



## **DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DES ARBRES ET RÉPONSE DE L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES**

## **FUNCTIONAL DIVERSITY OF TREES AND RESPONSE TO CLIMATE CHANGE**

**Programme Biodiversité et gestion forestière  
Rapport de fin de contrat**

UMR 1202 BIOGECO,  
Biodiversité, Gènes,  
Communautés. F-33610  
Cestas  
Hervé Jactel, Directeur de  
Recherches, Laboratoire  
Entomologie Forestière &  
Biodiversité

Date : 20/02/2009

N° de contrat : 22000044  
Date du contrat : 07/11/2005

**DIVERSITE FONCTIONNELLE DES ARBRES ET RÉPONSE DE  
L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES**

**BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE**

## **ASPECTS ADMINISTRATIFS ET OBJECTIFS DES RECHERCHES**

### **ASPECTS ADMINISTRATIFS**

**Date d'engagement :** 07/11/2005

**Montant du budget :** 59 800 € TTC

**Cofinancements obtenus :** INRA, 92 355 € TTC, 3 ans

**Participants au projet :**

#### **Responsable scientifique du projet :**

Hervé Jactel, Directeur de Recherches, Laboratoire Entomologie Forestière & Biodiversité, UMR 1202 BIOGECO, Biodiversité, Gènes, Communautés. INRA – Université Bordeaux 1, F-33610 Cestas

#### **Noms et organismes des autres partenaires scientifiques bénéficiaires**

Annabel PORTE, Corinne VACHER, Marie-Laure LOUSTAU, Cécile ROBIN, Sylvain DELZON, UMR BIOGECO, UMR 1202 BIOGECO, INRA – Université Bordeaux 1  
Patrick PASTUSZKA, UE de Pierroton, INRA

### **MOTS CLÉS**

Biodiversité, forêts, fonctionnement, insectes, champignons, productivité, résilience, traits, phénologie, changement climatique

### **OBJECTIFS DES RECHERCHES**

L'objectif principal de ce projet est la constitution d'un dispositif expérimental permettant l'analyse à long terme de la relation entre biodiversité et fonctionnement des forêts dans un environnement changeant. Précisément, il vise à mieux comprendre le rôle de la diversité des essences forestières dans le maintien des fonctions écologiques des forêts soumises au changement climatique.

En particulier le dispositif "ORPHEE" est établi pour apporter des réponses aux trois questions suivantes:

1. La relation entre diversité des essences forestières et fonctionnement des forêts dépend-elle du nombre des espèces en mélange (richesse spécifique) ou de la composition des assemblages d'espèces (identité des essences en mélange)?
2. Comment le fonctionnement des écosystèmes forestiers est-il influencé par la diversité phénologique des arbres (mélange d'essences sempervirentes ou feuillues, à débourrement précoce ou tardif) dans un contexte de changement climatique?
3. A quelles échelles temporelles interviennent les effets du changement climatique (effet des tendances à long terme ou des épisodes catastrophiques) sur le fonctionnement des peuplements forestiers (aux stades jeunes ou adultes) de diversité fonctionnelle variable?

## **I. PRÉSENTATION DES TRAVAUX**

### **INTRODUCTION (problématiques)**

Le changement climatique et l'érosion de la biodiversité sont probablement les deux plus importants défis environnementaux posés à la planète. Or ces deux phénomènes ne sont pas indépendants, puisque les modifications du climat peuvent menacer la survie des espèces alors qu'à l'inverse la biodiversité est considérée comme une assurance pour le fonctionnement durable des écosystèmes en cas de perturbation. Les forêts abritent la majeure partie de la biodiversité terrestre et les essences forestières, par leur capacité de stockage de biomasse, tiennent une place essentielle dans le cycle du carbone. Il apparaît donc important de mieux comprendre la relation biodiversité - fonctionnement des écosystèmes forestiers, d'analyser comment le changement climatique influe sur la composition des forêts et donc de prévoir l'effet du changement climatique sur la productivité des forêts.

Des travaux récents ont tenté de prédire l'évolution de la composition des forêts dans le contexte du changement climatique mais ils se sont surtout fondés sur l'écologie des espèces, prises une à une, sans analyser la réponse d'assemblages de plusieurs essences. Ils n'ont pas non plus pris en compte les capacités d'adaptation des essences forestières à ces perturbations ni le rôle des interactions avec les bio-agresseurs dont l'impact pourrait augmenter avec le réchauffement, accentuant le risque d'extinctions. De même les études qui indiquent que la biodiversité est une condition favorable à la productivité des écosystèmes s'attachent surtout à des comparaisons entre peuplements purs et peuplements associant deux ou trois essences. Elles n'intègrent pas non plus l'effet de la diversité des arbres sur la dynamique des insectes ravageurs et des champignons parasites. Elles se bornent enfin à établir des bilans à court terme et dans des conditions environnementales peu variables.

La phénologie du débourrement et la durée du stade feuillé constituent des variables d'ajustement du développement des arbres aux fluctuations du climat. Ces mêmes variables conditionnent l'activité photosynthétique à long terme et donc les capacités de stockage de carbone chez les arbres. Enfin la synchronisation entre débourrement des arbres et présence des chenilles défoliatrices ou spores infectieuses détermine en grande partie l'intensité des dégâts par les bio-agresseurs. La diversité des forêts en termes de phénologie apparaît donc comme une caractéristique essentielle à étudier pour pouvoir prédire la réponse des écosystèmes forestiers aux changements climatiques, aussi bien en termes de modification de leur composition que de changements de productivité.

Les observations réalisées lors des inventaires forestiers peuvent difficilement établir les liens de causalité entre productivité et composition des forêts, du fait de l'existence de facteurs confondus comme les conditions stationnelles ou l'histoire et la gestion des forêts. Par ailleurs seules des études à long terme permettent de distinguer les effets des aléas météorologiques et ceux du changement progressif du climat sur le fonctionnement des forêts tout au long de leur cycle de développement. La constitution de dispositifs expérimentaux à long terme, dans lesquels différents niveaux de diversité des essences forestière sont comparés dans des conditions stationnelles et des modes de gestion identiques, apparaît donc comme une approche nécessaire pour comprendre les mécanismes impliqués dans la relation entre biodiversité et réponse des forêts aux changements climatiques.

### **MATÉRIELS ET MÉTHODES (sites, espèces, protocoles...)**

Dans le dispositif ORPHEE Nous avons choisi de comparer le fonctionnement de tous les mélanges réalisables à partir d'un ensemble de cinq essences forestières. Ces essences ont été

choisies en fonction de leur développement foliaire (phénologie) et de leur capacité de croissance en région Aquitaine:

- *Quercus robur*, première essence française, présente une grande variabilité de la date du débourrement et une sensibilité importante probable au changement climatique,
- *Quercus pyrenaica*, est une essence autochtone en Aquitaine, répandue en sous-bois de pin maritime, elle présente le débourrement le plus tardif des chênes caducifoliés du sud de la France et semble plus résistante à la sécheresse.
- *Quercus ilex*, la plus répandue des espèces de chêne sempervirente, est susceptible d'une large extension de son aire de répartition avec le changement climatique,
- *Betula pendula*, essence autochtone en Aquitaine, est pionnière dans le cycle sylvogénétique, et présente un débourrement plus précoce que les chênes,
- *Pinus pinaster*, autre essence sempervirente mais conifère, est très répandue et autochtone en Aquitaine.

Il existe 31 compositions possibles à 5 espèces associant 1, 2, 3, 4 ou 5 espèces. Nous les avons toutes testées:

**Tableau 1:** Composition en essences des 31 mélanges testés

Mélange	Composition				
1	<i>Betula pendula</i>				
2	<i>Quercus robur</i>				
3	<i>Quercus pyrenaica</i>				
4	<i>Quercus ilex</i>				
5	<i>Pinus pinaster</i>				
6	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>			
7	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>			
8	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus ilex</i>			
9	<i>Betula pendula</i>	<i>Pinus pinaster</i>			
10	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>			
11	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>			
12	<i>Quercus robur</i>	<i>Pinus pinaster</i>			
13	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Quercus ilex</i>			
14	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Pinus pinaster</i>			
15	<i>Quercus ilex</i>	<i>Pinus pinaster</i>			
16	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>		
17	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>		
18	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Betula pendula</i>		
19	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Betula pendula</i>		
20	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Betula pendula</i>		
21	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus ilex</i>		
22	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Quercus ilex</i>		
23	<i>Quercus robur</i>	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>		
24	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Pinus pinaster</i>		
25	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Pinus pinaster</i>		
26	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	
27	<i>Quercus robur</i>	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	
28	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Quercus ilex</i>	
29	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Betula pendula</i>	
30	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus robur</i>	
31	<i>Betula pendula</i>	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Quercus pyrenaica</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus robur</i>

Les mélanges sont testés sous forme de placettes unitaires de 100 plants (10 lignes × 10 plants) et les distances entre plants sont de 2m soit des PU de 0,04 ha en surface. Chaque mélange est répété 8 fois, dans 8 blocs distincts. Chaque bloc comprend les 32 mélanges (le 31<sup>ème</sup> étant répété deux fois pour la rectangularité du dispositif) avec une distance de 3 m entre les placettes unitaires. Les différentes essences sont disposées de façon régulière à l'intérieur des PU et les mélanges ont été positionnés de façon aléatoire à l'intérieur des blocs.

**Au total le dispositif ORPHEE s'étend sur 12ha avec 256 placettes unitaires et 25 600 arbres**

## RÉSULTATS

Le site d'installation du dispositif ORPHEE est situé à 1km de la Station de Recherche Forestière INRA de Pierroton, au lieu dit Castillonville. Les terrains sont à la propriété du Conseil Général de Gironde et gérés par l'INRA (sous convention).

Les 8 parcelles nécessaires à la plantation ont été exploitées (coupe rase) et dessouchées fin 2007. 120 kg de P et 120 kg de K ont été appliqués par hectare pour favoriser l'installation et la reprise des plants. Les parcelles ont ensuite été labourées et égalisées par trois passages de cover-crop. Après piquetage pour marquer la place de chaque plant, la plantation a commencé le 15 janvier 2008 et s'est achevée le 22 février 2008. Un grillage a été installé autour du dispositif pour protéger les plants des attaques de chevreuil.

En été 2008, un entretien du sous-bois herbacé a été réalisé entre toutes les PU et entre les lignes par gyrobroyage. Un fichier avec les coordonnées de tous les plants a été construit. En automne 2008, des notations de mortalités des plants ont été effectuées. Elles sont élevées à 4,5% en moyenne avec 15% pour *Q. ilex*. Les regarnis correspondants ont été réalisés en 2009 à l'aide de plants de même origine, conservés en jauge à la pépinière INRA de Pierroton sauf pour *Q. ilex* pour lequel des glands supplémentaires avaient été semés.

A la suite de la tempête du 24 janvier 2009, les clôtures endommagées par des chutes d'arbres ont été réparées.

## PERSPECTIVES

En 2008, nous avons obtenu de la Mission Climat de l'INRA une subvention pour financer l'installation d'un système de forage sur le site. Nous utiliserons cette alimentation en eau pour contrôler une partie des conditions climatiques. Sur la moitié du dispositif ORPHEE (4 blocs sur 8) nous compenserons l'éventuel déficit hydrique de façon à rétablir un niveau équivalent à la moyenne des précipitations observées, chaque mois, lors des cinquante dernières années en région Aquitaine. Nous pourrons ainsi comparer un niveau "témoin" (les placettes irriguées) avec un niveau "changement climatique" correspondant à l'évolution actuelle et future des précipitations. Pour simplifier les opérations d'arrosage, les apports d'eau seront faits systématiquement, sans tenir compte des précipitations réelles observées le mois précédent.

Dans le cadre du Réseau d'Excellence Européen EVOLTREE (2006-2010), coordonné par l'INRA (UMR BIOGECO), nous avons obtenu le financement pour réaliser un dispositif analogue de ORPHEE mais à l'échelle infraspécifique. Il vise à mieux comprendre le rôle de la **diversité génétique** des essences forestières dans le maintien des fonctions écologiques des forêts soumises au changement climatique. Il s'intéresse à l'effet de l'identité des génotypes et de leur nombre sur le fonctionnement primaire et la résistance des populations d'arbres aux ravageurs et pathogènes. Ce dispositif se focalise sur le chêne pédonculé (*Q. robur*). En 2007

des glands ont été récoltés sur 4 arbres (pieds mères) et semés en pépinière, de façon à constituer 4 familles de demi-frères. Ces familles seront plantées au printemps 2009 selon un schéma analogue à celui d'ORPHEE en parcelle unitaire correspondant à des monocultures ou à des mélanges de 2, 3 ou 4 familles. Les 15 mélanges possibles seront testés dans des parcelles unitaires de 12 plants répétées 6 fois (6 blocs).

Les mêmes notations de mortalité, croissance, et phénologie des plants de chênes ainsi que des niveaux de dégâts par les insectes ravageurs que dans le dispositif ORPHEE seront réalisées dans ce dispositif de façon à permettre la comparaison des résultats. Nous pourrons ainsi comparer la réponse du fonctionnement des forêts de chêne pédonculé à la diversité à des niveaux différents (intra et inter spécifique) et vérifier si les mécanismes explicatifs se maintiennent selon que le gradient de diversité concerne les espèces ou bien les génotypes.

Le projet ORPHEE s'intègre désormais à un réseau international de dispositifs expérimentaux conçus pour tester l'hypothèse de la relation diversité – productivité des forêts. Ils fonctionnent sur le même principe de contrôle combiné de l'identité et du nombre d'essences en mélange. Ce réseau Tree-Div-Net est composé de 10 sites expérimentaux dans 6 pays, à la fois en Europe (Finlande, Allemagne, France) et dans les régions tropicales (Chine, Panama, Bornéo). Au total 920 placettes, couvrant plus de 650 ha, ont été plantées pour établir des gradients de diversité spécifique et fonctionnelle. Pour les 4 prochaines années, les activités de recherche menées dans ce réseau seront soutenues financièrement par le projet européen (FP7) BACCARA coordonné par H. Jactel (UMR BIOGECO). Ce projet "Biodiversity And Climate Change, A Risk Analysis" a pour objectif d'estimer les effets du changement climatique sur la diversité spécifique des forêts et la biodiversité des insectes et champignons associés, de vérifier la relation entre diversité et productivité primaire des forêts et d'en déduire une estimation du risque de dysfonctionnement des forêts en cas de changement climatique.

## CONCLUSIONS

La mise en place du dispositif ORPHEE, financé par le programme Biodiversité et Gestion des Forêts du Gip Ecofor, va permettre de mieux tester l'hypothèse d'une relation causale entre diversité et fonctionnement des forêts, notamment dans le cadre du changement climatique. Dans cette expérimentation à long terme sont en effet contrôlés l'identité et le nombre des essences en mélanges ainsi bien que les conditions d'alimentation hydrique, dans des conditions stationnelles identiques et pour un même mode de gestion. En outre ce dispositif s'intègre dans un réseau international de plantations expérimentales conçues sur le même principe et pour tester les mêmes hypothèses, contribuant à des résultats d'une plus grande portée. Enfin un dispositif complémentaire portant sur la même question du rôle fonctionnel de la diversité, mais à l'échelle infra spécifique, a été établi pour vérifier si la productivité des forêts de chêne pédonculé augmente avec leur diversité génétique.

## **II. ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT**

(méthodes, recommandations de mise en place et de suivi, coûts, contacts, site de démonstration éventuel...) en se référant dans la mesure du possible aux axes de l'appel à propositions de recherche

L'installation du dispositif ORPHEE est en phase d'achèvement. Les premières mesures de survie et de croissance des arbres seront réalisées en 2009, les notations d'attaque d'insectes et de champignons pathogènes en 2010. Les résultats scientifiques ne sont donc pas encore disponibles et leur transfert auprès des gestionnaires forestiers n'est, par conséquent, pas à l'ordre du jour. Cependant ce dispositif est conçu pour apporter des réponses pratiques aux propriétaires ou gestionnaires en termes de choix des essences et des mélanges d'essences pour permettre une production soutenue des peuplements forestiers dans un contexte de changement climatique. Utilisant des essences locales dans des conditions stationnelles typiques des Landes de Gascogne il pourra servir de site de démonstration du fonctionnement de différents types de mélanges d'essences réalistes pour les forestiers aquitains.

## **III. LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES**

- Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation.
- Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation.
- Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster).
- Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...).
- Communications dans les médias...
- Expertises
- Enseignements
- Autres

Pour les mêmes raisons qu'évoquées plus haut le dispositif ORPHEE n'ayant pas encore produit de résultats il n'est pas encore temps de considérer leur valorisation.

## RÉSUMÉS

### En français

---

#### RÉSUMÉ

ORPHEE, un dispositif expérimental à long terme, a été installé pour tester l'hypothèse d'une relation causale entre diversité et productivité des forêts et pour analyser la réponse des forêts mélangées au changement climatique. Pour contrôler à la fois l'identité et le nombre des essences forestières, les 31 mélanges possibles de 5 espèces ont été réalisés. Ces cinq essences sont le chêne pédonculé (*Quercus robur*), le chêne vert (*Q. ilex*), le chêne tauzin (*Q. pyrenaica*), le bouleau (*Betula pendula*) et le pin maritime (*Pinus pinaster*). Elles ont été choisies pour la dissimilarité de leurs traits phénologiques avec notamment des essences sempervirentes ou décidues et des essences à débourrement précoce ou tardif. Pour des raisons de rectangularité le mélange à 5 essences a été dupliqué conduisant à un total de 32 modalités. En 2008 la plantation a été réalisée sous forme de placettes unitaires de 100 arbres. Chaque traitement (mélange) est répété 8 fois, le dispositif comprend donc 8 blocs contenant chacun les 32 mélanges. Au total 256 placettes et 25 600 arbres ont été plantés sur une surface de 12 ha protégée par des clôtures. Quatre des huit blocs seront irrigués de façon à reproduire les conditions hydriques moyennes des 60 dernières années et quatre blocs seront soumis aux précipitations conditionnées par le changement climatique en cours afin de comparer la relation diversité – fonctionnement des forêts sous deux conditions climatiques contrôlées.

Ce dispositif fait désormais partie de Tree-Div-Net, un réseau international de 10 plantations expérimentales conçues de manière analogue pour tester la relation diversité – productivité des forêts. Les activités de recherche dans ORPHEE et Tree-Div-Net, pour les quatre prochaines années, seront soutenues financièrement par le projet collaboratif européen BACCARA, coordonné par H. Jactel. A l'aide du Réseau d'Excellence européen EVOLTREE, un dispositif complémentaire a été conçu et établi pour tester la relation diversité génétique – fonctionnement des peuplements de chêne pédonculé. Les quinze mélanges possibles de quatre familles de demi-frères sont testés sous forme de placettes de 12 plants répétées 6 fois. Les mêmes mesures de croissance des plants et de dégâts d'insectes seront effectuées pour comparer les résultats avec ceux d'Orphée.

Ensemble ces expérimentations vont donc constituer un outil important pour analyser le rôle fonctionnel de la biodiversité à différents niveaux hiérarchiques – groupes fonctionnels, espèces, génotypes – et identifier les mécanismes écologiques expliquant la relation diversité – fonctionnement des forêts.

#### MOTS CLÉS

Biodiversité, forêts, fonctionnement, insectes, champignons, productivité, résilience, traits, phénologie, changement climatique

## In English

---

### ABSTRACT

ORPHEE, a manipulative long term experiment, has been established to test the diversity – productivity hypothesis as well as to investigate the relationship between tree diversity and forest resilience to climate change. To control both the identity and the number of tree species in mixed plantations, all 31 possible combinations of five species have been used. The five tree species are pedunculate oak (*Quercus robur*), green oak (*Q. ilex*), Pyrenean oak (*Q. pyrenaica*), birch (*Betula pendula*) and maritime pine (*Pinus pinaster*). These species have been selected according to their dissimilarity in phenological traits, with evergreen vs. deciduous trees and early vs. late bud flushing deciduous species. The mixture with 5 species has been duplicated to facilitate the spatial design, thus resulting in 32 treatments. All trees were planted in 2008 in plots of 100 trees, at the same density and in the same site conditions. Each treatment, i.e. tree mixture, is replicated 8 times; the experiment is therefore made of 8 blocks, each of them containing the 32 treatments. A total of 256 plots have been established and 25 600 trees have been planted on a 12ha, protected with fences. Half of the plots will be irrigated to control the water supply in order to compare two climatic conditions: precipitations as during the last 60 years vs. precipitations as modified by the ongoing climate change.

This experiment is now part of a global network of 10 long term experiments similarly designed to study the diversity – forest functioning relationships. The research activities in ORPHEE and Tree-Div-Net will be supported by the European collaborative project BACCARA coordinated by H. Jactel for the next four years. Within the European Network of Excellence EVOLTREE, a complementary experiment has been designed and established to test the same diversity – productivity hypotheses at the genetic level, in plots of increasing number of half sib families of pedunculate oak.

All together these experiments will provide the best opportunities to investigate the functional role of tree diversity at different hierarchical levels (functional, specific and genetic) and to disentangle the mechanisms at work.

### KEY WORDS

Biodiversity, functioning, forest, insect, pathogen, productivity, resilience, traits, phenology, climate change

# Rapport scientifique

**DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DES ARBRES ET RÉPONSE DE L'ÉCOSYSTÈME  
FORESTIER AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES**

**BIODIVERSITE ET GESTION FORESTIERE**

**Nom du responsable scientifique du projet:**

**Hervé JACTEL**

UMR BIOGECO, Laboratoire Biodiversité & Entomologie Forestières, INRA

33612 Cestas

herve.jactel@pierroton.inra.fr

**Noms des autres partenaires scientifiques bénéficiaires**

Annabel PORTE, Corinne VACHER, Marie-Laure LOUSTAU, Cécile ROBIN, Sylvain

DELZON, UMR BIOGECO, INRA – Université Bordeaux 1

Patrick PASTUSZKA, UE de Pierroton, INRA

## **1. RAPPEL DU CONTEXTE ET DES OBJECTIFS**

---

Le changement climatique global et l'érosion de la biodiversité sont probablement les deux plus importants défis environnementaux posés à la planète, justifiant la mobilisation des Nations Unies avec la Convention sur la Diversité Biologique et le Protocole de Kyoto. Or ces deux phénomènes ne sont pas indépendants, puisque les modifications du climat constituent d'importantes perturbations pouvant menacer la survie des espèces alors qu'à l'inverse la biodiversité est généralement considérée comme une réserve potentielle de gènes de résistance et une assurance pour le fonctionnement durable des écosystèmes en cas de perturbation. Les forêts abritent la majeure partie de la biodiversité terrestre et les essences forestières, par leur capacité de stockage de biomasse à long terme, tiennent une place essentielle dans le cycle du carbone. Il apparaît donc important de mieux comprendre la relation biodiversité - fonctionnement des écosystèmes forestiers et d'analyser en quoi le changement climatique risque de modifier cette relation.

Des travaux récents ont tenté de prédire l'évolution de la composition des forêts dans le contexte du changement climatique mais ils se sont surtout fondés sur l'autoécologie des espèces, prises une à une, sans analyser la réponse d'assemblages de plusieurs essences. Ils n'ont pas non plus pris en compte les capacités d'adaptation des essences forestières à ces perturbations ni le rôle des interactions avec les bio-agresseurs dont l'impact pourrait augmenter avec le réchauffement, accentuant le risque d'extinctions des essences. De même si un consensus apparaît pour considérer que la biodiversité est une condition favorable à la productivité des écosystèmes, les études qui confirment ce résultat pour les forêts proviennent surtout de comparaisons entre peuplements purs et peuplements associant un petit nombre d'espèces. Elles n'intègrent pas non plus l'effet de la diversité des arbres sur la dynamique des insectes ravageurs et des champignons parasites. Elles se bornent enfin à établir des bilans à court terme et dans des conditions environnementales peu variables.

La phénologie du débourrement et la durée du stade feuillé constituent des variables d'ajustement du développement des arbres aux fluctuations des conditions abiotiques qui pourraient être mobilisées par ces espèces pour assurer leur survie en cas de modification du climat. Ces mêmes variables conditionnent l'activité photosynthétique à long terme et donc les capacités de stockage de carbone chez les arbres. Enfin la synchronisation phénologique entre débourrement des arbres et présence des chenilles défoliatrices ou spores infectieuses détermine en grande partie l'intensité des dégâts. La diversité fonctionnelle des forêts, notamment phénologique, apparaît donc comme une caractéristique essentielle à étudier pour pouvoir prédire la réponse des écosystèmes forestiers aux changements climatiques, aussi bien en termes de modification de leur composition inter- et intra-spécifique que de changements de productivité.

Les observations réalisées sur les forêts actuelles peuvent rarement établir les liens de causalité entre organisation et processus, du fait de l'existence de facteurs confondants comme les conditions stationnelles ou l'histoire et la gestion des forêts. Seules des études à long terme permettent de distinguer les effets des aléas météorologiques et ceux du changement progressif du climat, de se caler sur la durée du développement des arbres, d'intégrer la récurrence des processus de sélection et de prendre en compte la dynamique des processus écologiques. La constitution de dispositifs expérimentaux, dans lesquels la biodiversité est manipulée et les autres facteurs de structure et de gestion des peuplements forestiers sont contrôlés, apparaît donc comme une approche nécessaire pour comprendre les mécanismes impliqués dans la relation fonctionnelle entre biodiversité et réponse des forêts aux changements climatiques.

**L'objectif principal de ce projet est donc la constitution d'un grand dispositif expérimental permettant l'analyse à long terme de la relation entre biodiversité et fonctionnement des forêts dans un environnement changeant. Précisément, il vise à mieux comprendre le rôle de la diversité des essences forestières dans le maintien des fonctions écologiques des forêts soumises au changement climatique.**

En particulier le dispositif "ORPHEE" est établi pour apporter des réponses aux trois questions suivantes:

**4. Quels niveaux d'organisation de la diversité des essences forestières affectent le fonctionnement des forêts dans un environnement changeant?**

Les peuplements peuvent varier par leur composition en espèces, dépendant de l'identité des espèces associées et de leur nombre (richesse spécifique). Ces trois composantes de la diversité spécifique peuvent influencer sur la survie des arbres et la productivité globale du peuplement via plusieurs mécanismes d'interactions (compétition, complémentation, dominance, facilitation etc.).

**5. Comment le fonctionnement des écosystèmes forestiers est-il influencé par la diversité phénologique des arbres dans un contexte de changement climatique?**

L'effet du changement climatique sur les capacités de croissance et de stockage du carbone dans les forêts ne peut être compris qu'en tenant compte de son effet direct via l'élévation du taux de CO<sub>2</sub> et de son effet indirect via la modification de la phénologie des arbres. La phénologie du débourrement est aussi un facteur clé des interactions trophiques entre les arbres et de nombreux insectes herbivores et champignons foliaires. Or le réchauffement climatique aura probablement des effets directs majeurs sur la biologie du développement de ces organismes dont la température corporelle n'est pas régulée. Il en va de même pour la phénologie des champignons parasites qui conditionne la production d'inoculum primaire responsable de l'initiation des épidémies. La diversité spécifique de la phénologie foliaire apparaît donc comme un filtre important pour comprendre et prédire l'impact du changement climatique sur la composition et le fonctionnement des forêts.

**6. A quelles échelles temporelles interviennent les effets du changement climatique sur le fonctionnement des peuplements forestiers de diversité fonctionnelle variable?**

La capacité photosynthétique des arbres évolue au cours de leur développement ontogénique, via la maturation des tissus et la mise en place d'une architecture plus complexe. La croissance des arbres s'accompagne d'une augmentation de la compétition entre plus proches voisins qui peut se traduire par des substitutions d'essences dans les peuplements mélangés. Le rôle de la diversité phénologique dans la réponse d'un peuplement aux modifications du climat doit donc dépendre de son âge ou de sa position dans le cycle sylvogénétique. L'évolution prévue du climat se caractérise par une augmentation continue de la température mais aussi une plus grande fréquence de phénomènes catastrophiques. Une analyse diachronique est donc nécessaire pour prendre en compte à la fois la temporalité des changements climatiques et celle des réponses physiologiques et écologiques à ces perturbations.

## 2. MATÉRIELS ET MÉTHODES: LE DISPOSITIF ORPHEE

### 2.1. Choix des essences

Dans le dispositif initial, il était prévu de planter six essences forestières, avec la présence du chêne pédonculé dans tous les mélanges, car un dispositif portant sur la diversité infra-spécifique du chêne pédonculé devait être installé en complément. Le dispositif multi-essences était constitué de 25 mélanges (6 purs et 19 mélanges de 1, 2, 3, 4, 5 ou 6 essences comprenant tous du chêne pédonculé). Pendant la réunion avec le comité scientifique du GIP ECOFOR le 30 octobre 2007, compte tenu notamment de l'impossibilité de financer complètement le dispositif sur la génétique du chêne, il a été indiqué que la prépondérance du chêne pédonculé n'était pas souhaitable, un effet "identité" de l'essence dominante risquant de masquer l'effet de la diversité des espèces sur le fonctionnement des communautés.

Nous avons interprété ces remarques comme une incitation à équilibrer le dispositif en donnant le même poids à toutes les essences. Nous avons donc établi un nouveau design du dispositif où chaque essence est représentée à la même fréquence et où tous les mélanges possibles sont testés. Ce changement nous a mené à diminuer le nombre d'essences à cinq, parce qu'en utilisant six essences 63 mélanges différents étaient possibles. Nous avons choisi de supprimer le chêne sessile, une essence très rare dans la région et avec un faible potentiel de survie sur les sols des Landes de Gascogne.

Le choix définitif s'est donc porté sur les cinq essences suivantes, avec trois essences caducifoliées et deux essences sempervirentes et avec des différences importantes de date de débourrement pour les essences caducifoliées.

5 espèces d'arbres	feuillaison	Renouvellement des feuilles	Date de débourrement	
<i>Betula pendula</i>	Bpen	caducifoliée	1 an	Précoce
<i>Quercus robur</i>	Qrob	caducifoliée	1 an	Intermédiaire
<i>Quercus pyrenaica</i>	Qpyr	caducifoliée	1 an	Tardif
<i>Quercus ilex</i>	Qilex	sempervirente	3 ans	
<i>Pinus pinaster</i>	Ppin	sempervirente	3 ans	

#### Argumentaire pour le choix des espèces:

- *Quercus robur*, première essence française, grande variabilité de la date du débourrement, sensibilité prévue au changement climatique, connaissances sur la base génétique de ce trait,
- *Quercus pyrenaica*, essence autochtone en Aquitaine, très répandue en sous-bois de pin maritime, débourrement le plus tardif des chênes caducifoliés du sud de la France, résistance avérée à la sécheresse.
- *Quercus ilex*, la plus répandue des espèces de chêne sempervirente, susceptible d'une large extension de son aire de répartition avec le changement climatique,
- *Betula pendula*, essence autochtone en Aquitaine, pionnière dans le cycle sylvogénétique, débourrement précoce,
- *Pinus pinaster*, autre essence sempervirente mais conifère, très répandue, autochtone en Aquitaine.

## 2.2. Choix des mélanges d'essences

- Il existe 31 compositions possibles à 5 espèces associant 1, 2, 3, 4 ou 5 espèces ( $2^n - 1$  si  $n$  est le nombre d'espèces).
- Le nombre de 31 placettes unitaires (avec une composition par placette) ne peut pas être positionné dans un dispositif de forme carrée ou rectangulaire. Nous avons donc décidé de positionner 32 parcelles unitaires (PU) dans chaque bloc (8 x 4). Nous avons choisi de planter deux fois dans chaque bloc le mélange à 5 essences, parce que le mélange à 5 essences n'est représenté qu'une seule fois alors que les compositions à 1, 2, 3 ou 4 essences le sont plusieurs fois et parce qu'ainsi aucune essence n'est privilégiée par rapport aux autres

numéro PU					
1	Bpen				
2	Qrob				
3	Qpyr				
4	Qilex				
5	Ppin				
6	Bpen	Qrob			
7	Bpen	Qpyr			
8	Bpen	Qilex			
9	Bpen	Ppin			
10	Qrob	Qpyr			
11	Qrob	Qilex			
12	Qrob	Ppin			
13	Qpyr	Qilex			
14	Qpyr	Ppin			
15	Qilex	Ppin			
16	Bpen	Qrob	Qpyr		
17	Bpen	Qrob	Qilex		
18	Bpen	Qrob	Ppin		
19	Bpen	Qpyr	Qilex		
20	Bpen	Qpyr	Ppin		
21	Bpen	Qilex	Ppin		
22	Qrob	Qpyr	Qilex		
23	Qrob	Qpyr	Ppin		
24	Qrob	Qilex	Ppin		
25	Qpyr	Qilex	Ppin		
26	Bpen	Qrob	Qpyr	Qilex	
27	Bpen	Qrob	Qpyr	Ppin	
28	Bpen	Qrob	Qilex	Ppin	
29	Bpen	Qpyr	Qilex	Ppin	
30	Qrob	Qpyr	Qilex	Ppin	
31	Bpen	Qrob	Qpyr	Qilex	Ppin
32	Bpen	Qrob	Qpyr	Qilex	Ppin

Tableau 1: Composition en essences des 32 compositions

### 2.3. Le dispositif de plantation

#### *Contraintes pour le dispositif de plantation*

- Disponibilité de 8 parcelles avec une surface de 100 m × 175 m par parcelle.
- Dispositif avec 8 blocs, dont 4 irrigués et 4 non-irrigués, chaque bloc contenant les 32 mélanges (ou compositions en essences).
- Distance entre les lignes de plantation: au minimum 2 m pour l'entretien mécanique de la végétation herbacée dans l'interligne des placettes unitaires pendant les premières années.
- Conserver la même distance entre plants dans la ligne et entre les lignes afin d'homogénéiser les interactions spatiales entre essences dans les mélanges.
- Positionner les 32 placettes unitaires (PU), correspondant aux 32 mélanges, dans un bloc.

Ces contraintes nous ont conduit à élaborer un dispositif avec:

- Des placettes unitaires de 100 plants (10 lignes × 10 plants) et 0,04 ha en surface
- Une surface totale de bloc de 87 x 171 m, avec une distance de 3 m entre les placettes unitaires
- **Un total de 8 blocs, 256 placettes unitaires et 25 600 arbres**

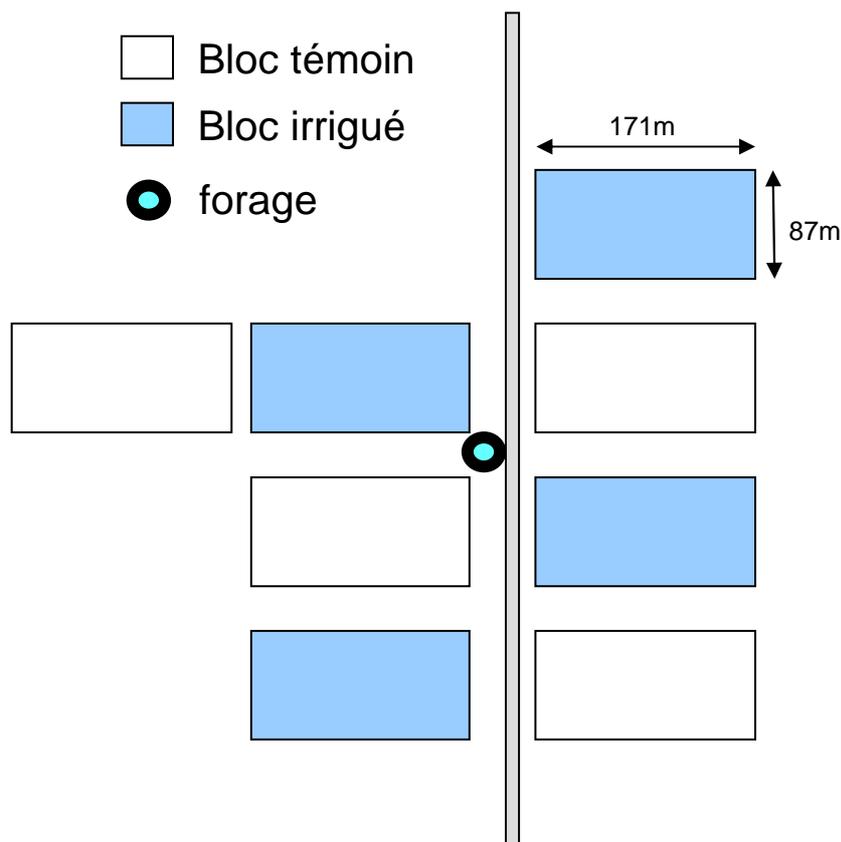


Figure 1: Plan du dispositif.

## 2.4. Répartition des mélanges dans les blocs

Les mélanges ont été positionnés de façon aléatoire avec contrainte dans chaque bloc. Parce qu'un effet bordure est possible pour les infestations par les champignons et les insectes, nous avons effectué deux tirages aléatoires: un pour positionner les différents types de mélanges dans les PU de bordure et autre pour les positionner dans les PU situées à l'intérieur des blocs, de façon à ce que chacun des 32 mélanges soit cinq fois en bordure et trois fois à l'intérieur d'un bloc. La figure 1 montre la répartition des mélanges dans les blocs.

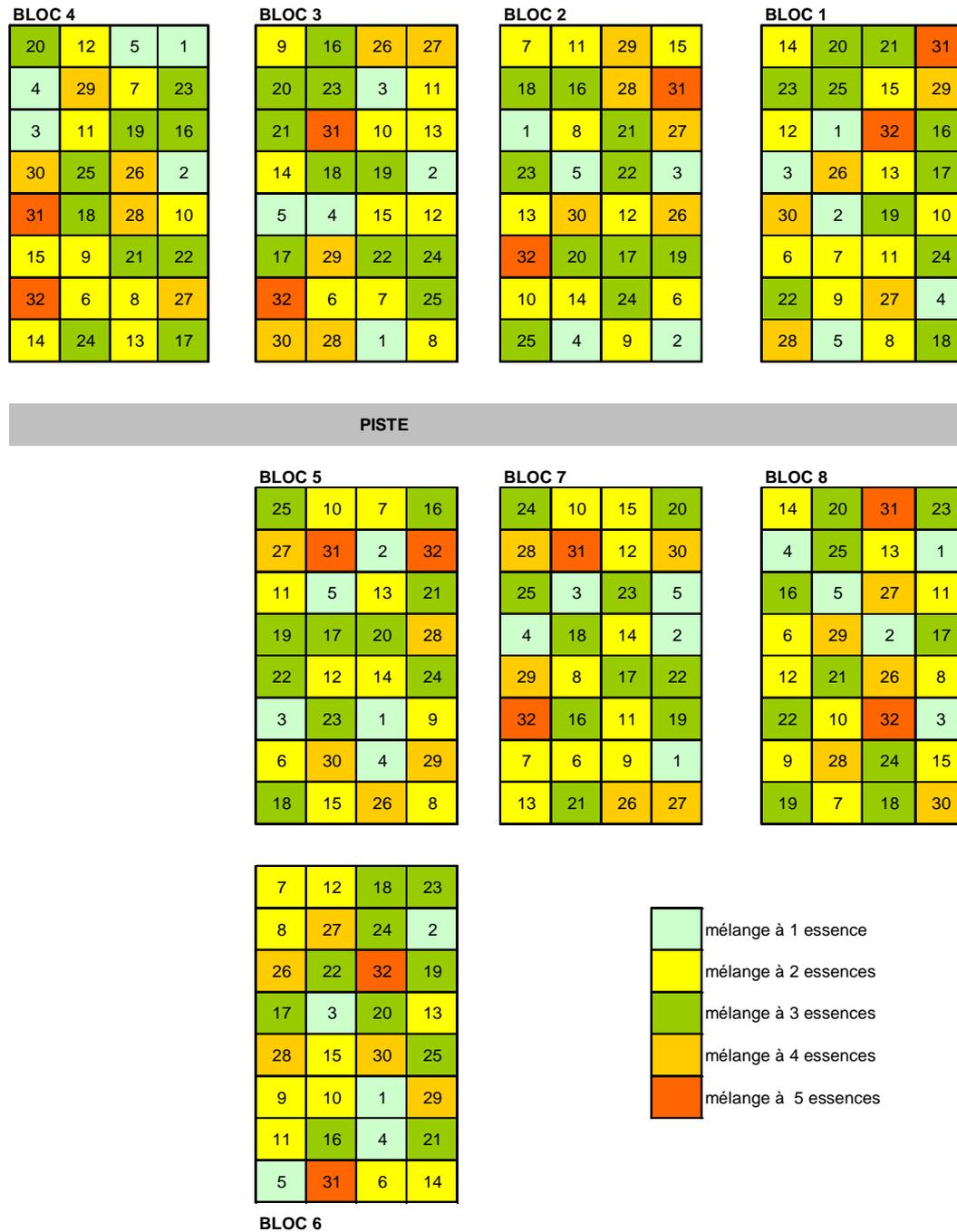


Figure 2: Répartition des 32 mélanges dans chaque bloc.

## 2.5. Répartition des essences dans les mélanges

En principe il existe trois façons de disposer les essences dans les mélanges : aléatoire, régulière individuelle ou régulière par groupe d'arbres.

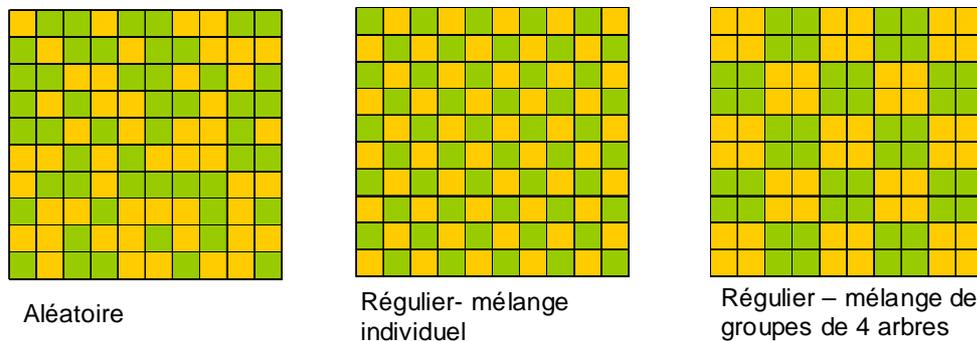
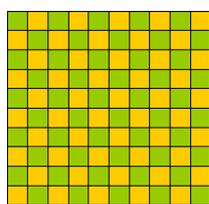


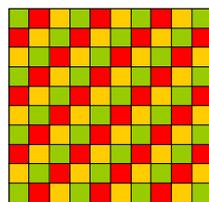
Figure 3: Exemple de répartition spatiale de 2 espèces en mélange dans une parcelle unitaire.

La répartition aléatoire est plus difficile à installer sur le terrain et ne permet pas de tester les interactions spatiales de façon équilibrée. De même les dispositions par groupe, s'ils permettent un maintien de structure régulière après éclaircie, ont tendance à privilégier les interactions entre plants d'une même espèce. Nous avons donc opté pour un mélange régulier individuel, pour maximiser les interactions entre essences différentes.

### Les mélanges à 2, 3, 4 et 5 essences :

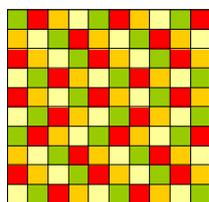


Mélange à 2 essences



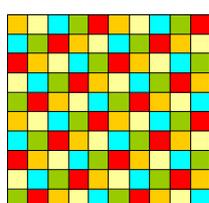
Mélange à 3 essences

Chaque essence a deux fois les deux autres comme voisines.



Mélange à 4 essences

Chaque essence a toujours les trois autres essences comme voisines et le voisin 'en double' varie.



Mélange à 5 essences

Chaque essence a toujours les quatre autres essences comme voisines

La répartition des plants des différentes essences à l'intérieur de la PU est invariable pour un mélange donné dans tout le dispositif.

### 3. RÉSULTATS: LE DISPOSITIF ORPHEE

---

#### 3.1. Localisation du dispositif

Le site d'installation du dispositif est situé à 1km de la Station de recherche de Pierroton, au lieu dit Castillonville (voir plan ci-dessous). Les terrains sont à la propriété du Conseil Général de Gironde et gérés par l'INRA (sous convention).

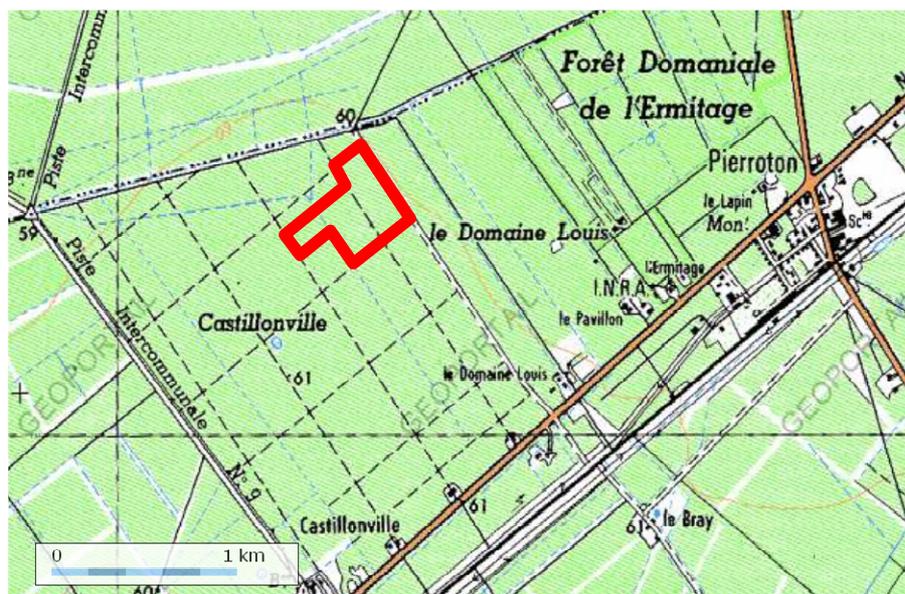


Figure 3: Emplacement du dispositif ORPHEE

### 3.2. Déroulement des opérations

Les 8 parcelles ont fini d'être exploitées (coupe rase) et dessouchées fin 2007. Par hectare, 120 kg de P et 120 kg de K ont été appliqués en plein pour favoriser l'installation et la reprise des plants. Les parcelles ont ensuite été labourées et égalisées par trois passages de cover-crop. Après piquetage pour marquer la place de chaque plant, la plantation a commencé le 15 janvier 2008 et s'est achevée le 22 février 2008. Un grillage a été installé autour du dispositif pour protéger les plants des attaques de chevreuil.

Les 30 000 plants nécessaires à l'installation du dispositif ont été commandés en 2007 aux pépinières commerciales Planfor et Naudet. Les travaux de plantation ont été réalisés par les personnels de l'Unité Expérimentale de l'INRA à Pierroton entre janvier et mars 2008. Les plants restants ont été mis en jauge à la pépinière de Pierroton pour le regarni.

Au printemps 2008, des mortalités importantes (8 à 10% dans les PU pures) sur *Quercus ilex* ont été constaté, dues à l'infection par *Phytophthora*. Plus de 2000 glands de *Q. ilex* récoltés en dune littorale (provenance La Joux) ont été semés en pépinière pour le regarni.

En été 2008, un entretien du sous-bois herbacé a été réalisé entre toutes les PU et entre les lignes par gyrobroyage. Un fichier avec les coordonnées de tous les plants a été construit.

En automne 2008, des notations de mortalités des plants ont été effectuées.

**Tableau 2.** Mortalité des plants au bout d'un an sur le dispositif Orphée.

<b>Essence</b>	<b>Nombre initial de plants</b>	<b>Nombre de plants morts</b>	<b>% mortalité</b>
<i>Pinus pinaster</i>	5120	19	0,4%
<i>Quercus robur</i>	5120	40	0,8%
<i>Betula pendula</i>	5120	116	2,3%
<i>Quercus pyrenaica</i>	5120	208	4,1%
<i>Quercus ilex</i>	5120	757	14,8%
<b>Total</b>	<b>25600</b>	<b>1140</b>	<b>4,5%</b>

Les regarnis correspondants ont été réalisés en 2009 à l'aide de plants de même origine (sauf *Q. ilex*) conservés en jauge à la pépinière INRA de Pierroton.

A la suite de la tempête du 24 janvier 2009, les clôtures endommagées par des chutes d'arbres ont été réparées.



Dessouchage



Piquetage des placettes unitaires



Position des plants dans les placettes



Clôtures



Plants de pin maritime



Plant de bouleau

### 3.3. Poursuite de l'installation du dispositif Orphée

En 2008, nous avons obtenu de la Mission Climat de l'INRA une subvention pour financer l'installation d'un système de forage sur le site. Nous utiliserons cette alimentation en eau pour contrôler une partie des conditions climatiques. Sur la moitié du dispositif ORPHEE (4 blocs sur 8, voir fig. 1) nous effectuerons des arrosages de façon à établir un niveau d'alimentation en eau équivalent à la moyenne des précipitations observées, chaque mois, lors des cinquante dernières années en région Aquitaine. Nous pourrons ainsi comparer un niveau "témoin" (les placettes irriguées) avec un niveau "changement climatique" correspondant à l'évolution actuelle et future des précipitations. Pour simplifier les opérations d'arrosage, les apports d'eau seront faits systématiquement de mai à août, sans tenir compte des précipitations réelles observées le mois précédent.

**Tableau 3.** Statistiques de précipitations en Aquitaine pour la période 1949-1997 et prévision des irrigations du dispositif Orphée.

Mois	Nb jours de pluie/mois	Quantité de pluie (mm) / jour de pluie	Total des précipitations (mm)	Rythme d'arrosage (tous les x jours)	Quantité apportée / jour d'arrosage	Total des arrosages (mm)
Mai	15	4,9	74,3	2	5	75
Juin	12	5,4	66,5	3	7	70
Juillet	11	4,7	51,4	3	5	50
Août	12	5,3	62,1	3	6	60

## 4. INSTALLATIONS COMPLÉMENTAIRES DU DISPOSITIF ORPHEE

### 4.1. Dispositif CommuniTree

Dans le cadre du Réseau d'Excellence EVOLTREE (FP6), coordonné par BIOGECO, nous avons obtenu le financement pour réaliser un dispositif analogue de ORPHEE mais à l'échelle infraspécifique. Il vise à mieux comprendre le rôle de la **diversité génétique** des essences forestières dans le maintien des fonctions écologiques des forêts soumises au changement climatique. Il s'intéresse à l'effet de l'identité des génotypes et de leur nombre sur le fonctionnement primaire et la résistance des populations d'arbres aux ravageurs et pathogènes.

Ce dispositif se focalise sur le chêne pédonculé (*Q. robur*). En 2007 des glands ont été récoltés sur 4 arbres (pieds mères) et semés en pépinière, de façon à constituer 4 familles de demi-frères. Ces familles seront plantées au printemps 2009 selon un schéma analogue à celui d'Orphée en parcelle unitaire correspondant à des monocultures (1 seule famille) ou des mélanges de 2, 3 ou 4 familles. Les 15 mélanges possibles seront testés dans des parcelles unitaires de 12 plants répétées 6 fois (6 blocs).

1	FR4			
2	FR7			
3	FR8			
4	FR16			
5	FR4	FR7		
6	FR4	FR8		
7	FR4	FR16		
8	FR7	FR8		
9	FR7	FR16		
10	FR8	FR16		
11	FR4	FR7	FR8	
12	FR4	FR7	FR16	
13	FR4	FR8	FR16	
14	FR7	FR8	FR16	
15	FR4	FR7	FR8	FR16

Tableau 4: Composition en géotypes (familles de 1/2 frères) des 15 mélanges

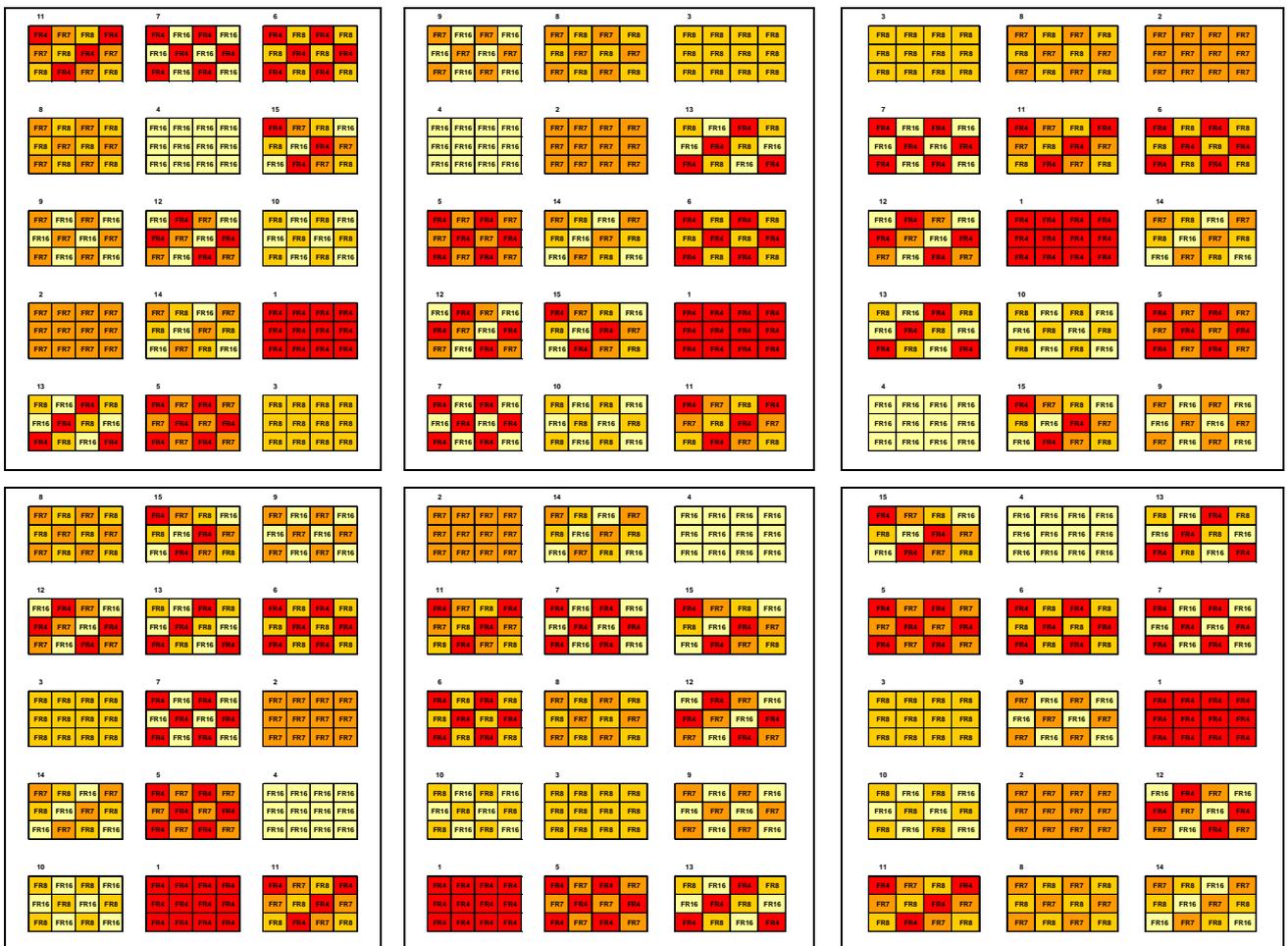


Figure 4: Répartition des 15 mélanges dans les 6 blocs.

Les mêmes notations de mortalité, croissance, architecture et phénologie des plants de chênes ainsi que des niveaux de dégâts par les insectes ravageurs que dans le dispositif ORPHEE seront réalisées dans le dispositif CommuniTree de façon à permettre la comparaison des résultats. Nous pourrons ainsi vérifier la permanence des patrons de réponse du fonctionnement des forêts de chêne pédonculé à la diversité à des niveaux différents (diversité intra et inter spécifique) et vérifier si les mécanismes explicatifs se maintiennent selon que le gradient de diversité intéresse les espèces ou les génotypes.

#### 4.2. Intégration dans le réseau Tree-Div-Net et le projet BACCARA

Le projet ORPHEE s'intègre désormais à un réseau international de dispositifs expérimentaux conçus pour tester l'hypothèse de la relation diversité – productivité des forêts en l'absence d'effets confondus (sites, histoire, gestion etc.). Ils fonctionnent sur le même principe de contrôle de l'identité et du nombre d'essences en mélange. Ce réseau Tree-Div-Net est composé de 10 sites expérimentaux dans 6 pays, à la fois en Europe (Finlande, Allemagne, France) et dans les régions tropicales (Chine, Panama, Bornéo). Au total 920 placettes, couvrant plus de 650 ha, ont été plantées pour établir des gradients de diversité spécifique et fonctionnelle.

Tableau 5: Caractéristiques des dispositifs expérimentaux du réseau Tree-Div-Net

Site	Biome	Année	Surface des PU (ha)	No. de PU	Variables de diversité	Gradients de diversité
FIN	boréal	1999	0.04	163	Richesse spécifique Groupes fonctionnels	1, 2, 3, 5 essences Feuillus/conifères
GER-1	tempéré	2003	0.2-1.2	81	Richesse spécifique Groupes fonctionnels	1, 2, (3) 4, 6 (10) essences Feuillus/conifères
GER-2	tempéré	2005	0.0025	98	Richesse spécifique Groupes fonctionnels	0, 1, 2, 3, 5, 6 essences Feuillus/conifères Décomposition litières
FRA	tempéré	2008	0.04	256	Richesse spécifique Groupes fonctionnels	1, 2, 3, 4, 5 essences Feuillus/conifères Phénologie
CHI	subtropical	2008	0.5	150	Richesse spécifique	0, 1, 2, 4, 8, 16 essences 0, 4, 8, 16 arbustes.
PAN	tropical	2001	0.03-0.2	48	Richesse spécifique Groupes fonctionnels	1, 3, 6 + 6, 9, 18 essences Héliophile/Sciaphile
BOR	tropical	2002	4.0	124	Richesse spécifique Richesse générique Stratification	1, 4, 16 essences 2 vs. 4 genres 2 vs. 3 classes hauteurs

Pour les 4 prochaines années, les activités de recherche menées dans ce réseau seront soutenues financièrement par le projet européen (FP7) BACCARA coordonné par H. Jactel (UMR BIOGECO). Ce projet "Biodiversity And Climate Change, A Risk Analysis" a pour objectif d'estimer les effets du changement climatique sur la diversité spécifique des forêts et la biodiversité des insectes et champignons associés, de vérifier la relation entre diversité et productivité primaire des forêts et d'en déduire une estimation du risque de dysfonctionnement des forêts en cas de changement climatique.

## 5. CONCLUSION

---

La mise en place du dispositif ORPHEE, financé par le programme Biodiversité et Gestion des Forêts du Gip Ecofor, va permettre de mieux tester l'hypothèse d'une relation causale entre diversité et fonctionnement des forêts, notamment dans le cadre du changement climatique. Dans cette expérimentation à long terme sont en effet contrôlés l'identité et le nombre des essences en mélanges ainsi bien que les conditions d'alimentation hydrique, dans des conditions stationnelles identiques et pour un même mode de gestion. En outre ce dispositif s'intègre dans un réseau international de plantations expérimentales conçues sur le même principe et pour tester les mêmes hypothèses, contribuant à des résultats d'une plus grande valeur générique. Enfin un dispositif complémentaire portant sur la même question du rôle fonctionnel de la diversité, mais à l'échelle infra spécifique, a été établi pour vérifier la similarité des patrons de réponse et des mécanismes expliquant la plus forte productivité ou la meilleure résilience des forêts mélangées.