. Pérot et P. Vallet ainsi que trois relecteurs anonymes pour leurs commentaires constructifs sur les précédentes versions de cet article. Merci également à F. Dumas pour sa relecture attentive du manuscrit. Cette étude a été financée par le Ministère français responsable de l'Agriculture, dans le cadre de la convention d'appui technique DGFAR-Cemagref (n° E14/07) et du Plan d'Action Forêt (n° E35/08).

---

## Bibliographie

Badeau, V., J.-L. Dupouey, C. Cluzeau, J. Drapier, C. Le Bas, 2004, Projet CARBOFOR. Tâche D1 : Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises. INRA.

Ball, B.A., M.D. Hunter, J.S. Kominoski, C.M. Swan, M.A. Bradford, 2008, Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics : experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology*, vol. 96, n° 2, pp. 303-313.

Bernier, N., 2005, Pessières montagnardes et subalpines : la zonation expliquée par la décomposition des humus et du bois mort. In : Bois mort et à cavités - Une clé pour des forêts vivantes, (eds Vallauri D., J. André, et al.), Tec&Doc, Lavoisier, p. 99-105.

Bouget, C., P. Duelli, 2004, The effects of windthrow on forest insect communities : A literature review. *Biological Conservation*, vol. 118, n° 3, pp. 281-299.

Bouget, C., L.-M. Nageleisen, D. Piou, Y. Paillet, 2011, Bois morts, peuplements riches en bois morts, et risque phytosanitaires en forêt - Synthèse des connaissances disponibles. Rapport d'expertise BIOMADI. MEEDATL, MAAPRAT, Gip-Ecofor, 25 p.

Brown, A.H.F., 1992, Functioning of mixed-species stands at Gisburn, N.W. England. In : The ecology of mixed-species stands of trees, (eds Cannell M.G.R., D.C. Malcom, et al.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, p. 125-150.

Cacot, E., F. Charnet, J. Ranger, S. Vieban, 2004, Impact du prélèvement des rémanents en forêt. Fiches information forêt, Afocel, n° 686, pp. 1-6.

- Cacot, E., F. Charnet, Y. Rantier, E.M. Vieira, N. Eisner, 2003, Etude de l'impact du prélèvement des rémanents en forêt - Rapport final. AFOCEL, IDF, INRA, FORESTARN, 72 p.
- Cacot, E., N. Eisner, F. Charnet, P. Léon, C. Nicolleau, J. Ranger, 2005, La récolte raisonnée des rémanents en forêt. Guide pratique. Ademe, AFOCEL, IDF, INRA, Union de la Coopération Forestière Française, 35 p.
- Chevalier, H., M. Gosselin, S. Costa, Y. Paillet, M. Bruciamacchie, 2009a, Calculer les coûts ou bénéfices de pratiques sylvicoles favorables à la biodiversité : comment procéder ? Forêt-Entreprise, n° 187, pp. 35-39.
- Chevalier, H., M. Gosselin, S. Costa, Y. Paillet, M. Bruciamacchie, 2009b, Evaluation économique de pratiques favorables à la biodiversité saproxylique : intérêts et limites. Rendez-Vous Techniques ONF, vol. 25-26, pp. 38-44.
- Colin, F., Y. Brunet, I. Vinckler, J.-F. Dhôte, 2008, Résistance aux vents forts des peuplements forestiers, et notamment des mélanges d'espèces. Revue Forestière Française, vol. 55, n° 2, pp. 191-205.
- Colin, F., I. Vinkler, P. Riou-Nivert, J.-C. Hervé, J. Bock, B. Piton, 2009, Facteurs de risques de chablis dans les peuplements forestiers : les leçons tirées des tempêtes de 1999. In : La forêt face aux tempêtes, (eds Birot Y., M. Lanier, et al.), Quae éditions, Paris, p. 177-228.
- Cornwell, W.K., J.H.C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V.T. Eviner, O. Godoy, S.E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Perez-Harguindeguy, H.M. Quested, L.S. Santiago, D.A. Wardle, I.J. Wright, R. Aerts, S.D. Allison, P. Van Bodegom, V. Brovkin, A. Chatain, T.V. Callaghan, S. Diaz, E. Garnier, D.E. Gurvich, E. Kazakou, J.A. Klein, J. Read, P.B. Reich, N.A. Soudzilovskaia, M.V. Vaieretti, M. Westoby, 2008, Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. Ecology Letters, vol. 11, n° 10, pp. 1065-1071.
- Crgf, Dgpaat (2008) Préserver et utiliser la diversité des ressources génétiques forestières pour renforcer la capacité d'adaptation des forêts au changement climatique.
- Dhote, J.-F., 2005, Implication of forest diversity in resistance to strong winds. In : Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems., (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 291-308.
- Diaz, S., J. Fargione, F.S. Chapin, D. Tilman, 2006, Biodiversity loss threatens human well-being. Plos Biology, vol. 4, n° 8, pp. 1300-1305.
- Doelman, P., H.J.P. Eijsackers, (Eds), 2004, Vital Soil - Function, Value and Properties. Amsterdam, Elsevier, 1st edition éd., 340 p.
- Fayt, P., M.M. Machmer, C. Steeger, 2005, Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers - A literature review. Forest Ecology and Management, vol. 206, n° 1-3, pp. 1-14.
- Fitter, A.H., C.A. Gilligan, K. Hollingworth, A. Kleczkowski, R.M. Twyman, J.W. Pitchford, 2005, Biodiversity and ecosystem function in soil. Functional Ecology, vol. 19, n° 3, pp. 369-377.
- Forrester, D.I., J. Bauhus, A.L. Cowie, J.K. Vanclay, 2006, Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees : A review. Forest Ecology and Management, vol. 233, n° 2-3, pp. 211-230.
- Gardiner, B., K. Blennow, J.-M. Carnus, P. Fleischer, F. Ingemarson, G. Landmann, M. Lindner, M. Marzano, B. Nicoll, C. Orazio, J.-L. Peyron, M.-P. Reviron, M.-J. Schelhaas, A. Schuck, M. Spielmann, T. Usbeck, 2010, Destructive storms in European forests : past and forthcoming impacts. European Forest Institute, 138 p.
- Gleixner, G., C. Kramer, V. Hahn, D. Sachse, 2005, The effects of biodiversity on carbon storage in soils. In : Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems., (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 165-184.
- Gosselin, M., O. Laroussinie, 2004, Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Cemagref éditions, 308 p.
- Gosselin, M., Y. Paillet, 2010, Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière. Versailles, Quae eds.
- Hagemann, U., M.T. Moroni, J. Gleißner, F. Makeschin, 2010, Accumulation and preservation of dead wood upon burial by bryophytes. Ecosystems, vol. 13, n° 4, pp. 600-611.
- Harmon, M.E., W.K. Ferrell, J.F. Franklin, 1990, Effects on Carbon Storage of Conversion of Old-Growth Forests to Young Forests. Science, vol. 247, n° 4943, pp. 699-702.
- Harmon, M.E., J.F. Franklin, 1989, Tree Seedlings on Logs in Picea-Tsuga Forests of Oregon and Washington. Ecology, vol. 70, n° 1, pp. 48-59.

- Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack, K.W. Cummins, 1986, Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, vol. 15, pp. 133-302.
- Hättenschwiler, S., 2005, Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition. In : *Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems.*, (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 149-164.
- Jactel, H., E. Brockerhoff, D. Piou, 2008, Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Revue Forestière Française*, vol. LX, n° 2, pp. 168-180.
- Jactel, H., E.G. Brockerhoff, 2007, Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, vol. 10, n° 9, pp. 835-848.
- Jactel, H., B.C. Nicoll, M. Branco, J.R. Gonzalez-Olabarria, W. Grodzki, B. Långström, F. Moreira, S. Netherer, C. Christophe Orazio, D. Piou, H. Santos, M.J. Schelhaas, K. Tojic, F. Vodde, 2009, The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, vol. 66, n° 7, pp. 701p1-701p18.
- Jonard, M., F. André, Q. Ponette, 2009, Cycle des éléments et évaluation de la fertilité chimique en forêt. *Forêt Wallonne*, vol. 98, pp. 60-70.
- Jones, H.E., N. Mcnamara, W.L. Mason, 2005, Functioning of mixed species stands : evidence from a long term forest experiment. In : *Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems.*, (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 111-130.
- Kelty, M.J., 2006, The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, vol. 233, n° 2-3, pp. 195-204.
- Korkhonen, K., P. Capretti, R. Karjalainen, J. Stenlid, 1998, Silvicultural control. In : *Heterobasidion annosum. Biology, ecology, impact and control.* (eds Woodward S., J. Stenlid, et al.), CABI, Wallingford, p. 283-313.
- Körner, C., 2005, An introduction to the functional diversity of temperate forest trees. In : *Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems.*, (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 13-37.
- Lavelle, P., T. Decaens, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora, J.P. Rossi, 2006, Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, vol. 42, n° Supplement 1, pp. S3-S15.
- Légaré, S., Y. Bergeron, D. Paré, 2005a, Effect of aspen (*Populus tremuloides*) as a companion species on the growth of black spruce (*Picea mariana*) in the southwestern boreal forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, vol. 208, n° 1-3, pp. 211-222.
- Légaré, S., D. Paré, Y. Bergeron, 2005b, Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil*, vol. 275, n° 1-2, pp. 207-220.
- Luyssaert, S., E.D. Schulze, A. Börner, A. Knohl, D. Hessenmoller, B.E. Law, P. Ciais, J. Grace, 2008, Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, vol. 455, n° 7210, pp. 213-215.
- Ministère De L'agriculture Et De La Pêche, 2006, Stratégie Nationale pour la Biodiversité. Plan d'actions Forêt. 1-21 p.
- Molina, R., H.B. Massicotte, J.M. Trappe, 1992, Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses : community-ecological consequences and practical implication. In : *Mycorrhizal Functioning, An integrative Plant-Fungal Process*, (ed Allen M.F.), Routedledge, Chapman & Hall, New York, p. 357-423.
- Müller-Starck, G., M. Ziehe, R. Schubert, 2005, Genetic diversity parameters associated with viability selection, reproductive efficiency and growth in forest tree species. In : *Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems.*, (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 87-108.
- Mund, M., E.-D. Schulze, 2005, Silviculture and its interactions with biodiversity and the carbon balance of forest soils. In : *Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems.*, (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin.
- Nageleisen, L.-M., 2005, Les arbres morts sont-ils dangereux pour la forêt de production ? In : *Bois mort et à cavités – Une clé pour des forêts vivantes*, (eds Vallauri D., J. André, et al.), Tec&Doc, Lavoisier, p. 171-178.
- Paquette, A., C. Messier, 2011, The effect of biodiversity on tree productivity : From temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 20, n° 1, pp. 170-180.

- Pautasso, M., O. Holdenrieder, J. Stenlid, 2005, Susceptibility to fungal pathogens of forests differing in tree diversity. In : Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems., (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 263-289.
- Piotto, D., 2008, A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. Forest Ecology and Management, vol. 255, n° 3-4, pp. 781-786.
- Ponette, Q., 2010, Effets de la diversité des essences forestières sur la décomposition des litières et le cycle des éléments. Forêt Wallonne, vol. 106, n° mai/juin 2010, pp. 33-42.
- Ponge, J.F., 2003, Humus forms in terrestrial ecosystems : a framework to biodiversity. Soil Biology & Biochemistry, vol. 35, n° 7, pp. 935-945.
- Pretzsch, H., 2005, Diversity and productivity in forests : evidence from long-term experimental plots. In : Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems., (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 41-63.
- Pretzsch, H., 2009, Forest dynamics growth and yield. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 301 p.
- Richards, A.E., D.I. Forrester, J. Bauhus, M. Scherer-Lorenzen, 2010, The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species : A review. Tree Physiology, vol. 30, n° 9, pp. 1192-1208.
- Río, M.D., H. Sterba, 2009, Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. Annals of Forest Science, vol. 66, n° 5, pp. 502p1-502p11.
- Scherer-Lorenzen, M., C. Körner, E.-D. Schulze eds., 2005, Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems., vol. 176. Springer-Verlag, Berlin.
- Scheu, S., 2005, Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes. In : Forest diversity and function : temperate and boreal ecosystems., (eds Scherer-Lorenzen M., C. Körner, et al.), vol. 176, Springer-Verlag, Berlin, p. 211-233.
- Scheu, S., H. Setälä, 2002, Multitrophic interactions in decomposer communities. In : Multitrophic level interactions, (eds Tschamtker T., B.A. Hawkins), Cambridge University Press, Cambridge, p. 223-264.
- Schwartz, M.W., C.A. Brigham, J.D. Hoeksema, K.G. Lyons, M.H. Mills, P.J. Van Mantgem, 2000, Linking biodiversity to ecosystem function : implications for conservation ecology. Oecologia, vol. 122, n° 3, pp. 297-305.
- Vallet, P., T. Pérot, sous presse, Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce : Evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. Journal of Vegetation Science.
- Verheyen, K., E. Branquart, 2010, La recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Forêt Wallonne, vol. 106, n° mai/juin 2010, pp. 6-16.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J.J. Ibanez, T. Mata, B. Obon, 2007, Species richness and wood production : a positive association in Mediterranean forests. Ecology Letters, vol. 10, n° 3, pp. 241-250.
- Wardle, D.A., 2006, The influence of biotic interactions on soil biodiversity. Ecology Letters, vol. 9, n° 7, pp. 870-886.
- Wardle, D.A., K.I. Bonner, G.M. Barker, 2000, Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. Oikos, vol. 89, n° 1, pp. 11-23.
- Yachi, S., M. Loreau, 1999, Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, vol. 96, n° 4, pp. 1463-1468.

---

## Notes

1 Ce terme est à prendre ici au sens large : un peuplement mélangé est composé de plusieurs essences en proportions significatives.

---

## Pour citer cet article

Référence électronique

Yoan Paillet et Marion Gosselin, « Relations entre les pratiques de préservation de la biodiversité forestière et la productivité, la résistance et la résilience : Etat des connaissances en forêt tempérée européenne », *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement* [En ligne], Volume 11 Numéro 2 | septembre 2011, mis en ligne le 09 septembre 2011. URL : <http://vertigo.revues.org/11133>

---

### ***À propos des auteurs***

**Yoan Paillet**

Cemagref, équipe Biodiversité, UR Écosystèmes Forestiers, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France, Courriel : Yoan.Paillet@cemagref.fr

**Marion Gosselin**

Cemagref, équipe Biodiversité, UR Écosystèmes Forestiers, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

---

### ***Droits d'auteur***

© Tous droits réservés

---

### ***Résumé / Abstract***

À l'origine de cette recherche bibliographique, il y a la question de l'utilité de la biodiversité, souvent posée par les gestionnaires forestiers. Confrontés à des exigences sociétales et économiques, les forestiers doivent aujourd'hui mettre en œuvre des mesures de conservation de la biodiversité sans pour autant mettre en péril leur outil de production. Cet article est centré sur les forêts tempérées européennes. C'est un état des connaissances des bénéfices de la mise en œuvre de deux types de pratiques forestières en faveur de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème (productivité, résistance, résilience) : (i) le maintien de peuplements à composition diversifiée en essences et (ii) le maintien de bois mort. Même si les bases théoriques et empiriques des relations entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème sont bien documentées, les références concernant la forêt restent rares. Cela est dû principalement à la difficulté à travailler sur des écosystèmes pérennes et à longue durée de développement. Il n'en reste pas moins qu'une composition variée en essences forestières et que le maintien de bois mort ont certains effets bénéfiques sur le fonctionnement de l'écosystème. Ces bénéfices, difficilement quantifiables en termes économiques, pourraient cependant être intégrés dans des analyses du type coût-bénéfice afin d'évaluer de manière plus réaliste ces mesures. Pour le moment, les lacunes qui persistent ne permettent pas de telles évaluations.

**Mots clés :** biodiversité, pratiques forestières, fonctionnement de l'écosystème, mélange d'essences, bois mort

This bibliographic review aims at answering a question often asked by forest managers : Is biodiversity useful ? Facing economical and societal constraints, the foresters currently have to preserve biodiversity without compromising wood production. This paper is focused on European temperate forests and deals with the benefits of two biodiversity-friendly forest practices on forest functions (production, resistance and resilience) : (i) maintaining mixed-species stands (ii) maintaining deadwood. Although theoretical and empirical bases on the link between biodiversity and forest function are well documented, the references on forest ecosystem are still scarce. This is mainly due to the difficulty to work on such perennial and slow-developing ecosystems. However, favouring mixed species stands and preserving deadwood benefit some forest ecosystem functions. These benefits, difficult to quantify in economic terms, could be integrated in cost-benefit assessments in order to quantify the impact of such measures. From now on, gaps in scientific knowledge prevent such assessments.

**Keywords :** biodiversity, forest practices, ecosystem function, mixed stands, deadwood