

# RenD ez - Vous t e c h n i q u e s

n° 33-34 été - automne 2011

patrimoine  
sylviculture  
progrès

connaissances

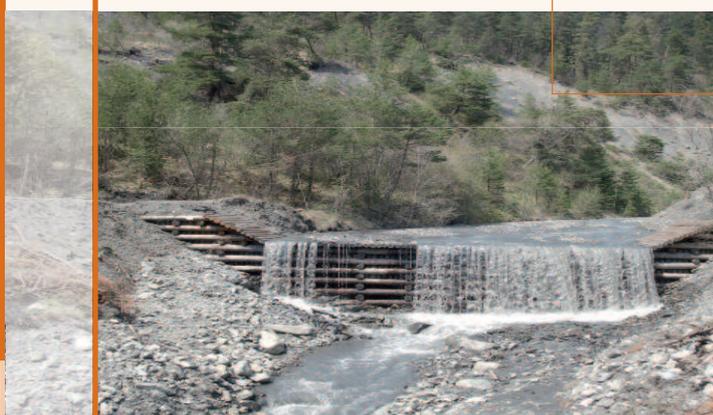
économie

forêts et société

environnement

biodiversité

gestion durable

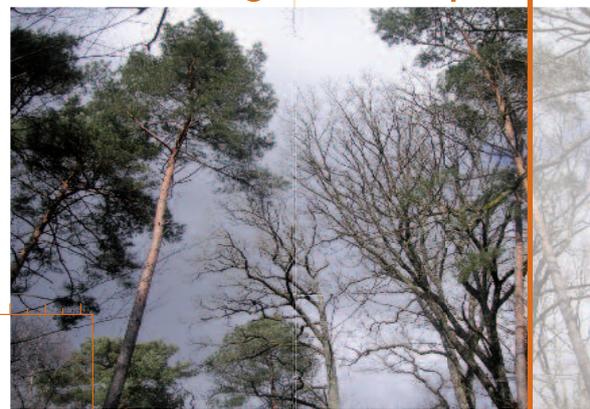


p. 3

*Ouvrages bois en milieu humide*

*Peuplements mélangés chêne-pin*

p. 11 et 18



# RenD ez - V ous techniques

## **Directeur de la publication**

Bernard Gamblin

## **Rédactrice en chef**

Christine Micheneau

## **Comité éditorial**

Léo Castex, Benoît Cuillier, Jean-François Dhôte,  
Alain Castan, Didier François, Brigitte Pilard-Landeau,  
Véronique Vinot

## **Maquette, impression et routage**

Imprimerie ONF - Fontainebleau

## **Conception graphique**

NAP (Nature Art Planète)

## **Crédit photographique**

Page de couverture

En haut : H.Gadon, ONF

En bas : Cemagref

## **Périodicité**

4 numéros ordinaires par an

(possibilité d'éditions resserrées en numéros doubles)

## **Accès en ligne**

[http://www.onf.fr/\(rubrique Lire, voir, écouter/Publications ONF/ Périodiques\)](http://www.onf.fr/(rubrique Lire, voir, écouter/Publications ONF/ Périodiques))

## **Disponibilité au numéro, abonnement**

Renseignements : ONF - cellule de documentation technique, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau

Contact : [dtcb-documentation@onf.fr](mailto:dtcb-documentation@onf.fr)

ou par fax : 01 64 22 49 73

**Dépôt légal** : décembre 2011

Toutes les contributions proposées à la rédaction sont soumises à l'examen d'un comité de lecture

## s o m m a i r e

n° 33-34 - été-automne 2011

- 3 pratiques  
**Les ouvrages bois en génie civil et biologique**  
*par Hervé Gasdon et Damien Roman*
- 11 connaissances  
**Mélange d'essences et productivité : application au mélange chêne sessile – pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans**  
*par Thomas Pérot, Christine Deleuze, Pascal Jarret et François Morneau*
- 18 connaissances  
**Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert : contrainte de la végétation monopoliste de sous-bois en milieu acide**  
*par Noémie Gaudio, Philippe Balandier, Yann Dumas et Christian Ginisty*
- 25 connaissances  
**Bilan de fertilité minérale et dynamique des nutriments dans une hêtraie de faible fertilité minérale (Fougères, 35)**  
*par Arnaud Legout, Claude Nys, Marie-Pierre Turpault, Yannick Hamon, Christian Hossan et Louissette Gelhaye*
- 33 connaissances  
**La tempête de 1999 : effet d'une coupe à blanc involontaire sur le fonctionnement d'une hêtraie de faible fertilité minérale (Fougères, 35)**  
*par Arnaud Legout, Claude Nys, Jean-François Picard, Etienne Dambrine, Serge Didier, Christian Kieffer*
- 39 connaissances  
**Rallongement de la saison de végétation des hêtraies et des chênaies françaises dans les prochaines décennies**  
*par François Lebourgeois, Jean-Claude Pierrat, Vincent Perez, Sébastien Cecchini, Erwin Ulrich*
- 47 connaissances  
**Espèces exotiques végétales en forêt: invitation à la vigilance à travers deux exemples d'espèces en expansion.**  
*deux synthèses bibliographiques par Yann Dumas*
- 69 fiche technique  
**n°5 - Contribuer à la protection des captages**  
*du plan d'action environnemental*

---

## éditorial

---

Comme souvent, cette nouvelle édition de nos RenDez-Vous techniques doit beaucoup aux travaux du Cemagref, lequel vient de fêter fin novembre son trentième anniversaire... en changeant d'identité.

Petit rappel : en 1981, le CTGREF (Centre technique du GREF) et le CNEEMA (Centre national d'études et d'expérimentations du machinisme agricole) ont fusionné pour donner naissance au Cemagref (Centre national du machinisme agricole du GREF). Les missions du Cemagref ont, au fil des années, fortement évolué vers les sciences et technologies pour l'environnement.

Le Cemagref devient donc Irstea, Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture. Il affirme ainsi son positionnement sur « les enjeux majeurs d'une agriculture responsable et de l'aménagement durable des territoires, la gestion de l'eau et les risques associés [...], l'étude des écosystèmes complexes et de la biodiversité dans leurs interrelations avec les activités humaines ». Ce faisant, il reste fidèle aux caractéristiques qu'on lui connaît : recherche pluridisciplinaire, expertise et appui aux politiques publiques agro-environnementales, partenariats divers.

Ce changement de désignation, en particulier, n'affecte en rien les collaborations avec l'ONF, qui s'inscrivent désormais dans la convention cadre signée le 9 septembre dernier entre les deux établissements pour la période 2011-2016. Cette convention instaure notamment un dispositif de gouvernance qui renforce la coopération : un comité de pilotage co-présidé par le directeur scientifique du Cemagref (aujourd'hui Irstea), le directeur technique et commercial bois de l'ONF et le Délégué national Risques naturels-RTM fixe les orientations tandis qu'un « secrétariat exécutif » plus restreint en assure le suivi permanent.

Nos contraintes de fabrication n'ont pas permis de prendre en compte l'identité toute nouvelle d'Irstea dans ce numéro des RenDez-Vous techniques. Plus exactement, nous avons volontairement conservé la dénomination Cemagref plutôt que de corriger précipitamment au risque de faire des erreurs, oublis et autres coquilles. Nous prions les contributeurs concernés de bien vouloir nous en excuser et souhaitons évidemment la bienvenue à Irstea dans nos prochaines éditions.

Le Directeur technique et commercial bois  
Bernard GAMBLIN

## Les ouvrages bois en génie civil et biologique

Longtemps supplanté par la toute-puissance du béton, le matériau bois retrouve sa place dans la construction d'ouvrages de génie civil et biologique. L'ONF, moteur de ce renouveau en France et fort de son expérience, a formalisé les bases techniques d'un savoir-faire exigeant. Car si le bois a des qualités mécaniques, économiques et écologiques certaines, c'est aussi comme chacun sait un matériau hétérogène et (plus ou moins) périssable. Cet article invite au développement de la construction d'ouvrages en bois en exposant ses avantages, ses limites et les principes de mise en œuvre.

Oublié pendant les trente glorieuses, le bois refait son apparition comme matériau de structure pour la construction d'ouvrages de génie civil ou biologique. En effet l'emploi massif du béton armé après la guerre a occulté les techniques ancestrales qui avaient fait leurs preuves, comme les murs de pierre sèche, la mise en œuvre de la chaux ou les ouvrages bois. L'Office National des Forêts est à l'origine, pour la France, du renouveau des ouvrages bois en milieu naturel. Depuis une vingtaine d'années, l'ONF réalise dans les Alpes des ouvrages bois de génie civil aussi divers que des seuils ou digues pour les cours d'eau, ou encore des soutènements de route forestière ou de talus. À partir de ces réalisations, le renouveau du matériau bois s'est diffusé à d'autres acteurs comme les parcs nationaux, les conseils généraux (talus routiers) ou encore le secteur privé très réactif en particulier en ce qui concerne les ouvrages de soutènement en milieu urbain.

### Histoire et renouveau des ouvrages bois

En milieu montagnard l'utilisation du bois à des fins de construction d'ouvrages était autrefois très importante. Elle a tout d'abord été le fait des agriculteurs pour des ouvrages de dérivation vers les canaux d'arrosage ou en soutènement. Puis, au 19<sup>e</sup> siècle les événements naturels catastrophiques liés à une très forte pression rurale, en particulier les crues torrentielles, ont conduit les montagnards à construire des protections d'abord de leur propre chef puis, sous l'impulsion des lois de Restauration des Terrains en Montagne, par le biais des Eaux et Forêts. Une partie de ces ouvrages était en bois comme en témoignent les nombreuses photographies d'archive. Cette utilisation était généralisée à l'ensemble de l'arc alpin.

En Autriche, Suisse, Italie et France le renouveau de l'utilisation du bois dans le milieu naturel est arrivé dans les années 1980. À partir d'an-

ciens ouvrages existants et d'une prise de conscience environnementale non concertée, des réalisations ont vu le jour simultanément dans le Valais suisse, le Val Susa italien ou dans les Hautes-Alpes. Initialement destinés à la correction torrentielle, les ouvrages bois se sont ouverts à d'autres pratiques et se sont étendus à la plaine. En particulier, nombreux sont les digues le long des rivières ou les seuils à poissons qui sont maintenant construits en bois.

C'est donc une technique moderne avec des fondements théoriques mais aussi, comme toute technique, des avantages et des limites.

### Pourquoi construire en bois ?

La question peut paraître superflue pour un forestier mais il n'est pas inutile de rappeler les avantages du bois comme matériau de construction.

Les **atouts et performances du bois** tiennent tout d'abord à sa résistance mécanique élevée par rapport à sa masse ; c'est un maté-



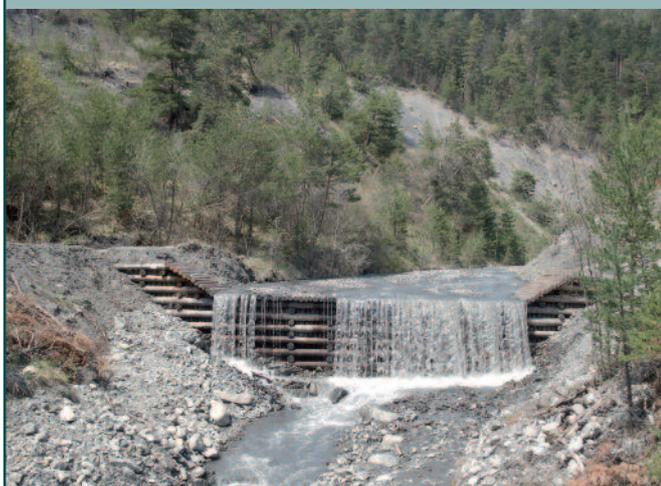
Barrage « Poncet » construit en 1961 sur le torrent du Chagnon

H. Gasdon, ONF



Soutènements de versant en FD de Crots : schéma et construction d'un ouvrage simple paroi. Les tirants (en vert) sont ancrés dans le remblai, la forme en V laisse écouler les eaux de ruissellement

H. Gasdon, ONF



Barrage double paroi réalisé en 2009 sur le torrent du Riou Bourdoux (04) : la plus grosse réalisation depuis le barrage « Poncet » en 1961

H. Gasdon, ONF



Ouvrage double paroi; mise en place des éléments bois par câble

H. Gasdon, ONF



Soutènement de berge d'un torrent (contre l'érosion régressive) par caisson végétalisé en FD de Saint Hugon (38)

A Matringue, ONF



Construction d'un épi de protection double paroi; torrent de Beauvoir, 2010

H. Gasdon, ONF

Quelques exemples d'ouvrages bois

riau solide et léger. Avec une densité moyenne de 450 kg par m<sup>3</sup> (2 500 kg par m<sup>3</sup> pour du béton armé) sa résistance à la compression axiale ou à la flexion en fait un matériau de structure de qualité. C'est aussi un matériau résistant aux chocs et aux déformations. Soumis à des chocs, le bois amortit les coups et les éventuelles déformations n'affectent pas sa fonction. La mise en œuvre est économe en énergie s'il s'agit d'un bois de provenance locale. Sa transformation en matériau de construction nécessite, pour un volume identique<sup>1</sup>, six fois moins d'énergie que le béton. Enfin c'est un matériau durable, pour autant que les précautions de mise en œuvre soient respectées, un matériau fait pour construire depuis toujours. De plus il est compatible avec d'autres matériaux comme le béton ou l'acier.

Ses **atouts écologiques** ne sont pas moindres. Dans le cadre de la gestion durable, c'est un matériau renouvelable qui évite le recours à des matières premières limitées ou pénalisantes pour l'environnement. C'est aussi le seul puits de carbone sur lequel l'homme peut agir simplement : le bois « piège » le gaz carbonique émis par les activités humaines et pour chaque mètre cube de bois mis en œuvre (700 kg), c'est 350 kg de carbone en moins dans l'atmosphère. Qui plus est, 10 % des émissions de gaz carbonique au niveau mondial viennent du cycle du béton (d'après les sites internet des cimentiers). Le remplacement du béton par du bois, pour certaines utilisations, est donc un facteur de réduction des gaz à effet de serre et, en conséquence, de limitation du changement climatique.

Enfin il offre aussi des **avantages d'ordre économique** dans les secteurs d'utilisation qui nous concernent. La possibilité de préfabrication et montage rapide, par exemple, réduit les délais de construction. Par ailleurs les ouvrages bois, relativement souples et

déformables, peuvent être installés sur les sols de faible portance sans exiger de préparation coûteuse. C'est aussi l'utilisation d'une matière première locale, contribution à l'économie locale. Les atouts du bois sont donc nombreux mais son utilisation est conditionnée aux fonctions de l'ouvrage à réaliser et à la comparaison avec d'autres possibilités.

### Les différentes utilisations

Le premier secteur d'utilisation est lié au **génie civil**. Cela concerne tout d'abord les ouvrages dans les cours d'eau, qu'ils soient transversaux comme les seuils ou longitudinaux comme les digues, ou encore des aménagements de réhabilitation des écosystèmes hydrauliques, comme des passes à poissons. De plus en plus les ouvrages bois sont aussi utilisés en voirie forestière, soit comme soutènement aval (de la chaussée) soit comme soutènement amont (du talus), ou dans la restauration et l'entretien des sentiers (voir les réalisations dans les Parcs Nationaux alpins). On y recourt aussi en milieu urbain pour le soutènement de talus, en lieu et place des murs en béton.

Ces ouvrages de génie civil doivent être pérennes. Si la résistance mécanique du bois est adaptée, il convient de s'assurer de la durabilité du bois (voir chapitres suivants), notamment par les conditions de mise en œuvre. En particulier ces ouvrages doivent être perméables pour sécher rapidement et éviter le développement des champignons, facteur d'altération du bois. La perméabilité des ouvrages est assurée, entre autre, par le remplissage de l'ouvrage bois en matériaux drainants, en général des pierres.

L'utilisation des ouvrages bois en **génie biologique** est moins contraignante en terme de durabilité car à terme ce sont les boutures ou plants qui remplaceront la structure bois. Mais la conception reste

déterminante. En particulier pour que la végétation puisse prendre les relais de la structure, il faut que le remplissage soit fait de terre et non de pierre et que le parement aval ne soit pas trop abrupt : le fruit (angle par rapport à la verticale) doit être suffisamment important (20 %) pour que les boutures ou plants puissent se redresser correctement.

### Les types de construction et les limites d'utilisation

Schématiquement, les ouvrages bois font appel à trois types de construction : double paroi, simple paroi, armature auto stable.

Les **ouvrages bois double paroi** sont de loin les plus fréquents. Assez simples à concevoir, à optimiser (calculs de stabilité) et à réaliser, ce sont des caissons que l'on remplit de pierres pour les ouvrages de génie civil ou de terre s'il s'agit de génie biologique. Les longrines, d'une longueur minimum de 4 mètres, sont reliées par des traverses d'une longueur minimum de 2 mètres. L'assemblage longrine/traverse est réalisé avec un fer à béton d'un diamètre minimum de 16 mm. Ce type d'ouvrage est stable grâce à son poids. La stabilité exige donc qu'il n'y ait pas de vide dans le remplissage. Le coût moyen hors taxe se situe entre 150 à 200 euros le m<sup>3</sup> hors tout, contre 300 à 400 €/m<sup>3</sup> pour un ouvrage en pierre sèche (même volume à situation identique) ou environ 450 €/m<sup>3</sup> pour de la maçonnerie (sachant que le volume d'un ouvrage béton ou maçonnerie équivalent est réduit de 30 % environ).

Les **ouvrages bois simple paroi** sont constitués d'un voile rendu stable avec un ancrage dans les berges et des pieux aval ; la stabilité peut être aussi assurée par des tirants ancrés dans l'atterrissement de l'ouvrage. La technique est réservée en France à des réalisations modestes (environ 1 mètre de hau-

<sup>1</sup> c'est-à-dire grosso modo pour des ouvrages équivalents, s'agissant d'ouvrages « poids »

teur) ; les forestiers suisses l'utilisent en correction torrentielle avec des hauteurs de chute d'eau plus conséquentes (environ 4 mètres), mais en augmentant considérablement, par sécurité, la longueur des tirants, ce qui exige du terrassement. Or l'avantage par rapport aux ouvrages double paroi est normalement de limiter le terrassement, ce qui est particulièrement pertinent dans des fortes pentes (en multipliant les petits ouvrages) ou des terrains instables.

Enfin, il existe aussi des **ouvrages bois auto stables**, principalement en Italie. Ils sont constitués d'une armature bois en forme de triangle. Ces triangles sont reliés entre eux par des longrines. Le poids du remblai sur la semelle assure la stabilité de l'ensemble. L'avantage est la possibilité de préfabrication des triangles en atelier ; encore faut-il, là aussi, que les terrassements soient minimisés par rapport à un ouvrage double paroi.

Dans tous les cas, il est nécessaire lors de la conception du projet de bien évaluer la finalité de l'ouvrage. Nous allons voir ci-après en détail que, plus que la résistance c'est la durabilité du bois qui conditionnera le choix de ce matériau dans les utilisations qui sont les nôtres. Le choix de l'essence, les conditions d'implantation et la réalisation sont essentiels. Les quelques cas de détérioration d'ouvrages, sans facteur extérieur, sont liés soit au choix d'une essence peu durable soit à une mauvaise conception ne sachant pas trancher entre génie civil et génie biologique.

### Les spécificités physico-mécaniques du matériau bois

Contrairement à la plupart des autres matériaux habituellement utilisés en construction, le bois présente un caractère anisotrope et hétérogène dû à la structure composite, alvéolaire et multicouche héritée du vivant. L'ensemble des caractéristiques et propriétés phy-

### Le classement structure des sciages

Pour les sciages, les classes de résistance mécanique sont définies par la norme NF EN 338 et correspondent aux règles de calcul « Eurocode 5 » désormais en vigueur pour le dimensionnement. Le classement peut se faire selon deux méthodes :

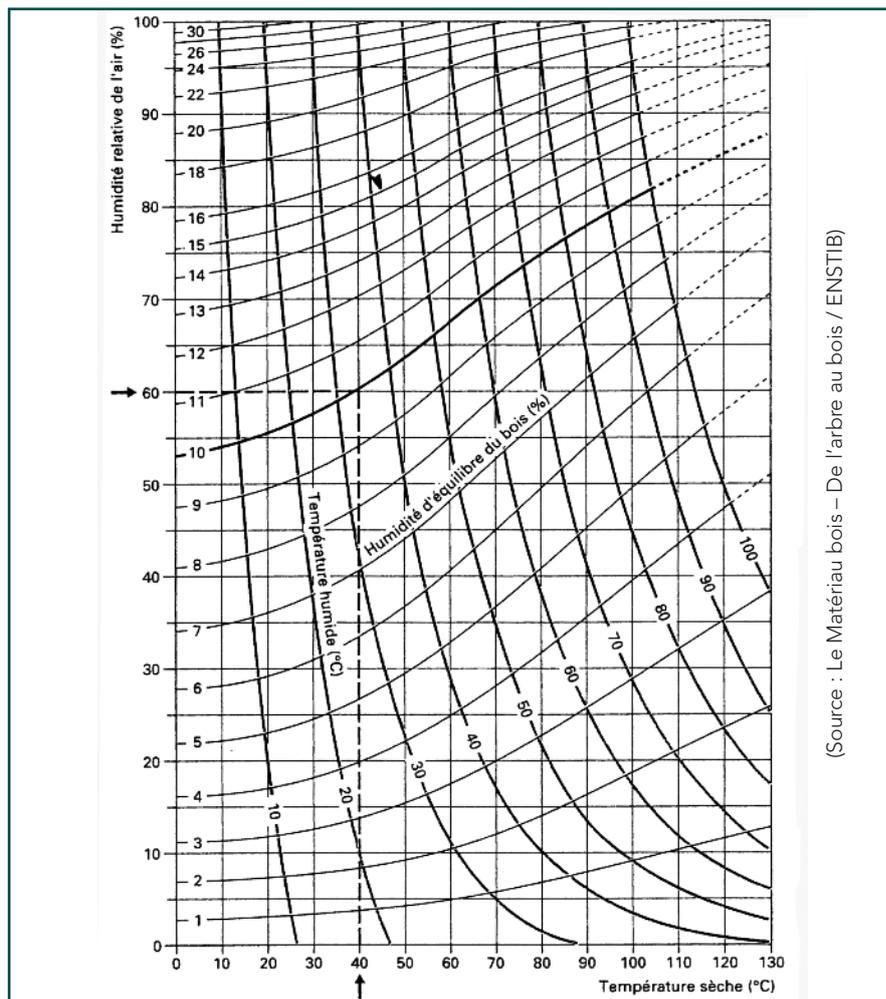
- la méthode visuelle (traditionnelle), basée sur l'examen des singularités et l'évaluation de la densité par le biais de la mesure des largeurs de cernes, selon la norme NF B 52-001 pour les résineux et le chêne français ;
- la méthode par machine qui, moyennant un équipement spécial en scierie, mesure exactement les caractéristiques mécaniques de chaque pièce selon la norme NF EN 519 (plusieurs procédés possibles : flexion, ultrasons, vibration, rayonnement...) et permet de sérier les pièces directement dans les différentes classes.

Objectif et précis, le classement machine permet une meilleure optimisation que le classement visuel, qui sous-estime globalement la performance des bois.

Les classes de résistance sont désignées chacune par une lettre (C pour les résineux, D pour les feuillus), suivie d'un nombre qui indique la valeur caractéristique de résistance en flexion en MPa (ou N/mm<sup>2</sup>) ; les classes possibles sont les suivantes :

- C14, C16, C18, C24, C27, C30, C34 et C40 pour les sciages résineux,
- CD 30, D 35, D40, D50, D60 et D 70 pour les sciages feuillus.

Exemple : un bois classé C24 correspond à une pièce de structure de résineux ayant une résistance caractéristique en flexion de 24 MPa.



(Source : Le Matériau bois – De l'arbre au bois / ENSTIB)

Fig.1 : humidité relative du bois

sico-mécaniques qui en résulte montre une certaine variabilité, qui elle-même dépend de plusieurs facteurs :

- l'histoire de chaque pièce de bois de structure : génétique, sylviculture, milieu (climat, sol altitude...);
- des facteurs structuraux liés à l'anatomie du bois (aubier, duramen, bois initial, bois final);
- l'histoire des traitements éventuels appliqués au matériau (séchage, reprise d'humidité...).

Cette variabilité peut être importante et s'observe non seulement d'une essence à l'autre (variabilité interspécifique), mais aussi pour une même essence (variabilité intraspécifique) et entre les parties d'un même arbre. L'utilisation du matériau bois en construction est donc subordonnée, pour garantir sa fiabilité, à la démarche de classement des bois de structure.

Le principe du « **classement structure** » est d'affecter chaque pièce de bois à une classe de résistance définie (valeurs caractéristiques de résistance à la flexion, à la traction ou la compression, axiale ou perpendiculaire, et au cisaillement), de manière à sécuriser et optimiser la structure des ouvrages. Ce classement s'est banalisé pour les sciages (voir encadré), mais il n'existe pas encore pour les boisronds, notre matériau de base.

En pratique, on affecte les bois ronds aux classes de résistance des sciages de section équivalente, estimées par la méthode visuelle. L'approximation est admissible puisqu'un bois non scié (rond) est plus résistant et plus durable qu'un bois scié. Par ailleurs les normes applicables ne donnent pas de critères de classement spécifique pour le mélèze, essence marginale au niveau européen mais prépondérante dans les Alpes internes : on lui applique les critères du sapin ou de l'épicéa, sachant empiriquement que cela sous-estime sa performance.

### Les classes d'emploi (norme NF EN 335)

Les 5 classes d'emploi représentent les différentes situations en service auxquelles le bois peut être exposé. Chacune correspond à des potentialités d'attaque par différents agents biologiques d'altération des propriétés du bois. Elles sont définies comme suit :

**Classe 1** : bois placés en intérieur, toujours à l'abri des intempéries (parquets, meubles...);

**Classe 2** : bois placés en intérieur, soumis à des risques occasionnels de condensation et ayant pu être exposés temporairement aux intempéries (charpente, éléments de toiture...);

**Classe 3** : bois placés en extérieur, soumis à des alternances rapides d'humidification et de séchage. Tous les ouvrages exposés aux intempéries relèvent de cette classe à condition que leur conception permette l'évacuation de l'eau et de l'humidité (fenêtres, portes, revêtements extérieurs, bardages...);

**Classe 4** : bois placés en extérieur et soumis à des humidifications fréquentes ou permanentes et susceptibles de retenir l'eau et l'humidité pendant une durée significative. Tous les ouvrages en contact avec le sol relèvent, entre autres, de cette classe d'emploi (clôtures, poteaux, passerelles extérieures, terrasses extérieures...).

**Classe 5** : tous les ouvrages en bois en contact avec de l'eau de mer.

Plus la classe d'emploi est élevée (de 1 à 4), plus le risque de dégradation biologique, notamment par les champignons, est élevé, et plus il faudra mettre en œuvre un bois durable, naturellement (selon NF EN 350 et NF EN 460) ou après traitement (selon NF EN 599 et NF EN 351). Quelques essences exotiques résistent naturellement à toutes les attaques biologiques parmi lesquelles : l'azobé, l'ipé, le teck. Le robinier ou faux acacia est la seule essence de nos forêts occidentales qui présente les mêmes caractéristiques.

Cette façon de faire cumule donc les marges de sécurité. Dans le cas où l'on doit réaliser des ouvrages d'importance, des tests mécaniques peuvent être réalisés sur un échantillonnage de grumes (classement machine), de façon à resserrer la fourchette de calcul et éviter la surconsommation de bois.

### Teneur en eau et risque de dégradation biologique

Les caractéristiques mécaniques garanties par classement sont données pour un taux d'humidité du bois de 12 %. Or le taux d'humidité du bois s'ajuste aux conditions ambiantes de température et d'hygrométrie selon une loi d'équilibre hygroscopique (figure 1). Ainsi l'humidité d'équilibre du bois en service dans les talus, berges et cours d'eau peut s'écarter notablement des 12 % et induire trois phénomènes : le fluage, les variations dimensionnelles et les dégradations biologiques du bois.

Si les deux premiers sont généralement négligeables pour nos types d'ouvrages<sup>2</sup>, le troisième revêt quant à lui une importance considérable.

Les **dégradations biologiques** du bois ont pour principale origine les champignons, responsables de plus de 90 % des dégradations rencontrées sur les ouvrages bois en cours d'eau (autre cause, les insectes). Si les moisissures n'occasionnent quasiment que des modifications de couleur et d'aspect, les pourritures entraînent des dégradations mécaniques sévères susceptibles de ruiner l'ouvrage.

Les champignons se développent, quand la substance nutritive des bois leur convient, lorsque l'humidité du bois est suffisante : il y a risque à partir d'un taux d'humidité de 22 %. Cette humidité critique correspond à une hygrométrie atmosphérique de plus de 90 % quelle que soit la température, ce

<sup>2</sup> La prise en compte du fluage (déformation irréversible sous l'effet de charges permanentes) et des variations dimensionnelles est réservée à des ouvrages complexes, notamment ceux dont la structure associe des matériaux avec des comportements mécaniques différents (ex béton et bois ou métal bois).



Pourriture fibreuse sur traverse d'épicéa après 10 ans d'utilisation d'un ouvrage non drainé en zone très humide

D.Roman, ONF



Dégradation rapide (en 5 ans) de traverse en mélèze par des pourriture cubiques au niveau d'un assemblage faisant piège à eau du fait notamment de l'exposition

D.Roman, ONF

*Exemples de dégradations de structures bois, par négligence de certaines précautions constructives*

qui suppose généralement l'apport répété ou prolongé d'eau liquide : pluie, condensation, contact avec un matériau poreux humide... Les conditions de dégradation biologique sont favorisées par l'alternance humidification/dessiccation. Les cours d'eau à régime d'écoulement non permanent, rarement accompagnés d'un ombrage, apparaissent donc particulièrement défavorables.

En revanche, les champignons ne s'installent pas dans des bois immergés ou constamment aspergés d'eau : ils manquent d'oxygène lorsque le taux d'humidité du bois dépasse 80 %, ce qui a permis la

conservation des bois sous aspersion après les tempêtes de décembre 1999). **Lutter contre les champignons revient donc à protéger le bois contre des niveaux hygrométriques « moyens » entre 20 et 80 %.**

**Durabilité et préservation du bois**

La conception des ouvrages doit donc impérativement s'assurer de la durabilité du bois, selon une démarche encadrée par la normalisation. Pour évaluer les risques auxquels le bois va être exposé, cette dernière définit 5 classes d'emploi (voir encadré), ce qui guide le choix de l'essence à utiliser : soit cette essence a une durabilité naturelle suffisante pour l'emploi concerné, soit elle est imprégnable et peut acquérir la durabilité voulue par traitement, soit enfin il faut reconsidérer le choix de l'essence ou même du matériau. Nos ouvrages en milieu naturel, notamment dans les cours d'eau, connaissent des conditions relevant a priori de la classe 4. Or, à l'exception du robinier, les bois locaux couramment utilisés en bois ronds ne satisfont naturellement qu'à la classe 3 dans le meilleur des cas (mélèze, pins...). Notons aussi que, même traités, le sapin, l'épicéa et le douglas « plafonnent » à la classe 3 : seuls les pins et le mélèze (+ chêne et châtaignier) acquièrent par traitement la durabilité voulue pour la classe 4.

Mais les traitements adaptés pour nos usages relèvent de processus industriels très contrôlés (santé, environnement) : ils ne concernent donc pas les bois prélevés « sur place » qu'on utilise en priorité pour privilégier les circuits courts. En outre, comme on manque encore d'évaluations sur les risques éventuels de pollution dans les cours d'eau, l'ONF (RTM) a décidé, dans ses clauses techniques, de ne pas utiliser de bois traité dans les milieux humides... qui concernent la majorité des ou-



Protection des têtes de pieux d'un ouvrage d'irrigation australien (Bonshaw weir) construit en 1953

ONF



Protection de tête de pieu par une couverture métallique ; la zone de contact entre le pieu et le sol n'en reste pas moins vulnérable aux attaques biologiques par les champignons

D.Roman, ONF

*Protection des têtes de pieux d'un ouvrage d'irrigation australien (Bonshaw weir) construit en 1953*

vrages (NB : pour autant, il ne faut pas diaboliser la chimie ; même traité, le bois reste souvent le meilleur choix environnemental si on prend bien en compte tous les termes de l'écobilan).

Si on s'en tient à ce raisonnement, on est apparemment dans une impasse, et cependant les retours d'expérience fourmillent d'exemples d'ouvrages très anciens encore en parfait état de fonctionnement. C'est que, en pratique, les astuces de conception et de mise en œuvre permettent le plus souvent de bais-

ser le niveau de risque de la classe 4 à la classe 3 en faisant en sorte que les pièces de bois ne soient pas « susceptibles de retenir l'eau et l'humidité pendant une durée significative » : c'est la prévention constructive. Par ailleurs, l'exigence de durabilité est aussi une affaire de compromis raisonné entre l'importance des enjeux et la durée de service des ouvrages : certains ont vocation à perdre leur raison d'être s'ils fonctionnent comme prévu (génie biologique), d'autres sont conçus pour être refaits périodiquement...

### Mesures de prévention constructive

La prévention constructive repose sur deux principes complémentaires qui visent à maintenir le bois à une humidité d'équilibre toujours inférieure à 22 % et qui doivent être respectés pendant toute la durée de vie de l'ouvrage : (1) l'eau ne doit pas rentrer dans le bois et (2) si l'eau rentre dans le bois, elle doit pouvoir s'évacuer rapidement. Les précautions qui en découlent relèvent du bon sens :

- permettre l'évacuation des eaux, notamment par des dispositifs de drainage ;
- ne pas mettre en contact le bois directement avec le sol, le béton, ou tout au moins limiter ces contacts au strict nécessaire (la durée de vie des pieux doit être considérée comme plus faible que le reste de l'ouvrage) ;
- éviter les pièges à eau (simplifier les assemblages, placer les fissures sur les parties basses des pièces, limiter les risques de fente en permettant au bois de bouger librement...).

Il faut également tenir compte de l'anisotropie du bois. Les coupes transversales (bois de bout), très perméables, sont à protéger des intempéries (coupe en biseau, protection en métal ou en matière plastique...). De même, le fil penché

### Vérification des ouvrages, états limites

(Source : site <http://www.ba-cortex.com>)

La vérification de la structure se fait par le calcul semi-probabiliste aux états limites. Ce type de calcul permet de dimensionner une structure de manière à offrir une probabilité acceptable de ne pas atteindre un « état limite », qui la rendrait impropre à sa destination. Les vérifications doivent être faites pour toutes les situations de projet et tous les cas de charges appropriés.

On distingue deux états limites :

- les États Limites de Service (ELS) correspondent à des états de la structure lui causant des dommages limités ou à des conditions au-delà desquelles les exigences d'aptitude au service spécifiées [...] ne sont plus satisfaites ;
- les États Limites Ultimes (ELU) concernent la sécurité des personnes, de la structure et des biens. Ils incluent éventuellement les états précédant un effondrement ou une rupture de la structure.

La norme NF EN 1990 [Eurocodes structuraux - Bases de calcul des structures] définit 4 catégories d'État Limite Ultime :

- EQU : Perte d'équilibre statique de la structure ou d'une partie
- STR : Défaillance ou déformation excessive d'éléments structuraux
- GEO : Défaillance due au sol
- FAT : Défaillance de la structure ou d'éléments de la structure due à la fatigue.

(éléments du bois obliques par rapport aux faces de la pièce) favorise l'entrée d'eau dans le bois alors qu'une section parfaitement radiale obtenue par fendage sera relativement imperméable et permettra de faire transiter de l'eau, pour peu que la surface soit légèrement inclinée. Les platelages de certains barrages peuvent ainsi être réalisés avec des bois refendus

À l'opposé, on peut chercher à maintenir dans le bois une humidité constamment supérieure à 80 %. Ainsi les ouvrages dans les cours d'eau dont la structure est immergée en permanence se trouvent dans des conditions de conservations optimales vis-à-vis des dégradations biologiques par les champignons.

### Stabilité et calculs de dimensionnement

Reste la question du dimensionnement des ouvrages pour s'assurer de leur stabilité :

- stabilité interne, c'est-à-dire capacité de l'ouvrage à résister à ses propres contraintes (ex : poussée des matériaux de remplissage, efforts dans les assemblages acier/bois),

- stabilité externe, c'est-à-dire résistance aux contraintes externes (effet des crues pour un barrage, passages de camions pour le soutènement d'une route, poids des terres pour un soutènement de talus...).

On s'intéresse ici au dimensionnement mécanique des ouvrages à double paroi : caissons bois ou gabions bois qui, comme on l'a vu plus haut, sont les structures les plus largement employées en France<sup>3</sup>. Le concepteur détermine tout d'abord la hauteur de l'ouvrage d'après la topographie et la nature du problème à traiter. De là, il peut faire un pré-dimensionnement rapide des caissons en se basant sur l'expérience et les traditions locales : une règle générale s'est imposée au fil du temps, selon laquelle la base de la construction doit avoir une largeur au moins égale à la moitié de sa hauteur. En fait, cette condition empirique de stabilité a aussi un fondement théorique à travers un calcul d'équilibre entre les moments des forces stabilisatrices et des forces de renversement.

Mais pour des ouvrages d'une certaine importance, il faut un traite-

<sup>3</sup> Pour les ouvrages simple paroi, actuellement réservés à des réalisations modestes sans grand enjeu, le calcul est empirique ; quant aux ouvrages auto-stables, on n'en fait pas (ou pas encore).

ment de dimensionnement<sup>4</sup> plus complet. La modélisation mécanique de leurs comportements (analyse statique des caissons) peut être approchée convenablement en utilisant les règles de la résistance des matériaux, appliquées aux valeurs du classement structure, ainsi que les règlements en vigueur dans la construction (Eurocodes). Les hypothèses de poussées, contraintes (aux états limites) retenues pour la définition des modèles de comportement de l'ouvrage ainsi que les valeurs caractéristiques propres aux ouvrages dans les cours d'eau sont issues des travaux du Cemagref (Tacnet *et al.*, 1994). Le calcul consiste à vérifier la stabilité externe de la structure et à évaluer successivement les efforts et contraintes qui s'opèrent dans les éléments qui constituent l'assemblage des caissons, en tenant compte de la durée (cf. règles Eurocodes) : la structure doit fonctionner convenablement pendant toute la durée d'exploitation en assurant la sécurité des personnes. Elle doit résister à toutes les actions, déformations et influences (humidité) susceptibles d'intervenir pendant sa réalisation (montage sur chantier) et sa durée d'utilisation.

Selon ce principe, on doit procéder, pour l'ensemble de l'ouvrage, aux vérifications suivantes (voir aussi encadré) :

- [STR] vérification de la résistance des différentes parties de la structure (stabilité interne) ;
- [EQU] vérification des pertes d'équilibre statique (renversement) ;
- [GEO] déformation du sol de fondation de l'ouvrage (poinçonnement et glissement).

Les vérifications sont généralement faites aux états limites ultimes (ELU), mais pas aux états limites de service (ELS), rarement pertinents et dimensionnants compte tenu de l'usage et de la destination de la structure.

### Un outil de calcul spécifique

Compte tenu de la forme du caisson et de la manière dont il « travaille », on peut simplifier les calculs en les appliquant à un « échantillon » composé de tranches verticales de 1 mètre de large, judicieusement choisies dans l'ouvrage : pour un barrage, par exemple, au moins une au niveau de la cuvette et une autre vers l'extrémité des ailes. Cette façon de procéder néglige les frottements entre portions contiguës de l'ouvrage ainsi que les réactions du terrain au niveau de l'ancrage, ce qui facilite les calculs en restant tout à fait acceptable dans la mesure où cela va dans le sens d'une plus grande sécurité.

Malgré cela, la chaîne des calculs de l'ensemble des équilibres de l'ouvrage reste complexe et susceptible d'erreurs. C'est pourquoi Damien Roman a développé, sous l'égide d'un comité de pilotage composé de praticiens et experts<sup>5</sup>, un outil simple de calcul spécifique qui est désormais à la disposition du réseau de spécialistes ONF. Son utilisation permet à présent de dimensionner aisément les ouvrages bois à double paroi (caissons). La résistance mécanique des bois retenue dans l'outil est par défaut celle qui correspond au classement C24 pour les résineux et D30 pour les feuillus, c'est-à-dire par précaution une valeur assez faible : pour un ouvrage important, des essais de contrôle mécanique en laboratoire permettraient d'optimiser le dimensionnement.

### Un guide des ouvrages bois dans les cours d'eau

Rappelons pour conclure que les ouvrages bois ne répondent pas à toutes les situations et que d'autres techniques restent plus pertinentes dans certaines circonstances ou selon le type de problème à traiter : ouvrages de maçonnerie, béton,

enrochements, gabions, etc. Malgré tout, le domaine d'utilisation est assez ouvert et les ouvrages bois sont appelés à se développer.

Aussi, fort d'un retour d'expérience très important, l'ONF a lancé des formations spécifiques auprès des services concernés et leur a diffusé, en mars 2011, un guide technique très documenté, intitulé : « Ouvrages bois dans les cours d'eau. État de l'art, applications et dimensionnements ». Ce guide est destiné prioritairement aux réseaux de spécialistes (services RTM, réseau « eau ») et autres praticiens (UP études et agences travaux, notamment). C'est actuellement le seul document de synthèse disponible en langue française sur le sujet. Les techniques de réalisation et de mise en œuvre y sont exposées avec, pour une gamme d'ouvrages les plus couramment utilisés, des éléments simple de pré-dimensionnement établis sur la base du « bon sens » et de méthodes empiriques.

**Hervé GASDON**

ONF - Service RTM Hautes Alpes  
Technicien territorial RTM Embrunais

**Damien ROMAN**

ONF - Agence travaux Rhône-Alpes  
Chargé de mission risques naturels  
et chef du produit ouvrages bois

### Bibliographie

Tacnet J.M., Deymier C., Mathys N., 1994. Études - Équipements pour l'eau et l'environnement, n° 18. Conception et calcul de barrages de correction torrentielle. Cemagref Grenoble, 287 p.

<sup>4</sup> Nous ne parlons pas ici du dimensionnement de la cuvette des ouvrages hydrauliques, qui dépend des données hydrauliques connues du bassin versant.

<sup>5</sup> Christian Deymier, Hervé Gasdon et Christophe Chapoulet pour l'ONF, mais aussi Vincent Eyraud (IUT Génie Civil de Grenoble) et Pierre Trouillet (CNAM).

## 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.

**A**ujourd'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

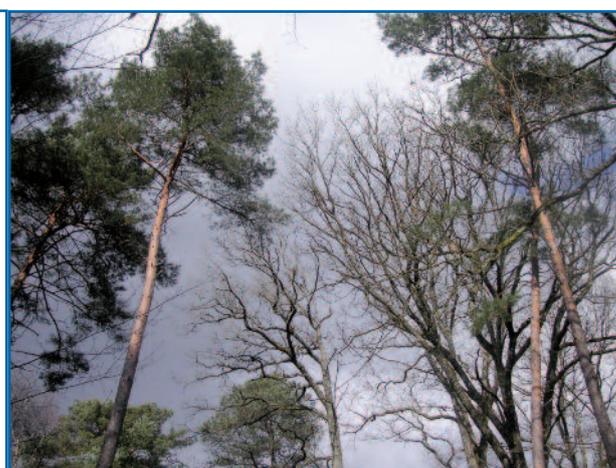
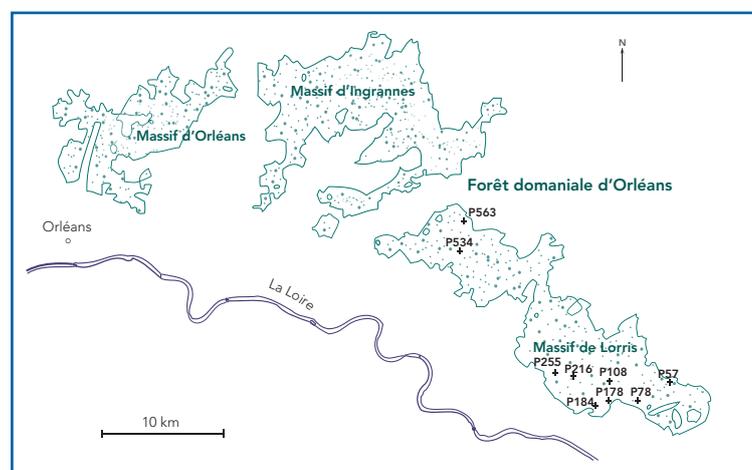
de l'architecture de leur système racinaire, au niveau de leur tolérance à l'ombrage ou par rapport à leurs besoins en nutriments. Si ces caractéristiques présentent une certaine complémentarité alors la compétition entre espèces pourra être réduite, chacune exploitant un peu différemment les ressources 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 m<sup>2</sup>/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 <sup>2</sup> /ha)	Dg (cm)	N (tiges/ha)	G (m <sup>2</sup> /ha)	Dg (cm)	N (tiges/ha)	G (m <sup>2</sup> /ha)	N (tiges/ha)	G (m <sup>2</sup> /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.

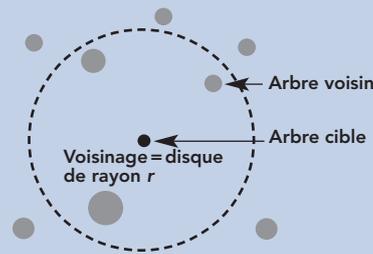
Disp. Nom	Chêne sessile				Pin sylvestre				Total	
	Âge	Cdom (cm)	Hdom (m)	ΔG (m <sup>2</sup> /ha/an)	Âge	Cdom (cm)	Hdom (m)	ΔG* (m <sup>2</sup> /ha/an)	ΔG (m <sup>2</sup> /ha/an)	
P178	80	128	21.1	0.216	77	140	22.1	0.182	0.398	
P108	69	106	22.3	0.246	66	132	23.0	0.425	0.671	
P57	69	94	20.4	0.255	62	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

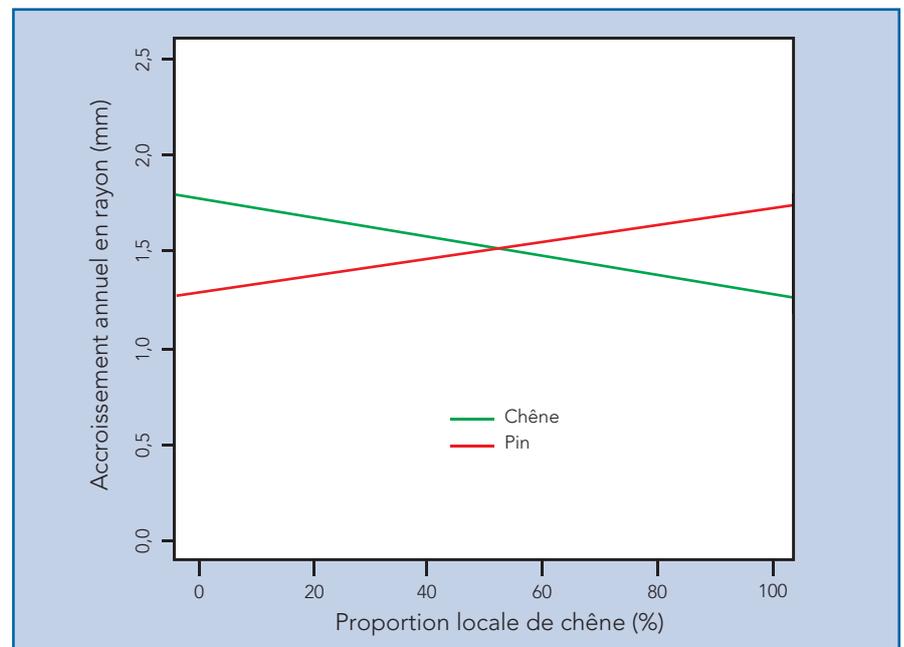


Fig. 2 : accroissement en rayon en fonction de la composition locale dans un rayon de 10 m pour le dispositif P216

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 hydromorphes), 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<sup>e</sup> 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

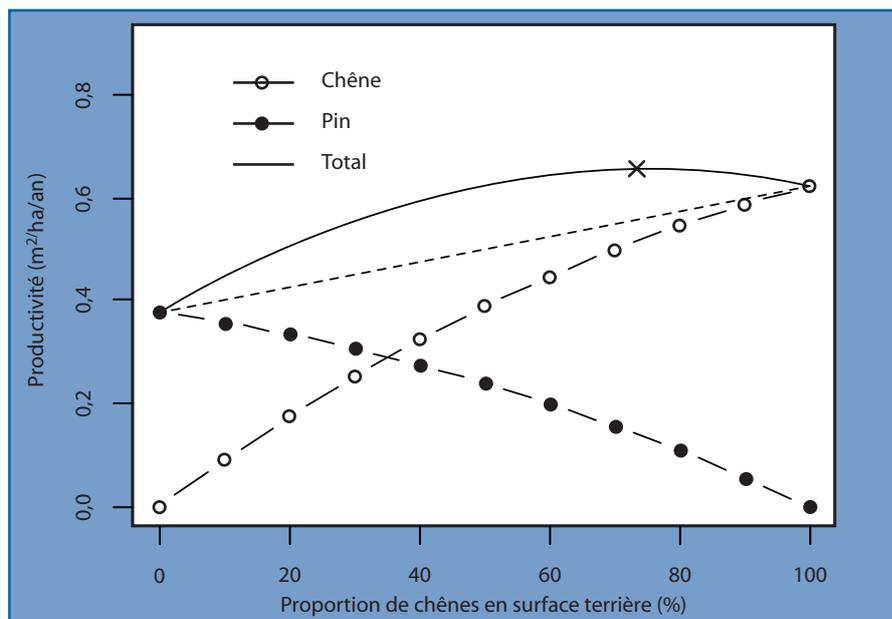


Fig. 3: productivité en fonction de la proportion de chêne dans le peuplement (dispositif P563) ; période de croissance = années 2000 à 2005

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. RenDèz-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.

## Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert : contrainte de la végétation monopoliste de sous-bois en milieu acide

Les travaux présentés dans cet article résultent d'une thèse qui s'inscrit dans la convention de recherche Cemagref-ONF et s'intéresse au renouvellement des peuplements mélangés chêne – pin en forêt d'Orléans. Vu la différence d'exploitabilité des deux essences cela suppose de doser le couvert arboré pour permettre l'installation de semis sans les exposer à une trop forte concurrence de la végétation. Il s'agit donc de préciser les besoins en lumière des semis de pin sylvestre et d'étudier les mécanismes de compétition entre semis et végétation interférente.

La régénération des peuplements forestiers est une période critique, généralement coûteuse et qui demande beaucoup d'attention aux gestionnaires forestiers. Dans les schémas de régénération naturelle des futaies régulières en plein (ou dans les schémas de plantation), il ne paraît pas vraiment possible de contrôler, par le couvert du peuplement ou par le sous-étage, la lumière arrivant au sol et par là même le développement de la végétation interférente. Dans ces cas sont donc utilisées des techniques de travail du sol ou de contrôle manuel, mécanique ou éventuellement chimique de la végétation concurrente aux jeunes semis ou plants.

Par contre, le gestionnaire peut vouloir le maintien du couvert dans certaines zones, au titre de l'environnement ou des paysages, et adoptera alors une gestion en futaie irrégulière avec recherche de régénération sous couvert « continu ». Dans ce traitement, la régénération est généralement obtenue par tache ou en petites trouées ; mais les travaux de sol ou de contrôle mécanique

sont alors beaucoup plus difficiles à mettre en œuvre (éparpillés, accès contraignant...). Aussi, l'idée de permettre l'installation de semis par tache et de contrôler le développement de la végétation par le couvert a tout son sens : c'est dans ce cadre que nous positionnons nos travaux de recherche.

### La gestion en futaie irrégulière : piloter les processus naturels de la dynamique forestière

La gestion en futaie irrégulière suppose de conserver un couvert arboré dans le temps, tout en prélevant régulièrement des tiges par des coupes assurant simultanément l'amélioration du peuplement et la récolte d'arbres mûrs. La création d'une trouée en forêt entraîne une augmentation de lumière en sous-bois qui favorise théoriquement l'installation et la croissance des jeunes arbres et donc le renouvellement du peuplement forestier. Cependant, cette augmentation de lumière peut également provoquer le développement rapide et prononcé de certaines espèces végé-

tales herbacées et arbustives héliophiles qualifiées de monopolistes (Balandier et Pauwels, 2002), c'est-à-dire capables de coloniser le nouvel espace disponible au détriment des autres espèces, y compris des espèces d'arbre en régénération. La régénération des jeunes arbres en sous-étage peut alors être compromise par cette végétation dense compétitrice pour les ressources du milieu (Frochot et al., 2002) que sont la lumière au niveau aérien et l'eau et les nutriments au niveau souterrain.

La problématique de régénération sous couvert est donc de créer des trouées dans les peuplements forestiers transmettant suffisamment de lumière en sous-étage pour assurer le développement des jeunes arbres tout en empêchant un développement trop prononcé de la végétation monopoliste. Cela nécessite d'apprécier les besoins en lumière des différentes espèces potentiellement présentes dans le sous-étage du peuplement pour mettre au point un contrôle des espèces monopolistes via une gestion raisonnée de la canopée arborée

adulte. Ceci impose de comprendre comment se fait le partage de la lumière entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation monopoliste caractéristique du milieu forestier considéré, et cela dans un contexte d'installation simultanée des jeunes arbres et de la végétation monopoliste suite à des ouvertures dans le peuplement adulte.

### Le partage de la lumière en forêt

En forêt, la lumière est interceptée par plusieurs strates végétales avant d'atteindre finalement le sol et les semis (figure 1). Ainsi, la lumière incidente ( $I_0$ ) parvient d'abord aux arbres adultes qui en interceptent une partie et en transmettent une autre partie en sous-bois ( $I'$ ). Cette lumière arrivant en sous-bois est à son tour interceptée par les différentes strates végétales, y compris par la végétation monopoliste. Il en résulte ainsi une certaine quantité de lumière ( $I''$ ) disponible au niveau du sol pour les semis. Il est donc nécessaire de quantifier le développement de la végétation monopoliste en fonction de la lumière disponible en sous-bois ( $I'$ ) ainsi que son impact sur l'éclairement au niveau du sol ( $I''$ ) afin de connaître la quantité de lumière finalement accessible pour les semis se développant au sein de la végétation. Les résultats sont souvent exprimés en pourcentage de lumière par rapport à l'incident (soit  $(I'/I_0$  ou  $I''/I_0) \times 100$ ). Cette valeur est encore appelée la transmittance du couvert (Balandier *et al.*, 2010).

### Callune, molinie et fougère aigle : trois espèces monopolistes largement représentées en Europe

Nous avons travaillé sur l'impact de trois espèces monopolistes (la callune – *Calluna vulgaris*, la molinie – *Molinia caerulea* et la fougère aigle – *Pteridium aquilinum*)

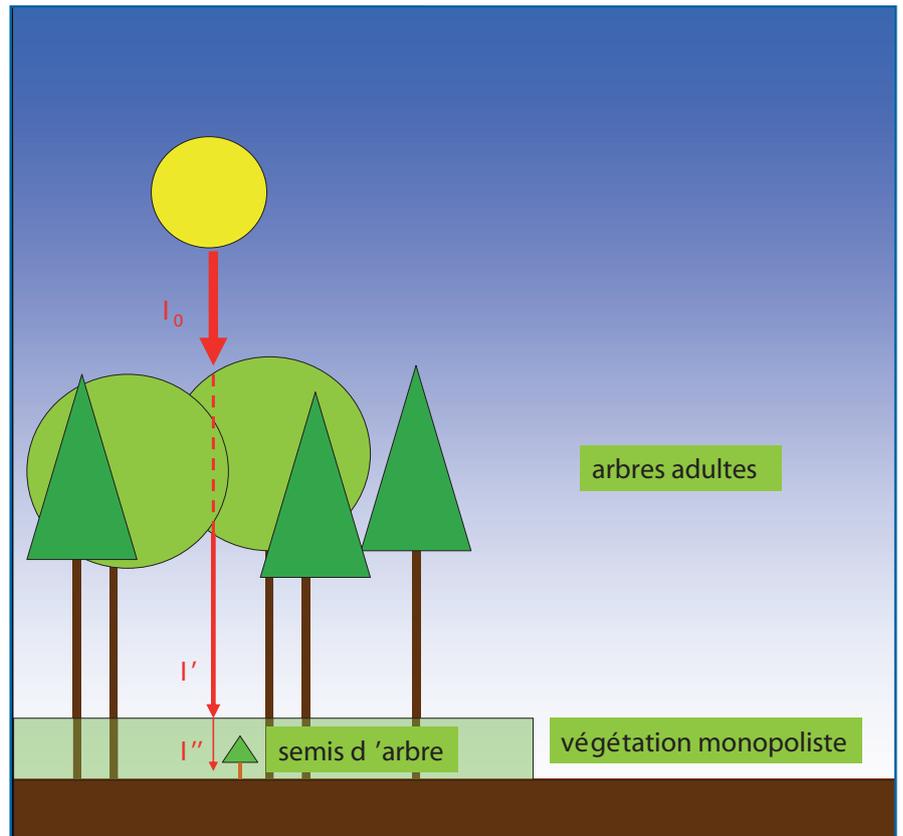


Fig. 1 : le partage de la lumière en forêt

sur la régénération du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) dans un contexte de forêt de plaine, tempérée et acide (massif de Lorris, en forêt domaniale d'Orléans), dans des peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre (voir Gaudio, 2010 pour les détails concernant les dispositifs expérimentaux mis en place).

### Un développement très influencé par la lumière disponible en sous-bois

La callune, la molinie et la fougère aigle sont trois espèces de sous-bois rencontrées fréquemment en forêt tempérée acide. Ces trois espèces sont capables de coloniser totalement le sous-bois (photographie 1) et leur développement est fortement influencé par la lumière disponible. En effet, le taux de recouvrement de ces trois espèces, estimé visuellement par le pourcentage de sol occupé par la projection verticale du feuillage, augmente avec la lumière disponible

en sous-bois (figure 2-a). De plus, la fougère, de par son feuillage horizontal et couvrant, atteint des taux de recouvrement très importants dès les faibles éclaircissements comparativement à la molinie, caractérisée par le port érigé typique des graminées, et la callune, dont le feuillage est constitué d'une multitude de petites feuilles. Pour une lumière arrivant en sous-bois de l'ordre de 10-15 %, non seulement ces trois espèces sont présentes mais elles atteignent déjà des taux de recouvrement conséquents, ce qui contredit quelque peu la classification empirique les définissant comme des espèces exigeantes en lumière (Ellenberg *et al.*, 1992).

### Impact des trois espèces monopolistes sur l'éclairement disponible au niveau du sol

Ces trois espèces réagissent à l'éclairement et sont également capables d'intercepter une forte quantité de lumière. L'interception

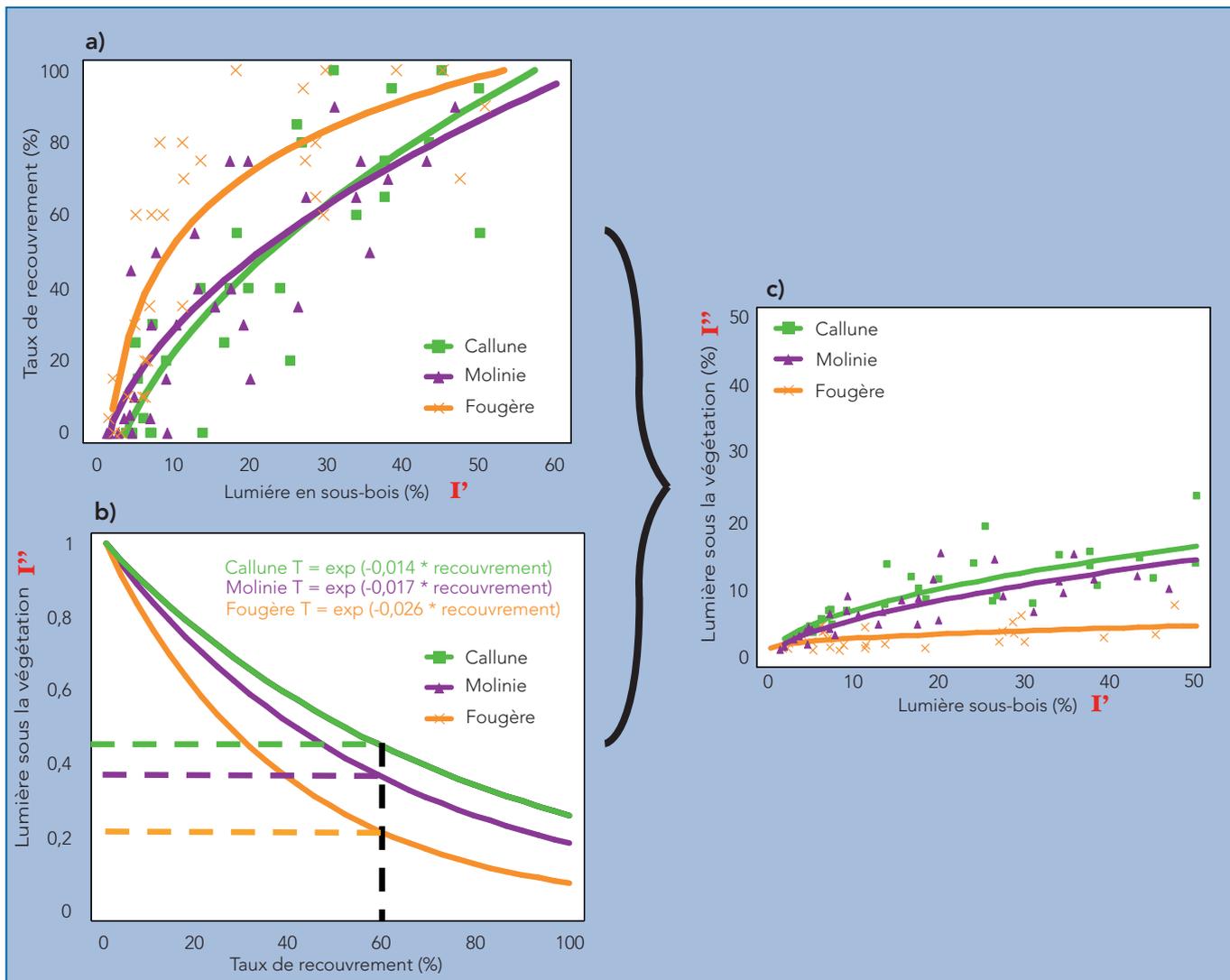


Fig. 2: taux de recouvrement en fonction de la lumière disponible en sous bois de trois espèces monopolistes (a), lumière disponible sous ces trois espèces en fonction de leur recouvrement (b) et conséquences en termes de lumière disponible pour la régénération (c)



Peuplements mélangés ou non de chêne sessile et pin sylvestre en FD d'Orléans, avec sous-bois colonisé par a) la callune, b) la molinie ou c) la fougère aigle

N. gaudin, Cemagref

de la lumière en forêt peut être simulée en utilisant une analogie à la loi de Beer-Lambert qui correspond à une fonction exponentielle négative (Balandier *et al.*, 2010) dont l'intensité de la pente (coefficient d'extinction de la lumière) reflète la capacité d'interception de la lumière de l'espèce considérée. Pour un même taux de recouvrement, la fougère transmet moins de lumière que la molinie qui en transmet elle-même moins que la callune (figure 2-b). La fougère est donc l'espèce qui intercepte le plus de lumière.

Il apparaît ainsi que quelle que soit la lumière parvenant en sous-bois, la lumière disponible sous les trois espèces monopolistes est faible, toujours inférieure à 20 % (figure 2-c). Sous la fougère, ce phénomène est particulièrement marqué : la lumière disponible ne dépasse pas les 5 %. Les trois espèces ayant un impact sur la lumière arrivant au sol, elles sont donc susceptibles d'affecter l'apparition et le développement des semis de pin sylvestre.

### Le pin sylvestre peut-il se régénérer sous couvert en présence de callune, molinie ou fougère ?

**Les semis de pin sylvestre sont capables de tolérer un certain ombrage**

Des expérimentations réalisées *in situ* en forêt domaniale d'Orléans mettent en évidence que la croissance des semis de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) est influencée positivement et significativement par le niveau d'éclairement. Le développement des semis est cependant compromis en deçà d'un ombrage correspondant à un éclairement de 5 à 10 % en sous-bois, ce qui est relativement faible (figure 3). La lumière est donc certes une ressource essentielle pilotant la croissance des semis de pin sylvestre mais, contrairement à la littérature existante qui le décrit

comme une espèce strictement héliophile (Lanier *et al.*, 1986), cette espèce est capable de supporter un certain ombrage, au moins au stade semis.

Pour donner une image, cet éclaircissement de 10 % en sous-bois se produit dans des peuplements adultes réguliers et purs de pin sylvestre et de chênes pédonculé et sessile caractérisés respectivement par une surface terrière supérieure à 40 m<sup>2</sup>/ha (Sonohat *et al.*, 2004) et 30 m<sup>2</sup>/ha (Balandier *et al.*, 2006). Cela correspond à des peuplements très denses, ce qui indiquerait que les semis de pin sylvestre seraient capables de se développer dans de nombreux peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre de la forêt d'Orléans où la surface terrière totale est souvent bien inférieure à ces valeurs. Nous avons cependant vu précédemment que, pour des éclaircissements supérieurs à 10 % en sous-bois, la végétation monopoliste était également susceptible d'envahir le milieu.

### Impact de la végétation sur la régénération des semis de pin

Dans le cas d'une installation simultanée de la végétation monopoliste et des semis de pin sylvestre suite à la création d'une trouée dans le peuplement adulte, les trois espèces monopolistes étudiées ont en effet un impact négatif sur la croissance des semis de pin. Si l'espèce monopoliste qui envahit la trouée est la fougère, le développement des semis de pin semble totalement compromis étant donné que l'éclaircissement disponible sous la fougère est systématiquement inférieur à 5 % (figure 2-c). Pour assurer l'installation des semis de pin, la fougère devra donc impérativement être contrôlée mécaniquement ou chimiquement.

Si l'espèce qui envahit la trouée nouvellement formée est la callune ou la molinie, un contrôle semble possible via une gestion raisonnée de la canopée arborée adulte. Nos résultats mettent en évidence trois types de situations (figure 4) :

**1)** dans un peuplement dense ne transmettant que 10 % de lumière

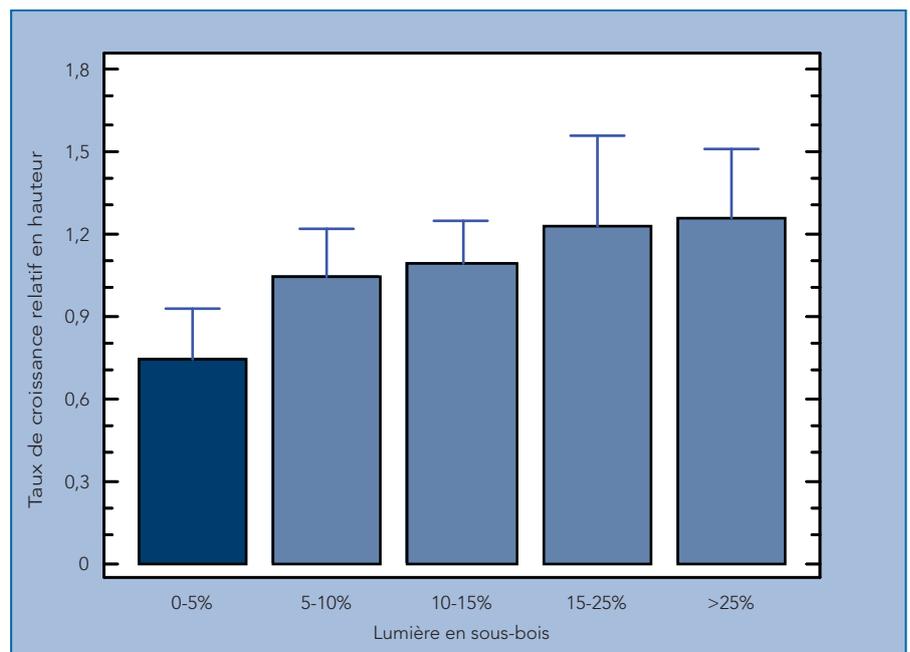


Fig. 3 : taux de croissance relatif en hauteur  $((H_t - H_{t-1})/H_{t-1})$  de semis de pin sylvestre lors de leur deuxième année de croissance en fonction de la lumière disponible dans le sous-bois

La différence des couleurs de bâtons indique une différence significative entre classes de lumière

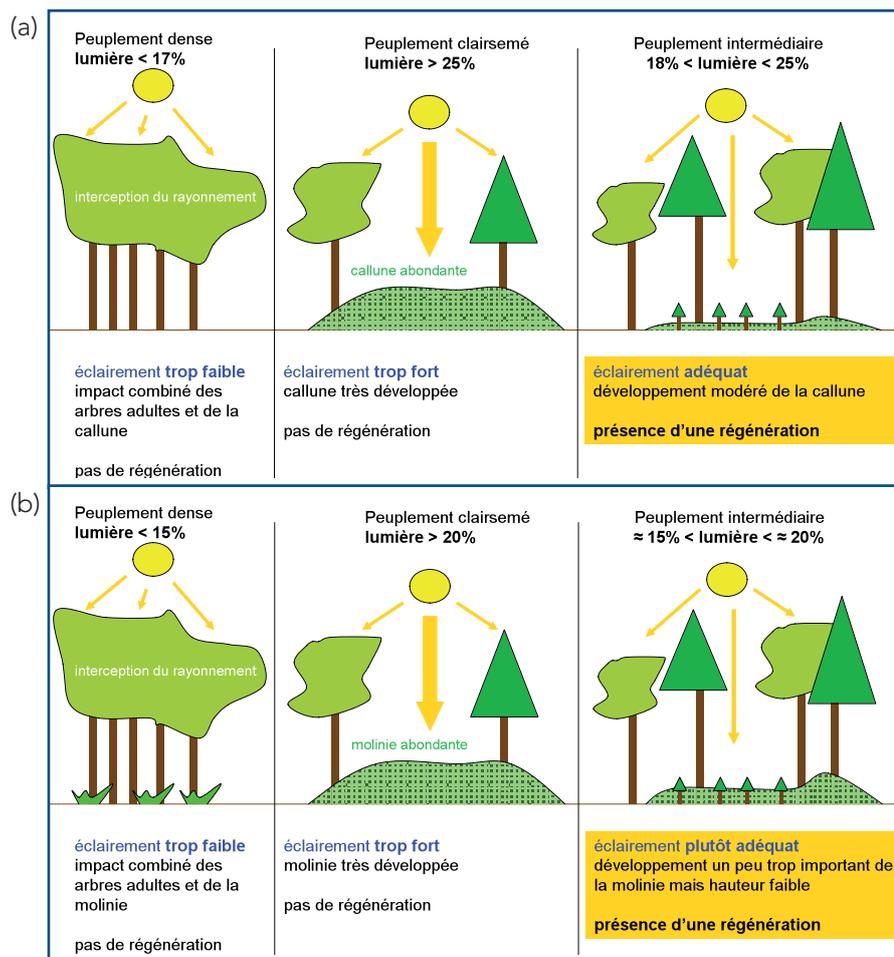


Fig. 4 : illustration des conditions permettant ou non la régénération du pin sylvestre en présence de callune (a) ou de molinie (b)

en sous-bois, les semis de pin ne peuvent pas se développer et la callune et la molinie sont alors présentes de manière clairsemée ;

**2)** à l'opposé, si de larges ouvertures sont réalisées dans le peuplement, avec un éclairage en sous-bois supérieur à 20-25 %, le développement des semis de pin est compromis par la concurrence imposée par la callune ou la molinie qui forment alors un couvert très dense. Cependant, la croissance des semis n'est dans ce cas pas inhibée par un manque de lumière car pour une quantité de lumière supérieure à 25 % dans la trouée, la lumière disponible sous la molinie et la callune est légèrement supérieure à 10 % (figure 2-c). Les causes impliquées sont alors des facteurs autres que la lumière, parmi lesquels nous pouvons suspecter une

forte compétition souterraine pour l'eau et les nutriments en présence de molinie ou encore des phénomènes d'allélopathie souvent évoqués pour les éricacées (Gallet et Pellissier, 2002 ; Gaudio et al., 2011a).

**3)** Il existe entre ces deux situations une plage d'éclairage intermédiaire correspondant à un peuplement forestier dans lequel des trouées transmettant entre 15 et 25 % de lumière dans le sous-bois seraient créées. Dans ces conditions, l'éclairage n'est pas suffisant pour provoquer un envahissement par la callune ou la molinie et les semis de pin peuvent se développer et petit à petit dépasser la végétation. La régénération des pins est ainsi possible. La difficulté est alors de traduire l'objectif d'éclairage en paramètres de-

drométriques interprétables par le forestier. À titre indicatif, cette plage d'éclairage correspondrait en peuplements purs et réguliers à une fourchette de surface terrière entre 30 et 40 m<sup>2</sup>/ha pour le pin et entre 20 et 27 m<sup>2</sup>/ha pour le chêne ; mais le problème n'est pas résolu et reste un sujet de recherche en peuplements mélangés (Balandier et al., 2010).

Par la suite, ce n'est pas parce que le semis de pin sylvestre est parvenu à dépasser la végétation basse que sa pérennité dans le peuplement est assurée. Il a été montré dans la littérature que les besoins en lumière d'un individu augmentent avec sa dimension (Claveau et al., 2005). En effet, si le jeune arbre continue de croître dans un environnement forestier relativement sombre sans que la lumière disponible augmente, il va atteindre une dimension critique au-delà de laquelle les apports de carbone par photosynthèse ne seront plus suffisants pour assurer la croissance (Dreyer et al., 2005 ; Messier et al., 1999). Cette « dimension critique » correspond en fait à la taille maximale que peut atteindre un individu pour un éclairage donné ; elle est particulièrement intéressante en terme de gestion pour déterminer l'éclairage minimal nécessaire en sous-bois afin d'éviter une stagnation de la croissance de l'individu considéré. Pour donner quelques chiffres, elle est par exemple, pour le pin sylvestre dans les conditions de la forêt domaniale d'Orléans de 3,3 m pour une plage d'éclairage entre 10 et 15 % alors qu'elle est de 3,8 m pour des éclairages allant de 15 à 20 % (Gaudio et al., 2011b).

### En conclusion

Dans le contexte de la forêt d'Orléans, nos résultats montrent donc que la régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert, dans le cadre de gestion en futaie irrég-

## Comment se situent ces résultats dans le champ des questions posées, en forêt publique, sur la maîtrise de la végétation concurrente en régénération ?

(Claudine Richter et Christine Micheneau, département R&D de l'ONF)

Rappelons tout d'abord que les résultats présentés dans cet article ne concernent que la régénération du pin sylvestre **en futaie irrégulière de plaine**. Pour les forêts publiques françaises, les situations correspondantes sont bien circonscrites par les guides de sylviculture en vigueur<sup>1</sup> et <sup>2</sup>:

- « *Le traitement irrégulier est déconseillé pour les peuplements [quasi] purs de pin sylvestre.* » (ref. 1, p. 239) ;
- Il s'applique de fait aux peuplements hétérogènes (en composition et structure), hérités de l'histoire des introductions résineuses du 19<sup>e</sup> siècle. « *Ces peuplements se trouvent essentiellement dans des contextes stationnels en mosaïque dans une gamme de sols acides avec des engorgements marqués par place. Le mélange chêne sessile et pin sylvestre est fréquent* » (ref. 1, p. 226) ;
- Symétriquement (ref 2, p. 151), « *en chênaie acidiphile, le traitement irrégulier paraît intéressant avec l'espoir de voir la continuité du couvert limiter le développement de la flore acidiphile très concurrentielle pour les semis de chêne, et la possibilité de gérer en mélange chêne et pin sylvestre souvent associés dans ces milieux* ».

La plupart des peuplements répondant à ces critères sont assez proches des conditions expérimentales de l'étude (une grande partie se trouve d'ailleurs en FD d'Orléans). Les conclusions y sont donc directement applicables : la (relative) continuité du couvert peut, dans une gamme d'éclaircissement assez restreinte, assurer la régénération du pin sylvestre en limitant le développement de la végétation acidiphile concurrente s'il s'agit de callune ou molinie ; mais pas s'il s'agit de fougère aigle (des dégagements restent alors nécessaires). Ceci étant, la mise en pratique suppose encore qu'on puisse traduire la fourchette d'éclaircissement en données dendrométriques aisément interprétables par le gestionnaire...

En revanche, les conclusions ne sont pas forcément transposables aux futaies irrégulières relevant d'autres considérations (volonté du propriétaire, nécessités environnementales ou paysagères...), dans des conditions stationnelles différentes. Par exemple, la dynamique de végétation concurrente est différente en contexte xérophile.

Par ailleurs **en futaie régulière**, comme le disent les auteurs, il n'y a pas de contrôle possible de la végétation interférente par la gestion du couvert. La recherche-développement porte donc sur les itinéraires de travaux sylvicoles, sous les deux aspects suivants.

**L'équipe MGVF** (Mission gestion de la végétation en forêt)<sup>A</sup> de l'INRA Nancy travaille sur les alternatives aux herbicides en forêt, notamment dans le cadre du projet Alter lancé en 2010 avec l'aide du MAAP et de la Région Alsace et conduit en partenariat avec l'ONF et le FCBA ainsi que les associations alsaciennes RITMO<sup>B</sup> et ARAAC. Ce programme se focalise sur les plantations en stations acides dominées par des végétations à base de molinie, fougère et éricacées dans la mesure où ces contextes, reconnus parmi les plus bloquants, sont largement répandus sur tout le territoire français (Aquitaine, grand Ouest, Centre, Nord-Est, Normandie Alsace...). Sur une série de dispositifs expérimentaux installés dans quatre régions, il s'agit d'évaluer l'efficacité de techniques mécanisées légères (outils type culti-sous-soleur ou râteau scarificateur montés sur minipelle) en comparaison avec 3 types de « témoins » (pas d'intervention, sol maintenu « à nu », pratique de référence locale). L'évaluation porte sur les taux de reprise, la dynamique de croissance des plants (vigueur et vitesse d'affranchissement de la concurrence herbacée) et l'appréciation de l'économie en travaux de dégagement.

Dans le cadre de la démarche ONF d'**optimisation de la mécanisation forestière**, un groupe de travail constitué fin 2010 a répertorié, analysé et catégorisé l'ensemble des situations de blocage de la régénération (par la végétation ou par les contraintes physiques du sol) et des techniques mécanisées destinées à y remédier, y compris celles du projet Alter. Il en résulte une grille de diagnostic et de correspondance avec les méthodes de préparation mécanisée du sol les plus pertinentes... selon un « chemin de décision » qui commence avant la (les) coupe(s) de régénération. Ce travail considérable, qui reste à valider, sera mis à la disposition des chargés de sylviculture en DT et agences qui en assureront la déclinaison adaptée à chaque territoire.

1 Chabaud L., Nicolas L., 2009. Guide des sylvicultures : Pineraies des plaines de Centre et du Nord-Ouest. ONF, 399 p.

2 Jarret P., 2004 Guide des sylvicultures : Chênaie atlantique. ONF, 335 p.

A [http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/presentation\\_MGVF\\_et\\_travaux\\_en\\_cours\\_2010-3-1.pdf](http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/presentation_MGVF_et_travaux_en_cours_2010-3-1.pdf)

B RITMO Agroenvironnement : Centre de recherche appliquée, d'expertise et de prestations techniques dans les domaines de la fertilisation organique et de l'agroenvironnement ;

C ARAA : Association pour la relance agronomique en Alsace

gulière ou de gestion transitoire de mélange chêne – pin, paraît possible par un contrôle de la lumière arrivant en sous-bois. En présence de fougère aigle, toutefois, le contrôle de l'éclairement par le peuplement principal ou le sous-étage arboré ne suffit pas pour permettre la régénération et des travaux sont certainement nécessaires pour permettre l'apparition et le développement des semis de pin.

En cas de molinie ou de callune, le contrôle de la lumière par le peuplement peut suffire à contenir l'espèce de façon à permettre le développement des semis de pin. Mais dans toutes ces situations, l'apparition des semis est conditionnée par d'autres facteurs tels que l'importance et la qualité des fructifications, la prédation des graines et jeunes semis (oiseaux, rongeurs, limaces); l'épaisseur d'humus est aussi souvent citée comme facteur défavorable à la germination du pin sylvestre. Autant de verrous à lever pour réussir ses régénérations sous couvert partiel.

**Noémie GAUDIO**

Cemagref Nogent-sur-Vernisson  
UR Ecosystèmes forestiers

**Philippe BALANDIER**

Cemagref/INRA Clermont-Ferrand  
UMR547 PIAF

**Yann DUMAS**

Cemagref Nogent-sur-Vernisson  
UR Ecosystèmes forestiers

**Christian GINISTY**

Cemagref Nogent-sur-Vernisson  
UR Ecosystèmes forestiers

**Bibliographie**

Balandier P., Marquier A., Perret S., Collet C., Courbaud B., 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements. *Rendez-Vous Techniques ONF* n° 27-28, pp. 52-58

Balandier P., Pauwels D., 2002. La lumière : outil sylvicole pour favoriser la diversité végétale ou la gestion cynégétique des peuplements de mélèze (*Larix* sp.). *Forêt Wallonne* n° 61, pp. 9-13

Balandier P., Sonoht G., Sinoquet H., Varlet-Grancher C., Dumas Y., 2006. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees*, vol. 20 n° 3, pp. 363-370

Claveau Y., Messier C., Comeau P.G., 2005. Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, vol. 25 n° 3 pp. 373-384.

Dreyer E., Collet C., Montpied P., Sinoquet H., 2005. Caractérisation de la tolérance à l'ombrage des jeunes semis de hêtre et comparaison avec les essences associées. *Revue forestière française*, vol. 57 n° 2, pp. 175-188

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D., 1992. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*; Verlag Goltze : Göttingen, 248 p.

Frochot H., Armand G., Gama A., Nouveau M., Wehrle L., 2002. La gestion de la végétation accompagnatrice : état et perspective. *Revue forestière française*, vol. 54 n°6, pp. 505-520

Gallet C., Pellissier F., 2002. Les interactions allélopathiques en milieu forestier. *Revue forestière française*, vol. 54 n°6, pp. 567-576.

Gaudio N., Balandier P., Philippe G., Dumas Y., Jean F., Ginisty C., 2011a. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *European Journal of Forest Research*, vol. 13 n° 1, pp. 77-89

Gaudio N., Balandier P., Perret S., Ginisty C., 2011b. Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *Forestry*, vol. 84 n° 2, pp. 187-195.

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. Thèse. Cemagref de Nogent-sur-Vernisson, Université d'Orléans. 194p.

Lanier L., Badré M., Delabre P., Dubourdieu J., Flammarion JP., 1986. *Précis de sylviculture*. EN-GREF, Nancy (France), 476 p.

Messier C., Doucet R., Ruel JC., Claveau Y., Kelly C., Lechowicz MJ., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29 n° 6, pp. 812-823

Sonoht G., Balandier P., Ruchaud F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understorey of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science*, vol. 61 n° 7, pp. 629-64

# Bilan de fertilité minérale et dynamique des nutriments dans une hêtraie de faible fertilité minérale (Fougères, 35)

Entre effets des changements globaux et besoins croissants de bois, notamment pour l'énergie, conserver la fertilité des sols forestiers est une préoccupation fondamentale. Dans les années 90, l'INRA a installé plusieurs sites ateliers très instrumentés pour étudier notamment des forêts résineuses et des hêtraies sur sol pauvre, a priori sujettes au risque de dégradation de la fertilité. La masse des données ainsi recueillies a fourni des résultats très utiles, à l'exemple des bilans de fertilité présentés dans cet article et des recommandations qui s'ensuivent. Paradoxalement, malgré la fragilité de l'équilibre minéral révélée par les bilans, la hêtraie de Fougères paraît en bonne santé. Sans démentir le constat de vulnérabilité, cela conduit à poursuivre la recherche pour préciser les mécanismes en jeu.

## Quelques précisions sur le contexte de l'étude et les références sylvicoles

(note de la rédaction)

Le présent article expose une étude qui fait référence à la « sylviculture pratiquée » en forêt domaniale de Fougères pendant la période de relevés et mesures intensifs (1998-2004) sur le site-atelier installé par l'INRA en 1996. Cette référence est à la fois nécessaire à la compréhension des résultats, évidemment fidèle au contexte de l'étude... et obsolète aujourd'hui, ce qui nécessite un minimum d'explications pour ne pas égarer le lecteur.

### Le cadre sylvicole de la hêtraie de Fougères est aujourd'hui complètement renouvelé :

- *Guide des sylvicultures – La Hêtraie Nord-Atlantique*, établi par la direction territoriale Ile-de-France Nord-Ouest et « applicable à la partie de la direction territoriale Centre-Ouest où les conditions bioclimatiques sont similaires » (directive d'application 8500-09-DIA-TEC-002 du 8 janvier 2009) ;
- aménagement forestier révisé (2007-2021), intégrant les dispositions du guide ; l'objectif d'exploitabilité du hêtre est de 60 cm de diamètre, à l'âge moyen de 100 ans (cf. dynamique de croissance, perte de qualité des bois surannés, résistance aux aléas, etc.), avec des dispositions transitoires pour gérer l'héritage ancien.

Le nouveau sylvicole n'est pas intervenu brutalement et il était bien amorcé dans la fin des années 90 (conduite des jeunes peuplements notamment) ; il n'en reste pas moins que :

- la durée de renouvellement fixée par l'aménagement (1981-2010) en vigueur à l'époque des relevés était de 150 ans sans distinction d'essence (hêtre et chêne sessile) ; la « révolution forestière » de la hêtraie de Fougères était donc bien de 150 ans, ce qui peut surprendre rétrospectivement ;
- le réflexe ancien de la charbonnette perdurait localement (et il a encore du mal à s'éteindre), ne laissant souvent au sol que des rémanents très fins, d'où le diamètre < 4 cm associé à la « sylviculture pratiquée sur la période d'étude ». Cependant, cela n'a aucune incidence sur la validité des bilans de fertilité minérale, qui en fait explorent plusieurs hypothèses clairement énoncées et discutées.

### Rappel géologique expliquant la « faible fertilité minérale, généralisée à l'ensemble du massif » :

La forêt de Fougères appartient au Massif Armoricaïn, la roche mère principale est la granodiorite à biotite et cordiérite, et elle est recouverte de placages de limons quaternaires, caractérisés par une granulométrie dominée par la fraction 10-50 µm, l'absence de carbonate de calcium, un stock quartzueux nettement dominant, des minéraux argileux où la kaolinite et la smectite sont prépondérantes.

**D**ans les écosystèmes forestiers, le maintien de la fertilité minérale\* des sols est le fondement de la durabilité du système (Nambiar, 1996) et ce maintien passe par un équilibre des flux entrants et sortants (apports = pertes). Depuis quelques décennies, des recherches portant sur l'évolution de la fertilité minérale des écosystèmes forestiers remettent en question leur durabilité. Bonneau et Ranger (1999) ont par exemple constaté un déclin de cette fertilité dans plusieurs hêtraies françaises. Quelques études mettent également en avant l'augmentation de dépérissements chez le hêtre sur des stations à faible fertilité minérale (Nageleisen et Huart, 2005; Nageleisen et Reuter, 2007). Plus précisément, en forêt de Fougères (35), une diminution alarmante des teneurs en certains nutriments (magnésium, calcium) dans les feuilles de hêtre est constatée depuis les années 1970 (figure 1). Les teneurs foliaires étant un bon indicateur de la fertilité minérale des sols, ces observations s'interprètent comme un déclin de la fertilité minérale de la hêtraie de Fougères. Dans les écosystèmes dont la fertilité minérale est déjà faible, un tel déclin peut avoir un impact fort sur la nutrition des peuplements, entraîner une baisse de productivité suivie de dépérissements.

Le propos de cet article est de réaliser un bilan de fertilité minérale d'une hêtraie caractérisée par sa faible fertilité minérale, celle de Fougères, d'en tirer les enseignements et de fournir aux gestionnaires les recommandations qui en découlent.

## La circulation des nutriments dans les écosystèmes forestiers

Dans les écosystèmes forestiers, les nutriments circulent entre le sol et la plante: une quantité de nutriment est prélevée par l'arbre dans la solution du sol, distribuée dans la bio-

masse arborée puis une partie peut retourner au sol via des restitutions solides (chute de litière, de branches...) ou liquides (récréation\*) (figure 2). Cette boucle de circulation au sein l'écosystème présente des ouvertures vers l'extérieur (figure 2):

- Les apports atmosphériques: ils apportent à l'écosystème des quantités non négligeables de nutriments, sous forme de dépôts humides (contenus dans la pluie, la neige), de dépôts secs (sous forme de particules et gaz) ou de dépôts occultes (contenus dans le brouillard et les aérosols\*).

- Les apports par altération des minéraux du sol: l'altération des minéraux du sol permet la mise à disposition de nutriments qui étaient jusque là inaccessibles pour les arbres. Les apports par altération constituent donc un gain de nutriments pour l'écosystème.

- Les pertes par drainage: la migration des eaux dans le sol entraîne des nutriments en profondeur, sous forme soluble ou en suspension. Si l'on considère que les remontées de nutriments par capillarité sont négligeables, le flux de nutriments drainés au delà de la zone classiquement explorée par les racines (0-120 cm) est alors considéré comme une perte pour l'écosystème.

- Les pertes liées à la récolte de biomasse: dans les écosystèmes forestiers exploités par l'homme, le prélèvement périodique de la biomasse arborée et donc de nutriments contenus dans cette biomasse constitue une perte pour l'écosystème.

## La chronoséquence, une approche permettant d'étudier l'effet de l'âge des peuplements

Les travaux réalisés dans cette étude concernent la hêtraie de la forêt domaniale de Fougères (35),

caractérisée par une faible fertilité minérale, généralisée à l'ensemble du massif. Cette hêtraie est gérée en futaie régulière.

### Le contexte sylvicole

Les conduites sylvicoles pratiquées dans les peuplements expérimentaux ont été sur la période 1998-2004 les mêmes que celles pratiquées par l'ONF sur l'ensemble de la forêt de Fougères, en respectant les règles de sylviculture préconisées dans le cahier des charges ONF-grand Ouest. Les caractéristiques des éclaircies pratiquées à Fougères sur la période 1998-2004 sont détaillées ci-dessous:

- tous les 6 ans dans les peuplements jeunes puis tous les 12 ans pour les peuplements de plus de 50 ans, la révolution étant ici de 150 ans.
- 25 % de la surface terrière du peuplement est enlevée à chaque éclaircie, les arbres étant martelés par des agents de l'ONF.

Pour les arbres martelés impliqués dans une éclaircie:

- les souches sont laissées en terre,
- les bois (troncs ou branches) d'un diamètre inférieur à 4 cm et les feuilles sont laissés sur place,
- les bois d'un diamètre supérieur à 4 cm sont exportés de la parcelle, sans écorçage préalable.

### L'approche par chronoséquence

Le traitement en futaie régulière a permis une approche par chronoséquence, qui permet de cerner toute une révolution forestière en quelques années de suivi. Cette approche consiste à étudier sur une même période des peuplements d'âges différents, pour appréhender l'effet de l'âge des peuplements sur un paramètre de l'écosystème. La chronoséquence de Fougères est composée de peuplements purs de hêtre d'âge croissant: 8 ans, 25 ans, 80 ans et 145 ans en 1996. Les peuplements ont été suivis et étudiés de façon intensive sur la période 1998-

\* Voir les définitions dans le glossaire en fin d'article, p.32

2004, grâce à des placettes expérimentales installées de façon permanente au sein des peuplements (figure 3, p.28).

### Le bilan de fertilité minérale, un indicateur de la durabilité de l'écosystème

Le bilan de fertilité minérale constitue un outil pertinent pour le diagnostic global de l'évolution d'un écosystème (Ranger et Turpault, 1999). Il prend en considération les ouvertures vers l'extérieur du cycle des nutriments (figure 2). En condition de relief modéré et en climat tempéré, le bilan de fertilité minérale d'un écosystème forestier peut s'écrire :

$$\text{BILAN} = [\text{AA} + \text{A}] - [\text{EB} + \text{Dr}]$$

Entrées      Sorties

Avec :

AA : apports atmosphériques

A : apports par altération des minéraux du sol

EB : pertes liées à l'exportation de biomasse

Dr : pertes par drainage

Le bilan de fertilité minérale est calculé sur une période donnée et l'interprétation du résultat pour un écosystème intrinsèquement pauvre est schématiquement la suivante :

■ **Un bilan positif** signifie que les quantités de nutriments entrant dans l'écosystème pendant la période étudiée sont supérieures aux quantités sortant de l'écosystème pendant cette même période : le stock de nutriment assurant la nutrition du peuplement est donc en augmentation, la fertilité n'est pas menacée et la durabilité de l'écosystème n'est pas remise en question ;

■ **Un bilan négatif** signifie que les quantités de nutriments entrant dans l'écosystème pendant la période étudiée sont inférieures aux quantités sortant de l'écosystème pendant cette même période : le stock de nutriments assurant la nu-

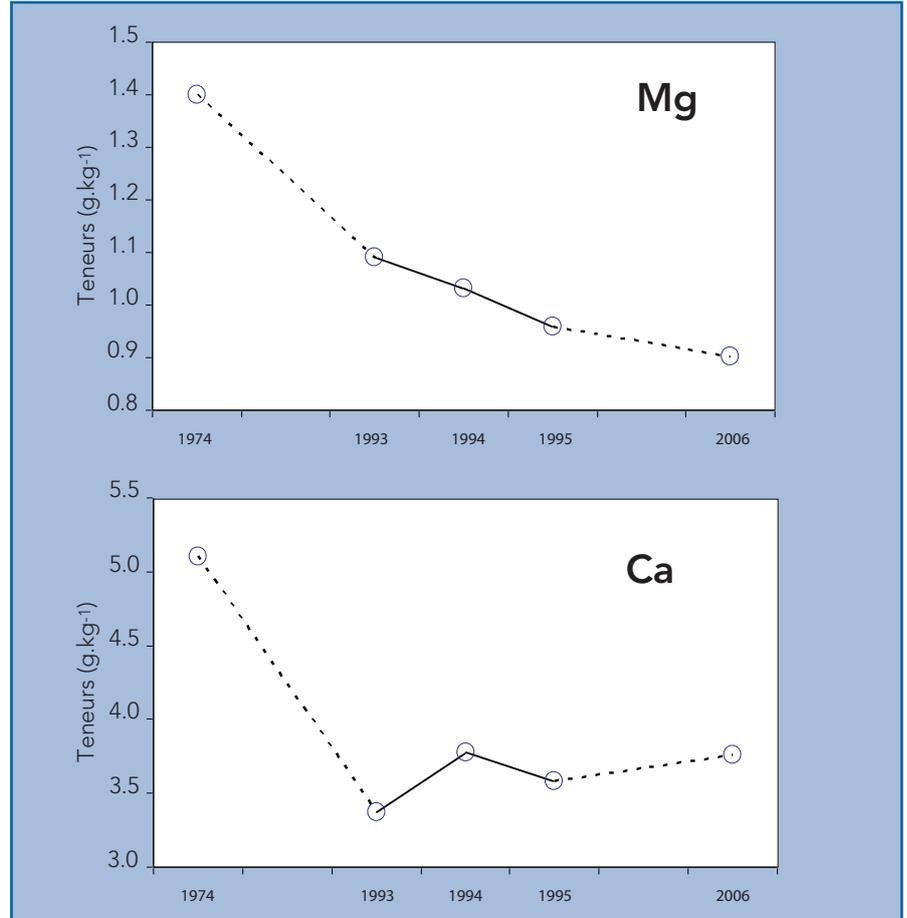


Fig. 1 : évolution sur la période 1974-2006 des teneurs foliaires en magnésium (Mg) et calcium (Ca) en Forêt de Fougères

Ces teneurs ont été mesurées par l'INRA sur un peuplement de hêtre pur âgé de 59 ans en 1974 et adjacent au peuplement de 80 ans de la chronoséquence. Les figurés en pointillés correspondent à de longues périodes sans mesures.

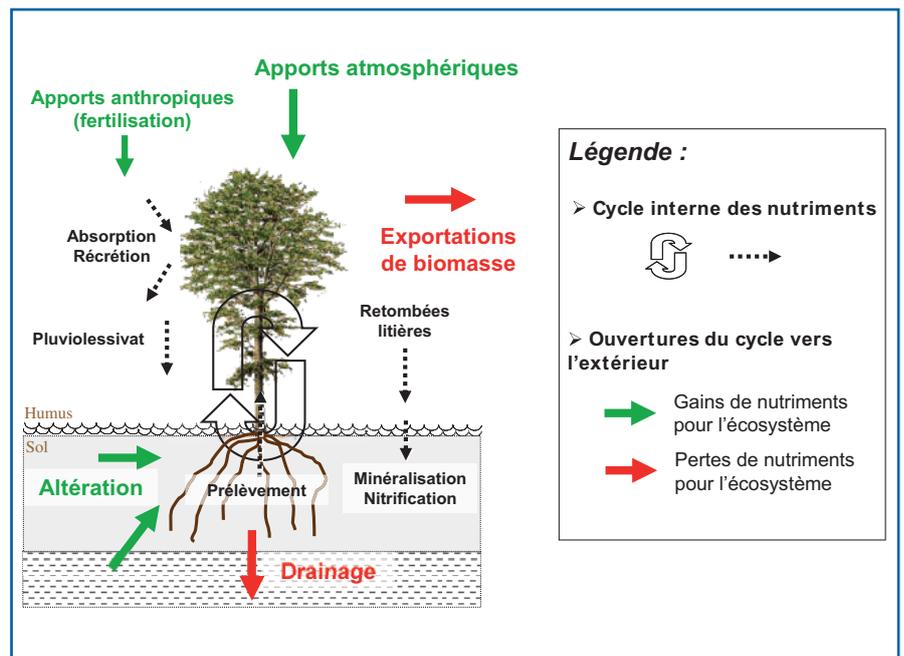


Fig. 2 : circulation des nutriments dans l'écosystème forestier : cycle simplifié des nutriments et ouvertures du cycle vers l'extérieur

trition du peuplement est donc en diminution, la fertilité est menacée et la durabilité de l'écosystème est remise en question si aucun redressement n'est envisagé.

Dans cette étude, des bilans courants sur la période 1998-2004 ont été établis pour chaque peuplement de la chronoséquence de Fougères et des bilans moyens sur la révolution (150 ans) ont été calculés. Les bilans ont été calculés pour le calcium (Ca), le magnésium (Mg), le potassium (K) et le phosphore (P), ces nutriments étant généralement les plus limitants pour la nutrition des peuplements dans les écosystèmes forestiers à faible fertilité minérale. Nous ne présenterons pas ici de bilan pour l'azote car cet élément n'est pas limitant à Fougères. De plus, le bilan azote n'est pas nécessaire pour expliciter la dynamique des éléments minéraux traités dans cet article (Ca, Mg, K et P). Les méthodes d'acquisition des termes du bilan sont détaillées dans le tableau 1. Trois scénarii de gestion des rémanents\* ont été envisagés pour le calcul des bilans :

- sans retour de rémanents ;
- retour au sol des rémanents d'un diamètre inférieur à 4 cm (= gestion pratiquée sur la période d'étude) ;
- retour au sol des rémanents d'un diamètre inférieur à 7 cm.

## Bilan de la sylviculture pratiquée sur la période d'étude

Pour le **phosphore**, le **potassium** et le **magnésium** (figure 4), les bilans courants et moyens pour la révolution sont positifs ou très proches de zéro. Les pertes élevées de magnésium par drainage (figure 4) dans les différents peuplements de la chronoséquence ( $> 20 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) sont compensées par les apports élevés de magnésium libéré par altération des minéraux du sol. Les apports élevés de potassium libéré par altération expliquent également les bilans positifs (ou très proches de zéro pour le peuplement de 80 ans) observés pour cet élément.

Terme du Bilan de fertilité minérale	Dispositifs ou campagnes permettant la mesure de base nécessaire au calcul des termes du bilan de fertilité	Méthodes de calcul des du bilan de fertilité minérale
<b>Apports atmosphériques</b>	Installations permanentes dans les placettes expérimentales et suivi intensif sur la période 1998-2004 (prélèvements sur le terrain tous les 28 jours) :	1) Calcul des flux hydriques de l'écosystème par modélisation (flux hydriques simulés)
<b>Pertes par drainage</b>	- Récolte et analyses chimiques de la pluie au dessus du couvert et des pluviolissivats - Récolte et analyses chimiques des solutions de sols de 0 à 120 cm de profondeur	2) Calcul du drainage d'éléments par multiplication des concentrations de nutriments mesurées sur le terrain aux flux hydriques simulés
<b>Apports par altération des minéraux du sol</b>	Mesures réalisées en plus du suivi intensif, sur la période 1998-2004, sous la forme de campagnes de terrain occasionnelles :	1) Détermination et quantification des minéraux présents dans les sols 2) Modélisation des flux de nutriments libérés par altération des minéraux du sol
<b>Pertes liées à l'exportation de biomasse</b>	- Prélèvements et analyses de sol - Inventaires, prélèvements et analyses chimiques de la biomasse arborée, en distinguant les différents « compartiments » (racines, tronc et branches à différentes découpes)	1) Inventaires forestiers 2) Mesures, échantillonnage et analyses chimiques d'arbres représentatifs du peuplement étudié 3) Création de tarifs de minéralomasse, application aux inventaires forestiers et calcul des pertes liées à l'exportation de biomasse

Tab. 1 : méthodes d'acquisition des termes du bilan de fertilité minérale. Les procédures détaillées ici ont été réalisées pour chaque peuplement de la chronoséquence (8 ans, 25 ans, 80 ans et 145 ans).

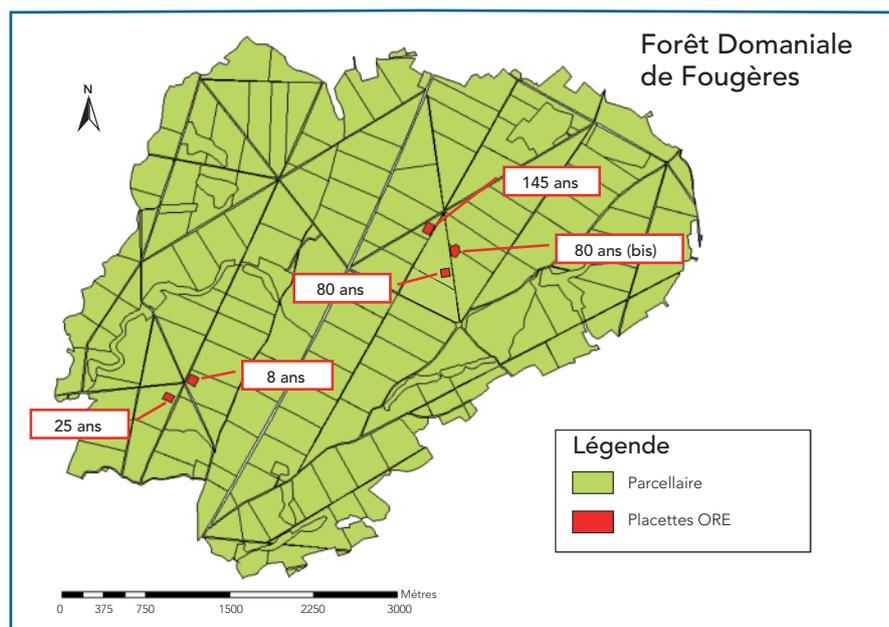


Fig. 3 : la chronoséquence de Fougères : localisation des placettes expérimentales (placettes ORE) suivies de façon intensive sur la période 1998-2004. La placette « 80 ans (bis) » a remplacé à partir de l'année 2000 la placette « 80 ans », celle-ci ayant été totalement détruite par la tempête de 1999.

Pour le **calcium** (figure 4), les bilans courants sont positifs dans les jeunes peuplements de la chronoséquence (8 ans et 25 ans) puis deviennent négatifs dans les peuplements les plus vieux (80 ans et 145 ans), et le bilan moyen est négatif. Cela vient de ce que les pertes liées à la récolte de biomasse augmentent fortement avec l'âge des peuplements (figure 4); les apports de calcium par altération étant très faibles à Fougères (~1kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>), les quantités qui entrent dans l'écosystème par les dépôts atmosphériques (~7kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>) ne compensent pas les pertes pour les vieux peuplements. Contrairement au potassium, phosphore et magnésium, le calcium est un élément très peu transloqué (voir translocation\*) dans l'arbre et qui s'accumule donc dans la biomasse arborée au fil de la révolution fores-

tière. Ainsi, les organes d'un diamètre > 4 cm qui sortent du système lors des exploitations en contiennent des quantités élevées. Cela explique les bilans calcium négatifs des vieux peuplements de la hêtraie de Fougères, alors que dans les peuplements les plus jeunes, la proportion des rémanents retournant au sol permet provisoirement des bilans positifs.

Les **bilans moyens** sur la révolution sont de +0.8 kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> pour le phosphore, +6.1 kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> pour le potassium, -1.6 kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> pour le calcium et +2.9 kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> pour le magnésium. Compte tenu de l'incertitude liée au calcul des flux et vu la forte variabilité interannuelle des apports atmosphériques et des pertes par drainage, les bilans moyens sur la révolution sont en fait très proches de l'équilibre. Ce constat illustre la fragi-

lité du système : une perturbation extérieure pourrait rapidement faire basculer les bilans actuellement positifs dans le négatif. De plus, un bilan positif n'implique pas nécessairement que la bonne nutrition minérale des peuplements soit avérée. En effet, si l'on considère d'après l'enracinement du hêtre que le prélèvement de nutriments est principalement localisé en surface des profils, les quantités élevées de magnésium et potassium libérées par l'altération en profondeur (de 80 à 120 cm essentiellement) ne profitent guère aux peuplements.

### Incidence du diamètre d'exploitation des rémanents sur le bilan de fertilité minérale

Quel que soit l'élément nutritif considéré dans cette étude, les pertes liées à l'exportation de bio-

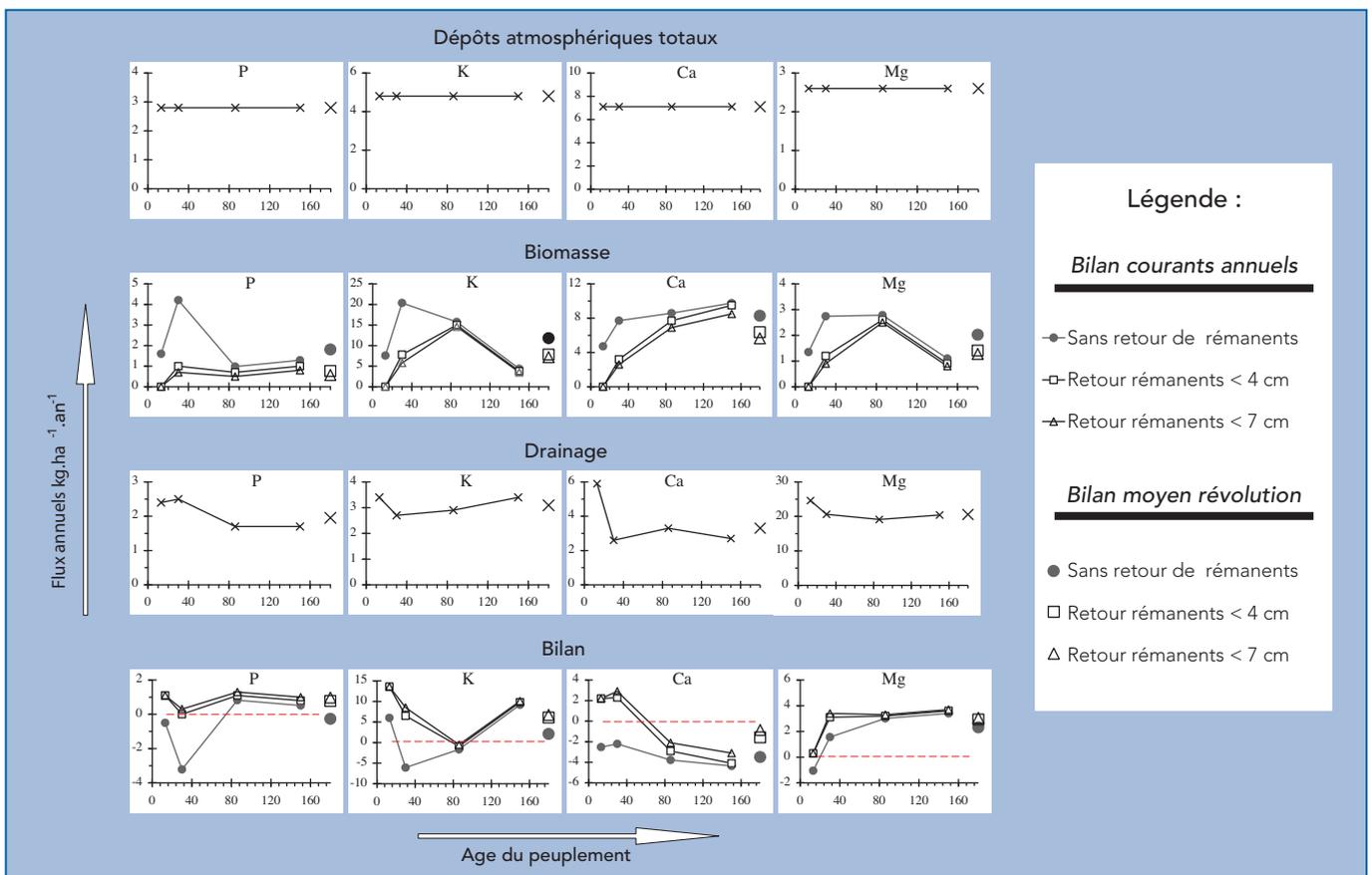


Fig. 4 : bilans de fertilité minérale pour le phosphore, potassium, calcium et magnésium ; évolution des bilans courants avec l'âge des peuplements et bilans moyens sur la révolution (à droite de chaque graphique), selon trois scénarii de gestions des rémanents

Exceptée pour l'altération, l'évolution des flux impliqués dans le calcul est présentée au-dessus des bilans. Les flux qui ne sont pas influencés par les scénarii de gestion des rémanents sont représentés par le symbole « x ».(NDLR : Attention aux variations de l'échelle verticale d'un graphique à l'autre)

masse augmentent avec l'intensification simulée de l'exploitation des rémanents (figure 4). Cette intensification, selon les trois scénarios énoncés plus haut, entraîne une dégradation des bilans courants annuels et des bilans moyens sur la révolution (figure 4), et cette dégradation est plus marquée dans les jeunes peuplements de la chronoséquence de Fougères.

Les organes de l'arbre les plus riches en éléments nutritifs sont l'écorce, les feuilles ainsi que les extrémités des branches et du tronc (de diamètre <4 cm). Lorsque l'on exploite les rémanents, les organes les plus riches en éléments nutritifs sortent du système, ce qui représente une perte importante pour les écosystèmes pauvres. Dans les jeunes peuplements, les organes les plus riches en éléments nutritifs constituent une grosse part de la biomasse aérienne. C'est pourquoi, dans la phase juvénile des peuplements de Fougères, l'intensification simulée de l'exploitation des rémanents dégrade très fortement les bilans.

Ces résultats montrent donc qu'il est important de raisonner la gestion des rémanents pour pérenniser la fertilité minérale des sols dans ce type d'écosystème.

### Incidence de la durée de la révolution forestière sur le bilan de fertilité minérale

Nous avons par ailleurs envisagé l'effet d'un éventuel raccourcissement de la révolution pour la hêtraie de Fougères, selon un scénario assez tranché : les bilans de fertilité minérale estimés pour 2 révolutions successives de 75 ans, en comparaison de la révolution de 150 ans (figure 5). Pour cette estimation, nous avons considéré que la sylviculture pratiquée était similaire dans les deux cas.

Pour le phosphore, magnésium et potassium, les bilans de fertilité se

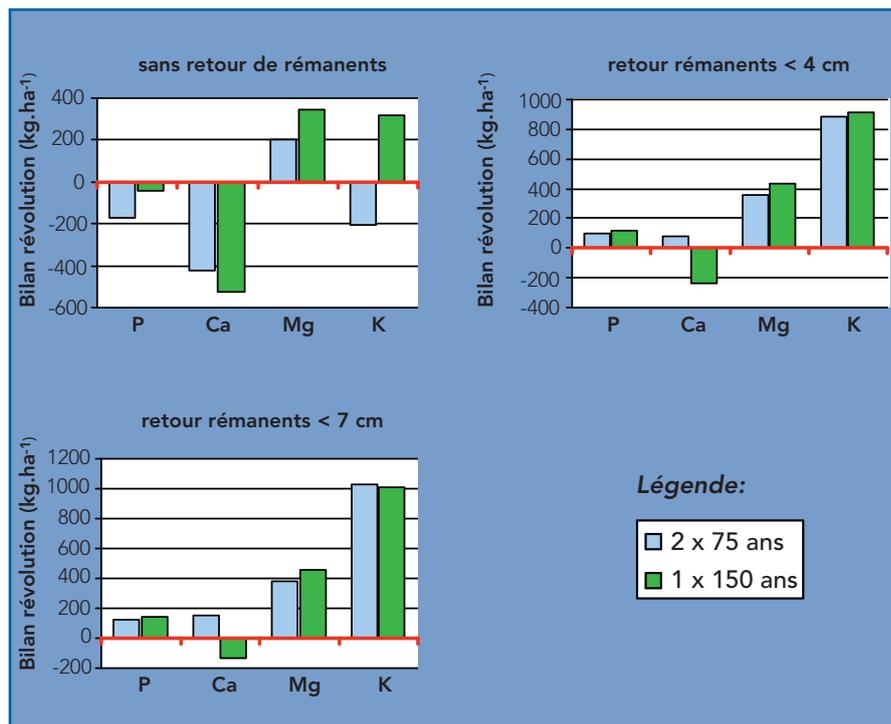


Fig. 5 : effet de la durée de la révolution forestière (2 révolutions successives de 75 ans contre 1 révolution de 150 ans) sur le bilan de fertilité minérale, et pour trois scénarii de gestion des rémanents. (NDLR : Attention aux variations de l'échelle verticale d'un graphique à l'autre)

dégradent si deux révolutions de 75 ans sont pratiquées au lieu d'une révolution de 150 ans (figure 5). Cette dégradation est très marquée lorsqu'il n'y a pas de retour de rémanents au sol. À mesure qu'un peuplement vieillit, il acquiert une certaine autosuffisance en potassium, magnésium et phosphore vis-à-vis de la ressource sol, grâce notamment au processus de translocation\* de ces éléments nutritifs dans l'arbre (voir le flux 'Biomasse', figure 4). Si la révolution forestière est raccourcie, la phase 'd'autosuffisance' est écourtée, voire inexistante et le bilan sur la révolution se dégrade donc logiquement.

Pour le calcium en revanche, la diminution de la durée de la révolution semble améliorer les bilans de fertilité de la hêtraie de Fougères, et ceci quel que soit le scénario d'exploitation des rémanents. Comme nous l'avons dit précédemment, le calcium est très peu transloqué dans l'arbre (voir le flux

'Biomasse', figure 4), ce qui pourrait expliquer ce résultat.

Malgré cette exception notable du calcium, la fertilité doit être raisonnée dans son ensemble et il faut retenir pour la gestion future de la hêtraie de Fougères que le raccourcissement de la durée de révolution entraîne globalement une baisse de la fertilité minérale de l'écosystème (en phosphore, magnésium et potassium), surtout si l'exploitation des rémanents est intense.

### Recommandations pour la gestion durable des hêtraies de faible fertilité minérale

Dans un contexte actuel de changement climatique, de réduction des dépôts atmosphériques de nutriments (suite à la réduction des pollutions) et de demande de bois énergie, la gestion sylvicole revêt une importance toute particulière dans la durabilité des écosystèmes à faible fertilité minérale. Parmi les

différents termes du bilan de fertilité minérale (*Apports atmosphériques, Apports par altération, Pertes par drainage, Pertes liées à l'exportation de biomasse*), c'est sur les pertes que le gestionnaire peut agir, les « pertes liées à l'exportation de biomasse » étant les plus modulables à court terme. Le gestionnaire peut fortement influencer le bilan de fertilité au travers des pratiques et conduites sylvicoles choisies, en jouant notamment sur l'intensité des exploitations. À la lumière de nos travaux (voir aussi Legout *et al.*, ce volume pp. 33-39) nous proposons ci-dessous quelques recommandations d'ordre général, visant au maintien de la productivité et à la pérennité de l'écosystème (le symbole  signale celles que la sylviculture appliquée à Fougères sur la période d'étude intègre déjà).

### Recommandations relatives aux coupes, pour limiter les pertes

■ Pratiquer des transitions progressives entre les révolutions forestières et préserver au maximum une couverture végétale au sol (strate herbacée, régénération bien établie) pendant ces transitions pour éviter des pertes de nutriments par drainage (Legout *et al.*, ce volume). Éviter autant que possible les coupes à blanc qui peuvent occasionner de pertes importantes de nutriments (Ranger *et al.*, 2007, Legout *et al.*, ce volume).

■ Limiter (écorce, branches) ou proscrire (racines et feuilles) la récolte des compartiments anatomiques de l'arbre les plus riches en nutriments; cette recommandation rejoint les dispositions du guide ADEME<sup>1</sup> de récolte raisonnée des rémanents (Cacot *et al.*, 2005). Selon ce guide, les sols de la hêtraie de Fougères sont classés en 'sol très sensible à risque fort' et un amendement est conseillé en cas de récolte des rémanents.

■ Proscrire l'incinération des rémanents les résidus de récolte bonifient le statut organique du sol (Cacot *et al.*, 2005). Leur incinération entraîne une volatilisation importante d'azote et les minéraux issus des branchages et feuillages brûlés sont concentrés sur des surfaces réduites. Ces minéraux sont généralement lixiviés rapidement, ce qui constitue une perte de nutriments pour l'écosystème.

■ Éparpiller les rémanents de coupe sur l'ensemble de la parcelle plutôt que de les entasser, afin d'éviter de concentrer les éléments nutritifs retournant au sol sur des surfaces réduites.

### Penser à l'amendement raisonné, pour un écosystème moins vulnérable

La pratique de l'amendement raisonné vise au maintien ou à la restauration de la fertilité minérale (contrairement à la fertilisation dont l'objectif est d'augmenter la productivité). La pratique de l'amendement consiste en un apport à la surface du sol de carbonate de calcium et de magnésium (généralement sous forme de roches broyées), complété si besoin de phosphore et potassium afin d'éviter des déséquilibres secondaires.

L'apport d'amendement sur des sites à très faible fertilité minérale est particulièrement bénéfique (Bonneau, 1995; Bonneau et Nys, 1997) puisqu'il restaure les sols ainsi que l'état sanitaire des arbres dans les cas de dépérissement. Les effets les plus significatifs enregistrés consécutivement à l'amendement sont les suivants (Bakker, 1998; Bonneau, 1995; Nys, 1991; Nys, 1998):

- le pH et le taux de saturation remontent, au moins dans les premiers horizons du sol;
- les réserves en éléments nutritifs du sol sont partiellement reconstituées;

- l'activité des organismes du sol est favorisée de sorte que la litière se décompose plus rapidement;
- la diversité floristique augmente, au sens où de nouvelles espèces s'installent sans bouleverser la flore initiale (aucune espèce ne disparaît);
- les arbres carencés retrouvent un état de santé et une croissance satisfaisants, généralement en moins de deux années.

À Fougères, la hêtraie ne présente pas de signe évident d'affaiblissement qui justifierait des apports d'amendement urgents et généralisés. Mais la vulnérabilité est réelle et ces apports pourraient s'envisager progressivement à l'occasion des plantations ou régénérations, les effets bénéfiques d'un amendement étant observables plus de 20 ans après l'application (Bakker, 1998).

**Arnaud LEGOUT**

UR 1138 BEF

Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers  
INRA Nancy

**Claude NYS**

UR 1138 BEF

INRA Nancy

**Marie-Pierre TURPAULT**

UR 1138 BEF

INRA Nancy

**Yannick HAMON**

UMR INRA/Agrocampus 1069 SAS

Sol Agro et hydrosystème

Rennes

**Christian HOSSAN**

UMR INRA-UHP 1137

Ecologie et Ecophysiologie Forestières

INRA Nancy

**Louissette GELHAYE**

UR 1138 BEF

INRA Nancy

<sup>1</sup> NDLR : Pour l'ONF, voir la note de service NDS-09-T-296 du 10 juin 2009 « Valorisation de la biomasse et protection des sols » dont les prescriptions s'appuient sur les recommandations du guide ADEME

## Glossaire

**Aérosol** : ensemble de particules, solides ou liquides, d'une substance chimique donnée en suspension dans un milieu gazeux.

**Fertilité minérale** : nous définissons ici la fertilité minérale comme la fertilité « chimique » du sol, à savoir sa capacité/potentialité à fournir les éléments minéraux (Ca, Mg, K et P) nécessaires à la croissance des peuplements.

**Récrétion** : éléments issus de l'échange d'ion entre les ions de la pluie incidente et ceux des vacuoles des cellules végétales des organes du houppier des arbres.

**Rémanents** : nous définissons ici les rémanents comme les parties du tronc et/ou des branches d'un arbre (bois + écorce, sans les feuilles) retournant au sol lors d'une exploitation forestière.

**Taux de saturation** : parmi les cations « échangeables » présents dans le sol, certains sont « acides » (comme l'aluminium ou le proton) et d'autres sont « nutritifs » (comme le calcium, le magnésium, le potassium). Le Taux de Saturation d'un sol est le pourcentage de cations nutritifs parmi l'ensemble des cations échangeables.

**Translocation** : migration des éléments nutritifs des tissus âgés des arbres vers les organes en croissance. De nombreux éléments sont concernés mais N, P et K sont les plus transloqués.

## Bibliographie

Bakker M., 1998. Effets des amendements calciques sur les racines fines de chêne (*Quercus petraea* et *robur*) : conséquences des changements dans la rhizosphère. Thèse, Nancy I, Nancy, 287 p.

Bonneau M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. EN-GREF, Nancy, 367 p.

Bonneau M., Nys C., 1997. Effets des amendements calci-magnésiques en forêt. Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France, n°83 pp. 161-169

Bonneau M., Ranger J., 1999. Evolution de la fertilité chimique des sols forestiers. Recommandations pour une gestion durable. La forêt privée n° 247 pp. 51-64

Cacot E., Eisner N., Charnet F., Leon P., Rantien C., Ranger J., 2005. La récolte raisonnée des rémanents en forêt. ADEME Editions, Angers, 35 p.

Nageleisen L.-M., Huart O., 2005. Problèmes sanitaires d'actualité en

hêtraie : la maladie du hêtre dans les Ardennes. Revue Forestière Française, vol. LVII n° 2 pp. 249-254

Nageleisen L.-M., Reuter J.-C., 2007. Dépérissements de hêtre : retour sur les situations de crise de la hêtraie au cours de la dernière décennie. Bilan de la santé des forêts en 2006, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Département de la Santé des Forêts, Antenne de Nancy.

Nambiar E.K.S., 1996. Sustained productivity of forests is a continuing challenge to soil science. Soil Science Society of America Journal, vol. 60 n° 6 pp. 1629-1642

Nys C., 1991. Intérêt des amendements pour la production et la santé de l'épicéa commun en condition de sol acide. La forêt privée n° 201 pp. 30-38

Nys C., 1998. Gestion durable de la fertilité de l'écosystème hêtraie acidiphile de basse altitude. Rapport scientifique, GIP ECOFOR.

Ranger J., Loyer S., Gelhaye D., Pollier B., Bonnaud P., 2007. Effects

of clear-cutting of Douglas-fir plantation (*Pseudotsuga menziesii* F.) on the chemical composition of soil solutions and on the leaching of DOC and ions in drainage waters. Annals of Forest Science, n° 64 pp. 183-200

Ranger J., Turpault, M.P., 1999. Input-output nutrient budgets as a diagnostic-tool for the sustainability of forest management. Forest Ecology and Management n° 122 pp. 7-16

# La tempête de 1999 : effet d'une coupe à blanc involontaire sur le fonctionnement d'une hêtraie de faible fertilité minérale (Fougères, 35)

Ce second article sur la hêtraie de Fougères, exemple d'écosystème forestier de faible fertilité minérale, fait appel aux concepts (bilan de fertilité) exposés dans l'article précédent. Il explore en particulier la question du déstockage des nutriments contenus dans les humus en cas de suppression brutale du peuplement forestier, ici du fait d'une tempête. La végétation en recycle une partie, une autre partie peut être intégrée aux premiers horizons de sol mais le reste se perd par drainage profond. En situation normale de renouvellement, l'enjeu pour la conservation de la fertilité est de maximiser le recyclage au bénéfice de la régénération.

Les écosystèmes forestiers sont régulièrement sujets à des perturbations humaines (coupes d'éclaircie ou de renouvellement, intervention d'engins lourds...) ou à des perturbations naturelles (feux, tempête...). Ces perturbations peuvent avoir une incidence forte sur l'écosystème et plus particulièrement sur les réserves de nutriments présents dans les sols (Ranger *et al.*, 2007). Des changements, parfois irréversibles, des propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols peuvent se produire et engendrer des déclinés de fertilité et de productivité.

Parmi les opérations sylvicoles possibles, les coupes à blanc sont connues pour influencer fortement les réserves de nutriments présents dans les sols, au travers des processus suivants :

- pertes de nutriments lors de l'exportation de biomasse hors de la parcelle ;
- perturbations engendrées lors de la récolte et/ou du travail du sol ;

- pertes de nutriments dans les eaux de drainage profond du sol, engendrées par une production élevée de nitrates combinée à une diminution de l'absorption racinaire faisant suite à l'enlèvement du couvert.

La tempête Lothar du 26 décembre 1999 nous a permis de mesurer l'impact d'une coupe à blanc sur le fonctionnement de la hêtraie de Fougères. Les dommages forestiers ont provoqué une coupe à blanc involontaire sur un dispositif expérimental de suivi de l'évolution de la fertilité minérale appartenant au site atelier 'Hêtre de plaine' de Fougères (35). Nous avons mesuré un état initial du dispositif depuis 1996 et nous avons pu poursuivre les observations et mesures après cette tempête.

Cette étude quantifie l'évolution de quelques pools de nutriments de cette hêtraie de faible fertilité minérale et montre que les conséquences d'une suppression brutale du peuplement forestier ne sont pas neutres sur la fertilité minérale d'un tel écosystème.

## Dispositif expérimental, observations, mesures et analyses

Le peuplement détruit par la tempête de 1999 faisait partie d'une chronoséquence de hêtre pur composée de peuplements d'âge croissant répartis au sein d'une révolution forestière complète : 8 ans, 25 ans, 80 ans et 145 ans en 1996 (voir l'article précédent, en particulier la figure 3 p. 28). Le peuplement « 80 ans » sinistré, appelé ici « **peuplement tempête** », a été remplacé dans le dispositif à partir de l'année 2000 par un peuplement indemne équivalent (« 80 ans (bis) »). Le peuplement de 145 ans a servi de témoin lorsque nécessaire dans cette étude et nous l'appellerons « *hêtraie référence* ».

L'ensemble des peuplements de la chronoséquence a fait l'objet, en 1996, d'une campagne de « biomasse-minéralomasse » pour mesurer les stocks de nutriments contenus dans les différents compartiments des hêtres : nous avons donc pu estimer

sur le peuplement tempête la quantité de nutriments exportée par l'exploitation des bois et celle retournant au sol via les rémanents.

Pour la strate herbacée, des relevés phytosociologiques ont été effectués entre 1997 et 2003 selon la méthode de Braun-Blanquet (1964) et des campagnes de « biomasse-minéralomasse » ont été réalisées de 1996 à 2003 sur trois espèces d'intérêt (lierre, fougère aigle et ronce), dans le peuplement tempête et la hêtraie de référence. Les trois espèces d'intérêt ont été choisies car elles présentaient, parmi l'ensemble de la strate herbacée, les plus fortes variations liées à la tempête. Les campagnes ont permis d'étudier l'évolution de la végétation dans le peuplement tempête et de quantifier l'évolution de la masse d'éléments nutritifs contenus dans cette strate.

Les humus du peuplement tempête ont été décrits et leur composition analysée en 1996, puis en 2001. Enfin les sols de la chronoséquence ont été équipés en 1997 de lysimètres\* (bougies poreuses) qui ont permis de suivre, dans le peuplement tempête ainsi que dans la hêtraie référence, la qualité des solutions traversant le sol sur la période 1998-2004 (collecte tous les 28 jours et analyses chimiques). Les humidités volumiques du sol ont été mesurées sur la même période grâce à des sondes installées en même temps et aux mêmes profondeurs que les lysimètres. Ces données nous ont permis de calculer des bilans de masse d'éléments en solution dans le profil de sol 0-140 cm du peuplement tempête, sur la période 1998-2004, par période 28 jours.

## L'exportation de biomasse liée à la « coupe »

La tempête de 1999 a détruit la totalité du peuplement tempête et les arbres abattus ou cassés ont été exploités en mars 2000. Tous les bois (trunks et branches) d'un diamètre supérieur

à 7 cm ont été exportés de la parcelle. Les souches et les bois d'un diamètre inférieur à 7 cm sont restés au sol.

Les exportations et les retours au sol de nutriments liés à cette « coupe » sont présentés dans le tableau 1. On constate que les quantités exportées, c'est-à-dire perdues pour l'écosystème, peuvent être importantes par rapport aux réserves disponibles\* dans le sol et aux réserves totales\* dans les humus, en particulier pour le calcium, le magnésium et le potassium ; nous ne commenterons pas dans cet article le cas du phosphore, dont il est établi par ailleurs (Legout *et al.*, ce volume) qu'il n'est pas préoccupant pour la fertilité de la hêtraie de Fougères. En comparaison des réserves disponibles dans le sol (non compris l'humus), les exportations représentent 40 % des réserves de potassium, 118% des réserves de calcium et 80 % des réserves de magnésium.

## L'évolution des humus

Dans la hêtraie de Fougères, l'évolution classique des humus est un épaissement avec l'âge des peuplements, avec présence de mull modérément actif dans les jeunes peuplements évoluant vers des moder à horizons O1 à O4 continus dans les jeunes et vieilles futaies (Jabiol, 2000). Les observations morphologiques des humus avant et après la tempête (1996 et 2001) montrent une forte diminution de leur épaisseur dans le peuplement tempête. La quantité de matière sèche ainsi que les stocks de carbone et d'azote des humus ont fortement diminué (tableau 2). La conséquence de la tempête est d'une part l'absence de retour au sol de litière et d'autre part un changement du microclimat au sol, avec notamment une augmentation de la luminosité, de la température et de l'humidité pendant la saison de végétation. Ces changements agissent de façon positive sur les populations de décomposeurs : la minéralisation de la

matière organique s'est donc accélérée et les stocks de matière organique et de nutriments des humus ont diminué rapidement. Une partie de la matière organique a également pu être intégrée aux premiers horizons du sol. La question est alors de savoir ce que sont devenus les nutriments déstockés par minéralisation de l'humus.

## L'évolution de la végétation herbacée

Les relevés phytosociologiques (tableau 3) ont permis de caractériser l'état de la strate herbacée avant la tempête (Juillet 1999) et de suivre son évolution après l'événement (Juin 2001 et Juin 2003). Le taux de recouvrement\* de la strate herbacée augmente après la tempête et quelques saisons de végétation ont suffi après l'enlèvement du peuplement pour que la strate herbacée recouvre la quasi-totalité de la surface du sol (96% en juin 2003). En outre, les coefficients moyens d'Abondance-Dominance\* témoignent de changements importants selon les espèces : le lierre (*Hedera helix* L.), qui était l'espèce la plus abondante avant la tempête, régresse fortement après l'évènement alors que la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) et la ronce (*Rubus fruticosus* L.) se sont fortement développées et recouvrent quasiment toute la surface du sol.

L'évolution de la biomasse herbacée et des nutriments contenus dans cette biomasse dans les années suivant la tempête est présentée dans le tableau 4. En comparaison de la hêtraie de référence, on constate dans le peuplement tempête une forte réduction de la biomasse et des nutriments contenus dans le lierre (*Hedera helix* L.) et, inversement, une forte augmentation de la biomasse et des nutriments pour la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) et la ronce (*Rubus fruticosus* L.). Par rapport à la hêtraie référence en 2003, la biomasse du lierre est réduite de trois quarts mais celle de la fougère a plus que triplé et celle de

\* Voir les définitions dans le glossaire en fin d'article, p.39

		Azote (N kg.ha <sup>-1</sup> )	Phosphore (P kg.ha <sup>-1</sup> )	Potassium (K kg.ha <sup>-1</sup> )	Calcium (Ca kg.ha <sup>-1</sup> )	Magnésium (Mg kg.ha <sup>-1</sup> )
Stocks	Humus	275	45	44	149	46
	Sol 0-70 cm	5694	438	383	156	59
Exportations	Branches > 7cm	25	2	17	20	4
	Troncs > 7cm	204	14	137	163	43
	TOTAL	229	16	155	183	47
Retours au sol	Feuilles	27	1	11	4	1
	Souches	77	9	58	27	9
	Branches < 7cm	141	14	67	66	13
	Troncs < 7cm	3.3	0.4	2	2	0.5
	TOTAL	248	25	138	100	24

Tab. 1 : exportations et retours au sol de nutriments lors de la coupe dans le peuplement tempête, en comparaison des réserves initiales de nutriments dans les humus et dans le sol (0-70 cm)

Pour les humus, il s'agit des réserves totales\* et pour les sols, il s'agit des réserves totales (Azote), échangeables\* (Calcium, Magnésium, Potassium) ou assimilables\* (Phosphore)

	Matière sèche (kg.ha <sup>-1</sup> )		Carbone (kg.ha <sup>-1</sup> )		Azote (kg.ha <sup>-1</sup> )	
	1996	2001	1996	2001	1996	2001
Couche OI	2170 (±386)	598 (±156)	1054 (±188)	281 (±134)	41 (±7)	11 (±5)
Couche Of + Oh	74825 (±17291)	18771 (±3450)	32586 (±7530)	6965 (±1741)	1422 (±328)	307 (±88)
Somme (OI, Of, Oh)	76995	19369	33640	7246	1463	318

Tab. 2 : quantité de matière sèche, de carbone et d'azote dans l'humus du peuplement tempête avant et après la tempête de 1999 (Moyenne des échantillons d'humus collectés ; 20 répétitions)

Les intervalles de confiance (à 95%) sont indiqués entre parenthèses.

	Juillet 1999	Juin 2001	Juin 2003
Taux de recouvrement (%)			
Strate herbacée	81	84	96
Coefficient d'Abondance-Dominance			
<i>Hedera helix</i> L.	3.3	2.3	1.0
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	2.7	2.4	4.0
<i>Rubus fruticosus</i> L.	1.5	3.3	3.0

Tab. 3 : synthèse des relevés de végétation dans le peuplement tempête, avant et après la tempête de 1999 ; taux de recouvrement\* global de la strate herbacée et coefficients moyens d'Abondance-Dominance des trois espèces d'intérêt

			1996	2000	2001	2003
Lierre ( <i>Hedera helix</i> L.)	Biomasse	Hêtraie Référence	412	285	285	246
		Peuplement Tempête	412	266	117	63
	Nutriment	Hêtraie Référence	14	10	10	9
		Peuplement Tempête	14	9	4	2
Fougère ( <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn)	Biomasse	Hêtraie Référence	21	29	34	47
		Peuplement Tempête	21	334	943	1620
	Nutriment	Hêtraie Référence	0.6	0.8	1	1
		Peuplement Tempête	0.6	9	26	45
Ronce ( <i>Rubus fruticosus</i> L.)	Biomasse	Hêtraie Référence	33	117	117	188
		Peuplement Tempête	33	389	899	1116
	Nutriment	Hêtraie Référence	1	4	4	7
		Peuplement Tempête	1	15	35	43
Ensemble des 3 espèces (total strate herbacée !)	Biomasse	Hêtraie Référence	466	431	436	481
		Peuplement Tempête	466	989	1959	2779
	Nutriment	Hêtraie Référence	15.6	14.8	15	17
		Peuplement Tempête	15.6	33	65	90

Tab. 4 : évolution de 1996 à 2003 de la biomasse et des nutriments (N+P+K+Ca+Mg) de trois espèces herbacées d'intérêt, pour le peuplement tempête et la hêtraie de référence ; les valeurs sont exprimées en kg.ha<sup>-1</sup>

Attention : la somme des trois espèces d'intérêt ne représente pas l'ensemble de la strate herbacée ; par ailleurs, seule la végétation de la hêtraie référence a été mesurée en 1996 : les mêmes valeurs ont été attribuées par défaut au peuplement tempête, initialement très semblable.

la ronce a sextuplé, de sorte que la biomasse totale des 3 espèces a presque triplé. Ce résultat n'est pas transposable à l'ensemble de la strate herbacée mais, vu le statut des 3 espèces d'intérêt, il reflète néanmoins une très nette augmentation de la biomasse herbacée (corroboré par l'évolution du taux de recouvrement de la strate, tableau 3).

L'ouverture soudaine du milieu par la « coupe à blanc » a favorisé le développement de la strate herbacée, privilégiant certaines espèces (fougère aigle, ronce) aux dépens des autres (lierre). Les espèces qui se sont développées ont pu profiter d'une part des changements de microclimat au sol après l'enlèvement du peuplement (augmentation de luminosité, de l'humidité et de la température pendant la saison de végétation) et d'autre part de la libération de nutriments par minéralisation des humus et nitrification. La tempête de 1999 a donc été suivie d'un transfert de fertilité d'un compartiment de l'écosystème à l'autre, les nutriments contenus dans l'humus étant en partie transférés vers la strate herbacée. Cette végétation herbacée peut être considérée comme un obstacle à la régénération ou la plantation d'un nouveau peuplement mais elle a aussi un effet bénéfique sur la fertilité minérale du sol en immobilisant temporairement une partie des nutriments qui auraient pu être perdus par drainage profond.

### Les flux d'éléments dans le sol

Le surplus des nutriments libérés par minéralisation de l'humus et nitrification, et notamment le nitrate qui est de loin le plus abondant dans ce processus, se retrouve dans les solutions de sol dont nous avons suivi l'évolution des concentrations au cours du temps à différentes profondeurs.

### Migration des ions nitrate en profondeur

L'évolution des concentrations en nitrate dans les solutions de sol du peuplement tempête est présentée dans

la figure 1. Les concentrations en nitrate dans la hêtraie référence sont faibles et stables sur la période 1999-2004 quelle que soit la profondeur. En revanche, les concentrations en nitrate dans le peuplement tempête ont fortement augmenté à -10 cm, -30 cm et -55 cm en 2000 et à -80 cm et -120 cm en 2001. Les concentrations diminuent ensuite à -10 cm et -30 cm en 2001 et retrouvent un niveau moyen inférieur à 1 mg.l<sup>-1</sup> à partir de 2002 quelle que soit la profondeur. Les changements du microclimat au sol, consécutifs à la tempête et décrits précédemment, ont entraîné une nitrification importante à la surface du sol les deux années suivant l'événement. En l'absence de végétation suffisante, les nitrates produits en surface ont alors migré vers la profondeur (lixiviation\*), ce qui explique l'augmentation des concentrations à -10 cm, -30 cm et -55 cm au cours de l'année 2000. La strate herbacée s'est ensuite fortement développée et a pu prélever le nitrate produit à la surface du profil (ou a exercé un contrôle négatif sur la nitrification), limitant ainsi la lixiviation des nitrates. Le transfert des nitrates dans le profil de sol étant un processus lent, les nitrates produits en 2000 en surface ont continué leur migration vers la profondeur entraînant une augmentation successive des concentrations en nitrate aux profondeurs de -55 cm, -80 cm et -120 cm dans les 2 ans suivant la tempête. À partir de 2002, les concentrations en nitrate retrouvent des niveaux faibles, inférieurs à ceux enregistrés avant la tempête.

### Estimation des pertes en nutriments par drainage profond

Dans un sol, la migration d'un anion en solution comme le nitrate (N-NO<sub>3</sub>) est obligatoirement liée à celle d'un cation comme par exemple le K<sup>+</sup> (potassium), le Ca<sup>2+</sup> (calcium) ou encore le Mg<sup>2+</sup> (magnésium). Le nitrate est alors qualifié d'anion vecteur et il entraîne avec lui un cation qui, s'il migre au delà de la zone classiquement explorée par les racines (0 -120 cm), est perdu pour l'écosystème. L'évolution des masses de nutriments en solution

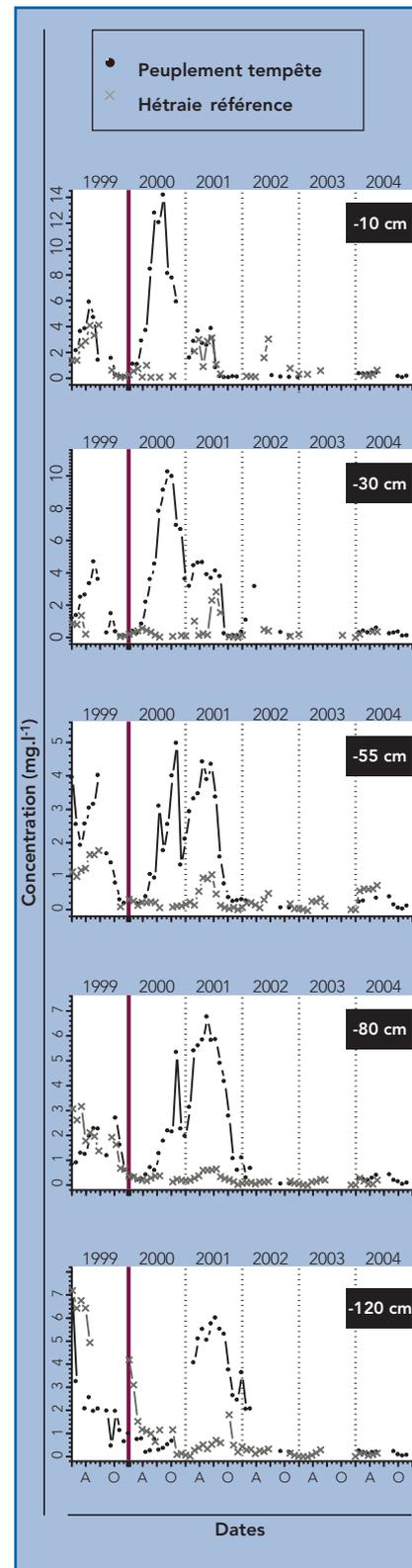


Fig. 1 : évolution des concentrations en nitrate (N-NO<sub>3</sub>) dans les solutions de sol du peuplement tempête et de la hêtraie de référence, sur la période 1999-2004 (A=Avril ; O=Octobre)

dans le profil de sol 0-140 cm du peuplement tempête sur la période 1999-2004 (figure 2) montre que la lixiviation des nitrates dans les deux ans suivant la tempête a été accompagnée d'une migration de  $Mg^{2+}$ , de  $K^+$  et de  $Ca^{2+}$ , en fonction de leur disponibilité dans le profil de sol.

Considérant que i) la perte de nutriments par écoulements préférentiels dans le profil de sol est négligeable et que ii) les nitrates présents dans le profil de sol sont produits en surface et migrent lentement vers la profondeur, alors la masse maximum d'un nutriment ( $N-NO_3^-$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ) présent dans le profil 0-140 cm sur la période 2000-2001 constitue une estimation de la perte maximum par drainage profond imputée à la tempête. Les pertes de nutriments liées à la tempête par drainage profond ont ainsi été estimées à 25.2 kg.ha<sup>-1</sup> de nitrate ( $N-NO_3^-$ ), 7.6 kg.ha<sup>-1</sup> de potassium, 2.7 kg.ha<sup>-1</sup> de calcium et 10.6 kg.ha<sup>-1</sup> de magnésium. Cette

perte est de courte durée à l'échelle de la vie du peuplement (2 ans), puis le système retrouve une stabilité. En comparaison des réserves disponibles dans les sols (tableau 1), les pertes par drainage profond imputées à la tempête représentent environ 2% des réserves de potassium et de calcium et 18% des réserves de magnésium.

### Conclusion

De nombreux auteurs ont déjà montré en d'autres circonstances que les conséquences d'une tempête ou d'une coupe à blanc sur la fertilité minérale du sol ne sont pas neutres (Baumler and Zech, 1999; Brown et al., 1973; Hornbeck et al., 1990; Ranger et al., 2007). Les pertes de nutriments par exportation de biomasse hors de la parcelle sont importantes et l'ouverture brutale du milieu ainsi que l'arrêt du recyclage interne des éléments chimiques par la végétation (arborée ou, dans certains cas, herbacée) peut entraîner des pertes impor-

tantes de nutriments par drainage. Des changements drastiques de réserves de nutriments s'opèrent dans l'écosystème ainsi qu'un changement du fonctionnement des cycles biogéochimiques. À Fougères, nous avons pu calculer les pertes de nutriments pour l'écosystème, imputables à une « coupe à blanc » provoquée par la tempête de 1999 :

$$\text{Pertes tempête} = \text{Exportation de biomasse hors de la parcelle} + \text{Pertes par drainage}$$

Ce calcul conduit à des pertes de 254 kg.ha<sup>-1</sup> d'azote, 162 kg.ha<sup>-1</sup> de potassium, 186 kg.ha<sup>-1</sup> de calcium et 58 kg.ha<sup>-1</sup> de magnésium. En comparaison des réserves disponibles dans le sol (non compris l'humus), ces pertes représentent 42%, 119% et 98% des réserves, respectivement pour le potassium, le calcium et le magnésium. Ceci signifie que, dans les quelques années suivant la tempête, l'écosystème a perdu une masse de nutriments du même ordre de grandeur que les stocks disponibles dans les sols pour le calcium et le magnésium, ce qui est considérable.

Ces pertes pour l'écosystème sont à imputer très majoritairement à l'exportation de biomasse. En comparaison, les pertes par drainage profond s'avèrent très faibles, excepté pour le magnésium : 11 kg (soit 18% des réserves disponibles du sol) contre 47 kg exportés. La végétation herbacée qui s'est développée rapidement suite à la perturbation a permis de limiter fortement les pertes de nutriments par drainage profond, en immobilisant temporairement les nutriments. Les nutriments initialement présents dans les humus ont également pu être intégrés dans les premiers horizons du sol sous forme de matières organiques, ou encore incorporés dans la biomasse microbienne. Il y a donc eu, pour simplifier, un déstockage des nutriments des humus vers la strate herbacée et vers le sol. Il s'agit donc d'un transfert de fertilité et non d'une perte pour l'écosystème.

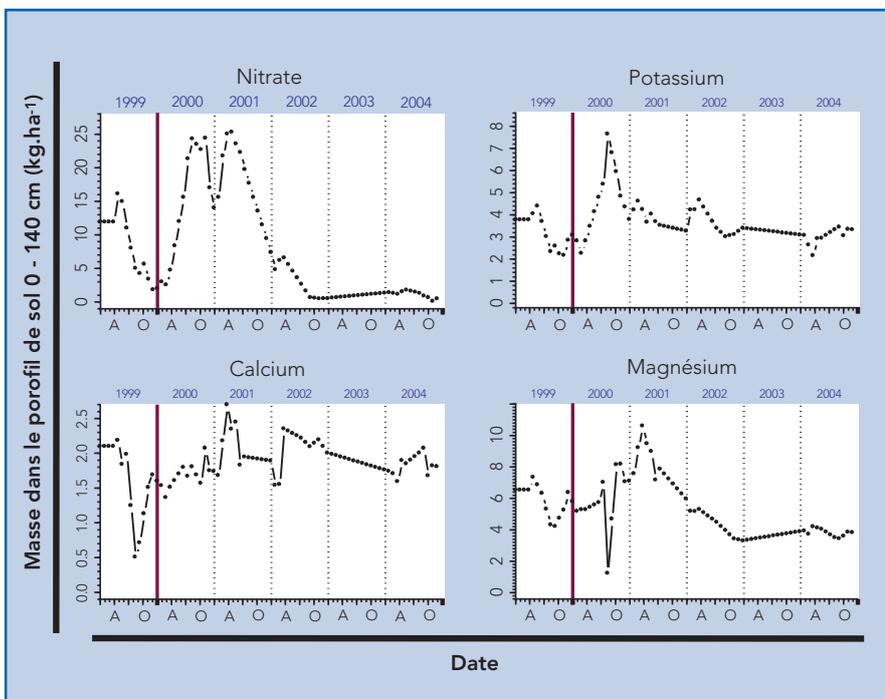


Fig. 2 : évolution de la masse de nutriments en solution dans les sols (0-140cm) du peuplement tempête sur la période 1999-2004 (A=Avril ; O=Octobre)

La masse a été calculée grâce aux mesures d'humidité volumique, converties en quantité d'eau puis multipliées par les concentrations de nutriments dans les solutions collectées par les lysimètres\*.

Si l'on se base sur les résultats de cette étude et le rôle joué ici par la strate herbacée, les coupes progressives de régénération et le maintien de semenciers jusqu'à ce que la régénération soit bien établie sont, par analogie, des méthodes permettant de limiter les pertes de nutriments par drainage. Elles maximisent le transfert de fertilité (humus vers végétation et sol) décrit ci-dessus : la libération des nutriments contenus dans la litière est bien plus progressive que dans le cas d'une suppression brutale du couvert, elle réapprovisionne lentement le système sol-plante et le nouveau peuplement en profite pleinement.

**Arnaud LEGOUT**

UR 1138 BEF

Biogéochimie des Ecosystèmes  
Forestiers  
INRA Nancy

**Claude NYS**

UR 1138 BEF

INRA Nancy

**Jean-François PICARD**

UMR INRA-UHP 1137 EEF

Ecologie et Ecophysologie  
Forestières  
INRA Nancy

**Etienne DAMBRINE**

UR 1138 BEF

INRA Nancy

**Serge DIDIER**

UR 1138 BEF

INRA Nancy

**Christian KIEFFER**

UMR INRA-UHP 1137 EEF

INRA Nancy

## Bibliographie

Baumler R., Zech W.G., 1999. Effects of forest thinning on the streamwater chemistry of two forest watersheds in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* vol. 116 n°1-3, pp.111-128

Braun-Blanquet J., 1964. *Pflanzensoziologie-Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer Verlag, Wien

Brown G.W., Gahler A.R., Marston R.B., 1973. Nutrient losses after clear-

cut logging and slash burning in the Oregon coast range. *Water Resources Research* n° 9, pp. 1450-1453

Hornbeck J.W., Smith C.T., Martin C.W., Tritton L.M., Pierce R.S., 1990. Effects of intensive harvesting on nutrient capitals of three forest types in New England. *Forest Ecology and Management* vol. 30 n°1-4, 55-64

Jabiol B., 2000. Evolution de la diver-

sité et du fonctionnement des humus au cours d'une révolution forestière en futaie régulière de hêtres. Site-atelier de la forêt de Fougères, Nancy

Ranger J., Loyer S., Gelhaye D., Pollier B., Bonnaud P., 2007. Effects of clear-cutting of Douglas-fir plantation (*Pseudotsuga menziesii* F.) on the chemical composition of soil solutions and on the leaching of DOC and ions in drainage waters. *Annals of Forest Science* n° 64, pp. 183-200

## Glossaire

**Coefficient ou indice d'Abondance-Dominance** : estimation globale de la densité (nombre d'individus ou Abondance) et du taux de recouvrement (projection verticale des parties aériennes des végétaux ou Dominance) des éléments constituant la végétation dans l'aire échantillon.

**Lixiviation** : migration verticale à travers le sol des éléments dissous dans l'eau.

**Lysimètre** : appareil inséré dans le sol permettant de collecter des solutions de sol afin d'étudier l'évolution de leur composition chimique.

**Taux de recouvrement** : proportion de la surface du sol recouverte par la végétation dans l'aire échantillon.

**Réserve totale, disponible, échangeable, assimilable** : pour un nutriment, on distingue généralement dans les sols la réserve disponible pour les plantes, de la réserve non-disponible, c'est-à-dire non assimilable sans avoir préalablement subi une transformation (minéralisation de la matière organique, altération des minéraux...). La somme des réserves disponible et non-disponible pour les plantes constitue la réserve totale en ce nutriment. Pour les réserves disponibles, on parle de réserves échangeables pour le calcium, le magnésium et le potassium et de réserves assimilables lorsqu'il s'agit du phosphore.

# Rallongement de la saison de végétation des hêtraies et des chênaies françaises dans les prochaines décennies Conséquences possibles sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers

Le réseau RENECOFOR fournit des données phénologiques inestimables pour l'étude des cycles de développement des arbres forestiers, et l'établissement de modèles de réponse au climat. Les modèles du chêne et du hêtre ont été confrontés aux scénarios de changement climatique pour prévoir comment peut évoluer leur saison de végétation d'ici la fin du siècle. Résultat : la durée de végétation va globalement augmenter, avec des différences selon les espèces et les régions. Mais les interactions possibles sont si complexes qu'on ne peut pas encore en tirer de conclusions opérationnelles.

La mise en place des feuilles et la longueur de la saison de végétation étant au cœur des processus de fonctionnement des écosystèmes végétaux terrestres, tout changement peut avoir des répercussions importantes sur le cycle annuel du carbone, la croissance des arbres et leur survie. Ainsi, la phénologie foliaire est reconnue comme un trait fonctionnel à très haute valeur adaptative car un individu ou une population non adaptée au climat local va rapidement disparaître (exemple : débourrement précoce sous un climat à gelées tardives fréquentes). En France, pour les espèces forestières adultes, ce sont les observations réalisées depuis 1997 dans le réseau RENECOFOR qui correspondent aux séries homogènes les plus longues disponibles. Dans des articles publiés précédemment, nous avons étudié la variabilité spatiale et temporelle des

cycles de développement des peuplements (débourrement, jaunissement et longueur de la saison de végétation) (Lebourgeois *et al.*, 2006a; Lebourgeois *et al.*, 2006b; Lebourgeois *et al.*, 2008).

Face au questionnement de la communauté scientifique et forestière sur les impacts à long terme des changements climatiques sur les forêts françaises, nous avons entrepris une nouvelle analyse des données phénologiques dans l'objectif de quantifier l'importance des changements attendus sur la saison de végétation à moyen et long termes (Lebourgeois *et al.*, 2010). Cet article présente les principaux résultats de ce travail. Nous avons élaboré des modèles spécifiques pour le chêne (sessile et pédonculé) et le hêtre car des études récentes fondées sur les analyses des bilans de carbone suggèrent que le chan-

gement climatique pourrait affecter très différemment ces deux genres (Davi *et al.*, 2006). Les deux espèces de chênes n'ont pas été différenciées dans l'analyse en raison de leurs réponses très similaires aux facteurs climatiques (Lebourgeois *et al.*, 2008). Un aperçu de la méthodologie est présenté en encadré p.45 mais nous renvoyons les lecteurs aux articles publiés dans la littérature scientifique pour une présentation détaillée (Lebourgeois *et al.*, 2010).

## Les facteurs climatiques qui contrôlent la phénologie foliaire diffèrent entre chêne et hêtre

Pour les deux espèces, la date de mise en place des feuilles est d'abord contrôlée par les conditions thermiques et la quantité de rayonnement solaire de janvier et ceci particulièrement pour le hêtre.

### Aperçu méthodologique

Dans une première étape, les modèles bioclimatiques des dates moyennes de débournement, de jaunissement et la longueur de la saison de végétation ont été élaborés sur la période 1997-2006 à partir des données des 29 chênaies et des 22 hêtraies du réseau RENECOFOR (dont deux hêtraies luxembourgeoises). Ainsi, entre 1997 et 2006, 431 observations pour le débournement ont été utilisées (178 pour le hêtre et 253 pour les chênes) et 439 pour le jaunissement (179/260), soit un total de 870 dates. Pour ces premiers modèles dits modèles de calibration, nous avons utilisé des données mensuelles de températures (T) et de précipitations (P) issues de 71 stations du réseau national de Météo-France. Des données d'évapotranspiration (ETP) et de bilan hydrique « climatique » (P-ETP) ont également été utilisées.

Dans une seconde étape, ces modèles ont été utilisés pour définir, sur la France entière à partir de données climatiques spatialisées, les dates moyennes sur la période 1991-2000 (période de référence dans la suite de l'étude) et les périodes futures (2041-2070) et (2071-2100). Pour la période 1991-2000, nous avons utilisé les données spatialisées issues de la base de données climatiques mensuelles européennes (grilles 10'x10'; Climate Research Unit (CRU TS 1.2), [www.cru.uea.ac.uk](http://www.cru.uea.ac.uk)). Pour la période 2001 à 2100, nous avons utilisé les sorties de quatre modèles de circulation atmosphérique (HadCM3, CSIRO2, CGCM2 et PCM) correspondant aux deux scénarios socio-économiques A2 (forte croissance

mondiale) et B2 (croissance réduite et limitation des émissions) disponibles au « Tyndall Centre for Climate Change Research (TYN SC 1.0 – 10'x10' »). L'utilisation de plusieurs modèles est essentielle car elle permet de prendre en compte l'hétérogénéité des prévisions du réchauffement. Pour la prédiction des dates des différentes phases phénologiques, nous avons utilisé la technique des forêts d'arbres aléatoires (RandomForest) (Lebourgeois *et al.*, 2010 pour une présentation détaillée). Les modèles expliquent entre 35 % et 55 % de la variabilité des dates des différentes phases. Les erreurs de prédiction des modèles varient de 7 à 9 jours pour le débournement et le jaunissement et de 12 à 15 jours pour la longueur de la saison de végétation. Cette précision des modèles est du même ordre que celle observée avec des approches plus complexes fondées sur des processus physiologiques et doit être mise en parallèle avec la précision des observations faites par les observateurs du RENECOFOR (4 à 7 jours).

Les cartes présentées ici sont des cartes « potentielles » c'est-à-dire que les prédictions des différentes dates (sur les périodes actuelles et futures) ont été faites sur l'ensemble de la France sans tenir compte des fréquences de présence des espèces. Afin que le lecteur puisse juger de la zone de validité des résultats, nous avons présenté dans la figure 1, la répartition actuelle des chênes et du hêtre établie à partir des données de l'Inventaire Forestier National (<http://www.ifn.fr/spip/>) et de la base EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005)

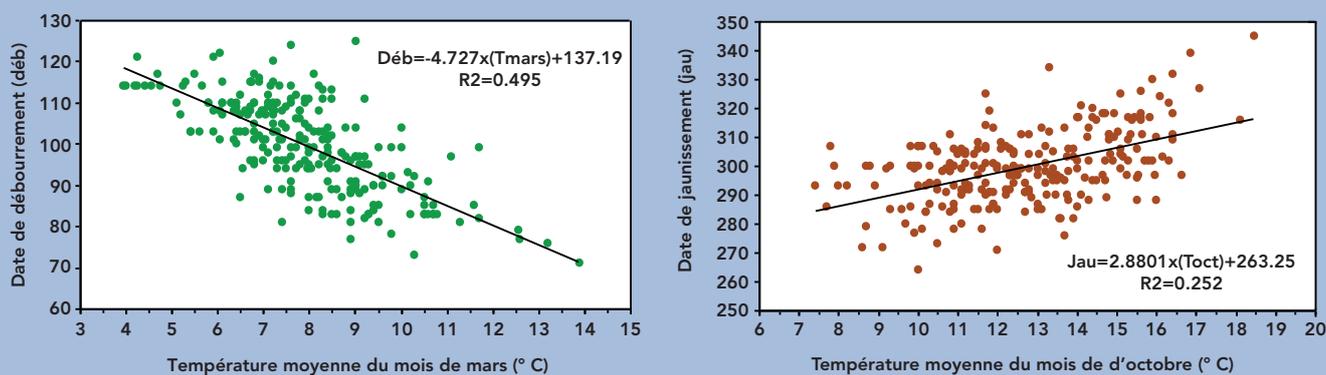


Fig. 1 : relation entre les dates de débournement et la température moyenne de mars (à gauche) et entre les dates de jaunissement et la température moyenne d'octobre (à droite) pour les chênaies du réseau RENECOFOR (période 1997-2006)

Dates sont exprimées en jour julien (= nombre de jours depuis le premier janvier). La date de débournement la plus précoce correspond au jour 71 (= 12 mars) et la plus tardive au jour 125 (= 5 mai). Pour le jaunissement, les dates s'étalent du jour 264 (=21 septembre) au jour 345 (=11 décembre).

Mais, par la suite, ce sont les conditions thermiques d'avril et de mai qui gouvernent la feuillaison du hêtre alors que celle du chêne répond aux températures de mars. Pour le chêne, par exemple, une température plus élevée de 1 °C en mars se traduit par une avancée de la date de débourrement d'environ jours (période 1997-2006 ; figure 1, p.40). Pour le jaunissement, la température et la quantité de rayonnement solaire en début d'automne (octobre et novembre) sont les paramètres les plus importants pour expliquer la fin de la saison de végétation. Ainsi, toujours pour les chênaies, une température moyenne plus élevée de 1 °C en octobre se traduit par un jaunissement plus tardif d'environ 3 jours.

Les modèles élaborés ont permis de dresser des cartes illustrant la différence globale entre le chêne et le hêtre et également les gradients régionaux (figure 2). À l'échelle nationale, et sous climat actuel, les gradients phénologiques les plus forts sont observés du sud-ouest au nord-est. Ils correspondent à un retard de la feuillaison, une avan-

cée du jaunissement et donc à un raccourcissement de la longueur de la saison de végétation. Pour le chêne, la saison de végétation dure plus de 210 jours dans l'Ouest et le Sud-Ouest et entre 170 et 190 jours dans le Nord et l'Est, ce qui correspond à une réduction d'environ quatre jours par degré de longitude.

Pour les hêtraies, même si la comparaison avec les chênaies n'est pas aisée en raison des aires de répartition différentes entre les espèces, la saison de végétation apparaît globalement plus courte et elle est de 180 jours en moyenne. Il est à noter que ces gradients phénologiques sont très cohérents avec les cartes européennes établies pour la période 1961-1998 (Rötzer et Chmielewski, 2001).

**L'effet des changements climatiques sera très différent entre les régions et entre les deux espèces**

Bien que les résultats diffèrent entre les modèles et les scénarios (voir Lebourgeois et al., 2010 pour

une analyse détaillée), nos analyses montrent des variations notables de la phénologie du chêne et du hêtre à la fin du 21<sup>e</sup> siècle (figures 3 et 4).

**Les tendances globales**

Dans la plupart des régions, les modèles prédisent un débourrement plus précoce et un jaunissement plus tardif aboutissant à un rallongement de la saison de végétation. Ainsi, les changements climatiques se traduisent par un rallongement d'au moins 10 jours de la période active dans de nombreuses régions. Avec le scénario le plus pessimiste (HadCM3-A2, voir explications dans l'encadré), le rallongement est estimé entre 20 et plus de 40 jours sur une grande partie de la façade océanique.

Nos prédictions montrent également que les modifications de la phase automnale (retard de jaunissement) sont plus importantes que celles du printemps. Une telle différence était attendue car les différents modèles climatiques prédisent des changements plus forts pour la période automnale par

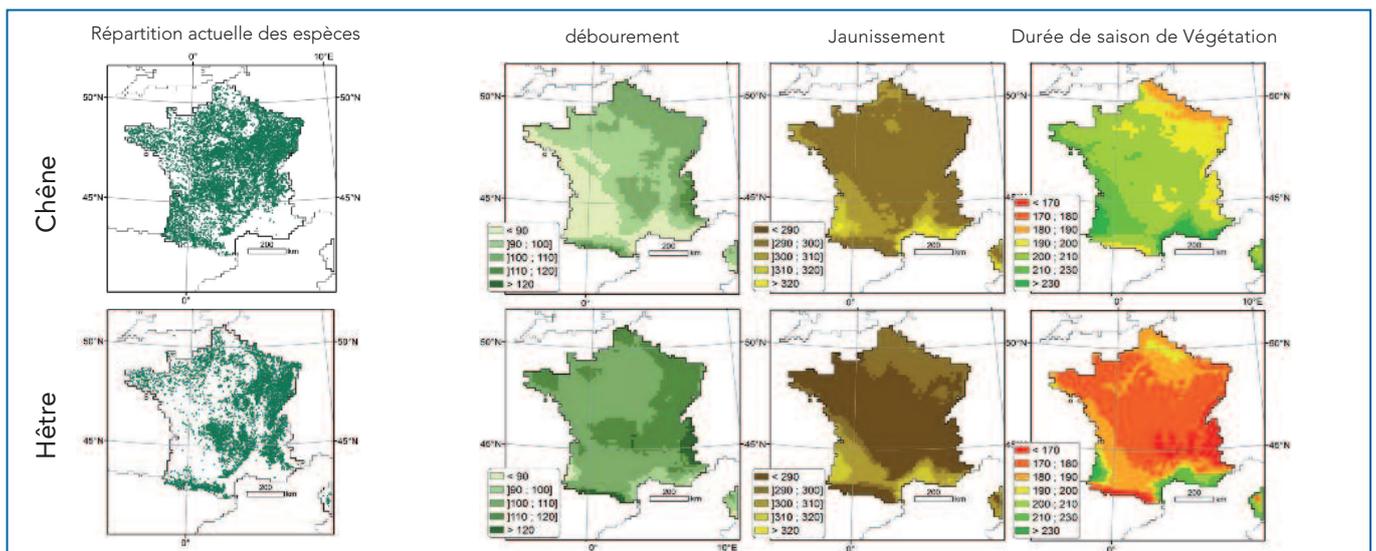


Fig. 2 cartographie des dates moyennes modélisées (en jour julien = numérotation de 1 à 365 ou 366) de débourrement et de jaunissement et de la durée (en jours) de saison de végétation du chêne et du hêtre en France pour la période 1991-2000

Chêne = chênes sessile et pédonculé. Les dates de débourrement, correspondent au stade d'au moins 20 % de bourgeons ouverts sur 10 % des arbres du peuplement RENECOFOR utilisées pour élaborer les modèles. Pour le jaunissement, ce sont les dates auxquelles au moins 90 % des arbres présentaient au moins 20 % de feuilles jaunes. La longueur de la saison de végétation est le nombre de jours entre ces deux évènements. Les cartes de répartition actuelle des espèces ont été élaborées à partir des données de l'Inventaire Forestier National (<http://www.ifn.fr/spip/>) et de la base écologique EcoPlant (Gégout et al. 2005); Les zones blanches y indiquent l'absence de l'espèce.

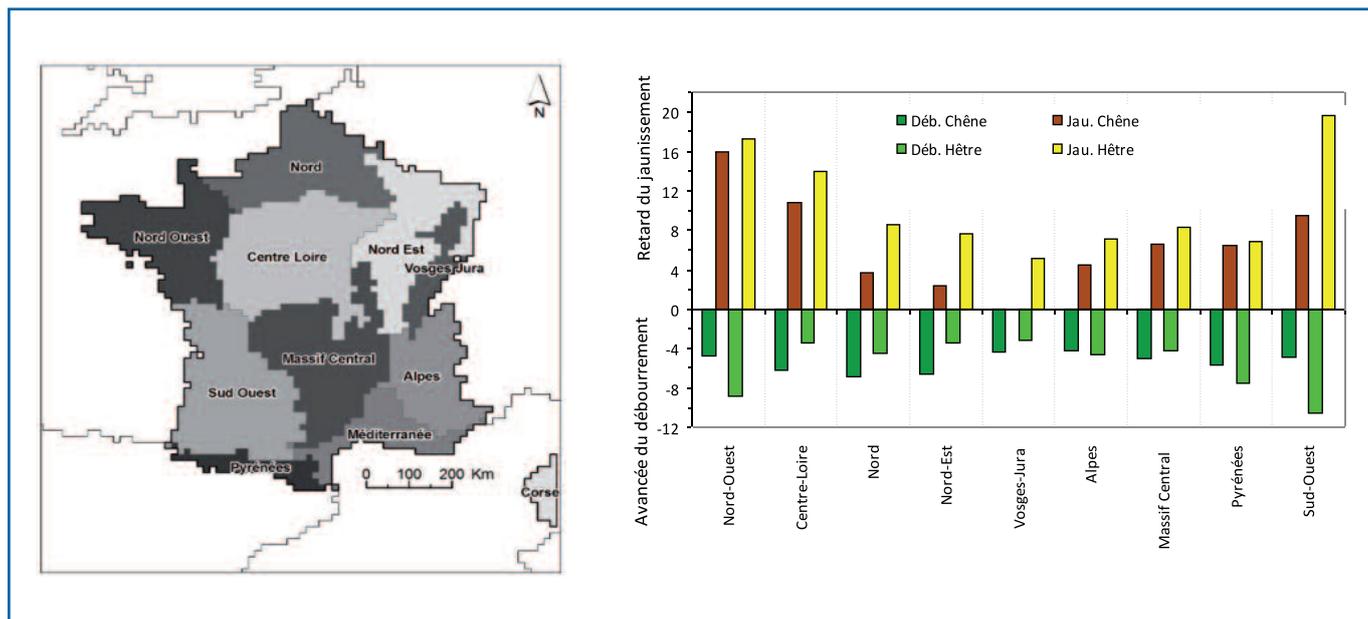


Fig. 3 : avance prédite du débournement et retard du jaunissement (en jours) par grandes régions mésoclimatiques et espèce à la fin du siècle (2071-2100) par rapport à la période de référence 1991-2000.

Par exemple, pour le hêtre dans le Nord-Ouest, le débournement devrait avoir lieu environ 10 jours plus tôt et le jaunissement être retardé d'environ 18 jours à la fin du siècle par rapport à la situation actuelle. Les valeurs correspondent aux moyennes calculées à partir des 4 modèles climatiques et des 2 scénarios de changement climatique.

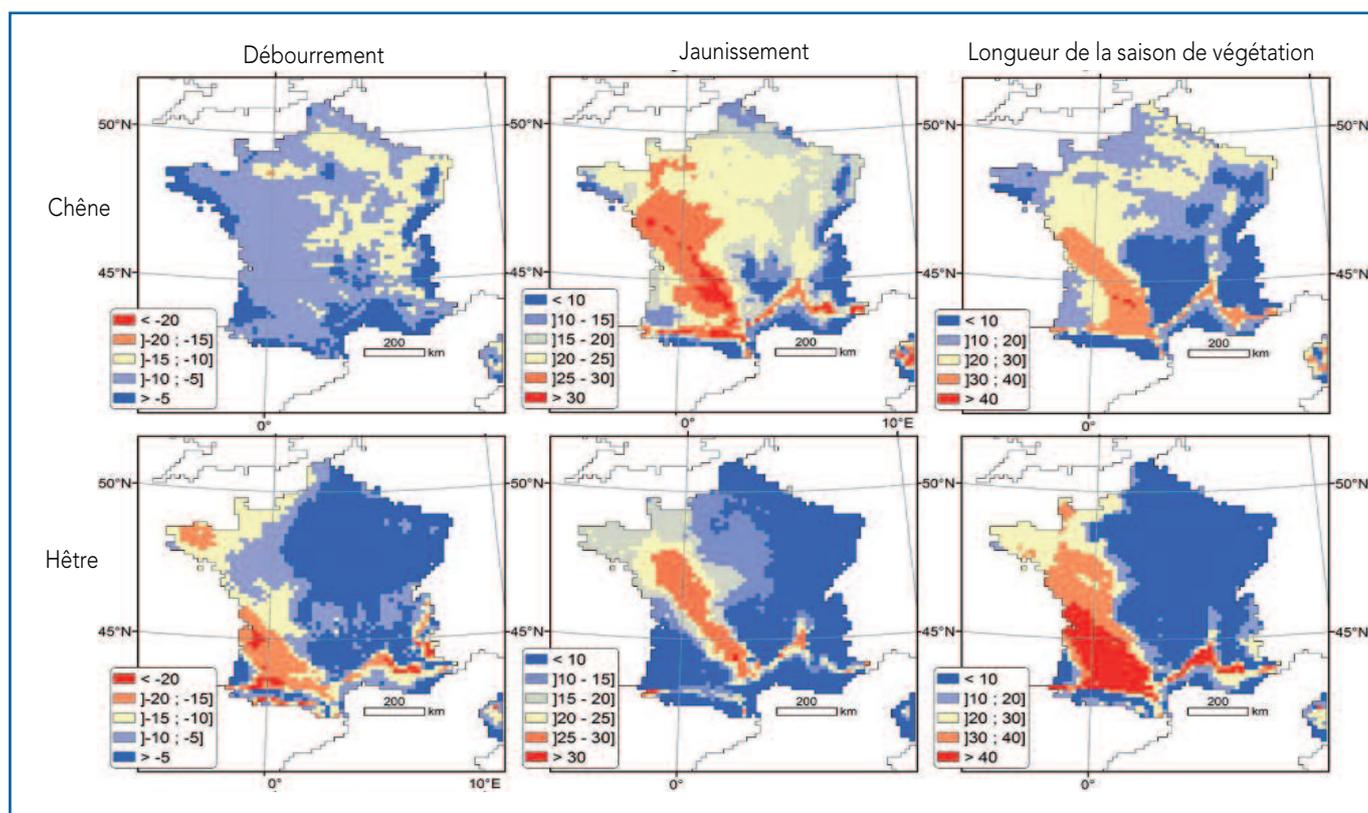


Fig. 4 : variations prédites (en jours) à la fin du 21<sup>e</sup> siècle (2071-2100) des dates de débournement, de jaunissement et de la durée de la saison de végétation

Chaque carte correspond à la différence entre la date moyenne modélisée sur la période 1991-2000 et celle prédite selon l'hypothèse A2-HadCM3 pour la période 2071-2100. Pour le débournement, une valeur négative correspond à une date plus précoce. Pour le jaunissement et la longueur de la saison de végétation, des valeurs positives correspondent respectivement à un retard du jaunissement et à un allongement de la saison de végétation. Chêne = chênes sessile et pédonculé. La lecture de ces cartes est à rapprocher de la répartition actuelle des deux espèces, rappelée dans la figure 2.

rapport aux autres saisons (environ +2 °C au printemps et +4 °C en automne avec le scénario HadCM3-A2).

### Les particularités des chênaies

Pour les chênaies dans le nord de la France, on observe une réponse différentielle entre l'ouest et l'est. Ainsi, l'avance du débourrement augmente d'ouest en est alors que, pour le jaunissement, la tendance inverse est observée avec un retard du jaunissement plus fort à l'ouest. Globalement, la saison de végétation augmente fortement mais l'origine de ce rallongement est différente le long du gradient longitudinal. De fortes variations sont également prédites dans le sud de la France et notamment dans le sud-ouest avec un rallongement de la saison de végétation de plus de 30 jours essentiellement lié à un jaunissement plus tardif des chênaies.

### Les particularités des hêtraies

Dans la partie nord de la France, les tendances les plus fortes sont observées dans le contexte océanique avec un rallongement de la saison de végétation d'en moyenne 20 jours lié à la fois à un débournement plus précoce et un jaunissement plus tardif. Pour l'est, les prédictions des variations sont nettement plus faibles avec des changements le plus souvent inférieurs à 10 jours. Les très fortes tendances observées dans la partie sud-ouest (rallongement de plus de 40 jours de la longueur de la saison de végétation) doivent être considérées avec précaution en raison d'une part de la faible présence actuelle du hêtre dans ce contexte et, d'autre part, des prédictions quant à son aire de répartition future (Piedallu *et al.*, 2009).

### Quelles pourraient être les conséquences de tels changements ?

Pour la phénologie, une des principales adaptations correspond à trouver le meilleur compromis

entre l'optimisation de la durée de saison de croissance et l'évitement des dommages engendrés par le froid, via une régulation des dates d'entrée en dormance à l'automne et de sa levée au printemps (Vitasse *et al.*, 2009). Ainsi, il est globalement reconnu que les arbres des zones tempérées ou boréales se sont adaptés de façon optimale à leur environnement local en minimisant la fréquence de dommages par le froid, tout en maximisant la durée de leur période de croissance. La coordination des événements phénologiques avec les variations climatiques constitue donc un facteur crucial dans les adaptations des espèces aux contraintes climatiques et détermine en partie leurs aires de répartition (Chuine et Beaubien 2001). La capacité des espèces à modifier leur phénologie en réponse à des changements environnementaux définira donc en partie leur capacité à se maintenir dans le futur. La figure 5 présente quelques conséquences possibles des modifications des phases printanières et automnales sur le fonctionnement des forêts caducifoliées.

### Des effets favorables...

Les changements phénologiques peuvent affecter positivement la croissance à travers le rallongement de la période photosynthétiquement active, l'augmentation du stockage des sucres en fin de saison (Barbaroux et Bréda, 2002) ou encore la diminution des dégâts liés aux attaques d'insectes ou de pathogènes par asynchronisme de développement (Netherer et Schopf, 2010). Pour les insectes, par exemple, l'asynchronisme correspond au fait que les phases de développement foliaire ne correspondent plus à leurs exigences quant à la reproduction des adultes ou à l'émergence des larves phytophages. Concernant la croissance des arbres, une étude récente menée en France sur des chênaies et des hêtraies estime qu'un rallon-

gement de 38 jours de la période photosynthétiquement active devrait se traduire par une augmentation de la productivité nette de 1,5 à 2,2 tC/ha/an (Davi *et al.*, 2006). Pour ces auteurs, la productivité devrait augmenter davantage pour les chênaies que pour les hêtraies en réponse à des modifications plus importantes de la phénologie des chênaies. Même si nos estimations des changements sont moindres, on peut donc s'attendre à des effets sur la croissance notamment pour les peuplements de l'Ouest de la France davantage affectés que les forêts de l'Est.

### ... mais aussi un ensemble de conséquences négatives

L'avance des phases printanières peut cependant avoir un effet dépressif sur la croissance annuelle à travers une augmentation des dégâts foliaires dus au gel tardif (destruction de l'appareil photosynthétique) (Bennie *et al.*, 2010) ou par l'apparition rapide d'un stress hydrique par diminution précoce des stocks d'eau dans le sol (Bréda *et al.*, 2000). La croissance peut aussi être affectée par l'apparition d'une synchronisation « hôte-pathogène » c'est-à-dire l'apparition ou le développement simultané de l'arbre et de son ravageur. Concernant les ravageurs, les changements climatiques peuvent aussi les affecter directement en modifiant leur capacité à se multiplier. Ceci a souvent pour conséquences de modifier leur aire de répartition et donc d'entraîner des nouveaux dégâts chez les arbres forestiers (exemple de la remontée vers le nord de la processionnaire du pin) (Battisti *et al.*, 2005). Concernant la phase automnale, une sénescence tardive peut induire des problèmes de vernalisation et donc de résistance au froid en hiver. Elle entraîne également une moindre remobilisation interne des nutriments ce qui peut défavoriser la reprise de croissance l'année suivante (Vitasse *et al.*, 2009). Enfin, selon (Piao *et al.*, 2008), un fort réchauffement au-

tomnal pourrait entraîner une perte de carbone par les écosystèmes terrestres en conséquence d'une plus forte stimulation de la respiration par rapport à la photosynthèse. Ces auteurs émettent donc l'hypothèse que si le réchauffement automnal est plus intense que celui du printemps, la capacité des écosystèmes à séquestrer le carbone pourrait être nettement inférieure à ce qui est souvent envisagé.

### Quelles sont les limites de ces prédictions ?

Nos prédictions quant aux changements des phases phénologiques prennent non seulement en compte des effets seuils mais également les interactions multiples qui existent entre les différents fac-

teurs climatiques. Par exemple, pour le jaunissement du hêtre, la prise en compte à la fois des modifications des conditions thermiques et de rayonnement en automne se traduit par des prédictions de retard de jaunissement plus importantes que si l'on considérait le réchauffement automnal seul (différence de 3 à 4 jours). Cependant, nous faisons l'hypothèse que les effets des différents facteurs et de leurs interactions sont transposables dans le temps. Or il est tout à fait envisageable que le contrôle des cycles de développement se modifie au cours du temps. Ainsi, le facteur sécheresse pourrait devenir plus déterminant qu'il ne l'est actuellement par rapport à la température. Certains auteurs étudient même la possibilité d'interactions encore

plus complexes entre le réchauffement, la nutrition et le taux de dioxyde de carbone.

À l'échelle des populations et des espèces, les capacités adaptatives font intervenir deux éléments : la diversité génétique intra et inter-populationnelle et la plasticité phénotypique (Vitasse *et al.*, 2009). Actuellement, il est très difficile d'intégrer ces aspects dans les prédictions à l'échelle de la France entière. Cependant il est très probable que cette diversité et cette plasticité jouent un rôle central dans l'ajustement de la réponse au réchauffement.

Des travaux récents (Morin *et al.*, 2010) fondés sur des analyses en milieux contrôlés sur des jeunes plants de chênes (pédonculé, pu-

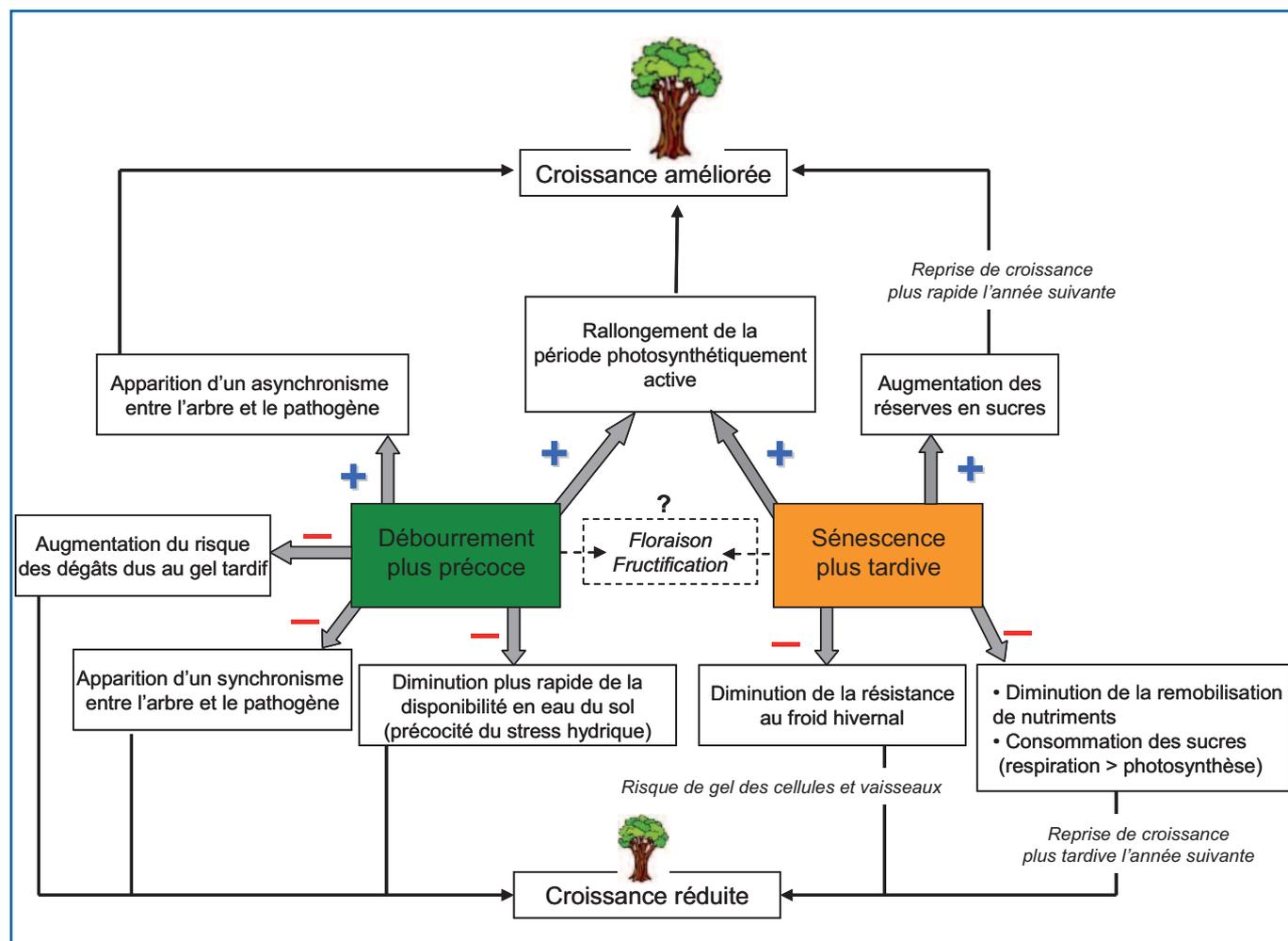


Fig. 5 : schématisation des effets possibles des modifications des phases printanière et automnale sur les arbres caducifoliés

Un signe + indique un effet potentiellement favorable ; un signe - indique un effet potentiellement négatif

bescent et vert) ont également montré que l'avancée de la date de feuillaison au printemps était moins importante avec un fort réchauffement hivernal (+3 °C) qu'avec un réchauffement plus modéré (+1,5 °C). Les auteurs expliquent cela par une non-satisfaction des besoins en froid en hiver qui perturbe le fonctionnement interne des bourgeons et limite la portée du réchauffement hivernal. Les auteurs émettent finalement l'hypothèse qu'un réchauffement hivernal trop important pourrait se traduire par des retards de feuillaison liés à un déséquilibre du ratio « besoins en froid/besoins en chaleur ».

Nos prédictions sont également à analyser par rapport aux travaux sur les niches pédoclimatiques des essences dont beaucoup prédisent des changements notables dans les prochaines décennies (Piedallu *et al.*, 2009) mais également par rapport aux études liées aux évolutions de productivité des peuplements (Bontemps *et al.*, 2010 ; Charru *et al.*, 2010). L'analyse couplée de ces différentes approches reste cependant à l'heure actuelle encore difficile en raison de la complexité des interactions entre ces différents traits fonctionnels. Par exemple, les stratégies d'allocation de carbone entre la mise en place des feuilles, l'élaboration des fruits ou la croissance sont encore largement méconnues pour les essences forestières et selon les contextes pédoclimatiques. Or de la fructification va dépendre en partie la capacité de dispersion des graines dont dépend la vitesse de migration de l'espèce et donc sa niche.

### En conclusion

Nos travaux montrent que sur la période de vie d'un arbre, l'évolution des conditions climatiques va modifier les cycles de végétation sur de vastes zones. Cependant, comme ces évolutions affectent aussi les interactions complexes qui déterminent la phénologie elle-

même ainsi que l'ensemble des conditions écologiques, beaucoup d'incertitudes perdurent sur la réponse réelle des espèces et ceci malgré l'augmentation rapide des connaissances. Il reste donc important de poursuivre les recherches en confrontant notamment les différentes approches.

#### François LEBOURGEOIS

UMR1092 LERFoB  
Laboratoire d'étude des Ressources  
Forêt Bois  
AgroParisTech (ENGREF) et INRA  
Nancy

#### Jean-Claude PIERRAT

#### Vincent PEREZ

UMR1092 LERFoB  
AgroParisTech (ENGREF) et INRA  
Nancy

#### Sébastien CECCHINI

#### Erwin ULRICH

ONF, Département R & D

### Remerciements

Nous remercions très sincèrement l'ensemble des forestiers et observateurs du réseau RENECOFOR qui collectent les données phénologiques utilisées dans cette étude.

### Bibliographie

Barbaroux C., Bréda N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, vol. 22, pp. 1201-1210

Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A., Roques A., Larsson S., 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, vol. 15, n° 6, pp. 2084-2096

Bennie J., Kubin E., Wiltshire A., Huntley B., Baxter R., 2010. Predicting spatial and temporal patterns of bud-burst and spring frost risk in north-west Europe : the implications of local adaptation to climate. *Global Change Biology*, vol. 16, n° 5, pp. 1503-1514

Bontemps J.D., Hervé J.C., Dhote J.F. 2010. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common-beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 8, pp. 1455-1463

Bréda N., Granier A., Aussenac G., 2000. Evolutions possibles des contraintes climatiques et conséquences pour la croissance des arbres. *Revue Forestière Française*, vol. 52, n° n° spécial, pp. 73-90

Charru M., Seynave I., Morneau F., Bontemps J.D., 2010. Recent changes in forest productivity : An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France.

Forest Ecology and Management, vol. 260, n° 5, pp. 864-874

Chuine I., Beaubien E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecology Letters, vol. 4, n° 5, pp. 500-510

Davi H., Dufrêne E., François C., Le Maire G., Loustau D., Bosc A., Rambal S., Granier A., Moors E., 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. Agricultural and Forest Meteorology, vol. 141, n° 1, pp. 35-56

Gégout J.C., Coudun C., Bailly G., Jabiol B., 2005. EcoPlant : A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. Journal of Vegetation Science, vol. 16, n° 2, pp. 257-260

Lebourgeois F., Ceccini S., Chuine I., Differt J., Lanier M., Ulrich E., 2006a. Observations phénologiques des arbres forestiers : concepts, intérêts et problématiques actuelles. Rendez-Vous Techniques, n° 13, pp. 19-22

Lebourgeois F., Ceccini S., Godfroy P., Lanier M., Pierrat J.C., Ulrich E., 2006b. Phénologie des peuplements du Renecofor : Variabilité entre espèces et dans l'espace, et déterminisme climatique. Rendez-Vous Techniques, n° 13, pp. 23-26

Lebourgeois F., Pierrat J.C., Perez V., Piedallu C., Cecchini S., Ulrich E., 2008. Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : Etude sur les peuplements du RENECOFOR. Revue Forestière Française, vol. 60, n° 3, pp. 323-343

Lebourgeois F., Pierrat J.C., Perez V., Piedallu C., Cecchini S., Ulrich E., 2010. Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving GCMs. International Journal of Biometeorology, vol. 54, n° 5, pp. 563-581

Morin X., Jacques R., Sonié L., Chuine I., 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytologist, vol. 186, n° 4, pp. 900-910

Netherer S., Schopf A., 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests-General aspects and the pine processionary moth as specific example. Forest Ecology and Management, vol. 259, n° 4, pp. 831-838

Piao S.L., Ciais P., Friedlingstein P., Peylin P., Reichstein M., Luysaert S., Margolis H., Fang J.Y., Barr A., Chen A.P., Grelle A., Hollinger D.Y., Laurila T., Lindroth A., Richardson

A.D., Vesala T., 2008. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. Nature, n° 451, pp. 49-52

Piedallu C., Perez V., Gégout J.C., Lebourgeois F., Bertrand R., 2009. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. Revue Forestière Française, vol. 61, n° 6, pp. 567-593

Rötzer T., Chimielewski F.M., n° 2001. Phenological maps of Europe. Climate Research, vol. 18, pp. 248-257

Vitasse Y., Delzon S., Dufrêne E., Pontaville J.Y., Louvet J.M., Kremer A., Michalet R., 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees : Do within-species populations exhibit similar responses. Agricultural and Forest Meteorology, vol. 149, n° 5, pp. 735-744

# Espèces végétales envahissantes en forêt : invitation à la vigilance à travers deux exemples d'espèces en expansion

Quelques éléments de contexte pour aborder les deux articles – synthèses bibliographiques – qui suivent, sur le raisin d'Amérique et la mousse cactus...

Les espèces exotiques envahissantes sont une préoccupation d'actualité, notamment pour leur rôle majeur dans l'érosion de la biodiversité mais aussi pour leurs incidences économiques et leurs possibles effets sur la santé humaine. Nous avons vu dans un précédent numéro (RDVT n° 31) que, suite au « Grenelle de l'environnement » et en accord avec les dispositions de l'Union européenne, la France travaille à l'élaboration d'une stratégie de lutte contre les espèces exotiques envahissantes ayant un impact négatif sur la biodiversité.

Cette mission a été confiée au MNHN et à la FCBN et un projet doit être remis au ministère fin 2011 ou début 2012, puis transmis pour consultation aux établissements publics intéressés (dont l'ONF). Il ne s'agit pas seulement de mettre en place des plans nationaux de lutte contre des espèces manifestement néfastes. L'enjeu est aussi de constituer un réseau d'experts scientifiques et techniques, associant les établissements publics, pour la détection précoce et la surveillance d'un certain nombre d'espèces dont on sait qu'elles sont (potentiellement) envahissantes, mais dont la dynamique d'expansion et les effets éventuels dans notre pays sont encore mal cernés.

Les articles qui suivent illustrent ce deuxième enjeu à travers deux exemples très différents de végé-

taux exotiques envahissants auxquels nous pouvons être confrontés en forêt (ou à propos desquels nous pouvons être interpellés) : le raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*) et la mousse cactus (*Campylopus introflexus*). L'un est très spectaculaire, facile à reconnaître, l'autre est en général inaperçu et d'autant plus difficile à repérer que l'identification fine des mousses exige des compétences « pointues ». Quant à leurs effets (assez mineurs jusqu'ici), à la nécessité ou non de lutter pour les contenir et, si oui, dans quelles circonstances et selon quelle(s) stratégie(s)... ce sont des questions qui restent à creuser, en étroite imbrication avec cette nécessité première de chorologie<sup>1</sup> précise.

Les deux articles dressent l'état des lieux préalable des connaissances scientifiques actuelles, sous la forme un peu ardue de synthèse bibliographique. Les « rubriques » abordées (origine, historique de l'introduction et de l'expansion, biologie détaillée de l'espèce, amplitude écologique...) peuvent surprendre, mais elles sont nécessaires pour tenter de comprendre comment fonctionne une exotique envahissante dans son aire d'introduction. En effet, les connaissances acquises dans l'aire d'origine ne peuvent pas suffire : pendant la phase de latence (acclimatation, naturalisation) se produisent des mécanismes d'adaptation et d'auto-sélection selon des critères inconnus chez l'espèce et qui abou-

tissent à l'expression d'aptitudes inédites. De même, l'optimum écologique apparent peut différer selon les pays (ou régions biogéographiques) d'introduction, d'où la nécessité, pour cerner son écologie, de prêter attention même à des situations en apparence anecdotiques. Concernant les impacts enfin, le recensement d'observations forcément fragmentaires et disparates à ce stade donne une liste aussi complète que possible des types d'impacts potentiels, mais pas une évaluation solide des impacts prévisibles.

**En d'autres termes**, cette présentation du raisin d'Amérique et de la mousse cactus est une invitation à la vigilance, mais certainement pas au catastrophisme. En attendant l'organisation d'un réseau national de veille, ce qui peut prendre encore des mois compte tenu de la difficulté de l'entreprise, il est possible de contribuer au signalement de ces deux espèces (entre autres) via la base de données naturalistes de l'ONF. Entendons-nous bien : elle n'a pas été faite pour ça et nous n'avons d'ailleurs pas les moyens de traiter nous-mêmes cette information, mais elle est accessible à tous les personnels terrain<sup>2</sup> et permet (moyennant convention de mise à disposition) de rediriger les données vers les organismes qualifiés.

**La Rédaction**  
des RenDez-Vous techniques

<sup>1</sup> Chorologie : étude de la répartition géographique des espèces vivantes et de ses causes.

<sup>2</sup> Application BDN : entrer avec les login et mot de passe habituels ; sur la page d'accueil, cliquer sur « fiche de saisie simple » et se laisser guider

# Que savons-nous du Raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*), espèce exotique envahissante ?

## Synthèse bibliographique

Le raisin d'Amérique (*Phytolacca americana*) est une plante d'Amérique du Nord ; elle fait partie de la famille des Phytolaccacées. Dans le passé, elle a porté également d'autres noms tels que *Phytolacca decandra* (encore assez usité), *Phytolacca vulgaris*, mais aussi *Solanum racemosum Indicum* ou *Solanum magnum virginianum*, rubrum car les premiers botanistes l'avaient classée parmi les Solanacées (Valmon de Bomare, 1791). Mitich (1994) explique que « Phytolacca » proviendrait de « phyto » (plante) et « lacca » serait une forme latinisée de « laque » rappelant que le jus des baies est très coloré. Le nom américain « pokeweed » viendrait du mot « Pokon » qui, chez les indiens de Virginie, fait référence aux plantes tinctoriales dont le jus rouge rappelle le sang (« Pok »).

### Le raisin d'Amérique: origine et description

Elle est originaire de la côte est des États-Unis, mais son aire de répartition s'étend aujourd'hui sur

la majeure partie du pays : en contournant les états du centre par le sud, elle a gagné toute la côte ouest, de la Californie à l'État de Washington en passant par l'Oregon (USDA, 2008). Quoi qu'il en soit, *Phytolacca americana* peut être considérée comme une plante rudérale dans son milieu d'origine, et Mitich (1994) évoque les sols limoneux bien alimentés en eau comme un optimum pour elle aux États-Unis.

C'est une plante vivace dont chaque individu développe généralement au bout de quelques années plusieurs tiges rougeâtres très puissantes faisant penser à un arbuste (photo 1) ; elle peut d'ailleurs atteindre 3,7 m de haut. Mais elle est herbacée et entre donc en sénescence à l'automne. De nouvelles tiges sont émises l'année suivante à partir d'un système racinaire puissant, seul organe survivant pendant l'hiver. Dans une expérimentation, Campbell et al. (1986) ont compté en moyenne 4 à 6 tiges par individu. Ce nombre est

d'autant plus faible que la densité des individus est élevée.

La floraison intervient assez tardivement, fin juin, et s'étend plus tard en saison. Les fleurs d'un blanc rosé sont pédicellées (photo 2) et comptent dix étamines d'où l'ancien nom de *Phytolacca decandra*. Elles forment des racèmes (grappes) érigés à floraison acropète, c'est-à-dire de la base vers l'extrémité. C'est une plante autogame (qui s'autoféconde), ainsi les fleurs sont pour la plupart fertiles (Armesto et al. 1983). Les fruits se forment, mûrissent en prenant une teinte rouge sombre (photo 3) et alourdissent les grappes qui deviennent pendantes ; aux États-Unis, cette période peut s'étendre de fin août à début décembre (McDonnell, 1984). Chacun pèse 0,4 g en moyenne, contient une pulpe colorée et dix graines dont le poids individuel moyen est de 11 mg d'après Armesto (1983) et McDonnell et al. (1984).

## r é s u m é

Le raisin d'Amérique est une plante vivace originaire de la côte est des États-Unis qui fut probablement introduite au cours du 17<sup>e</sup> siècle en Europe et du 18<sup>e</sup> en France. Elle s'est naturalisée dans le Sud-Ouest puis l'expansion de son aire de répartition plus au

nord fut assez timide jusqu'à la fin du 20<sup>e</sup> siècle. Mais elle semble désormais pouvoir bénéficier de sa présence disséminée pour devenir envahissante. Sa production importante de graines, sa toxicité envers les herbivores et l'attrait qu'elle représente pour les frugivores qui favorisent sa dissémination sont les principaux traits qui permettent d'expliquer ce carac-

tère envahissant. Mais les dernières découvertes scientifiques concernant sa biologie, telles que le fait de résister à des sols pollués, ses propriétés antivirales ou antifongiques éclairent d'un jour particulier son potentiel d'envahissement et ses possibles impacts, notamment dans les phases de régénération forestière.



Y. Dumas, Cemagref

(1) Plante en début de fructification et (2) fleurs pédicellées formant un racème (Jassans-Riottier (01) – 2008)

### Introduction et usages anciens en Europe

L'espèce fut introduite en Europe au plus tard en 1615 puisqu'elle est déjà mentionnée en Angleterre cette année-là dans la liste des espèces du jardin botanique de Kew (Aiton, 1814). Elle est aussi citée par Parkinson en 1640.

### Principaux vecteurs d'introduction : viticulture et ornement

Introduite en région méditerranéenne, ses fruits servent à teinter le vin de qualité inférieure d'après Mitich (1994), qui évoque 1650 mais sans citer de source. Elle est cultivée dans ce but en Espagne, en France ainsi qu'au Portugal où cette pratique est rapidement interdite car elle donne mauvais goût au vin de Porto et sa réputation pourrait en pâtir. Le roi de ce pays fait alors arracher la plante avant fructification (De Lamarck, 1804). Elle est introduite dans le Bordelais dans le même but en 1770 par les moines de Carbonieux mais en France aussi cette pratique est bientôt considérée comme une fraude (Chevallier, 1856). Cependant la plante s'acclimata, croît naturellement dans le Sud-Ouest et manifeste assez rapidement un caractère envahissant dans un bois près de Tarbes (Saint-Hilaire et al. 1809).

Elle est aussi cultivée dans un but ornemental en Angleterre, en Allemagne et en France. Valmon de Bomare (1791) écrit à ce sujet « On la cultive à cause de sa grande beauté, dans quelques jardins en France, [...] mais elle] ne résiste pas toujours à la rigueur du froid de notre climat ».

Nous sommes donc concernés en France par les deux principaux vecteurs de son introduction en Europe : l'un d'origine méridionale, sa culture pour la vigne, et l'autre plus septentrionale pour l'horticulture. Le premier a pour conséquence de voir rapidement l'espèce se naturaliser car le climat méridional lui convient, tandis que nous pouvons faire l'hypothèse pour le deuxième qu'il permet à la plante de s'adapter au climat rigoureux du nord de l'Europe par sélection des individus les plus résistants au froid.

### Tentatives alimentaires

Valmon de Bomare (1791) rapporte que les pousses terminales et les feuilles sont consommées en guise d'épinards aux Antilles, en Angleterre et en Suède, mais il semble que les feuilles soient toxiques dès lors qu'elles ne sont pas consommées très jeunes, et qu'elles aient mauvais goût. Dans les années 1850, Van Houtte, un horticulteur belge de Gand, développe la culture d'une espèce asiatique (*Phytolacca acinosa*)



Y. Dumas, Cemagref

(3) Grappe de fruits mûrs à la base et en cours de formation à l'extrémité – (Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson (45) – 2006)

sous l'appellation de « phytolaque comestible » (Boncenne, 1860)... mais cette espèce est en fait elle aussi toxique (Peixoto et al. 1975)!

### Statut actuel et dissémination en France et ailleurs

Muller (2004) ne considère pas encore le raisin d'Amérique comme une espèce invasive, mais il la classe parmi les espèces « à surveiller » dans les trois secteurs climatiques français. En fait, sa dynamique de colonisation est si impressionnante dans certaines régions telles que l'île de France no-

tamment et la forêt de Fontainebleau en particulier qu'elle a acquis ce statut d'exotique invasive au moins localement. C'est pourquoi Dumas (2006b) mais aussi Schnitzler *et al.* (2007) la considèrent désormais comme invasive en France, donc en Europe.

Cette espèce est aujourd'hui présente dans la plupart des départements français comme en témoigne la figure 1 établie à partir de la base de données du Cemagref sur les espèces invasives forestières. Cette carte reflète le niveau actuel de connaissance, mais probablement pas la répartition exacte de l'espèce.

Nous n'avons pas à ce jour recherché l'ensemble des pays concernés par un envahissement par cette espèce mais on sait toutefois qu'elle est considérée comme envahissante en Corée du sud depuis 1993 (Kim, 2005). Il semble aussi qu'une naturalisation soit en cours en Chine à partir du Jardin Botanique de Nanjing (Xinhua, 2006). Elle est présente d'après Mitich (1994) non seulement en Angleterre mais aussi en Suisse, Allemagne, Autriche, Hongrie, Russie, Iran, Italie, Espagne, Portugal, aux Açores, aux Canaries et aux îles du Cap vert.

## Biologie et écologie : les bases d'une dynamique explosive

### Une forte dynamique de croissance

Dès la première année, la croissance est assez soutenue. He *et al.* (2005) ont mesuré sur des semis d'un an une moyenne de 98 cm de hauteur pour une biomasse sèche de 28 g et une profondeur d'enracinement de 15 à 25 cm. Campbell *et al.* (1986) ont mesuré une biomasse aérienne sèche de près de 6 t/ha en moyenne la première année puis plus de 11,5 t/ha la deuxième année pour un maximum de 13,6 t/ha. Cette valeur est du même ordre de grandeur que le

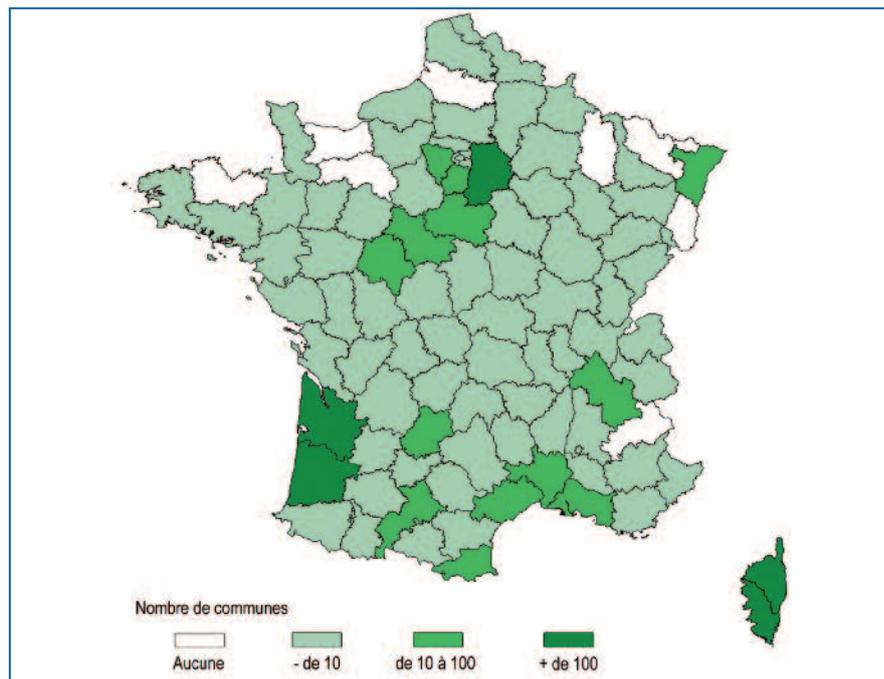


Fig. : distribution connue en France en 2011

maximum enregistré pour la fougère aigle (en Angleterre), une espèce reconnue pour son niveau d'interférence<sup>1</sup> élevé (Dumas, 2002). La proportion respective des feuilles dans la biomasse aérienne totale est de près de 30 % la première année et tombe à 20 % environ la seconde année, tandis que celle des tiges augmente au contraire d'environ 40 % la première année à près de 70 % pour les plantes de deux ans (Campbell *et al.* 1986). Un individu assez imposant (I1) d'âge inconnu, récolté en bordure de pré dans l'Ain et étudié par Dumas en 2008 (données non publiées) a produit 621 g de matière sèche.

### Une production impressionnante de graines

La fructification intervient dès la première année, elle devient très abondante les années suivantes si les conditions stationnelles le permettent. Mais comme la plante a des dimensions « modestes » la première année, la part des fruits dans la biomasse aérienne sèche totale est de plus de 30 % alors que l'année suivante elle baisse à près de 10 % (Campbell *et al.* 1986). Les individus étudiés par Armesto (1983) possè-

dent 58 fruits par grappe en moyenne et seulement 2,66 grappes par individu, soit 154 fruits au total. Mais ces individus mesurent moins d'un mètre de hauteur pour la plupart et des individus bien plus grands peuvent être parfois bien plus productifs (photo 1). McDonnell *et al.* (1984) ont recensé jusqu'à 78 fruits mûrs sur une grappe. L'individu I1 mentionné plus haut supportait 53 grappes portant chacune en moyenne 36 fruits avec un maximum de 83. Cet individu a produit au total 2 514 fruits (en comptant les fruits tombés des grappes lors de la manipulation et non affectés à une grappe en particulier), soit de l'ordre de 25 000 graines. Mais ce n'est pas un record : on peut trouver des individus encore plus développés.

Le taux de germination est élevé. Armesto (1983) enregistre en effet une moyenne de 80 %, mais ce taux est très variable en fonction de l'individu et n'est pas corrélé à la taille de la graine. Ces caractéristiques permettent à la plante d'ensemencer massivement le terrain où elle s'est installée. He *et al.* (2005) ont obtenu expérimentalement une densité de 592 individus/m<sup>2</sup>, un

1- L'interférence est la somme des effets inhibiteurs produits par une espèce végétale sur les espèces voisines. Elle regroupe différentes formes que sont la concurrence pour l'eau, la lumière et les éléments minéraux, l'allélopathie ou des effets mécaniques (Dumas, 2006c).

chiffre qu'ils estiment réaliste pour une population naturelle.

**Une dissémination efficace par les oiseaux...**

La dispersion des graines du raisin d'Amérique est assurée aux États-Unis par 29 espèces d'oiseaux (Armesto, 1983). Elle débute dès lors que la proportion de fruits mûrs atteint 40 % sur un racème (McDonnell et al. 1984). Elle se fait principalement par endozoochorie : les animaux ingèrent les fruits et dispersent les graines via les déjections, sans diminution de leur faculté germinative. L'étourneau (*Sturnus vulgaris*), par exemple, est le principal responsable de cette dissémination dans la ville de Pise, où le raisin d'Amérique se développe sous les arbres qu'il choisit comme nichoirs (Benvenuti, 2004). Orrock (2005) a étudié l'influence que peut avoir le transit des graines dans le tube digestif des oiseaux. Il met en évidence un effet favorable sur le taux de germination, qui passe de 67 % pour les témoins à 88 % pour les graines issues des fruits consommés. Il relève aussi que ces dernières germent plus vite (4 à 5 jours plus tôt) que les graines témoins. Il considère que c'est un avantage concurrentiel et que cela diminue la durée d'exposition au risque de prédation par les granivores. Mais cet avantage paraît toutefois très faible.

Accessoirement, le transport des graines par la terre retenue dans les sculptures des pneus des engins d'exploitation (agochorie) est une hypothèse que l'on ne peut pas exclure (Delamarre, 2009 com.pers).

**...et peu d'obstacles**

D'autres animaux, rongeurs et invertébrés, consomment des graines et limitent le potentiel de dispersion de l'espèce aux États-Unis (Orrock, et al. 2003). À l'arrivée du froid, les fruits restés sur la plante tombent au sol puis éclatent sous l'effet du gel et laissent les graines à disposition des rongeurs et invertébrés (McDonnell et al.1984).

De leur étude sur les graines du raisin d'Amérique He et al. (2005) concluent que l'augmentation de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère a deux effets sur les graines : 1) réduire leur biomasse, ce qui agirait donc plutôt comme un facteur défavorable à la reproduction de l'espèce (quoique cette hypothèse n'est pas validée par Armesto (1983), et 2) augmenter leur rapport C/N. Or, une forte teneur en azote favoriserait la consommation des fruits par les frugivores et donc la dispersion des graines. Sur ces seuls critères, les changements globaux ne semblent donc pas pouvoir accroître le risque d'invasion par cette espèce.

**Biologie et écologie : des facultés particulières de résistance**

**Une toxicité qui limite les effets négatifs des herbivores...**

La plante est réputée toxique pour ses consommateurs, sauf en général pour les oiseaux dont certaines espèces assurent sa dissémination. Le dindon d'élevage toutefois, peut s'intoxiquer en consommant les baies. Barnett (1975) met en évidence une mortalité de 38 % chez cet oiseau dont l'alimentation testée expérimentalement contenait 10 % de baie de raisin d'Amérique.

Par ailleurs la pulpe des fruits semble répulsive pour les rongeurs, mais ils peuvent consommer des graines tombées au sol et débarrassées de celle-ci. Cependant les substances que fabrique le raisin d'Amérique pourraient jouer un rôle de conservation des fruits, lesquels resteraient ainsi plus longtemps intacts sur la plante de façon à accroître la probabilité d'être dispersés par des oiseaux (McDonnell et al. 1984).

Chez les mammifères des cas de mortalité sont signalés chez le porc, la vache et le cheval. La toxicité a fait l'objet d'une expérimentation chez le mouton qui a permis d'évaluer la dose létale à moins de

10 000 mg de tiges et feuilles fraîches/kg de poids vif (Peixoto et al. 1997). La ou les molécules responsables de cette toxicité ne sont pas identifiées avec certitude mais il s'agit probablement de saponosides présents dans tous les organes de la plante ou de glucosides triterpénoïdes (Aldea, 2005).

Cette espèce manifeste également une forte toxicité envers les mollusques (propriétés molluscicides). Aldea et al. (2005) évaluent en effet à 150 mg/l la dose efficace de poudre de baies sèches de *Phytolacca americana* dans l'eau pour intoxiquer des espèces invasives d'escargots dans un bassin aquacole (75 % de la population est détruite au bout de 30 jours). Si l'on prend pour exemple l'individu (I1) étudié par Dumas en 2008 (données non publiées) qui a produit 242 g de fruits secs, il serait capable à lui seul d'intoxiquer 1 613 litres d'eau à une concentration létale pour ces gastéropodes. De tels niveaux de toxicité contribuent à expliquer le développement de cette espèce à l'échelle de notre territoire. Pas très étonnant dans ces conditions que Campana et al. (2002) évoquent la



Y. Dumas, Cemagref

(4) Individu de *Phytolacca americana* abrouiti par une vache sur le site archéologique de Filitosa (Corse du sud)

possibilité d'un effet répulsif de ces composés chimiques pour expliquer la composition particulière de la communauté de vers de terre rencontrée sous cette espèce en forêt de Fontainebleau.

La découverte occasionnelle de plantes abruties par le chevreuil ou la vache (photo 4) peut paraître troublante, mais il faut plutôt voir dans ce comportement un instinct de survie en période de disette, de sécheresse notamment. De même, il semble qu'il y ait en France des cas (traces) de consommation par des insectes ou des gastéropodes mais ces organismes ne sont que rarement identifiés. Le groupe *Cepaea sp.* a pu être observé par Henneuse *et al.* (2007) mais la survie de ces individus n'a pas été vérifiée.

### ...et peut-être aussi l'interférence d'autres espèces végétales

Kim *et al.* (2005) ont étudié, sur deux espèces végétales, une éventuelle allélopathie à partir d'extraits de feuilles et ont mis en évidence un effet supérieur à celui d'espèces de phytolaques asiatiques, ce qui laisse supposer sa capacité de limiter le pouvoir concurrentiel d'autres plantes en milieu naturel.

### Une résistance à de nombreuses formes de contraintes du milieu

*Phytolacca americana* est capable de résister à de fortes concentrations de métaux lourds dans le sol (Min *et al.* 2006 ; Peng, 2008 ; Kim *et al.* 2005). Elle a révélé sa capacité à accumuler ainsi jusqu'à 13 400 mg/kg de manganèse et 402 mg/kg de cadmium dans ses feuilles lorsqu'il provenait de sites pollués et même 1 150 mg/kg de cadmium en conditions expérimentales. Cela rend possible sa survie dans des milieux pollués. Ces sites où elle peut prospérer sans concurrence, constituent une source de graines qui peuvent être disséminées dans une zone bien plus vaste.

L'espèce est potentiellement résistante à des maladies cryptogamiques, si l'on en juge par la décou-

verte, dans ses graines, de molécules susceptibles de comporter des propriétés antifongiques (Gao, 2001).

Elle est plutôt pyrophile : une expérimentation mise en place par Glasgow *et al.* (2007) démontre l'aspect favorable d'un feu intense pour la régénération du raisin d'Amérique en forêt feuillue. Une telle perturbation permet la germination des graines contenues dans le sol probablement par l'ouverture de la canopée mais surtout du fait des modifications intervenant au niveau du sol. Des feux de moindre intensité ou la simple suppression de la litière n'ont pas cette même influence favorable.

Enfin elle est relativement tolérante à l'ombre. Dumas (2006b) estime à partir de relevés de l'IFN mentionnant cette espèce sous des peuplements de pins d'une surface terrière de 50 à 60 m<sup>2</sup>, que cette espèce ne reçoit probablement pas plus de 10 % de l'éclairement incident dans ces conditions. Hyatt (1999) démontre que des graines de raisin d'Amérique germent relativement bien sous couvert fermé, bien que le nombre des semis soit alors inférieur à ce qu'il est en plein découvert.

### La dissémination en forêt

Comme on l'a vu, *Phytolacca americana* est une plante rudérale, qui a besoin de perturbations pour pouvoir se développer, surtout en forêt (coupe, chablis, incendie). Son comportement en France est assez similaire à celui observé de l'autre côté de l'Atlantique et, ici comme là-bas, elle bénéficie depuis ces dernières décennies de l'impact d'ouragans pour devenir plus fréquente en forêt. Taverna (2005) met en évidence que cette espèce est celle qui a le plus progressé en fréquence entre 1977 et 2000 en forêt feuillue de Caroline du Nord.

### La dynamique de colonisation est évidente

Les premiers individus fructifères

présents dans une région, généralement en zone rudérale fournissent un nombre impressionnant de graines qui sont ensuite dispersées dans les environs, notamment par les oiseaux. En forêt, l'espèce se manifeste donc de façon très disséminée dans un premier temps, les graines pouvant rester une quarantaine d'années dans le sol avant de germer (Mitich, 1994). Ce n'est que lorsque le peuplement s'ouvre (éclaircie, chablis, coupe rase, incendie...) que la banque de graines est révélée. Et lorsque celle-ci est suffisante pour générer une population importante, on peut alors assister à une phase d'envahissement (Schnitzler, 2007).

Dans les Landes et la Gironde où l'espèce est présente depuis au moins deux siècles, les populations sont souvent très denses dans les coupes forestières (Dumas, 2006a). En forêt de Fontainebleau, Olivier Fanica raconte en 1996, après l'avoir détectée pour la première fois en 1985, que cette espèce est « maintenant présente partout ». En une dizaine d'années, une bonne partie du massif a donc été colonisée par des populations tout d'abord éparées. Désormais, nous assistons à une réelle phase d'envahissement, y compris en Réserve biologique car la banque de graines est assez diffuse et consistante pour s'exprimer vigoureusement dès qu'une perturbation lui en offre la possibilité. Comme à Fontainebleau, l'espèce semble progresser dans des départements où elle était très disséminée jusque-là (Loiret et Jura pour ne citer que deux exemples). Elle forme des peuplements denses dans des parcelles ouvertes ou dans des trouées où elle semble capable de se substituer à des espèces interférentes telles que la ronce.

### Pourtant la progression est difficile à valider et à cerner

Le seul système de suivi dont nous pourrions disposer pour valider sa progression serait les inventaires floristiques de l'IFN (Inventaire Forestier National), mais leur maillage est trop

### Vers une valorisation de certaines caractéristiques biologiques ?

Par son comportement invasif, *Phytolacca americana* suscite des inquiétudes ; mais si elle peut-être considérée comme une star médiatique dans la presse scientifique aujourd'hui, c'est plutôt pour ses caractéristiques biologiques. Elle a notamment été qualifiée de « végétal hyperaccumulateur » par des chercheurs chinois (Min et al. 2006 ; Peng, 2008). De quoi s'agit-il ? De végétaux capables de résister à des concentrations impressionnantes en métaux lourds et de stocker ceux-ci dans certains de leurs organes tels que feuilles ou racines ; l'intérêt serait de pouvoir l'utiliser en phytoremédiation, pour capter les métaux lourds des sols industriels pollués.

Ses propriétés biologiques pourraient aussi avoir d'autres applications. *Phytolacca americana* produit une protéine antivirale capable d'avoir un effet inhibiteur sur le virus du SIDA. Cette propriété antivirale est par ailleurs valorisée par la création de plantes transgéniques : après identification de gènes responsables de cette propriété et transfert dans le patrimoine génétique de la plante cultivée, des variétés résistantes aux maladies virales sont créées (Mitich, 1984). Mentionnons aussi son puissant effet molluscicide (Aldea et al. 2005) et ses propriétés antifongiques probables (Gao et al. 2001). Enfin l'idée de cultiver cette plante pour produire du polyphénol et de l'huile (respectivement pour l'industrie chimique et l'énergie) est à l'origine d'expérimentations qui n'ont pas démontré le potentiel de productivité recherché (Campbell et al. 1986).

Compte tenu de l'élaboration des molécules de synthèse et de la maîtrise des processus bio-chimiques, il n'est pas nécessaire de cultiver la plante pour en exploiter les propriétés, sauf peut-être ponctuellement en phytoremédiation de sites pollués. Cela ne devrait alors s'envisager, tant le risque d'invasion en serait accru, que dans le cadre strict d'une récolte avant fructification ou après l'obtention de variétés stériles.

lâche pour pouvoir détecter précocement une espèce dont la fréquence est encore faible. Ils ne permettent jusque-là que de valider sa présence dans les régions déjà très envahies mais pourraient probablement permettre de valider objectivement sa dynamique à l'avenir.

Par ailleurs, les limites climatiques restent à déterminer. Si on applique à la France les caractéristiques climatiques définies par Sauer (1952) dans l'aire d'origine, Dumas (2006b) observe que l'enveloppe théorique n'est absolument pas limitante et que la région de Fontainebleau par exemple ne devrait pas pouvoir être colonisée car aucun des critères (température, pluviométrie) n'y est respecté. Il est donc possible que cette espèce se soit adaptée à des conditions climatiques plus contraignantes en France ou plus probablement, que les critères de Sauer ne suffisent pas à expliquer la distribution de l'espèce, même dans son aire naturelle.

### Types de milieux colonisés, impact sur la biodiversité

En France, *Phytolacca americana* manifeste comme aux États-Unis (Mitich, 1994) un développement et donc un pouvoir concurrentiel important sur sols limoneux bien alimentés en eau. Mais elle manifeste aussi une dynamique considérable sur des sols sableux et acides. Serait-ce dû à une adaptation de l'espèce à ces conditions de milieu ? À une concurrence plus limitée des végétaux autochtones ? Cette espèce fait preuve d'une adaptation à des sols très variés, y compris des sols hydromorphes (Delamarre, com. pers.), et dans des milieux divers (Dumas, 2006a). Sur sol sablonneux et acides : trouées de chablis, coupe forestière, bord de chemin, lisière forestière, parcelle incendiée, plage et dune. Mais on la rencontre aussi sur terrasses alluviales calcaires, bord de cours d'eau, marais tufeux, tas de gravats calcaires, bordure des prés, terrain en jachère, zone commerciale ou industrielle. Elle a été inven-

torisée jusqu'à 1 100 m en Corse.

### Quels effets démontrés sur la biodiversité en général ?

Pour l'instant, très peu d'études ont été menées pour étudier son impact sur la biodiversité. Henneuse et al. (2007) observent un effet de réduction de la richesse floristique lorsque le recouvrement du raisin d'Amérique augmente, la richesse n'étant que de 2,25 espèces par m<sup>2</sup> pour un recouvrement du raisin d'Amérique atteignant 86 %. Orwig et al. (1998) constatent quant à eux un impact sur la régénération forestière, suite à de graves problèmes phytosanitaires sur des arbres adultes. Les trouées occasionnées sont envahies par différentes espèces végétales dont le raisin d'Amérique (phénomène récent), et cet envahissement compromet la régénération de la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*). Concernant les animaux, un effet perturbateur sur les communautés de vers de terre a été mis en évidence par Campana et al. (2002). Il est fort probable que les communautés de gastéropodes en milieu naturel soient également touchées par la présence de *Phytolacca americana*, étant donné son pouvoir molluscicide (Aldea et al. 2005). Enfin, l'espèce étant toxique pour les herbivores en général et rarement consommée, sa présence en abondance entraîne une baisse de la capacité alimentaire du site envahi, notamment lorsqu'elle remplace la ronce très appétente.

### En forêt, un faisceau de présomptions à défaut de preuves scientifiques

En forêt, l'effet indirect de cette baisse de la capacité alimentaire dans les trouées envahies se traduit probablement aux alentours par une pression de prélèvement plus forte sur les autres espèces autochtones entraînant potentiellement une baisse de la richesse floristique. Plus localement, la richesse floristique et la régénération semblent réduites, probablement en raison du niveau d'interférence de cette espèce. En effet, l'analyse des don-

nées de l'IFN indique qu'un recouvrement du raisin d'Amérique supérieur à 50 % serait corrélé à une richesse floristique locale inférieure de 24 % à ce qu'elle est en son absence (Dumas, 2007). Ce niveau d'interférence, s'il était validé sur un nombre de points plus important, correspondrait au même ordre de grandeur que celui que produiraient la ronce ou la clématite vigne blanche par exemple. La perturbation étant une opportunité essentielle pour la flore forestière de se développer et de fructifier, la banque de graines de ces espèces s'appauvrit probablement dans l'écosystème forestier envahi.

Cette plante contient une très forte concentration de potassium d'après Béral *et al.* (1845), qui rapportent que ses cendres seraient constituées à 42 % de potasse. Sans aller jusqu'à parler d'espèce transformatrice, il est donc possible que cette espèce modifie quelque peu le milieu localement en l'enrichissant en potassium, comme le ferait par exemple la fougère aigle qui présente la même particularité (Dumas, 2002).

Par ailleurs, les chiffres de sa toxicité sous forme de biomasse fraîche sur le mouton sont du même ordre de grandeur que celui d'une substance active phytosanitaire. La grande différence, c'est la quantité de produit relâché dans l'environnement naturel. Elle est de l'ordre de quelques kilogrammes par hectare dans le cas d'un traitement phytosanitaire et, nous l'avons vu, de l'ordre de 10 tonnes de biomasse aérienne sèche libérée annuellement par une population dense de *Phytolacca americana*... soit quelques milliers de fois supérieures. Ainsi, une population de raisin d'Amérique qui entre en sénescence à l'automne libère chaque année de grandes quantités de composés toxiques pour les animaux. À moins qu'intervienne une biodégradation très rapide, qu'il serait rassurant d'observer, un impact écotoxicologique est donc probable en l'absence de coévolution de l'écosystème envahi.

### Impact possible sur la santé humaine ?

Des cas d'intoxication sont avancés chez l'homme par Bruneton (2000), lors d'utilisations médicinales de racines consommées crues, ou de feuilles pourtant ébouillantées dans deux eaux de cuissons successives. Ce traitement est généralement suffisant pour permettre une consommation mais il semble d'une efficacité aléatoire. Les symptômes peuvent être les suivants: maux de têtes, étourdissements, troubles gastro-intestinaux, tachycardie, troubles de la vision. Dans le cas d'une consommation de racine, les premiers symptômes sont des brûlures au niveau de la bouche et de la gorge. Un cas ayant entraîné la mort est décrit par Brooker *et al.* (2001). La quantité de végétal absorbé par ce jeune homme de dix-huit ans est pourtant assez faible puisqu'elle correspond à un tronçon de 10 à 15 cm de racine seulement.

En dehors des cas de consommation volontaire, il semble peu probable que les substances que produit l'espèce puissent entraîner un effet toxique sur les populations humaines. En effet, si la plante a un degré de toxicité assez élevé, son niveau de présence est encore relativement modeste (0,5 % des relevés IFN d'après Dumas, 2006c). Elle n'est de ce fait probablement pas encore susceptible d'entraîner la pollution des eaux de percolation. Cependant si l'envahissement concerne des zones de captage d'eau, la question se pose du transfert éventuel des molécules toxiques dans les eaux de boisson ; les quantités qu'on peut y trouver dépendent de, la durée de vie de ces molécules, mais aussi de leur niveau d'adsorption et de leur solubilité. La durée de vie des molécules toxiques issues des plantes est généralement courte et le risque induit pour la santé humaine semble donc faible, mais variable selon les cas (Rasmussen *et al.* 2005 ; Bjarnholt, 2008 ; Jensen *et al.* 2009). Des analyses seraient souhaitables pour acquérir des certitudes.

### Contrôler le développement: pourquoi, où et comment ?

#### Un souci de prévention

Il serait difficile d'admettre que la commercialisation du raisin d'Amérique se poursuive si par ailleurs son comportement invasif et ses impacts nécessitent des mesures (coûteuses) de contrôle. D'où la proposition de faire entrer cette espèce dans la liste des espèces interdites à la vente. À défaut, la création d'une variété stérile serait une issue acceptable pour le maintien de la commercialisation. C'est une solution préconisée pour une autre espèce invasive, l'arbre à papillon (*Buddleia davidii*), dont l'Agence Méditerranéenne de l'Environnement (2003) propose le remplacement par l'hybride stérile *Buddleia* « *Lochinch* » issu du croisement *B. davidii* x *B. fallowiana*. L'information du public paraît aussi importante compte tenu de l'attrait esthétique de la plante : bien rares sont les particuliers qui, si elle apparaît spontanément sur leur terrain, songeraient à l'éliminer.

#### ...mais aussi de contrôle actif dans différents contextes

La question du contrôle se pose chaque fois qu'une espèce rare (flore, mollusque etc.) est en danger de disparition sur un site en cours d'envahissement, ou lorsque les habitats de sites d'intérêt écologique particulier (site Natura 2000 par exemple) s'en trouvent banalisés.

Mais pour les forestiers, le problème n'est pas univoque. À Fontainebleau par exemple, la phytolaque explose de façon spectaculaire à l'occasion du renouvellement des peuplements sans compromettre la régénération puis régresse en quelques années jusqu'à sembler « disparaître » (contrairement à une autre espèce exotique envahissante, *Prunus serotina*, qui subsiste et bloque la dynamique forestière). Du strict point de vue de la régénération, ses inconvénients sont du même type que ceux de la fougère aigle, dont le niveau d'interférence est compa-

### Lutte bénévole contre la phytolaque en forêt de Fontainebleau

(Claude Lagarde, chef de projet Biodiversité à l'agence ONF de Fontainebleau)

Les opérations de lutte contre *Phytolacca americana* en FD de Fontainebleau viennent d'une initiative bénévole externe, autorisée par l'ONF ; elles sont conduites sans stratégie particulière (sinon celle du « parrainage » qui stimule les bénévoles), mais avec un certain succès technique. La motivation est écologique (conservation de la biodiversité, risques de toxicité pour l'environnement), et l'objectif est l'« éradication » de la phytolaque.

Après un premier chantier (test) d'arrachage en 2005/06 dans une zone choisie pour son envahissement spectaculaire et son accessibilité, l'activité s'organise sous la houlette d'un volontaire très motivé, Thierry Pain (qui siège alors au comité des réserves) : il mobilise des bénévoles pour faire un signalement systématique des parcelles touchées (présence/absence) et arracher la phytolaque.

- Fonctionnement par « parrainage » : des bénévoles parrainent chacun une (sous) parcelle où ils se chargent d'organiser l'arrachage initial puis de revenir régulièrement arracher les plantules (opération bien plus légère)
- Choix des parcelles : l'animateur (T. Pain) propose aux parrains de choisir leur « filleule » parmi les parcelles recensées, et soumet chaque année la liste des parcelles/parrains à l'ONF, pour autorisation
- Techniques/périodes d'intervention :
  - arrachage (à la bêche) dès qu'il y a des parties aériennes (en évitant la période des fruits)
  - bastonnade en juin-juillet, avant fructification (les tiges doivent être cassées, pas seulement pliées)

Pour informer le public, l'animateur suscite aussi des événements (bastonnades collectives), des articles dans la presse locale, des affiches pour l'information du public sur les panneaux ONF et sensibilise riverains et horticulteurs (bonnes pratiques contre la dissémination)...

En 2009, par exemple, 48 parcelles ont été parrainées sur les 114 parcelles recensées. NB : aucune campagne d'arrachage n'est autorisée en réserve biologique intégrale (RBI) ; cela requiert l'autorisation du Conseil National de Protection de la Nature (CNPN), qui a été saisi mais ne s'est pas encore prononcé, dans l'attente d'évaluations plus approfondies des impacts possibles.

### Perspectives de recherche

Il serait avant tout nécessaire de mettre en place un système de suivi des espèces envahissantes et de celle-ci en particulier afin de préciser l'expansion de son aire de répartition et d'évaluer les risques induits. Il semble aussi important d'approfondir l'étude de son impact sur la biodiversité notamment sur la flore et les gastéropodes car il ressort de cette étude que ce sont les compartiments de la biodiversité les plus vulnérables à son développement. De tels résultats permettraient probablement de mieux comprendre comment les protéger (en particulier les espèces rares). Il faudrait aussi étudier plus avant son écologie, notamment son aptitude à survivre en sous-bois, et modéliser sa dynamique de croissance pour concevoir des stratégies de lutte pertinentes et mieux prédire son aire d'extension potentielle. Enfin, on

table. La question de la lutte éventuelle contre le raisin d'Amérique est donc moins sylvicole qu'environnementale, l'idée étant surtout de prévenir l'invasion (ou le ré-ensemencement) des milieux d'intérêt biologique particulier intraforestiers ou limitrophes. Compte tenu de la dynamique de l'espèce, la réponse relève d'une stratégie à construire après diagnostic des situations : la lutte peut être efficace lorsqu'on en est au tout début de la colonisation d'un massif, mais ce serait un gaspillage de moyens (un combat perdu d'avance) lorsque l'invasion est quasi généralisée.

### Quelles sont les méthodes de contrôle ?

La toxicité du raisin d'Amérique envers les herbivores exclut a priori la possibilité de contrôle par le pâturage. D'après cette analyse bibliographique, les méthodes de lutte biologique n'ont pas été étudiées ; restent donc

les méthodes manuelles (arrachage, bastonnade), extrêmement coûteuses à moins d'être bénévoles, ou mécaniques (broyage), qu'il faudrait expérimenter pour les évaluer, ou le traitement chimique.

Différents herbicides sont efficaces sur cette espèce tels que le tricopyr, le glyphosate ou le sulfosate Dumas (2006c). Les deux derniers ayant un large champ d'activité, leur emploi éventuel est à réserver aux secteurs où le raisin d'Amérique serait en peuplement quasi pur. Quand il est mélangé aux espèces autochtones, il faut les préserver pour qu'elles puissent concurrencer les semis (germination de la banque de graines), ou même les repousses : la biomasse de son système racinaire est si importante qu'un traitement ne suffit pas à l'intoxiquer complètement.

manque de références solides concernant les méthodes de contrôle, qui n'ont pas fait l'objet d'évaluations scientifiques.

**Yann DUMAS**

Unité de Recherche Écosystèmes  
Forestiers  
Cemagref Nogent-sur-Vernisson

**Remerciements**

Je tiens à remercier Grégoire Gautier pour avoir initié la commande de cette synthèse à la suite du 13e forum des gestionnaires de 2007 sur le thème des espèces exotiques envahissantes. Arnaud Delamarre, Hervé Derome et Yves Lourdet pour leur partage d'expérience sur les stations en cours d'envahissement en forêt dans le Jura et les membres du réseau Tela Botanica et autres botanistes ayant fourni de nombreuses données.

**Bibliographie**

Aiton W. Hortus Kewensis for the use of practical gardeners, 2e ed. London : Richard et Arthur Taylor, 1814

Aldea M, Allen-Gi S. Comparative Toxicity of Pokeweed (*Phytolacca americana*) Extracts to Invasive Snails (*Viviparus georgianis*) and Fathead Minnows (*Pimephales promelas*) and the Implications for Aquaculture. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 2005 ; 74 : 822-829

Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Plantes envahissantes de la région méditerranéenne ; Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles : Montpellier, 2003 ; pp 48

Armesto J, Cheplick G, McDonnell M. Observations of the reproductive biology of *Phytolacca americana* (Phytolaccaceae). Bulletin of the Torrey Botanical club 1983 ; 110 : 380-383

Barnett, B. Toxicity of pokeberries (fruit of *Phytolacca americana* Large) for turkey poults. Poults Sciences 1975, 54, 1215-1217

Benvenuti S. Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem : ecology, biodiversity and management. Weed Research 2004 ; 44 : 341-354

Béral et al. ; Sur l'emploi de la matière colorante du *Phytolacca decandra* pour colorer les vins ; Journal de chimie médicale, de pharmacie, de toxicologie et revue des nouvelles scientifiques nationales et étrangères, Labé, Paris, 1845, 439, p697

Bjarnholt, N. ; Laegdsmand, M. ; Hansen, H. ; Jacobsen, O. H. ; Møller, B. L. Leaching of cyanogenic glucosides and cyanide from white clover green manure. Chemosphere 2008, 72, 897-904

Boncenne, F. ; L'épinard et ses succédanés ; Revue Horticole – Journal d'horticulture pratique, 1860, 201-205

Brooker, J. ; Obar, C. ; Courtemanche, L. A fatality from *Phytolacca americana* (Pokeweed) root ingestion. J Toxi- col Clin Toxicol 2001, 39, 549-550

Bruneton J. Plantes toxiques — Végétaux dangereux pour l'homme et les animaux, 2e ed., EM Inter Editions, 2000

Campana C, Gauvin S, Ponge J-F. Influence of ground cover on earthworm communities in an unmanaged beech forest : linear gradient studies. European Journal of Soil Biology 2002 ; 38 : 213-224

Campbell, T, Adamson, W. Effect of Population Density on Agronomic Performance and Chemical Yields in Pokeweed, *Phytolacca americana*. Biomass 1986, 9, 113-129

Chevallier, A. ; Notes sur la coloration artificielle des vins, Annales d'hygiène publique et de médecine légale, 2, Tome 5, Baillière, Paris, 1856, 11, p480

De Lamarck J, Poiret J. Encyclopédie méthodique Botanique, 1804

Dumas, Y. Que savons-nous de la fougère aigle ? Revue Forestière Française 2002, 54, 357-374

Dumas, Y. ; *Phytolacca americana* ; 2006a ; Synthèse des forums ; [http://www.tela-botanica.org/page:Phytolacca\\_america](http://www.tela-botanica.org/page:Phytolacca_america)

Dumas Y. Contribution à la connaissance de deux espèces invasives en forêt *Campylopus introflexus* et *Phytolacca americana*, AFPP - 1ère Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles ; Avignon : 2006b

- Dumas Y. Espèces interférentes. In : Gama A, eds, Guide Pratique — Utilisation des herbicides en forêt et gestion durable. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Office National des Forêts, 2006c :
- Fanica, O. Le *Phytolacca americana* ou raisin d'Amérique. Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing 1996, 72, 36
- Gao G-H, Liu W, Dai J-X, Wang J-F, Hu Z, Zhang Y, Wang D-C. Molecular scaffold of a new pokeweed antifungal peptide deduced by <sup>1</sup>H nuclear magnetic resonance. International Journal of Biological Macromolecules 2001 ; 29 : 251-258
- Glasgow L, Matlack G. Prescribed burning and understory composition in a temperate deciduous forest, Ohio, USA. Forest Ecology and Management 2007 ; 238 : 54-64
- He J-S, Flynn DFB, Wolfe-bellin K, Fang J, Bazzaz F.A. CO<sub>2</sub> and nitrogen, but not population density, alter the size and C/N ratio of *Phytolacca americana* seeds. Functional Ecology 2005 ; 19 : 437-444
- Henneuse, C. ; Maulet, F. ; Medan, C. ; Mouney, L. La présence du *Phytolacca americana* entraîne-t-elle une variation de la biodiversité ? ; Université Paul Sabatier : Toulouse, 2007
- Hyatt, L. Differences between seed bank composition and field recruitment in a temperate zone deciduous forest. The American Midland Naturalist 1999, 142, 31-38
- Jensen, P. ; Pedersen, R. ; Svensmark, B. ; Strobel, B. ; Jacobsen, O. ; Hansen, H. Degradation of the potato glycoalkaloid a-solanine in three agricultural soils. Chemosphere 2009, 76, 1150-1155
- Kim, Y. ; Johnson, J. ; Lee, E. Phytotoxic effects and chemical analysis of leaf extracts from three *Phytolaccaceae* species in South Korea. Journal of Chemical Ecology 2005, 31, 1175-1185
- McDonnell M, Stiles E, Cheplick G, Armesto J. Bird-dispersal of *Phytolacca americana* L. and the influence of fruit removal on subsequent fruit development. American Journal of Botany 1984 ; 71 : 895-901
- Min Y, boqing, T., Meizhen T, Aoyama I. Accumulation and uptake of manganese in a hyperaccumulator *Phytolacca americana*. Minerals Engineering 2006 ;
- Mitich L. The Intriguing World of Weeds — Common Pokeweed. Weed Technology 1994 ; 8 : 887-890
- Muller S. Plantes invasives en France — état des connaissances et propositions d'actions, Paris : Publications scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2004
- Orrock JL, Danielson BJ, Burns MJ, Levey DJ. Spatial ecology of predator-prey interactions : Corridors and patch shape influence seed predation. Ecology 2003 ; 84 : 2589-2599
- Orrock J. The effect of gut passage by two species of avian frugivore on seeds of pokeweed, *Phytolacca americana*. Canadian Journal of Botany 2005 ; 83 : 427-431
- Orwig DA, Foster DR. Forest response to the introduced hemlock woolly adelgid in southern New England, USA. Journal of the Torrey Botanical Society 1998 ; 125 : 60-73
- Parkinson J. Theatrum botanicum : the theater of plants Or, an Herball of Large Extent ; Kings Majestyes especiall priviledge : London, 1640
- Peixoto, P. ; Wouters, F. ; Lemos, R. ; Loretto, A. *Phytolacca decandra* Poisoning in sheep in Southern Brazil. Vet. Hum. Toxicol. 1997, 39, 302-303
- Peng K, Luo C, You W, Lian C, Li X, Shen Z. Manganese uptake and interactions with cadmium in the hyperaccumulator - *Phytolacca americana* L. Journal Of Hazardous Materials 2008 ; 154 : 674-681
- Rasmussen, L. H. ; Hansen, H. C. ; Lauren, D. Sorption, degradation and mobility of ptaquiloside, a carcinogenic Bracken (*Pteridium* sp.) constituent, in the soil environment. Chemosphere 2005, 58, 823-835
- Saint-Hilaire, J. ; Henri, J. Plantes de la France décrites et peintes d'après nature ; Paris, 1809 ; pp 299
- Sauer, J. À geography of pokeweed. Annals of the Missouri Botanical Garden 1952, 39, 113-125
- Schnitzler A, Hale B, Alsum E. Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. Biological Conservation 2007 ; 138 : 146-156
- Slater, T. ; Dixey, M. Historical and popular *Americana* ; James L. Halperin : 2005 ; p.181 ; 348 pp
- Taverna, K., Peet R, Phillips L. Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. Journal of Ecology 2005 ; 93 : 202-213
- USDA, United State Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, 11-2008 <http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=PHAM4>
- Valmont-Bomare, J.C. ; Dictionnaire raisonné universel d'Histoire Naturelle, 4e édition, Tome huitième, 1791, Bruyset Frères, Lyon
- Xinhua L, Xiaoming Y, Bing X, Weilin L, Ya L. Effects of bird seed dispersal on diversity of the invaded plants in several hedge types. Acta Ecologica Sinica 2006 ; 26 : 1657-1666

# Que savons-nous de la mousse cactus (*Campylopus introflexus*), exotique envahissante ?

Synthèse bibliographique

La mousse cactus, *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid fait partie de la vingtaine d'espèces végétales exotiques au comportement invasif qui se répandent actuellement en forêt de France métropolitaine, et c'est probablement la plus discrète du fait de sa taille. C'est une mousse originaire de l'hémisphère sud qui se développe dans le paysage forestier français sans porter atteinte à la production de bois mais qui participe aux changements globaux et potentiellement à l'érosion de la biodiversité. Cet article a pour but de synthétiser les connaissances scientifiques acquises sur cette espèce afin d'attirer l'attention des forestiers.

## À quoi ressemble-t-elle ?

*Campylopus introflexus* est une bryophyte de la famille des Dicranacées. De couleur vert olivâtre en conditions humides, elle peut prendre un aspect grisâtre en conditions sèches. Les individus les plus âgés sont constitués d'une succession de nœuds et d'internœuds, la tige est pourvue d'un tomentum brun-rougâtre. La hauteur de cette mousse est généralement de 0,5 à 5 cm, mais peut atteindre 8 cm (Delaunay, 2004). Les feuilles mesurent de 2,5 à 6,5 mm de long. À l'état humide, elles sont dressées-étalées, c'est-à-dire qu'elles forment un angle inférieur à 45° avec la tige, mais sont appliquées à l'état sec. Les feuilles nodales, notamment, sont prolongées par une pointe hyaline<sup>1</sup> qui forme avec le limbe un angle presque droit en condition sèche (photo 1).

<sup>1</sup> hyalin(e) : qui a la transparence, le caractère diaphane du verre



Y. Dumas, Cemagref

(1) *Campylopus introflexus* en sous bois en concurrence avec *Polytrichastrum formosum* (Forêt d'Orléans 2004).

À l'état sec, les pointes hyalines à l'extrémité des feuilles forment une étoile d'où le nom anglais de « Heath Star-moss » ; en français, on parle plutôt de « mousse cactus ».

Cette pointe a généralement une longueur du quart à la moitié de celle du limbe mais il peut arriver qu'elle soit beaucoup plus courte ou absente d'où un risque de confusion avec une espèce autochtone présente en forêt et en milieu rocheux, *Campylopus pilifer* (Rameau et al. 2008). Réciproquement, cette autre espèce porte quelquefois une pointe hyaline assez longue et infléchie dont l'angle n'est toutefois pas aussi prononcé que chez *C. introflexus*. La largeur de la nervure représente 1/3 à 3/4 de celle du limbe. Dans la partie supérieure de la feuille, **la nervure est côtelée, la hauteur des côtes n'excédant pas 1 à 2 cellules** (tandis que chez *C. pilifer* ces côtes ou lamelles

ont une hauteur de 3 à 4 cellules, figure 1). **Les capsules sont fréquentes** chez cette espèce (alors qu'on en observe rarement chez *C. pilifer*). Elles sont profondément sillonnées à l'état sec. Leur soie a une longueur de 7 à 12 mm (Smith, 2004 ; Richards, 1963). Les spores sont petites : diamètre de 10 à 14 µm chez *C. introflexus* contre 14 à 19 µm chez *C. pilifer*.

*C. introflexus* forme des coussinets qui peuvent n'être constitués que de quelques individus dans la phase initiale d'installation ou en conditions écologiques difficiles (sous bois fermé ou en situation de concurrence parmi d'autres espèces). Mais elle peut aussi former des coussins de l'ordre du m<sup>2</sup>

voire des tapis de quelques dizaines ou centaines de m<sup>2</sup> en situation de pleine lumière, en terrain nu (après coupe ou incendie par exemple).

### Tentative de reconstitution de l'histoire de son introduction

Cette bryophyte est originaire des régions subantarctiques qui s'étendent notamment au sud du continent africain, au sud du continent américain, à l'Australie et à la Nouvelle Zélande (figure 2). Cette aire naturelle de répartition est complètement disjointe du continent européen sur lequel son introduction fut probablement involontaire. Parallèlement, cette espèce fut aussi introduite sur le continent nord-américain et mentionnée pour la première fois en 1972 en Californie et en Oregon d'après Frahm (1988), ou bien en 1975 à l'Université d'Arcata (Californie) si on se réfère à la flore en ligne eFloras (2009).

La date précise d'introduction restera un mystère, une bryophyte pouvant passer inaperçue pendant un délai difficile à évaluer. De plus **C. introflexus a longtemps été confondue avec C. pilifer** qui lui est proche morphologiquement (et génétiquement). En effet, depuis la flore bryologique de Mitten (1869) pour l'Amérique du Sud, *C. introflexus* était simplement décrite comme ayant les feuilles généralement toutes pilifères sans plus de détail, ce qui ne la distinguait pas de l'espèce européenne. Des nuances ont bien été repérées, mais admises comme des « formes » différentes d'une même espèce : pointe hyaline non courbée et absence (ou rareté) de capsule chez « la forme européenne ». Cependant, comme les bryologistes de l'époque recherchaient activement des capsules de *C. pilifer* pour les décrire dans les flores, on peut penser que l'arrivée en Europe d'une « forme » qui en est généralement pourvue n'aurait pas pu échapper longtemps à leur attention. Or ces capsules ne furent enfin observées qu'en 1879 à Porto

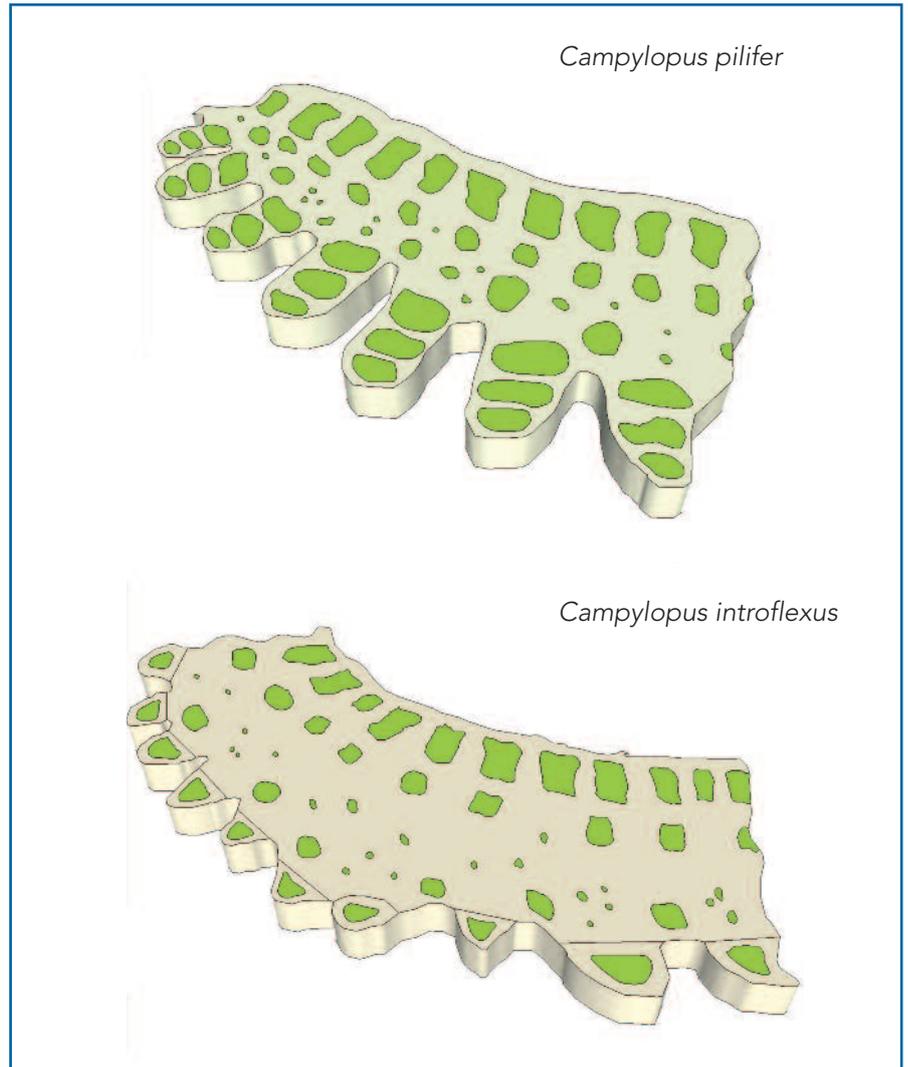


Fig.1 : coupe schématique de la nervure de *Campylopus pilifer* et de *C. introflexus* d'après Richards et Smith, (1975)

Les lamelles sont constituées de deux à trois cellules chez *C. pilifer*, contre une à deux chez *C. introflexus*

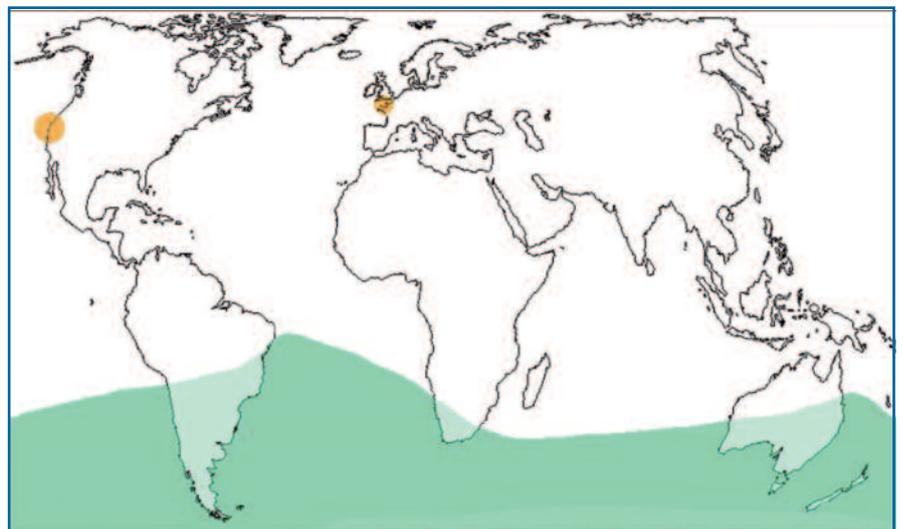


Fig. 2 : distribution mondiale de *C. introflexus* : en vert son aire naturelle et en orangé les aires de son introduction d'après Frahm (1988)

(Portugal) (Venturi, 1880), et il fallut attendre 1908 pour qu'on en trouve en France, à Saint Étienne de Baigorri (64) (Dismier, 1909).

Ce n'est qu'en 1955 que Giacomini établit l'existence de deux espèces distinctes, après la découverte de la « forme de l'hémisphère sud » sur la seule station connue à l'époque en Europe : le Menez-Hom, dans le Finistère (France). *C. introflexus* y avait été collectée par Størmer fin juin 1954 puis par Pierrot le 2 août suivant. Mais la littérature scientifique considère généralement, d'après Richards (1963), que la première mention de sa présence en Europe remonte à 1941, en Angleterre. En effet, sensibilisé par Giacomini (1955) et Størmer (1958) aux possibles confusions avec l'espèce autochtone, Richards entreprit des recherches sur les spécimens conservés dans les herbiers ; il en conclut que l'espèce exotique avait déjà été récoltée plusieurs fois et notamment dans le Sussex, village de Washington, en 1941. Louis Thouvenot a fait, pour le réseau Tela Botanica, une recherche similaire dans les collections du Muséum à Paris (Herbier Dismier) d'où il ressort que l'espèce est sans doute présente en France depuis 1876 à Pont Réan

en Ille et Vilaine (Dumas, 2004). L'identification à partir de vieux échantillons est difficile, donc susceptible d'erreur, mais il s'avère que les nervures des individus étudiés présentent des lamelles dont la hauteur n'excède pas deux cellules. À défaut d'autres analyses pour l'instant, 1876 est donc désormais la plus ancienne mention de l'espèce exotique pour l'Europe.

### Quelle est son aire de distribution aujourd'hui ?

Frahm (1974 ; 1988) a retracé la découverte de *Campylopus introflexus* dans son aire d'origine depuis la fin du 19<sup>e</sup> siècle et reconstitué son aire de répartition naturelle, reproduite figure 2.

Les zones d'introduction figurent en orangé sur la figure 2. Aux États-Unis, l'espèce se répand aujourd'hui sur l'ensemble de la côte ouest (Oregon, État de Washington) et, depuis 1994, jusqu'en Colombie Britannique au Canada (Klinck, 2009). En Europe, elle est désormais recensée dans la majeure partie des pays et progresse rapidement de façon radiale depuis la France et l'Angleterre (figure 3), après une pé-

riode de latence classique (chez les espèces invasives) mais qui paraît plutôt longue. Le tableau 1 récapitule les signalements dans l'ordre chronologique.

En France, plus précisément, la synthèse bibliographique et les informations recueillies auprès des bryologistes démontrent que l'espèce est installée pratiquement sur l'ensemble du territoire (figure 4). Cependant l'exploration poussée de la littérature naturaliste régionale et des recherches ciblées sur le terrain augmenteraient certainement le nombre de départements concernés, et la fréquence de l'espèce (nombre de communes/département) serait aussi très probablement réévaluée à la hausse.

### Quelle est sa dynamique de colonisation ?

Contrairement à *C. pilifer*, qui affecte les milieux non perturbés et ne possède pas de grandes capacités de dispersion, *C. introflexus* est capable de gagner très rapidement de nouveaux sites. En 11 ans par exemple, elle s'est propagée de façon assez fulgurante dans toute la Grande-Bretagne, jusqu'à l'extrême nord de l'Écosse ou de l'Irlande (Richards,

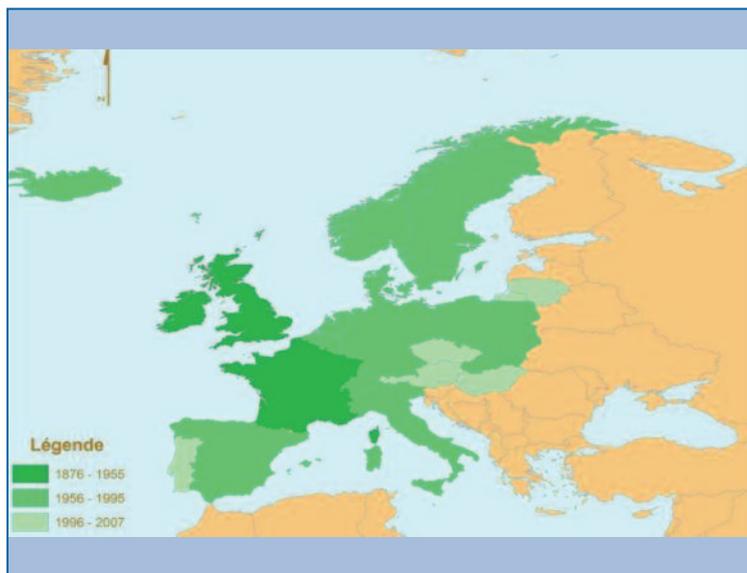


Fig. 3 : progression de *C. introflexus* en Europe en fonction des périodes (les plus anciennes en plus foncé)

On remarque la progression rayonnante depuis la France et l'Angleterre (Carte réalisée par H. Martin, Cemagref)

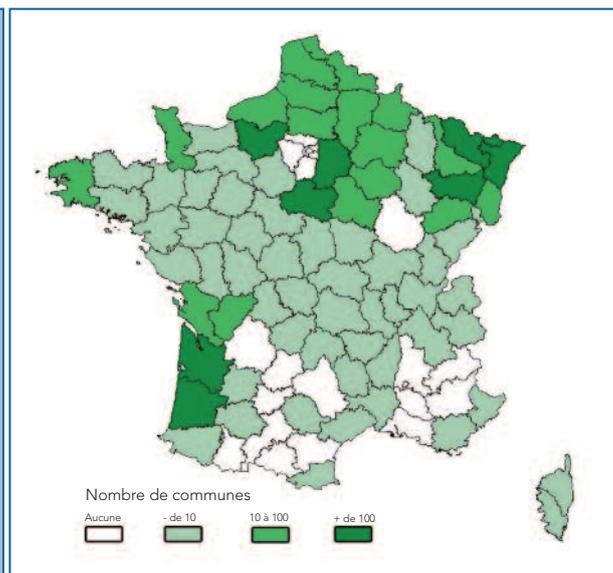


Fig. 4 : distribution connue de la mousse cactus en France

Elle semble absente de certains départements, mais il faut plutôt considérer qu'elle n'y a pas encore été décelée !

1975). Le même scénario se répète généralement dans chaque pays nouvellement colonisé (Stefanska *et al.* 2006 ; Sérgio *et al.* 2003 ; Mikulášková, 2006 ; Klinck, 2009).

La dynamique de dispersion d'une espèce invasive dans une zone géographique donnée répond généralement à un modèle logistique (ou sigmoïde, forme en S) : après une première phase de latence, l'expansion devient extrêmement rapide et fait penser à une évolution exponentielle (cf. figure 5), mais la courbe tend ensuite à s'infléchir pour atteindre une asymptote, quand l'espèce a investi l'essentiel des habitats possibles. Pour la Grande Bretagne, Hassel *et al.* (2005) ont pu compiler les recensements bryologiques réguliers effectués par vice-comté depuis plus de 100 ans et modéliser l'évolution dans le temps de la distribution de plusieurs mousses : ils confirment la dynamique extrêmement rapide, en « S » très redressé, de *Campylopus introflexus* (qui y a déjà atteint son « plafond ») par rapport aux autres espèces et notamment par rapport à une autre mousse exotique envahissante, *Orthodontium lineare*.

En France, faute de données suffisamment homogènes, on ne peut pas déterminer dans quelle phase de la dynamique elle se trouve. Mais on suppose qu'elle est encore loin du maximum possible. Elle est par exemple la seule espèce à progresser en fréquence sur le réseau des placettes suivies par Jun (2006) sur les dunes atlantiques françaises: présente au départ sur 6 des 62 placettes étudiées, elle l'est déjà sur 10 placettes deux ans plus tard. Au Danemark, sa fréquence a doublé entre 2004 et 2008 sur les placettes des dunes côtières étudiées par Klinck (2009).

**Quels types de milieux est-elle capable de coloniser ?**

*C. introflexus* a une grande tolérance écologique et ses milieux de prédilection varient selon les pays (ou secteurs biogéographiques) d'introduction.

Pays	Année	Auteur
France (Bretagne)	1876 - (1954)	Thouvenot (in Dumas, 2004) – Størmer, 1958
Angleterre	1941	Marshall (in Richards, 1963)
Irlande	1942	Thomson (in Richards, 1963)
Pays-Bas	1963	Barkman & Mabelis (in Klinck, 2009)
Italie	1965	Klinck, 2009
Belgique	1966	Jacques & Lambinon 1968
Allemagne	1967	Benkert (in Frahm, 1974)
Danemark	1968	Ollgard (in Frahm, 1974)
Iles Féroé	1973	Boesen (in Weidema, 2006)
Suède	1976	Johansson, 1977
Norvège	1978	Ovstedal, 1978
Luxembourg	1979	Werner, 1981
Espagne	1980	Casas <i>et al.</i> , 1988
Suisse	1980	Bisang, 1998
Islande	1983	Johansson (in Weidema, 2006)
Autriche	1985	Grims, 2001
Pologne	1986	Lisowski <i>et al.</i> (in Weidema, 2006)
République Tchèque	1988	Novotný (in Razgulyaeva, 2001)
Slovaquie	1995	Holotová <i>et al.</i> , 1997
Portugal	1996	Sérgio (in Sérgio, 2003)
Lituanie	1996	Jukoniene (in Weidema, 2006)
Russie	2000	Razgulyaeva, 2001 - Isthme de Courlande uniquement
Lettonie	2000	Abolina & Reriha (in Klinck, 2009)
Hongrie	2006	Blockeel, T.L. 2007
Estonie	2007	Vellak <i>et al.</i> (in Klinck, 2009)

Tab. 1 : premiers signalements de *Campylopus introflexus* dans les différents pays d'Europe, par ordre chronologique

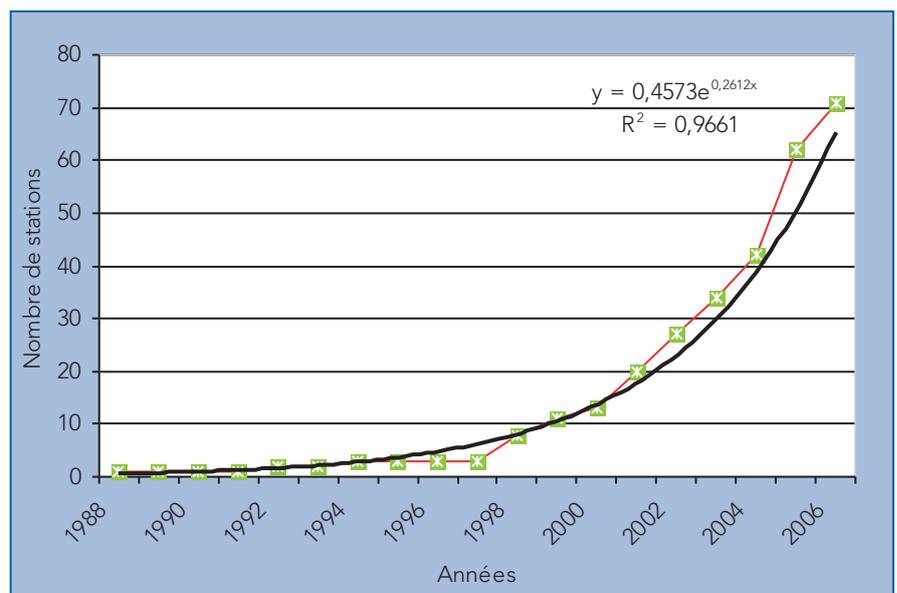


Fig. 5 : évolution du nombre des stations connues en République Tchèque selon Mikulasova (2006)

Le graphique laisse apparaître une dynamique exponentielle. Un suivi plus long devrait démontrer une dynamique répondant à un modèle logistique (en forme de S).

Elle est bien plus tolérante vis-à-vis des contraintes du milieu que l'espèce autochtone *C. pilifer*, qui se développe en milieu sec et bien éclairé. Elle est notamment capable de coloniser des milieux humides tels que landes et tourbières (Richards, 1963). Elle supporte également l'ombrage. En forêt, sa présence est avérée dans de petites trouées où l'éclairement n'excède pas 13 % de l'éclairement incident (Dumas, 2006). Elle a même été observée à un éclairement relatif mesuré de l'ordre de 2 % dans un peuplement non éclairci (RDI = 1) de la Coopérative de données chêne en Forêt de Bonsmoulins (61) (observ. pers. 2009). Mais le milieu le plus extraordinaire que peut coloniser l'espèce est sans nul doute celui qui correspond aux stations géothermales décrites par Convey *et al.* (2006) dans les îles Sandwich en Antarctique maritime. Dans ces milieux extrêmes, cette bryophyte est la seule capable de résister à des températures atteignant 75 °C sous son couvert et jusqu'à 47 °C à sa surface ! La colonisation de ce type de milieu a été observée en Islande (Weidema, 2006). Verdus (1979) mentionne un milieu d'une hostilité comparable où la température atteint plus de 40°C à savoir les zones d'émission de vapeur des terrils en combustion du nord de la France.

Cette grande amplitude écologique, combinée à sa faculté de dispersion, rend la prédiction de sa distribution assez difficile (Vanderpoorten *et al.* 2002). Les exemples de substrats cités en France sont très variés et généralement acides: humus, souches, touradons de molinie, fourmilières, sols arénacés, argiles, dalles rocheuses ou rochers, falaises, murets, tourbières, fissures de routes, toitures en tuiles de pays, tas de sciures, terrils (Dumas, 2004). Il peut aussi arriver qu'on la rencontre en milieu calcicole, dans des microsites d'accumulation d'humus sous hêtraie ; elle a même été trouvée en tant qu'épiphyte sur aulne en marais alcalin (Mahevas, 2000). C'est toutefois dans les coupes résineuses sur substrat acide ou dans les landes

qu'elle est la plus fréquente et elle y constitue des tapis de surface parfois conséquente.

### Quelles sont les particularités de sa biologie et de son écologie qui expliquent cette dynamique ?

#### Ses facultés de reproduction, de dissémination ?

La mousse cactus utilise les deux modes de reproduction possibles, sexué et asexué (végétatif), avec une remarquable efficacité. Pour la reproduction sexuée, elle produit très fréquemment et en grand nombre des capsules qui émettent des spores. Ces spores lui donnent la possibilité de se disséminer avec le vent, leur faible dimension pouvant expliquer sa faculté de dissémination à grande distance (Hassel & Söderström, 2005). Ainsi, malgré les conditions climatiques extrêmes, elle est présente jusque sur des îles volcaniques de l'antarctique maritime (îles Sandwich), qu'elle peut atteindre, depuis les zones subantarctiques, sous forme de spores et où elle a trouvé refuge dans les stations géothermales (Convey *et al.* 2000). Dans l'hémisphère nord, elle s'est installée de façon similaire aux Îles Féroé en Mer

du Nord, à plusieurs centaines de kilomètres de l'Écosse, de la Norvège et de l'Islande (Weidema, 2006).

La reproduction végétative s'opère à partir de fragments de plante plus ou moins importants, les propagules. Il est expérimentalement démontré qu'une feuille seule est capable de se bouturer en laboratoire, mais plus lentement qu'un rameau (Verdus, 1979). En conditions naturelles, il est très courant d'observer à l'automne, à la surface des coussinets de la mousse cactus ou au voisinage, de petits rameaux détachés comptant 10 à 20 feuilles et pourvus de rhizoïdes. Ce sont des propagules dont chacune peut donner dès la fin de l'hiver un nouvel individu (gamétophyte) feuillé. Ces « boutures » sont elles-mêmes capables d'émettre de nouvelles propagules dès l'automne suivant (Verdus, 1978) ! En outre, l'espèce présente à l'aisselle des feuilles des poils mucigènes<sup>2</sup> qui peuvent, grâce à l'eau qu'ils retiennent, assurer la survie des propagules en cas de sécheresse ou encore accélérer la multiplication végétative (Verdus, 1978). En effet, cette auteure observe la survie de propagules conservées 4 mois au sec, en enveloppe ; et si le milieu est suffisamment humide, les propagules



(2) Les pointes hyalines des feuilles captent l'humidité de la rosée ; peut-être un avantage par rapport aux autres espèces en milieu aride ?  
(Domaine des Barres, Nogent sur Vernisson (45) – 2010)

développent non seulement des rhizoïdes, mais aussi un réseau de protonéma<sup>3</sup> où apparaissent de nombreux bourgeons qui donnent chacun naissance à un individu (gamétophyte) feuillé. La colonie s'étend ainsi encore plus rapidement aux dépens des espèces voisines (Verdus, 1979).

### Ses caractéristiques morphologiques ?

Les pointes hyalines qui s'orientent horizontalement en périodes sèches forment une surface brillante et poreuse qui réfléchit une partie du rayonnement solaire tout en retenant à la surface des feuilles une couche d'air isolant. Ces pointes limitent ainsi les écarts de température et les pertes en eau, ce qui est un avantage pour la survie face à ses concurrentes (forestières) qui n'en sont généralement pas pourvues. Elles ont aussi la particularité de retenir l'humidité de la rosée qui s'y dépose en gouttelettes (photo 2). L'eau ainsi piégée est ensuite utilisable par la plante (Malcom *et al.* 2006 ; Glime, 2009).

### Quels facteurs externes favorisent sa dynamique de colonisation ?

Dans un milieu faiblement concurrentiel tel qu'une pelouse dunaire, cette espèce profite pour s'installer d'un sol nu ou à végétation basse et discontinue. Or dans les milieux dunaires, très contraignants, de simples périodes de stress climatique (étés secs et hivers froids et secs) peuvent suffire à réduire la végétation autochtone, exposée alors à une plus forte pression de consommation et de piétinement par les herbivores sauvages et aboutir finalement à la complète dominance de *C. introflexus* (Biermann *et al.* 1997). Dans les landes également, le surpâturage facilite la dynamique de cette espèce (Bullock *et al.* 1997). D'une façon générale, le passage répété de l'animal (Pakeman *et al.* 1997 ; Piessens, 2007) ou de l'homme

(Dumas, 2004) lui fournit un substrat sans concurrence et favorise la dispersion de propagules. La pression récréative, en particulier, est un facteur non négligeable comme on peut le constater le long de chemins de randonnées (ex : GR 3 parcelle 342 — forêt d'Orléans – 2008 – obs. pers.), au pied d'arbres remarquables (chêne Morat — forêt domaniale de Tronçais – 2005 obs. pers.) ou sur des parcours d'escalade (Mahevas, 1999 *in* Dumas, 2004).

**Les pratiques de gestion** des espaces semi-naturels peuvent aussi l'avantager indirectement. Dans les espaces dunaires d'Europe du Nord ou dans une lande, une fauche ou *a fortiori* d'autres actions de contrôle plus intensif de la végétation ont pour elle un effet favorable, qui dure au moins 3 ans (Ketner-Oostra *et al.* 2000 ; Cox *et al.* 2007), de même que les incendies (Ketner-Oostra *et al.* 2006). Dans les landes du Yorkshire en Angleterre, les traitements herbicides à l'asulame contre la domination de la fougère lui ont été très bénéfiques : sept ans après traitement, son recouvrement a atteint 50 % sur les dispositifs expérimentaux suivis par Pakeman *et al.* (1992) contre seulement 5 % dans les sites non traités, tandis que la végétation "native" (de lande) ne se rétablit que partiellement. Plus généralement, le contrôle de la végétation par traitement herbicide lui profite d'autant plus qu'il laisse le terrain plus dégagé. Ainsi, un traitement à l'asulame, produit à l'efficacité ciblée essentiellement sur *Pteridium aquilinum*, lui est profitable (Pakeman *et al.* 2005) mais moins qu'un traitement au glyphosate (Dumas, 2006), dont le spectre très large favorise le développement des espèces héliophiles (Dumas, 2003) en réduisant le recouvrement de l'ensemble des espèces dominantes. Quant à son propre niveau de sensibilité aux produits, il n'est pas encore connu pour le gly-

phosate, mais nous savons qu'elle est résistante à l'asulame (Rowntree *et al.* 2003). Enfin, dans une tourbière, l'exploitation de la tourbe lui est également bénéfique ; elle est très fréquente sur ce substrat dénudé (Cooper *et al.* 2001).

**L'homme intervient aussi via les circuits commerciaux.** En effet, *C. introflexus* est très fréquente dans les paysages de landes où elle s'installe notamment sur humus brut qui, commercialisé comme terre de bruyère, suscite une dissémination rapide et sur de longues distances. Son introduction au jardin botanique de Nancy (Mahevas, 2000) est ainsi due à un substrat provenant de Sologne. Untereiner signale qu'elle a été observée sur des godets de Douglas avant plantation en Alsace (*in* Dumas, 2004), ce qui représente aussi un vecteur de dissémination important si on songe, par exemple, que les plants forestiers sont produits en grande quantité dans le département des Landes où *Campylopus introflexus* est très abondant.

À plus grande échelle encore, les changements globaux auraient également une influence. Selon certains auteurs, sa dynamique de colonisation sur les milieux dunaires serait favorisée par les dépôts azotés atmosphériques (Riksen *et al.* 2006 ; Haworth *et al.* 2007), mais ce résultat n'est toutefois pas toujours vérifié (Hasse *et al.* 2006). En région Antarctique elle se trouve sous forme de spores dans le sol et pourrait rapidement s'établir partout à la faveur d'un réchauffement climatique même modeste comme elle le fait déjà sur les zones géothermales et à proximité des fumeroles volcaniques (Kennedy, 1996) ; cela laisse imaginer une possibilité du même ordre dans du Nord.

2 poil mucigène : filament d'origine épidermique à cellule terminale spécialisée dans la production de mucilage, substance constituée de polysaccharides qui gonfle au contact de l'eau pour former une sorte de gel

3 protonema : chaîne de cellules filiforme qui constitue le premier stade (phase haploïde) du cycle de vie d'une bryophyte ; habituellement cette structure résulte de la germination d'une spore.

## A-t-elle un impact sur la biodiversité ?

### Comportement pionnier...

Cette espèce n'est généralement pas considérée comme ayant une grande longévité dans un contexte de concurrence avec des végétaux supérieurs. En milieu dunaire aux Pays-Bas, la mousse cactus démontre une dynamique de colonisation dans la phase pionnière (végétalisation spontanée de sable nu) avant de régresser du fait de l'arrivée et de la concurrence de plantes supérieures telles que *Corynephorus canescens* (Hasse et al. 2006). De même, Hutsemekers et al. (2008) la classent parmi les espèces à courte durée de présence sur les terrils en Belgique. Dans l'hémisphère sud (Australie et Nouvelle-Zélande), elle « explose » puis décline assez rapidement après incendies de forêt (2 à 6 ans) d'après les études compilées par Ryömä et al. (2005). Après une coupe à blanc de pin sylvestre en forêt d'Orléans, elle forme des tapis de plusieurs mètres carrés mais dans les plantations de 10 à 15 ans elle ne se manifeste plus qu'en petits coussinets très épars (fréquence est inférieure à 5 %) (Dumas et al. 2003).

### ... mais impacts prolongés

Pour autant, son impact est moins transitoire qu'il y paraît. En forêt résineuse, elle ne disparaît pas dans les peuplements matures

mais subsiste (ou se réinstalle), à la faveur des éclaircies et trouées de chablis (Eycott et al. 2006 ; Dumas, obs.pers.), en coussinets très réduits mais susceptibles de concurrencer des mousses acidiphiles autochtones telles que *Polytrichum formosum*, *Leucobryum glaucum* ou *Hypnum cupressiforme* (photo 1).

■ Dans les vastes espaces dunaires d'Europe du Nord, elle peut occasionner la formation d'un horizon humique qui limite la dynamique ordinaire d'érosion éolienne et déclenche l'installation des ligneux (Riksen et al. 2006), précipitant ainsi la succession végétale au détriment de stades précoces originaux et déjà rares. Suite à un incendie, son expansion concurrence le développement normal de *Ceratodon purpureus* puis *Polytrichum juniperinum*, dans les dunes côtières ou de *P. piliferum* dans les dunes continentales (Ketner-Oostra et al. 2006 ; Klinck, 2009). Grâce à un réseau de placettes de suivi, Klinck (2009) montre aussi que l'expansion de la mousse cactus dans les dunes danoises n'affecte pas seulement les quelques mousses et lichens les plus sensibles mais qu'elle affecte aussi significativement le recouvrement d'autres espèces, y compris de plantes supérieures comme *Corynephorus canescens*, *Hypochoeris radicata* ou *Festuca ovina*. Globalement, l'indice de diversité

de Simpson diminue lorsque le recouvrement de la mousse cactus dépasse 30 %. Les résultats d'Isermann (2005) en Allemagne mettent en évidence un lien entre le caractère dominant d'espèces telles que *Campylopus introflexus*, l'homogénéisation du pH du sol et la faiblesse de la diversité floristique. Ainsi, en homogénéisant le milieu naturel par la formation de tapis mono spécifiques, cette espèce semble pouvoir réduire la gamme des micro-habitats et supplanter certaines communautés bryolichéniques caractéristiques, comme l'ont aussi observé Biermann et Daniels (1997). Notons encore que l'appauvrissement de la végétation dunaire par cette colonisation entraîne aussi la raréfaction des invertébrés (sauterelles, carabes et araignées) dont certains sont rares, d'après Riksen et al. (2006), Vogels et al. (2005), Schirmel (2011) ou Schirmel et al. (2011).

■ Les références manquent pour les dunes littorales françaises mais Jun (2006) va dans le même sens en observant sur la durée très courte de son suivi la disparition d'*Hypnum cupressiforme* sur l'une des placettes de son réseau.

■ Pour les landes du Nord-Ouest de l'Europe enfin, Piessens et al. (2007) remarquent que le recouvrement de *Campylopus introflexus* est



(3) et (4) Quelques années après son apparition sur un site, la mousse cactus peut former des tapis de plusieurs dizaines voire centaines de m<sup>2</sup>.

L'épaisseur, ici assez modeste, peut atteindre 8 cm ; aucune espèce, mis à part quelques lichens, ne parvient alors à s'installer, parfois pendant plus d'une dizaine d'années (Domaine des Barres, Nogent sur Vernisson (45) – 2009).

notablement plus important à la lisière d'une forêt adjacente qu'en pleine lande, alors même que la richesse bryologique y est en moyenne plus faible.

### Espèces rares

La dynamique de colonisation est telle qu'elle pourrait menacer certaines espèces, notamment si elles sont inféodées à des milieux particuliers. Mahevas (2000) redoute, dans les Vosges du Nord, que l'envahissement par *C. introflexus* à partir des voies d'escalade compromette l'existence de plusieurs espèces d'hépatiques liées aux parois rocheuses (*Barbilophozia attenuata*, *Anastrophyllum minutum*, *Cephaloziella divaricata*, *Ptilidium pulcherrimum*). Dans d'autres cas ce sont des espèces signalées comme rares ou peu fréquentes qui risquent de disparaître ou régresser. Ainsi, ce même auteur cite une mousse rare, *Bartramia ithyphylla* Brid. dont la seule station connue de Meurthe et Moselle risque de disparaître du fait de cet envahissement. Sur les sites d'émanations géothermales en Islande, des espèces rares de bryophytes sont également menacées (Weidema, 2006).

### Pouvoir concurrentiel, interférence

Ces observations contredisent l'idée généralement admise que les bryophytes ne manifestent pas de caractère concurrentiel entre elles, le jeu des facilitations venant contrebalancer les interférences. En fait, il pourrait s'agir là de la résultante d'une coévolution que Connell (1980) nomme « ghost of competition past » et que l'on pourrait traduire par « effet mémoire des compétitions passées ». Dans le cas d'une espèce exotique cet « effet mémoire » n'existe pas et l'invasion peut intervenir (During *et al.* 2001).

En dehors des exemples portant sur des végétaux au développement limité et par conséquent mal armés pour la concurrence, il n'est pas impossible que la mousse cactus menace également les plantes supé-

rieures, dans la mesure où le pouvoir concurrentiel a été prouvé expérimentalement sur une espèce semi-ligneuse, la callune (*Calluna vulgaris*) : Equihua *et al.* (1993) ont effectivement montré une réduction de son taux de germination de 60 % dans un tapis de *C. introflexus*. Le pouvoir d'interférence de cette espèce pourrait s'expliquer par l'épaisseur et la densité des tapis qu'elle forme (photo 4). La végétation peut mettre longtemps à s'y réinstaller (Pakeman *et al.* 1992) comme l'illustre la photo (3) d'une station de quelques ares bloquée depuis une dizaine d'années.

### Diversité génétique

Cette espèce exotique pourrait aussi induire des effets génétiques. On rencontre parfois une forme intermédiaire à pointe hyaline droite (comme chez *pilifer*) mais à lamelles courtes (2 cellules comme chez *introflexus*). Cette forme s'avère génétiquement proche de *C. pilifer* dont elle est une variété d'après Frahm *et al.* (2006) qui proposent de la dénommer *C. pilifer var. brevissime*. Mais elle pourrait être, selon eux, un hybride entre l'espèce autochtone et l'espèce exotique. Car les 2 espèces sont proches génétiquement<sup>4</sup> mais, selon Stech *et al.* (2004), la variabilité génétique de *C. introflexus* est très faible comparée à celle de *C. pilifer*.

### Peut-elle avoir des effets positifs ?

Les travaux scientifiques n'ont pas mis en évidence pour l'instant d'effet positif particulier, mais ne les excluent pas. Du fait de sa propension à envahir rapidement des terrains nus, la mousse cactus pourrait limiter la lixiviation des éléments fertilisants contenus dans le sol et l'humus après perturbation. Groeneveld *et al.* (2002) évoquent un rôle éventuel de nurserie pour d'autres espèces végétales dans des milieux à forte contrainte climatique. Sa présence peut éventuellement aider à freiner l'arrivée d'autres espèces exotiques encore plus problématiques qu'elle-

même (Morgan, 2006). Enfin elle peut constituer un habitat intéressant pour certains organismes vivants tels que les insectes notamment au stade larvaire (Todd, 1996 ; Schirmel, 2011).

### Peut-on la contenir ?

En amont, il est potentiellement utile de limiter les introductions non intentionnelles de la mousse cactus via des substrats de culture ou des godets de plants forestiers. On peut imaginer de sensibiliser les professionnels à ce problème et d'instaurer un système de contrôle des plants en conteneurs en sortie de pépinière, associé à un traitement en cas de besoin. Mais cette démarche préventive serait coûteuse et n'aurait de réelle efficacité que dans des régions encore indemnes.

**En milieux dunaires**, l'ensablement (par réactivation des dynamiques éoliennes naturelles) est réputé défavorable à cette espèce et peut provoquer sa disparition (Ketner-Oostra *et al.* 2000). Mais Hasse *et al.* (2006) n'observent pas de réaction négative à un apport expérimental de 6 mm de sable. Il faudrait donc pour la contrôler un ensablement plus important. Le gestionnaire de milieu dunaire peut-il utiliser ses connaissances en dynamique des dépôts de sables pour gérer localement le contrôle de l'espèce ? Klinck (2009) est le premier auteur à avoir testé d'autres modalités de contrôle sur des dispositifs expérimentaux. Les méthodes qu'il a été amené à étudier sont les suivantes : application à différentes concentrations de sel, d'eau salée, d'eau de javel, de sulfate de fer et différents temps de brûlage et de traitement à la vapeur. L'efficacité du sel et de l'eau salée dépend des doses appliquées : ces applications sont très efficaces aux plus fortes doses, mais elles ne sont pas homologuées, peu efficaces et donc polluantes. Les applications d'eau de Javel et de sulfate de fer ne sont pas efficaces. L'exposition à la vapeur n'a pas d'effet suffisant même pour une durée de

<sup>4</sup> elles proviendraient Frahm (1988) d'une même espèce dont l'aire se serait étendue puis scindée et se seraient différenciées au cours du quaternaire.

2 minutes ! Enfin, le brûlage est efficace pour des expositions de plus de 30 secondes, mais les autres espèces étant sensibles à ce traitement, il ne semble pas d'un grand intérêt.

**En forêt**, comme *C. introflexus* est qualifiée d'héliophile, la présence d'espèce à couvert dense telles que hêtre et charme lui est probablement défavorable. Au-delà, il est tentant de penser à maintenir un couvert dense pour que l'éclairement reste en deçà de ses besoins vitaux. Mais malgré l'absence de travaux spécifiques sur le sujet, nous avons vu qu'elle est capable de survivre, en coussinets très réduits, à un niveau d'éclairement relatif inférieur à 5 % : une forêt assez sombre peut donc aider à contrôler (temporairement) son développement, mais sans l'éradiquer. Inversement, les sylvicultures dynamiques envisagées dans le cadre du Plan Action Forêt pourraient quant à elles favoriser sa dissémination, à moins que les plantes supérieures soient davantage favorisées. Car *C. introflexus* semble pouvoir être exclue par une couverture herbacée, aussi le maintien d'une couverture herbacée permanente est une façon de prévenir son extension : limiter notamment les perturbations qui découvrent le sol sur de grandes surfaces (herbicides, a fortiori ceux à large champ d'activité, feu, travail du sol) car elles correspondent à une situation idéale pour sa colonisation (Jacques et al. 1968). Pour les stations envahies et bloquées dans leur dynamique, on peut envisager si les enjeux le justifient (et moyennant certaines précautions) de fracturer la couche formée par cette espèce et l'humus sous-jacent pour mettre en contact les graines avec le sol.

## Comment approfondir nos connaissances ?

D'une façon générale, et concernant plus particulièrement le milieu forestier, il reste à **mieux cerner l'écologie de cette espèce** pour mieux évaluer sa capacité de survie et de reproduction. Quelles conditions écologiques supporte-t-elle

en termes de lumière, humidité, essence dominante ? Par ailleurs, certains aspects de sa biologie très simples à observer manquent encore dans la littérature tels que l'âge à partir duquel l'espèce développe des capsules et produit des spores, le niveau minimum d'éclairement qu'il lui faut pour cela, ou encore la quantité de biomasse qu'elle peut produire.

## En matière d'impact sur la biodiversité

il serait utile de mener des travaux in situ pour comparer les stations envahies aux non envahies sur un même type d'habitat et mettre en place des expérimentations de mise en concurrence de *C. introflexus* avec d'autres espèces pour comprendre les effets de l'espèce sur la flore indigène. Ces travaux seraient utilement complétés par un suivi temporel d'un réseau de placettes de référence à concevoir pour bien analyser l'impact de l'envahissement sur les autres espèces, la dynamique et ses conséquences.

**Au sujet de sa dynamique**, le seul réseau existant actuellement pour un suivi dynamique de la flore forestière à l'échelle du territoire français est celui constitué par les placettes de l'IFN. Mais il n'est pas adapté à la détection précoce des espèces invasives forestières dont la fréquence est encore faible. Et dans le cas de la mousse cactus, il faut former les botanistes à son identification pour qu'elle soit prise en compte dans les relevés. Le Cemagref a créé une base de données spécifique pour synthétiser les données existantes. Les forestiers pourraient d'ailleurs contribuer à son alimentation : vu la prédilection de la mousse cactus pour les landes et les coupes résineuses sur sol acide, c'est dans ce type de milieux qu'on peut la rechercher en priorité pour affiner rapidement sa chorologie.

**Yann DUMAS**

Unité de Recherche Écosystèmes  
Forestiers  
Cemagref Nogent-sur-Vernisson

## Bibliographie

Biermann R, Daniels FJA. Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusia and *Campylopus introflexus*. *Phytocoenologia* 1997;27:257-273

Bisang, I.; Geissler, P.; Muller, N.; Schnyder, N.; Schubiger-Bossard, C.; Urmi, E. Die Verbreitung von Moosen in der Schweiz und in Liechtenstein, *Botanica Helvetica* 1998, 108, 197-216

Blockeel TL. New national and regional bryophyte records, 16. *Journal of Bryology* 2007;29:198-204

Bullock, J. M.; Pakeman, R. J. Grazing of lowland heath in England: management methods and their effects on heathland vegetation. *Biol. Conserv.* 1997, 79, 1-13

Casas C, Heras, P. Reinoso J. Rodríguez-Oubina J. Consideraciones sobre la presencia en España de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. y *C. pilifer* Brid. *Orsis*, 1988 ; 3: 21-26

Connell JH. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 1980;35:131-138

Convey P, Lewis Smith RI, Hodgson DA, Peat, H.J. The flora of the South Sandwich Islands, with particular reference to the influence of geothermal heating. *Journal of Biogeography*, 2000;27:1295

Convey P, Lewis Smith R. Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, maritime Antarctic. *Journal of Vegetation Science* 2006;17:529-538

Cooper A, Mccann T, Hamill B. Vegetation regeneration on blanket mire after mechanized peat-cutting. *Global Ecology and Biogeography* 2001;10:275-289

Cox E, Marrs R, Pakeman R, Le Duc M. Factors Affecting the Restoration of Heathland and Acid Grassland on *Pteridium aquilinum*-Infested Land across the United Kingdom: A Multisite Study. *Restoration Ecology* 2007;

Delaunay, G. Contribution à l'étude de la

- bryoflore du Maine et Loire : Une nouvelle espèce pour la dition : *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., Mant. Musc., 1819 - Dicranacées. Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Anjou 2004, 18, 45-50
- Dismier G. Première localité française de *Campylopus polytrichoides* De Not. fructifié. Bulletin de la Société Botanique de France 1909;56:273-276
- Dumas Y, Gama A, Bergès L. Substitution de flore après traitement herbicides : mise au point d'une méthode d'étude de la dynamique de la végétation après traitements, Nogent-sur-Vernisson: Cemagref, 2003
- Dumas, Y.; *Campylopus introflexus*; 2004; Synthèse des forums; [http://www.tela-botanica.org/page:Campylopus\\_introflexus](http://www.tela-botanica.org/page:Campylopus_introflexus)
- Dumas Y. Contribution à la connaissance de deux espèces invasives en forêt, *Campylopus introflexus* et *Phytolacca americana*, AFPP - 1ère Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles ; Avignon: 2006
- During HJ, Lloret F. The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobotanica* 2001;36:63-70
- eFloras, Flora of North America. <http://www.efloras.org>; Year of access 2009
- Equihua M, Usher MB. Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *Journal of Ecology* 1993;81:359-365
- Eycott A, Watkinson A, Dolman P. Ecological patterns of plant diversity in a plantation forest managed by clearfelling. *Journal of Applied Ecology* 2006;43:1160-1171
- Frahm, J.-P. Zur Unterscheidung und verbreitung von *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. und *C. polytrichoides* De Not. *Revue de Bryologie et Lichénologie* 1974, XL, 33-44
- Frahm J-P. The subantarctic and southern hemispheric species of *Campylopus* (Dicranaceae) with contributions to the origin and speciation of the genus. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 1988;64:367-387
- Frahm J-P, Stech M. The taxonomic status of intermediate forms of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. pilifer* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) newly discovered in Europe. *Cryptogamie, Bryologie* 2006;27:213-223
- Giacomini V. Sull' autonomia specifica e sul ciclo di forme de *Campylopus polytrichoides* De Not. *Atti Ist. Bot. Univ. e. Lab. Critt. Pavia, Ser.* 1955;5:1-41
- Glime, Janice M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Chapter 7-4 Water relations: leaf strategies Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on 2009-12-22 at <<http://www.bryocol.mtu.edu/>>.
- Grims, F. Geschichte des Moosherbariums am Biologiezentrum des Oberöster-reichischen Landesmuseums. *Beiträge zur Naturkunde Oberösterreichs* 2001, 10, 477-502
- Groeneveld, E.; Rochefort, L. Nursing plants in peatland restoration: on their potential use to alleviate frost heaving problems. *Suo (Mires and peat)* 2002, 53, 73-85
- Hasse T, Daniëls F. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *Journal of Vegetation Science* 2006;17:135-146
- Hassel K, Söderström L. The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and continental Europe. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 2005;97:183-193
- Haworth, B.; Ashmore, M.; Headley, A. Effects of Nitrogen Deposition on Bryophyte Species Composition of Calcareous Grasslands. *Water Air Soil Pollut:Focus* 2007, 7, 111-117
- Holotova, E.; Soltes, R. *Campylopus introflexus* new moss species to the Slovakian moss flora. *Biologia* 1997, 52, 494-494
- Hutsemekers V, Dopagne C, Vanderpoorten A. How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distributions* 2008;
- Isermann M. Soil pH and species diversity in coastal dunes. *Plant Ecology* 2005;178:111-120
- Jacques, E.; Lambinon, J. *Campylopus polytrichoides* De Not. et *C. introflexus* (Hedw.) Brid. en Belgique. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 1968, 38, 147-153
- Johansson, T. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. New to the Swedish Flora. *Lindbergia* 1977, 4, 165
- Jun, R. Les mousses et lichens des dunes grises atlantiques : Caractéristiques structurales, Dynamique et Typologie fonctionnelle des communautés.; Rennes 1: Rennes, 2006; pp 1-188
- Kennedy A. Antarctic fellfield response to climate change: A tripartite synthesis of experimental data. *Oecologia* 1996;107:141-150
- Ketner-Oostra R, Sykova, K.V.; Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *Journal of Coastal Conservation* 2000;6:191-206
- Ketner-Oostra R, van der Peijl M, Sykora K. Restoration of lichen diversity in grass-dominated vegetation of coastal dunes after wildfire. *Journal of Vegetation Science* 2006;17:147-156
- Klinck, J. The alien invasive moss *Campylopus introflexus* in the Danish coastal dune system : Preferences – Development – Effects – Control; Copenhagen University: Copenhagen, 2009; pp 1-105
- Mahevas, T.; Signoret J. Impact des activités de loisirs sur le patrimoine naturel des rochers des Vosges du Nord et du Palatinat. Expertise sur les aspects bryo-lichéniques., Parc Naturel Régional des Vosges du Nord - Univ. De Metz, Conservatoire Et Jardins Botaniques de Nancy, 1999
- Mahevas T. Contribution à l'étude de la

- bryoflore Lorraine. Cryptogamie, Bryologie 2000;21:247-256
- Malcolm, B.; Malcom, N. Mosses and other bryophytes, an illustrated glossary; Micro optics press: Nelson, New Zealand, 2006
- Mitten W. Musci Austro-Americani. Journal of Linnean Society of London 1869;12:1-659
- Mikulášková, E. Development in distribution of the neophytic moss *Campylopus introflexus* in the Czech Republic. Bryonora 2006, 38, 1-10
- Morgan, J. Bryophyte mats inhibit germination of non-native species in burnt temperate native grassland remnants. Biological Invasions 2006, 8, 159-168
- Ovstedal, D. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. new to Norway. Lindbergia 1978, 4, 336
- Pakeman RJ, Marrs RH. Vegetation development on moorland after control of *Pteridium aquilinum* with asulam. Journal of Vegetation Science 1992;3:707-710
- Pakeman RJ, LeDuc MG, Marrs RH. Moorland vegetation succession after the control of bracken with asulam. Agriculture Ecosystems & Environment 1997;62:41-52
- Pakeman, R.J., Small, Le Duc, Marrs RH. Recovery of moorland vegetation after aerial spraying of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with Asulam. Restoration Ecology 2005;13:718-724
- Piessens, K., Stieperaere, H., Honnay O, Hermy M. Effects of management and adjacent forest on the heathland bryophyte layer. Basic and Applied Ecology 2007;
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G, Gauberville C, Bardat J, Brunot E, Keller R. Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 3 : Région méditerranéenne, Paris: Institut pour le Développement Forestier, 2008
- Razgulyaeva, L.; Napreenko, M.; Wolfram, C.; Ignatov, M. *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, musci) - an addition to the moss flora of Russia. Artoa 2001, 10, 185-189
- Richards P. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* De Not. in the British Isles; a preliminary account. Transactions of the British bryological society 1963;4:
- Richards P, Smith A. A progress report on *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* De Not. in Britain and Ireland. Journal of Bryology 1975;8:293-298
- Riksen M, Ketner-Oostra R, van Turnhout C, Nijssen M, Goossens D, Jungerius P, Spaan W.; Will we lose the last active inland drift sands of Western Europe? The origin and development of the inland drift-sand ecotype in the Netherlands. Landscape Ecology 2006;21:431-447
- Rowntree JK, Lawton K, Rumsey F, Sheffield E. Exposure to Asulox Inhibits the Growth of Mosses. Annals of Botany 2003;92:547-556
- Ryömä R, Laaka-Lindberg S. Bryophyte recolonization on burnt soil and logs. Scandinavian Journal Of Forest Research 2005;20:5-16
- Schirmel, J.; Timler, L.; Buchholz, S. Impact of the invasive moss *Campylopus introflexus* on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in acidic coastal dunes at the southern Baltic Sea. Biological Invasions 2011, 13, 605-620 DOI 10.1007/s1053
- Schirmel, J. Response of the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptera: Acrididae) to invasion by the exotic moss *Campylopus introflexus* in acidic coastal dunes. Journal of coastal conservation 2011, 15, 159-162
- Sérgio, C.; Séneca, A.; Vieira, C.; Garcia, C.; Ferreira, J.; Figueira, R. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. em Portugal. Novos dados sobre uma espécie invasora. Notulae Bryoflorae Lusitanicae IX. 3. Portugalia acta Biologica, Sér B, Sist. 2003, 21, 285-288
- Smith A. The Moss Flora of Britain and Ireland, Cambridge University Press, 2004
- Stech M, Dohrmann J. Molecular relationships biogeography two Gondwanan *Campylopus* species *C. pilifer* and *C. introflexus*, Dicranaceae. Molecular systematics of bryophytes 2004;98:415-431
- Stefanska E, Staniaszek M, Wierzcholska S. New localities of *Campylopus introflexus* (Musci, Dicranaceae) in southwestern Poland. Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica 2006;13:224-227
- Størmer P. Some mosses from the Phytogeographical Excursion 1-9 through the Armorican Massive in 1954. Revue de bryologie et lichénologie 1958;27:13-16
- Todd, C. Temperature threshold for growth and temperature-dependent weight gain of field-collected *Tipula montana* (diptera: Tipulidae). European Journal of Entomology 1996, 93, 185-194
- Venturi. Nouvelles. Revue bryologique 1880; 96-96
- Verdus, M.-C. Etude ultrastructurale des propagules de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (Bryopsida, Dicranales). Bulletin de la société Botanique du Nord de la France 1978, 33-40
- Verdus, M.-C. Etude biologique des propagules de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. ses. restr. (Bryopsida, dicranales) en relation avec sa dispersion. Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon 1979, 48, 135-143
- Vanderpoorten A, Engels P. The effects of environmental variation on bryophytes at a regional scale. Ecography 2002;25:513-522
- Vogels, J.; Nijssen, M.; Verberk, W.; Esselink, H. Effects of moss-encroachment by *Campylopus introflexus* on soil-entomofauna of dry-dune grasslands (*Viola-coryneporetum*); 2005; pp 71-80
- Weidema I. (2006): NOBANIS - Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. - From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species - NOBANIS <http://www.nobanis.org/>, Date of access x/x/ 2007
- Werner, J. Observations bryologiques au Grand-Duché du Luxembourg - première série 1978-1979. Bulletin de la société Naturaliste Luxembourgeoise 1981, 83-84, 97-111



n°5 | Été 2011

Fiche technique - Eau

## Contribuer à la protection des captages

### Contexte général

#### L'alimentation en eau potable

L'eau est une **ressource stratégique et vulnérable** : il est nécessaire de la protéger contre les risques de pollution.

La **protection des captages** est donc d'une absolue nécessité pour assurer la sauvegarde de la qualité des eaux distribuées aux usagers.

#### Le rôle protecteur de la forêt

Ces captages se situent très souvent en forêt ; l'eau qui en provient est généralement de très bonne qualité et caractérisée par de faibles teneurs en éléments chimiques polluants. En effet, la forêt, de par sa présence constitue une protection pour la ressource en eau.

D'une part, les **intrants** sont très **limités** en forêt.



Périmètre de protection de captage immédiat (PPI) en forêt communale de Comps-sur-Artuby (Var)

Crédit : J.-M. Mourey / ONF

D'autre part, le couvert forestier et l'humus assurent un **rôle tampon** en interceptant et filtrant les précipitations par absorption racinaire, en limitant l'érosion des sols et en

contribuant pour une large part à l'alimentation des nappes souterraines. La présence d'une litière et d'un humus permet une meilleure infiltration dans la terre.

### Contexte pour l'ONF

#### L'objectif 2.1 de la politique environnementale

Les activités forestières sont susceptibles d'affecter la qualité de l'eau. S'agissant d'un enjeu majeur, l'ONF certifié ISO 14001 en a fait une priorité dans sa politique environnementale : au cœur de l'axe 2 concernant l'eau,

l'objectif 2.1 vise à « maîtriser les impacts en périmètres de captage ».

À ce titre, des **prescriptions spécifiques** applicables à tous les captages portés à la connaissance de l'ONF ont été intégrées au **RNTSF** (§ 2.3) et au **RNEF** (§ 1.1.3) : elles doivent être respectées par tout intervenant.

#### La conformité réglementaire

L'ONF doit par ailleurs respecter les **prescriptions particulières** propres à chaque captage qui fait l'objet d'un arrêté préfectoral.



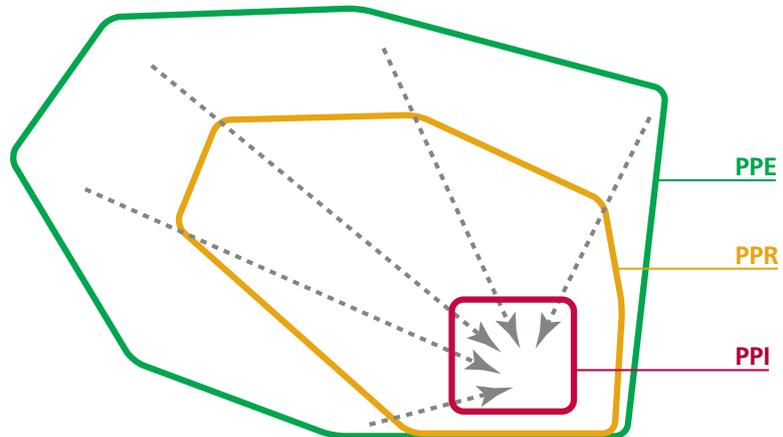
## Méthodes et savoir-faire

### Contexte réglementaire et évolution

Des **périmètres de protection** sont instaurés autour des captages selon trois niveaux établis à partir d'études hydrogéologiques réalisées par un expert indépendant.

A la demande de la collectivité maître d'ouvrage et après enquête d'utilité publique, un **arrêté préfectoral** fixe les différents périmètres de protection et édicte les **prescriptions particulières** s'y rapportant.

La réglementation concernant la protection des captages destinés à l'alimentation humaine en eau potable figure aux articles L 1321-2, R 1321-6 et R 1321-7 du code de la santé publique.



PPI Périmètre de protection immédiat	PPR Périmètre de protection rapproché	PPE Périmètre de protection éloigné
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Correspond au site de captage et est clôturé pour éviter toute intrusion, la détérioration des installations et le déversement de substances polluantes à proximité du lieu de prélèvement ;</li> <li>• Est acquis en pleine propriété par le maître d'ouvrage ;</li> <li>• Peut faire l'objet d'une convention de gestion en forêt domaniale ou appartenant aux collectivités publiques.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• De surface généralement plus vaste ;</li> <li>• Sa limite est fixée en fonction du délai de transit des éléments polluants potentiels (en général 50 jours), permettant aux autorités de prendre les mesures nécessaires en cas de pollution.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Facultatif ;</li> <li>• Institué quand il existe un risque accru de pollution de la nappe.</li> </ul>
<p><b>Toute activité</b> y est <b>interdite a priori</b>, hormis les opérations d'entretien.</p>	<p><b>Toute activité</b> pouvant provoquer pollution ou modification des écoulements y est <b>interdite ou soumise à des prescriptions particulières</b>.</p>	<p><b>Certaines activités</b> y sont <b>réglementées</b>, s'il est identifié.</p>

#### En cas de réalisation de travaux à proximité de certains ouvrages :

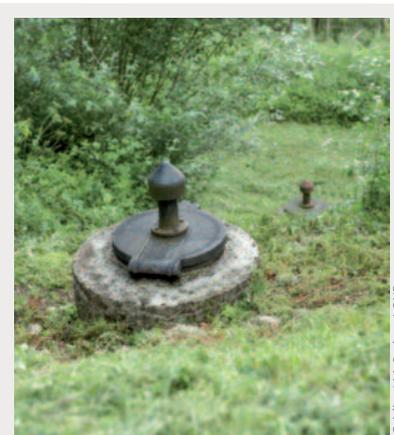
- tout maître d'ouvrage doit effectuer une **demande de renseignement (DR)** à la Mairie de la commune concernée ;
- tout prestataire doit effectuer une **déclaration d'intention de commencer les travaux (DICT)** au gestionnaire de ces ouvrages.

Se référer à la NDS-10-G-1650 relative à l'application du décret 91-1147 relatif à l'exécution de travaux à proximité de certains ouvrages souterrains, aériens ou subaquatiques de transport ou de distribution

#### En cas d'infraction ou de pollution,

les services chargés de la police de l'eau analysent l'enchaînement des actions ayant abouti à l'incident. Le défaut d'information peut engager la responsabilité du maître d'ouvrage ou celle du prestataire.

Les pollutions ne sont pas toutes chimiques. Les pollutions organiques et minérales sont tout aussi préjudiciables à la qualité des eaux d'un captage.



▲ Ouvrage hydraulique

Crédit : J.M. Pechant / ONF

## Méthodes et savoir-faire



## La prise en compte des captages à l'ONF

## &gt; Obtenir les données relatives aux captages et les porter à connaissance en interne

Ces données sont centralisées et actualisées par les Agences Régionales de Santé (ARS), avec lesquelles des conventions doivent être nouées pour leur obtention.

Ayant un **caractère confidentiel**, ces données ne doivent pas être diffusées par l'ONF en externe. Elles sont progressivement intégrées aux outils informatiques.

Les arrêtés préfectoraux de déclaration d'utilité publique (DUP) doivent être portés à connaissance des personnels concernés.

## &gt; Les intégrer aux aménagements (documents publics pour partie)

Au § 1.3.3 partie B, réaliser :

- un tableau des captages réglementés et des périmètres impactant la forêt ;
- un tableau des captages non réglementés ;

- une synthèse des risques liés à la gestion forestière sur la ressource en eau potable.

Au § 2.5.4 partie B, proposer des prescriptions temporaires pour les cap-

tages ne faisant pas l'objet d'arrêté. Annexer à l'aménagement la cartographie des captages et de leurs périmètres (**données non diffusables**), si elle existe.

## &gt; Les prendre en compte dans les interventions forestières

## Programmation

Tout personnel prescripteur doit, pour les **captages faisant l'objet d'une réglementation** :

## Dans tous les cas :

- > effectuer une **demande de renseignement (DR)**.
- > lors de l'établissement du cahier des charges de travaux ou des clauses particulières d'une vente :
  - mentionner les **périmètres de protection et prescriptions particulières éventuelles** ;
  - fournir les **coordonnées du gestionnaire** du captage ou à défaut de la commune, pour permettre à l'intervenant de donner l'alerte en cas de pollution accidentelle.
- > pour prévenir les pollutions :
  - orienter pistes et cloisonnements pour ne pas envoyer les eaux de ruissellement vers le PPI ;
  - ne pas en prévoir à moins de 25 m du PPI ;
  - faire reboucher rapidement et systématiquement les ornières dans les PPR.

## A proximité immédiate du captage, autant que possible :

- > éviter une régénération trop brutale des parcelles jouxtant le PPI ;
- > favoriser le mélange des essences, car elles puisent les nutriments à des profondeurs différentes ;
- > éviter les espèces très acidifiantes sur les stations acides.

## Réalisation

## Si captage réglementé

Tout intervenant dont le chantier se situe **dans un périmètre de protection** de captage d'eau potable doit :

## Dans tous les cas :

- > effectuer une **déclaration d'intention de commencer les travaux (DICT)**.

## Dans le PPI :

- > ne réaliser **aucune intervention**, sauf si elle est prévue par le gestionnaire ou la convention de gestion.

## Dans le PPR :

- > respecter les **prescriptions particulières** (fixées par arrêté préfectoral) ;
- > respecter les **prescriptions spécifiques du RNTSF et du RNEF** (politique environnementale de l'ONF) :
  - utiliser des lubrifiants biodégradables pour les scies à chaîne,
  - ne pas effectuer de traitement phytosanitaire,
  - ni stocker ni déverser dans le milieu de lubrifiant, carburant et autres substances dangereuses,
  - ne pas laisser stationner des engins de façon prolongée.

## Dans le PPE :

- > respecter les **prescriptions spécifiques du RNTSF et du RNEF** (politique environnementale de l'ONF) :
  - utiliser des lubrifiants biodégradables pour les scies à chaîne.

## Si captage non réglementé

Tout intervenant dont le chantier se situe **à moins de 50 mètres d'un captage** doit :

## Dans tous les cas :

- > effectuer une **déclaration d'intention de commencer les travaux (DICT)** ;
- > respecter les **prescriptions spécifiques du RNTSF et le RNEF** (politique environnementale de l'ONF) :
  - utiliser des lubrifiants biodégradables pour les scies à chaîne ;
  - ne pas effectuer de traitement phytosanitaire ;
  - ni stocker ni déverser dans le milieu de lubrifiant, carburant et autres substances dangereuses ;
  - ne pas laisser stationner des engins de façon prolongée.

## Plus d'informations

### Sources externes

- > Directive cadre sur l'eau (2000/60/CE) du Parlement européen et du Conseil prise le 23 octobre 2000
- > Loi 2006-1772 sur l'eau et les milieux aquatiques du 30 décembre 2006 (LEMA)
- > Protection des captages d'eau - Acteurs et stratégies  
Auteur : Ministère de la Santé et des Sports - 2008
- > Préconisations de gestion forestière dans les périmètres de protection des captages dans l'Aude  
Auteur : AgroParisTech - Engref, ONF (Jimmy Equenot)
- > Site de l'ONEMA  
[www.onema.fr](http://www.onema.fr)
- > Site « DICT en ligne »  
[www.dict.fr](http://www.dict.fr)

### Sources internes

- > RNTSF  
Règlement national des travaux et services forestiers : 9200-10-RN-SAM-001
- > RNEF  
Règlement national d'exploitation forestière : 9200-08-RN-BOI-001
- > Guide juridique sur l'eau : 9200-10-GUI-JUR-002
- > Note de service 10-G-1650 :  
Exécution de travaux à proximité de certains ouvrages souterrains, aériens et subaquatiques de transport ou de distribution - Modalités de mise en œuvre d'une demande de renseignements (DR) et d'une déclaration d'intention de commencement de travaux (DICT)
- > Note de service 09-G-1624 :  
Adaptation de l'aménagement forestier aux enjeux
- > Mode opératoire 9200-09-MOP-EAM-001 :  
Plan type et cahier des charges de l'aménagement forestier standard
- > Intraforêt
  - page 18efc : Captages d'eau potable – Maîtrise des impacts
  - page 1278a : Réglementation – Protection de l'eau et des zones humides
  - page ada0 : Politique environnementale et Suivi du programme environnemental

## Contact

Aspects techniques :  
[emmanuel.moitry@onf.fr](mailto:emmanuel.moitry@onf.fr) (Campus)  
[jean-michel.mourey@onf.fr](mailto:jean-michel.mourey@onf.fr) (DEDD)

Aspects réglementaires :  
[marie.pichon@onf.fr](mailto:marie.pichon@onf.fr) (DJ)  
[florent.romagoux@onf.fr](mailto:florent.romagoux@onf.fr) (DJ)

## Glossaire

**ARS** : Agence régionale de la Santé  
**DCE** : directive cadre sur l'eau  
**DICT** : déclaration d'intention de commencer les travaux  
**DR** : demande de renseignement  
**DUP** : déclaration d'utilité publique  
**LEMA** : loi sur l'eau et les milieux aquatiques  
**MISE** : mission inter-services de l'eau  
**PPE** : périmètre de protection éloigné

**PPI** : périmètre de protection immédiat  
**PPR** : périmètre de protection rapproché  
**RNEF** : règlement national d'exploitation forestière  
**RNTSF** : règlement national des travaux et services forestiers  
**SIG** : système d'information géographique  
**SPE** : suivi du programme environnemental

Cette fiche est éditée avec le soutien du FEDD, conformément au plan d'action de la politique environnementale (SPE : action H10).

### Direction de la publication

ONF – DEDD/DTCB/DGCOM

### Rédaction

Jean-Michel MOUREY  
Emmanuel MOITRY  
Laurent HEURTEUR

Été 2011



**Direction Générale**  
2, avenue de Saint-Mandé  
75570 Paris Cedex 12  
Tél. 01 40 19 58 00  
[www.onf.fr](http://www.onf.fr)  
Certifié ISO 9001 et ISO 14001

## à suivre

### Prochains numéros :

Pas de dossier dans le prochain numéro, mais plusieurs sont en préparation pour les suivants, dont un sur les résultats du programme "Oiseaux des bois", conduit avec la LPO, et un autre sur la conservation des ressources génétiques forestières.

### Retrouvez *RenDez-Vous techniques* en ligne

**Sur intraforêt :** pour les personnels ONF, tous les articles sont accessibles au format pdf dans le portail de la direction technique et commerciale bois (Recherche et développement / La documentation technique) ; pour un article particulier, utiliser le moteur de recherche de la base documentaire.

**Sur internet :** <http://www.onf.fr/>(rubrique Lire, voir, écouter / Publications ONF / Périodiques)

La revue ***RenDez-Vous techniques*** est destinée au personnel technique de l'ONF, quoique ouverte à d'autres lecteurs (étudiants, établissements de recherche forestière, etc.). Revue R&D et de progrès technique, elle vise à étoffer la culture technique au-delà des outils ordinaires que sont les guides et autres instructions de gestion. Son esprit est celui de la gestion durable et multifonctionnelle qui, face aux défis des changements globaux, a abouti à l'accord conclu en 2007 avec *France nature environnement* : « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité ». Son contenu : état de l'art et résultats de la recherche dans les domaines de R&D prioritaires, mais aussi porté à connaissance de méthodes et savoir-faire, émergents ou éprouvés, clairement situés vis-à-vis des enjeux de l'établissement ; le progrès technique concerne toutes les activités de l'ONF en milieu naturel et forestier, en relation avec le cadre juridique.

Sous l'autorité du directeur de publication assisté d'un comité directeur *ad hoc*, la rédaction commande des articles, suscite des projets, collecte les propositions, organise la sélection des textes et assure la relation avec les auteurs. N.B. : certaines propositions, parfaitement légitimes en soi, ne se justifient pas forcément dans *RDV techniques* et méritent d'être orientées vers d'autres revues forestières. Enfin le comité éditorial, siégeant une fois par an, est informé de cette activité et émet ses avis, critiques ou suggestions.

### **Si vous désirez nous soumettre des articles**

#### **prenez contact avec :**

ONF - Département recherche

Christine Micheneau

Tél. : 01 60 74 92 47

Courriel : [rdvt@onf.fr](mailto:rdvt@onf.fr)

