



HAL
open science

Mélange d'essences et productivité: application au mélange chêne sessile – pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans

Thomas Perot, C. Deleuze, P. Jarret, F. Morneau

► To cite this version:

Thomas Perot, C. Deleuze, P. Jarret, F. Morneau. Mélange d'essences et productivité: application au mélange chêne sessile – pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2011, 33-34, p. 11 - p. 17. hal-00676822

HAL Id: hal-00676822

<https://hal.science/hal-00676822>

Submitted on 6 Mar 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Mélange d'essences et productivité : application au mélange chêne sessile – pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans

Nous avons souligné dans un précédent numéro les premiers résultats pratiques d'une thèse sur la modélisation de croissance des peuplements mélangés chêne-pin de la forêt d'Orléans (RDVT n° 27-28, pp. 59-62). L'auteur de cette thèse revient ici sur l'effet positif de ce mélange sur la productivité, en situant d'abord le champ actuel des connaissances : mécanismes d'interaction impliqués, facteurs susceptibles de les influencer... Cela permet de comprendre qu'on ne peut pas extrapoler à d'autres mélanges ni même d'autres contextes. Et si l'intérêt des peuplements mélangés chêne-pin d'Orléans est avéré, il faut encore résoudre le problème de leur renouvellement.

Aujourd'hui la société doit faire face à une demande croissante en énergie tout en préservant son environnement. La perspective du changement climatique nécessite en outre de trouver des sources d'énergie alternatives aux énergies fossiles. Les forêts illustrent bien cette problématique car elles sont à la fois une source d'énergie renouvelable et un facteur important de la qualité de notre environnement. Dans ce contexte le mélange d'essence pourrait présenter plusieurs avantages dont certains du point de vue de la production. Il permettrait à l'écosystème de mieux réagir face à des changements futurs en distribuant les risques sur plusieurs espèces. En cas de fragilisation ou de disparition d'une espèce devenue inadaptée à une nouvelle situation climatique (Lenoir *et al.* 2008) le mélange peut limiter l'interruption du couvert et les pertes de production. De plus, dans certaines situations, le mélange peut avoir un effet bénéfique sur la productivité du peuplement (Kelty 2006).

Bien que les forêts mélangées représentent une surface très importante en France (Morneau *et al.* 2008) et en Europe (MCPFE *et al.* 2007) les résultats de recherche portant sur leur croissance et leur productivité sont encore très lacunaires (Dhôte *et al.* 2005 ; Cordonnier *et al.* 2007 ; Landmann *et al.* 2008). Afin d'être en mesure de proposer des modes de gestion adaptés aux différents types d'assemblages d'espèces il est donc nécessaire d'améliorer les connaissances sur le fonctionnement et la modélisation des écosystèmes forestiers mélangés.

L'objectif de cet article est de présenter quelques résultats portant sur la croissance et la productivité des peuplements mélangés chêne sessile - pin sylvestre de la forêt domaniale d'Orléans. Nous présenterons tout d'abord les mécanismes et les facteurs qui peuvent jouer sur le lien entre mélange et productivité, puis nous verrons comment nous avons quantifié l'effet du mélange sur la croissance et la productivité dans

des peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre. Pour terminer nous présenterons comment nous souhaitons élargir nos recherches sur les forêts mélangées, nous insisterons sur l'intérêt des modèles du point de vue de la recherche et du transfert des connaissances, et nous discuterons des difficultés que peut poser la gestion des peuplements mélangés.

Effet du mélange d'essence sur la productivité forestière

Il est maintenant reconnu que la diversité spécifique peut influencer le fonctionnement des écosystèmes (Hooper *et al.* 2005). En particulier, elle peut jouer sur le niveau de la productivité et sur sa variabilité dans le temps. Plusieurs types de mécanisme sont avancés pour expliquer cette influence de la diversité spécifique. Il est probable que ces mécanismes interviennent simultanément, certains ayant une contribution positive et d'autres une contribution négative sur la productivité. Comme nous le ver-

rons plus loin, le lien entre mélange et productivité est d'autant plus complexe qu'il dépend de facteurs liés au peuplement et au milieu qui varient dans l'espace et le temps. Le bilan peut ainsi être soit positif soit négatif selon ces facteurs et les espèces présentes.

Mécanismes impliqués dans l'effet du mélange

Compétition et interactions négatives

Pour commencer il est important de rappeler la notion de compétition. On parle de compétition entre espèces lorsque plusieurs d'entre elles cherchent à exploiter les mêmes ressources présentes en quantités limitées : eau, lumière, nutriments. Cette compétition pour les ressources implique donc une interaction négative entre les espèces et a pour conséquence une diminution de la survie et de la croissance d'une ou plusieurs espèces (Begon *et al.* 1996). Une diminution de la croissance peut également être liée à la libération de composés biochimiques par une espèce ce qui contribue à augmenter l'intensité de la compétition interspécifique.

Complémentarité pour l'exploitation des ressources

La plupart des espèces ont des caractéristiques différentes au niveau

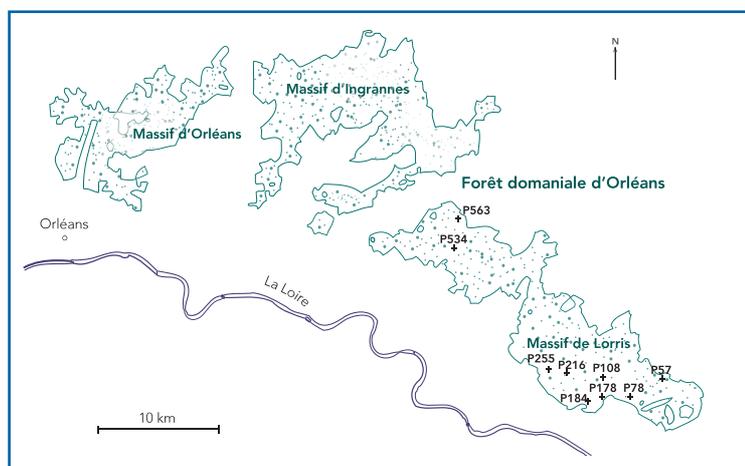
de l'architecture de leur système racinaire, au niveau de leur tolérance à l'ombrage ou par rapport à leurs besoins en nutriments. Si ces caractéristiques présentent une certaine complémentarité alors la compétition entre espèces pourra être réduite, chacune exploitant un peu différemment les ressources disponibles. Par conséquent, sur une station donnée, plusieurs espèces en mélange ayant des caractéristiques complémentaires par rapport à l'exploitation des ressources pourraient avoir un rendement supérieur à ces mêmes espèces poussant en peuplements purs juxtaposés. Cette hypothèse est aussi appelée hypothèse de «complémentarité de niche» (Vandermeer 1989).

Facilitation entre espèces

Lorsqu'une espèce a un effet positif sur la croissance d'une autre espèce on parle de facilitation. L'un des exemples les plus connus en matière forestière est la facilitation induite par les espèces fixatrices d'azote sur des espèces non fixatrices (Kelty 2006). De manière générale, le phénomène de facilitation est mal connu en foresterie et mérite d'être étudié de manière plus approfondie. En effet, pour certains auteurs, son rôle au niveau des interactions entre espèces pourrait être aussi important que la compétition (Callaway et Walker 1997).

Compensation fonctionnelle entre espèces

Les précédents mécanismes sont plutôt liés à des interactions spatiales entre espèces. Les interactions temporelles peuvent également jouer un rôle sur la productivité du peuplement. Au cours de sa vie, un peuplement est soumis à des changements de conditions environnementales (par exemple une sécheresse) et à des perturbations (par exemple une attaque d'insectes). Si les espèces répondent différemment à ces changements ou à ces perturbations alors les années défavorables pour une espèce peuvent être compensées par les autres espèces. On parle de compensation fonctionnelle si, pour une période donnée, le changement dans le niveau de fonctionnement d'une espèce est associé à un changement opposé dans le niveau de fonctionnement d'une autre espèce (Loreau *et al.* 2002). Si ces phénomènes de compensation existent, ils conduisent non seulement à une productivité moyenne plus élevée mais également une plus faible variabilité de cette productivité en peuplement mélangé qu'en peuplement pur. Ce mécanisme est à la base de l'«hypothèse d'assurance» largement étudiée et débattue en écologie selon laquelle augmenter la biodiversité d'un écosystème est une assurance contre les dégradations provoquées par les fluctuations des conditions environnementales (McNaughton 1977).



Cemagref

Fig. 1 : localisation des 9 dispositifs utilisés pour mesurer la croissance dans les peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre

L'effet du mélange dépend d'un ensemble de facteurs

De la composition du peuplement

Comme nous l'avons vu à travers plusieurs exemples l'effet du mélange dépend avant tout des différences entre espèces au niveau de leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques. Même si cela reste à démontrer, on peut penser que, plus les espèces associées ont des caractéristiques contrastées, plus l'effet du mélange a des chances d'être important. C'est pour cela que les recherches actuelles s'intéressent à l'effet de la diversité des caractéristiques des espèces plutôt qu'à l'effet de la diversité des espèces (Scherer-Lorenzen *et al.* 2007). Néanmoins, il faut que les associations testées de manière expérimentale soient réalistes et « viables ». Un aller-retour entre observation et expérimentation est donc nécessaire pour faire progresser les connaissances sur différents types d'assemblages d'espèces.

Du contexte climatique et édaphique

La nature des interactions entre espèces peut aussi changer suivant le milieu. Ainsi, les phénomènes de facilitation augmenteraient lorsque les conditions de stress augmentent. Autrement dit, la compétition entre espèces diminuerait lorsque les conditions deviendraient plus limitantes (Bertness et Callaway 1994). Des résultats conformes à ce principe ont été trouvés en comparant des versants exposés au sud et des versants à l'ouest, des milieux secs et des milieux plus humides, des altitudes élevées et des altitudes basses etc. (Gomez-Aparicio *et al.* 2004). Pour deux espèces données, le mélange aurait un effet positif uniquement dans certaines situations stationnelles qu'il convient de déterminer. Par exemple, en Allemagne il a été montré

que l'épicéa avait un effet positif sur la productivité du hêtre quelles que soient les stations. En revanche, le hêtre a un effet positif sur la productivité de l'épicéa uniquement dans les milieux pauvres (Pretzsch *et al.* 2010).

Et des caractéristiques du peuplement

L'effet du mélange sur la productivité de l'écosystème dépend également des caractéristiques du peuplement (stade de développement des espèces, structure spatiale et densité). En particulier, comme cet effet est lié aux interactions entre individus, il faut que les individus appartenant à des espèces différentes puissent interagir. Deux caractéristiques du peuplement peuvent limiter les interactions entre espèces : la densité et la structure spatiale du mélange. Si la densité descend sous un certain niveau, les interactions entre espèces ne jouent plus et le mélange n'a pas d'effet sur la productivité. De même, une structure spatiale caractérisée par des îlots monospécifiques (mélange par bouquet) limite les interactions entre individus appartenant à des espèces différentes.

Enfin, certains travaux ont montré que la nature des interactions entre espèces pouvait évoluer au cours du temps et pouvait dépendre du stade de développement des espèces associées. Au Canada, il a par exemple été montré que l'épicéa (*Picea mariana*) avait un effet positif sur la croissance du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) dans les jeunes peuplements puis un effet négatif dans des peuplements plus âgés (Cavard *et al.* 2011). L'épicéa a un pouvoir compétiteur plus faible que le peuplier pour l'exploitation de la lumière ce qui expliquerait l'effet positif dans les jeunes peuplements. L'effet négatif observé par la suite serait lié à une diminution de la fertilité provoquée par les aiguilles d'épicéa s'accumulant dans la litière.

Application au mélange chêne sessile — pin sylvestre

Depuis 2003, le Cemagref de Nogent-sur-Vernisson s'intéresse aux peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre de la forêt domaniale d'Orléans. Des travaux de recherche, soutenus par l'ONF, sont menés pour mieux comprendre le fonctionnement de ce mélange (Ngo Bieng 2007; Pérot 2009; Gaudio 2010). Dans cette partie nous présentons quelques résultats obtenus sur la croissance de ces peuplements.

Données de croissance issues de la forêt domaniale d'Orléans

Les données de croissance ont été récoltées en forêt domaniale d'Orléans dans 9 dispositifs de recherche (figure 1). Ces dispositifs entièrement inventoriés et cartographiés font entre 0,5 et 1 ha et leur surface terrière totale varie entre 19 et 28 m²/ha (tableau 1 p. 14). Les peuplements sélectionnés correspondent à des peuplements mélangés chêne-pin ayant une proportion de chêne en surface terrière comprise entre 30 et 60 %. La structure spatiale des peuplements est relativement variée allant du mélange pied à pied au mélange par bouquet (Ngo Bieng 2007). Les essences qui accompagnent le chêne et le pin sont principalement le charme, le bouleau et l'alisier torminal mais elles sont très minoritaires et représentent entre 1 et 3 % de la surface terrière totale selon les dispositifs.

Les types de station sur ces 9 dispositifs sont relativement proches. Les sols sont tous caractérisés par une texture à dominante sableuse avec un plancher argileux se situant entre 35 et 66 cm de profondeur et une flore caractéristique des milieux acides. Les dispositifs se différencient essentiellement par la profondeur d'apparition du plancher argileux et par la profondeur d'apparition de l'hydromorphie. Ces stations sont relativement

contraignantes puisqu'il y a un engorgement l'hiver lié à la présence du plancher argileux proche de la surface et une sécheresse l'été à cause de la texture sableuse des sols.

Dans chaque dispositif nous avons échantillonné environ 30 chênes et 30 pins sur lesquels nous avons prélevé des carottes à 1,3 m et mesurer les largeurs de cerne. Les données de croissance ainsi obtenues nous ont permis d'estimer l'âge et la productivité par essence (tableau 2).

La composition de l'environnement local d'un arbre influence sa croissance

Pour tester si la composition en espèce autour d'un arbre avait une influence sur sa croissance, nous avons construit un modèle utilisant des indices de compétition calculés dans un disque de rayon de 10 m (voir l'encadré sur les indices de compétition). Ce modèle nous a permis de mettre en évidence que la compétition intraspécifique était plus forte que la compétition interspécifique. Cela signifie que, toutes choses étant égales par ailleurs, les chênes entourés de pins poussent mieux que les chênes entourés de chênes et réciproquement (figure 2). Une conséquence directe est qu'un mélange pied à pied est plus favorable du point de vue de la productivité du peuplement qu'un mélange par bouquet. Mais pour quantifier de façon plus précise la différence de productivité entre les deux types de mélange, il faudrait un travail plus approfondi basé sur des modèles de structure spatiale (Ngo Bieng et al. 2011).

Le chêne et le pin produiraient plus en mélange qu'en peuplements purs

En extrapolant les résultats du modèle utilisant les indices de compétition locaux, nous avons montré que la productivité du peuplement mélangé pouvait être supérieure à celle de deux peuplements purs équivalents juxtaposés (figure 3). Le mélange

Disp. Nom	Chêne sessile				Pin sylvestre			Autres		Total	
	S (ha)	N (tiges/ha)	G (m ² /ha)	Dg (cm)	N (tiges/ha)	G (m ² /ha)	Dg (cm)	N (tiges/ha)	G (m ² /ha)	N (tiges/ha)	G (m ² /ha)
P178	0.95	214	13.1	27.9	97	9.5	35.4	14.7	0.6	326	23.2
P108	0.80	119	5.0	23.2	231	20.9	33.9	6.3	0.2	356	26.1
P57	1.02	141	5.9	23.0	160	13.4	32.7	2.0	0.1	302	19.3
P184	0.63	144	8.4	27.3	133	13.1	35.4	12.8	0.5	290	22.0
P216	0.50	150	5.9	22.3	234	12.8	26.4	4.0	0.2	388	18.9
P255	0.99	182	8.4	24.3	235	17.4	30.7	14.1	0.5	432	26.3
P534	0.50	156	6.4	22.9	170	17.6	36.3	8.0	0.3	334	24.2
P563	0.50	158	10.4	28.9	214	17.7	32.4	0.0	0.0	372	28.1
P78	0.70	213	9.3	23.6	113	15.5	41.9	7.1	0.3	333	25.1

Tab. 1: caractéristiques dendrométriques des dispositifs utilisés pour analyser la croissance et la productivité des peuplements mélangés chêne-pin

Le nom du dispositif correspond au numéro de parcelle de la forêt domaniale.

Diamètre de précomptage = 17.5 cm. Année de référence = 1999. S = surface du dispositif, N = nombre de tiges, G = surface terrière, Dg = diamètre quadratique moyen.

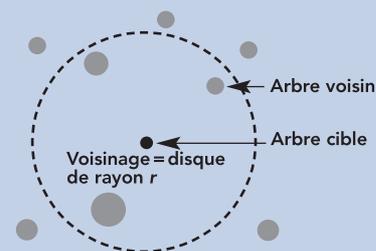
Disp. Nom	Chêne sessile				Pin sylvestre				Total
	Âge	Cdom (cm)	Hdom (m)	ØG (m ² /ha/an)	Âge	Cdom (cm)	Hdom (m)	ØG* (m ² /ha/an)	ØG (m ² /ha/an)
P178	80	128	21.1	0.216	77	140	22.1	0.182	0.398
P108	69	106	22.3	0.246	66	132	23.0	0.425	0.671
P57	69	94	20.4	0.255	62	125	21.2	0.364	0.618
P184	73	118	21.9	0.230	69	139	20.8	0.210	0.440
P216	52	95	18.8	0.358	50	120	19.0	0.354	0.712
P255	69	102	20.1	0.273	61	121	19.7	0.287	0.560
P534	59	103	22.1	0.335	84	140	22.5	0.247	0.582
P563	70	126	24.5	0.330	69	125	23.0	0.338	0.668
P78	63	108	21.8	0.452	118	158	25.6	0.190	0.642

Tab. 2: données de croissance

Age = âge médian à 1.3m des arbres sondés ; Cdom = circonférence dominante obtenue à partir de l'inventaire de la placette ; Hdom = hauteur dominante obtenue à partir de la circonférence dominante et d'une relation hauteur-circonférence ajustée par placette ; G = Productivité en surface terrière estimée sur le dispositif pour la période 2000-2005 avec un diamètre de précomptage de 7.5 cm.

Les indices de compétition

Les indices de compétition permettent de quantifier la compétition subie par un arbre en utilisant des mesures de certaines dimensions de cet arbre et de ses voisins (Prévosto 2005). Ils peuvent être classés en deux grandes catégories, les indices dépendants des distances et les indices indépendants des distances. Les premiers nécessitent de connaître la position des arbres dans le peuplement pour pouvoir les calculer, ou au moins les distances entre arbres voisins, ce qui n'est pas le cas des seconds. A priori, parce qu'ils intègrent plus d'informations sur le voisinage réel des arbres, on peut s'attendre à ce que les indices dépendants des distances soient plus efficaces que les indices indépendants des distances pour expliquer la croissance individuelle dans des peuplements hétérogènes (mélangés en espèce et/ou irréguliers en âge).



pourrait même produire plus que l'essence la plus productive puisqu'un taux de mélange optimum du point de vue de la productivité a été identifié (figure 3). Ce taux optimum n'est pas unique et correspond à une proportion de chêne qui varie de 38 à 74 % (proportion exprimée en pourcentage de la surface terrière totale). Sur ce dernier point, il reste à quantifier de façon plus précise le gain que l'on peut espérer entre la productivité du mélange et la productivité des peuplements purs. En effet le modèle a été construit pour une proportion de chêne comprise entre 30 et 60 % n'incluant pas de peuplement pur de chaque essence. Ces premiers résultats sont donc à préciser à partir de nouvelles mesures sur le réseau de placettes de la forêt domaniale d'Orléans et à partir des données de l'Inventaire forestier national (voir la partie discussion).

Discussion Perspectives

Améliorer les connaissances sur les peuplements mélangés

Comme nous l'avons vu, le lien entre mélange et productivité des peuplements forestiers est une problématique complexe. Les premiers résultats que nous avons présentés sur le mélange chêne sessile – pin sylvestre méritent d'être précisés sur plusieurs points et il faut maintenant améliorer les connaissances sur d'autres mélanges (Vallet et Pérot 2011). Dans cette optique une thèse cofinancée par l'ONF commencera à l'automne 2011 au Cemagref de Nogent-sur-Vernisson et aura pour but d'étudier la croissance des forêts mélangées à base de chêne sessile sur l'ensemble du territoire français. Elle s'appuiera principalement sur des données de l'Inventaire forestier national et tentera de répondre à des questions du type : Comment varie l'effet du mélange en fonction des espèces associées au chêne sessile ? Quelles sont les conditions environnementales pour lesquelles le mélange est le plus intéressant ? Quel

gain ou quelle perte peut-on attendre sur la productivité par rapport à des peuplements purs ?

Des modèles pour progresser dans les connaissances et enrichir les outils d'aide à la décision

La croissance des peuplements forestiers mélangés est un bon exemple de problématique permettant d'illustrer l'intérêt des modèles. La modélisation est tout d'abord une démarche permettant de conceptualiser un problème et de tester des hypothèses. La confrontation du modèle à la réalité permet d'accepter ou de rejeter les hypothèses et donc de progresser dans les connaissances du système étudié. Les connaissances acquises permettent de faire évoluer le modèle et de tester de nouvelles hypothèses. Dans notre exemple, le résultat acquis à l'échelle de l'arbre (compétition intraspécifique supérieure à la compétition interspécifique) a été agrégé pour quantifier son impact sur la productivité du peuplement.

Lorsqu'ils sont intégrés dans un simulateur, les modèles peuvent répondre à de nombreuses applications pratiques allant de l'expérimentation virtuelle à la définition de scénarios sylvicoles (Goreaud *et al.* 2005). À ce titre, plusieurs simulateurs portant sur le mélange chêne-pin sont en cours de construction sur la plate-forme Capsis4 (<http://capsis.cirad.fr/>). Les modèles interviennent donc à plusieurs niveaux : conceptualisation, analyse de données, simulations, transfert et intégration des connaissances. Ils sont donc indispensables pour progresser dans les connaissances sur la croissance des peuplements mélangés et enrichir les outils d'aide à la décision mis à disposition des gestionnaires.

Des peuplements mélangés, oui mais comment les gérer ?

Les peuplements mélangés de chêne et pin sylvestre de la forêt d'Orléans ont suscité un fort intérêt des gestionnaires qui ont repéré notamment que c'est dans ces

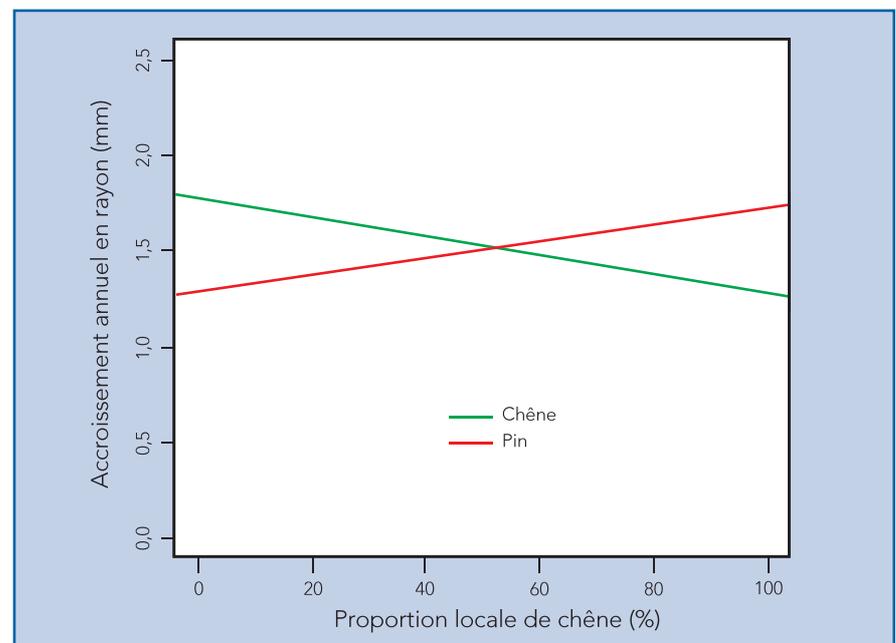


Fig. 2 : accroissement en rayon en fonction de la composition locale dans un rayon de 10 m pour le dispositif P216

L'abscisse 0 % correspond à un voisinage composé uniquement de pin tandis que l'abscisse 100 % correspond à un voisinage composé uniquement de chêne. La figure représente l'accroissement obtenu pour un arbre de circonférence égale à la circonférence médiane du peuplement (46 cm pour le chêne et 70 cm pour le pin).

contextes, pourtant ingrats (sols acides et fréquemment hydro-morphes), que les pins atteignent leur plus haute qualité sur le massif, nettement meilleure qu'en peuplement pur. Cette appréciation positive est également renforcée par l'intérêt de ces mélanges en termes de biodiversité et par leur dimension paysagère, également fortement reconnue.

Seulement, l'existence de ces peuplements est essentiellement un héritage du passé. En effet, ils trouvent leur origine dans le reboisement, à la fin du 19^e siècle, d'une forêt en partie ruinée par la combinaison d'une exploitation intensive pour le bois de feu et des usages pâturage auxquels s'ajoutaient de fréquents incendies. L'administration forestière de l'époque avait alors décidé de replanter les grandes trouées et les landes par du pin sylvestre. Le mélange initial ainsi créé était donc par parquet avant que, progressivement et naturellement, le pin sylvestre ne colonise les peuplements de chênes environnants donnant lieu à des mélanges plus intimes entre les deux espèces (par bouquet et pied à pied).

Si l'exploitation des peuplements mélangés représente une contrainte pour le gestionnaire, qui doit vendre les bois façonnés afin de faire le tri entre des produits très divers, la présente étude confirme le grand intérêt du mélange entre chêne et pin sylvestre. Or les peuplements actuels approchent souvent de la maturité (chênes et pins) et la situation est nettement différente de celle qui prévalait lorsqu'ils ont été constitués. La volonté du gestionnaire, affirmée dans les aménagements, est de perpétuer ce type de mélange, notamment par un traitement en futaie irrégulière (compte tenu notamment des âges d'exploitabilité différents entre chênes et pins). Se pose alors le problème du renouvellement et, particulièrement, de la gestion de la lumière

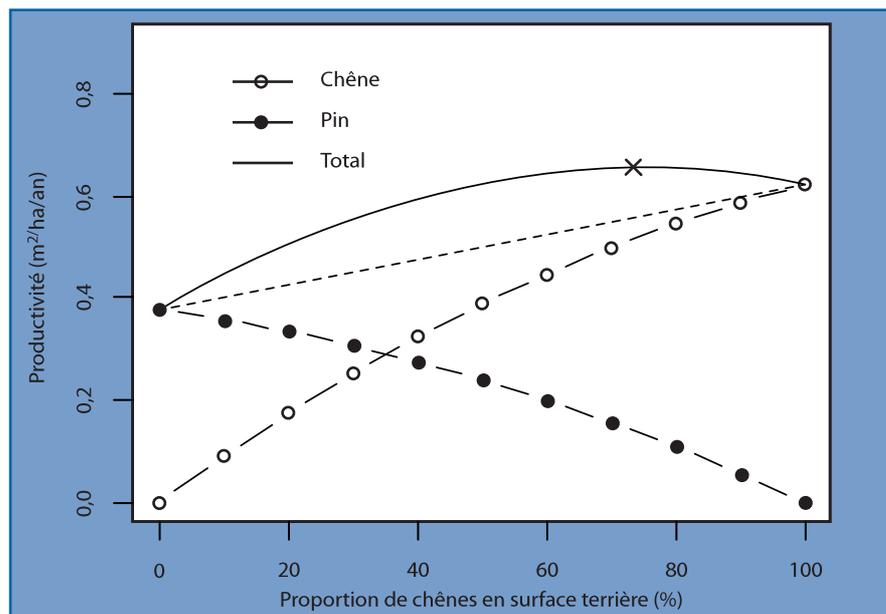


Fig. 3: productivité en fonction de la proportion de chêne dans le peuplement (dispositif P563) ; période de croissance = années 2000 à 2005

La droite en pointillés représente la productivité du peuplement si les deux espèces étaient séparées en placettes pures. D'après le modèle il pourrait y avoir un taux de mélange optimum du point de vue de la productivité correspondant à la croix. Sur cet exemple, la productivité optimum serait obtenue avec une proportion de chêne autour de 74 %.

(voir Gaudio et al., ce volume) : peut-on trouver une surface terrière qui permette le renouvellement des deux essences, sachant que le pin sylvestre paraît plus exigeant en lumière que le chêne ? Une voie de recherche à approfondir, pour que les travaux sur les performances du mélange gardent tout leur sens...

Thomas PÉROT

Unité Ecosystèmes Forestiers
Cemagref Nogent-sur-Vernisson
thomas.perot@cemagref.fr

Christine DELEUZE

Chargée R & D modélisation
ONF-DTCB, département R & D

Pascal JARRET

Directeur Forêts,
ONF-DT Centre-Ouest Auvergne-
Limousin

François MORNEAU

responsable pôle R & D de Boigny
ONF-DTCB, département R & D

Bibliographie

Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., 1996. Ecology : individuals, populations and communities. Oxford, Blackwell Publishing : 876 p.

Bertness, M. D., Callaway R., 1994. Positive Interactions in Communities. Trends in Ecology & Evolution vol. 9 n° 5 pp. 191-193

Callaway R. M., Walker L. R., 1997. Competition and facilitation : A synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology vol. 78 n°7 pp. 1958-1965

Cavard X., Bergeron Y., Chen H. Y. H., Paré D., Laganière J., Brassard B., 2011. Competition and facilitation between tree species change with stand development. Oikos, vol. 120 n° 10

Cordonnier T., Ginisty C., Ningre F., Pérot T., Piboule A., Vinkler I., 2007. Recherches sur les forêts hétérogènes : observation, expérimentation et modélisation. RenDez-Vous techniques de l'ONF n° 18 pp. 17-25

Dhôte J. F., Cordonnier T., Dreyfus P., Le Goff N., 2005. Quelques enjeux autour des forêts hétérogènes tempérées. *RenDez-Vous techniques de l'ONF*, n° 10 pp. 22-31

Gaudio, N., 2010. Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois. Application à la régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile – pin sylvestre. Thèse en Biologie forestière, Université d'Orléans : 194 p.

Gomez-Aparicio L., Zamora R., Gomez J. M., Hodar J. A., Castro J., Baraza E., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration : A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* vol. 14 n°4 pp. 1128-1138

Goreaud F., Coligny F. d., Courbaud B., Dhôte J. F., Dreyfus P., Pérot T., 2005. La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. *VertigO* vol. 6 n° 2 pp. 1-12

Hooper D. U., Chapin F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning : A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* vol. 75 n°1 pp. 3-35

Kelty M. J., 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* vol. 233 n°2-3 pp. 195-204

Landmann G., Dreyer E., Landeau S., 2008. Ateliers REGEFOR 2007. Forêts mélangées : quels scénarios pour l'avenir. *Revue Forestière Française*, vol. LX n° 2 pp. 89-303

Lenoir, J., Gégout J. C., Marquet P. A., de Ruffray P., Brisse H., 2008. A

significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* vol. 320 n°5884 pp. 1768-1771

Loreau M., Downing A., Emmerson M., Gonzalez A., Hughes J., Inchausti P., Joshi J., Norberg J., Sala O., 2002. A new look at the relationship between diversity and stability. In *Biodiversity and ecosystem functioning : synthesis and perspectives*. Oxford, GBR, Oxford university press, pp. 79-91

McNaughton S. J., 1977. Diversity and Stability of Ecological Communities — Comment on Role of Empiricism in Ecology. *American Naturalist* vol. 111 n°979 pp. 515-525

MCPFE, UNECE, FAO, 2007. State of Europe's forests 2007. Warsaw, MCPFE.

Morneau F., Duprez C., Hervé J. C., 2008. Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire Forestier National. *Revue Forestière Française* vol. LX n°2 pp. 107-120

Ngo Bieng M. A., 2007. Construction de modèles de structure spatiale permettant de simuler des peuplements virtuels réalistes. Application aux peuplements mélangés Chêne sessile — Pin sylvestre de la région Centre. Thèse en sciences forestières. Nogent-sur-Vernisson, EN-GREF-Cemagref : 183 p.

Ngo Bieng M. A., Ginisty C., Goreaud F., 2011. Point process models for mixed sessile forest stands. *Annals of Forest Science*, vol. 68 n° 2 pp. 267-274

Pérot T., 2009. Quel est le niveau de détail pertinent pour modéliser la croissance d'une forêt mélangée ? Comparaison d'une famille de modèles et application aux peuplements mélangés chêne sessile — pin sylvestre. Thèse en Sciences fo-

restières. Paris, AgroParisTech, Cemagref : 202 p.

Pretzsch H., Block J., Dieler J., Hoang Dong P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zingg A., 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science* vol. 67 n°7, 12 p.

Prévosto, B. (2005). «Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites.» *Revue Forestière Française* LVII (5) : 413-430.

Scherer-Lorenzen M., Schulze E. D., Don A., Schumacher J., Weller E., 2007. Exploring the functional significance of forest diversity : A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* vol. 9 n°2 pp. 53-70

Vallet, P., Pérot T., 2011. 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*. Vol. 22 n°5 pp. 932-942

Vandermeer J., 1989. The ecology of intercropping. Cambridge, GBR, Cambridge University Press. 237 p.