



HAL
open science

Conséquences de l'application de sylvicultures dynamiques sur la biodiversité floristique du sous-bois en forêt : les apports d'un réseau d'expérimentation

Philippe Balandier, Bernard Prévosto

► **To cite this version:**

Philippe Balandier, Bernard Prévosto. Conséquences de l'application de sylvicultures dynamiques sur la biodiversité floristique du sous-bois en forêt : les apports d'un réseau d'expérimentation. [Rapport de recherche] irstea. 2016, pp.36. hal-02606848

HAL Id: hal-02606848

<https://hal.inrae.fr/hal-02606848>


Submitted on 16 May 2020

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

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

CONVENTION MEDDE – DEB 2012-2015
pour la gestion des milieux et la biodiversité

*Ces travaux bénéficient du soutien du Ministère chargé de l'Ecologie
dans le cadre de la convention n°100858785*



Conséquences de l'application de sylvicultures dynamiques sur la biodiversité floristique du sous-bois en forêt : les apports d'un réseau d'expérimentation

FEVRIER 2016

Philippe BALANDIER
Bernard PREVOSTO

U.R. Ecosystèmes Forestiers, équipe
Forêts Hétérogènes
F-45290 Nogent-sur-Vernisson

U.R. RECOVER, équipe Ecosystèmes
Méditerranéens et Risques
F-13182 Aix-en-Provence



Remerciements

Un grand merci aux différents contributeurs de ce projet et de ce rapport et notamment à :

Camille Couteau
Yann Dumas
Jordane Gavinet
Rémy Gobin
Fabien Guerra
Jean-Michel Lopez
Sébastien Mace
Elodie Novara
Sandrine Perret
Christian Ripert
Vincent Seigner

Sommaire

Remerciements	1
Sommaire.....	2
1 Introduction	3
2 Sites d'étude	4
2.1 Site de Réno-Valdieu	4
2.2 Site de Lorris.....	4
2.3 Site de Tronçais	6
2.4 Site de Saint-Mitre-les-Remparts	6
3 Variables physiques de l'environnement.....	9
3.1 Caractérisation de la lumière disponible en sous-bois.....	9
3.2 Caractérisation du microclimat.....	11
3.3 Caractérisation des teneurs en eau du sol	15
4 Croissance des peuplements.....	21
5 Composition, diversité et traits écologiques de la flore.....	24
5.1 Composition de la flore	24
5.2 Richesse et diversité de la flore.....	25
5.3 Traits écologiques.....	27
6 Discussion - Conclusion.....	31
7 Bibliographie	33

1 Introduction

Pour de nombreuses raisons, alternatives aux énergies fossiles, limitation du risque d'incendie, réduction de la consommation en eau, une augmentation des prélèvements en bois est actuellement en cours ou préconisée dans de nombreux massifs forestiers (sylviculture dite "dynamique"). L'augmentation de ces prélèvements conduit à des peuplements plus ouverts. Cependant, cette augmentation des ressources, notamment en lumière, favorise le développement de la végétation du sous-bois, herbacées et arbustes, aussi bien en zone tempérée que méditerranéenne. Or, les études caractérisant la captation des ressources (lumière, eau, éléments minéraux) par cette végétation de sous-bois sont peu nombreuses. Les conséquences sur la biodiversité et la productivité de l'écosystème sont encore moins connues. L'ouverture forte des peuplements montre parfois l'envahissement du milieu par quelques espèces très monopolistes, fortement compétitrices pour les ressources du milieu, sans que nous en connaissions forcément toutes les conséquences. Ainsi le développement exagéré du sous bois pourrait pénaliser la biodiversité, impacter la productivité des peuplements et leur état sanitaire (consommation en eau), accroître leur vulnérabilité à certains risques (incendie par exemple lié à l'augmentation du combustible).

Le projet visait donc d'un point de vue fonctionnel à évaluer la compétitivité, notamment pour la ressource en eau, de la végétation du sous-bois et son rôle sur la biodiversité et la production forestière en réponse à l'augmentation des prélèvements en bois (i.e. de l'intensité et la fréquence des éclaircies).

Le projet s'est appuyé sur un axe Nord – Sud de dispositifs (dispositifs existants de St-Mitre-les remparts dans le sud de la France, Tronçais et Orléans dans le centre de la France et Réno-Valdieu en Normandie) pour explorer un gradient de disponibilité en eau et de températures.

Sur chacun des sites, différentes densités des arbres sur pied ont été testées. Nous avons analysé l'influence de l'ouverture de la strate arborée des peuplements sur les facteurs de l'environnement (eau, lumière et microclimat), sur la croissance des arbres, puis sur le développement du sous-bois en termes de couvert, de richesse et de modification des principaux traits écologiques.

2 Sites d'étude

Nous nous sommes appuyés sur un réseau de placettes existantes, testant toutes des ouvertures des peuplements plus ou moins fortes par des régimes d'éclaircies différenciés et, pour certaines d'entre elles, le contrôle de la végétation de sous-bois. Sur la base de ce réseau, nous avons sélectionné quelques sites permettant d'évaluer la réponse de la biodiversité à l'ouverture des peuplements sur un gradient nord – sud.

2.1 Site de Réno-Valdieu

Le site de Réno-Valdieu (département de l'Orne, 61) est constitué de 4 placettes (d'environ 1 ha chacune, surface mesurée de 35 ares) de chêne sessile (*Quercus petraea*). Il appartient au réseau du GIS « coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers » (Bédeneau et al., 2001). Les arbres sont âgés d'environ 47 ans. Il teste des niveaux de compétition variés exprimés en RDI¹, de 0.25 à 1, valeur correspondant à la densité biologique maximale. En 2013, les densités d'arbres correspondantes vont de 170 à 1390 tige/ha, ce qui correspond à des surfaces terrières de 10 à 33 m²/ha (Tableau 1).

La géologie du site est basée sur des formations à silex. Le sol est de type brunisol oligosaturé rédoxique. La végétation du sous-bois est à dominance de ronce (*Rubus fruticosus* grp.) Le type de station correspond à la chênaie – hêtraie mésotrophe sur pseudogley. Le climat est océanique. La température annuelle moyenne est d'environ 11°C et la pluviométrie de 800 mm par an, avec des précipitations relativement bien réparties tout au long de l'année.

Tableau 1. Caractéristiques dendrométriques des placettes du site de Réno-Valdieu

Placette	Année	situation	Densité (N/ha)	G (m ² /ha)	H (m)	Age (année)	RDI
1	2013	avant écl	508	18.8		47	0.56
2	2013	avant écl	1389	32.5	21.6	47	1.03
3	2013	avant écl	861	22.7		46	0.71
4	2013	avant écl	176	10.1		47	0.28

2.2 Site de Lorris

Le réseau de la forêt domaniale d'Orléans, massif de Lorris (département du Loiret, 45), est constitué de 5 placettes de chêne sessile (*Q. petraea*). Il a été bâti dans le cadre de la thèse de Rémy Gobin (2014). Les placettes sont âgées d'environ 60 à 100 ans. Chaque placette est constituée de deux placeaux appariés d'environ 1250 m², avec ou sans maintien de la végétation du sous-bois (ci-après dénommés « enherbé » et « désherbé », respectivement), en l'occurrence ici de la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) ou de la molinie (*Molinia caerulea*, Photographie 1) pour diverses densités de chêne (Tableau 2). Les placeaux ont été désherbés chimiquement en juillet 2012.

¹ Indice de densité relative de Reineke, indépendant de l'âge. Il combine la densité des arbres et leur diamètre, $RDI = N \cdot Dg^a / b$ avec N le nombre d'arbres par hectare, Dg le diamètre quadratique moyen en cm et a et b deux paramètres qui dépendent de l'essence (Dhôte, 1997). Pour le pin d'Alep ces paramètres n'étant pas disponibles, c'est la surface terrière qui est utilisée comme descripteur principal.

Le massif forestier de Lorris est soumis à un climat océanique avec des influences continentales. La pluviométrie annuelle moyenne (sur la période 1981 - 2010) atteint 742 mm, avec des pluies relativement bien réparties tout au long de l'année, et avec une température moyenne de 11,3 °C.

Il repose sur une assise géologique constituée par les calcaires de Beauce, couvert par des dépôts de sable et d'argile de Sologne. Au fil de la pédogenèse, une formation sableuse en surface s'est différenciée d'une formation argileuse en profondeur (plancher argileux imperméable). Le type de sol le plus fréquent est un sol brun à pseudogley avec une nappe d'eau perchée temporaire (plutôt en hiver et au printemps mais pouvant persister en été). La richesse chimique est faible avec un pH relativement bas souvent inférieur à 5.

Tableau 2. Caractéristiques dendrométriques des placettes du site de Lorris.

Placette_Placeau	Modalité	Année	Densité (N/ha)	G (m ² /ha)	H (m)	RDI
F204_D	Désherbée	2011	366	16.1	21.2	0.46
F204_E	Enherbée	2011	398	15.2	20.5	0.45
F22_D	Désherbée	2011	127	27.3	24.6	0.62
F22_E	Enherbée	2011	103	31.7	25.7	0.68
F67_D	Désherbée	2011	119	21.4	23.8	0.50
F67_E	Enherbée	2011	119	20.8	24.0	0.49
M213_D	Désherbée	2011	390	13.3	20.1	0.40
M213_E	Enherbée	2011	438	12.8	19.2	0.39
M6_D	Désherbée	2011	191	31.1	24.1	0.74
M6_E	Enherbée	2011	239	29.9	23.0	0.74



Photographie 1. Placeaux à dominance de molinie sur le site de Lorris, à gauche maintenue en l'état, à droite désherbée sur un rayon de 20 m.

2.3 Site de Tronçais

Le site de la forêt domaniale de Tronçais (département de l'Allier, 03) est constitué de 4 placettes d'environ 1 ha chacune, avec le chêne sessile (*Q. petraea*) pour espèce principale. Il appartient au GIS coopérative des données. Les arbres sont âgés d'environ 53 ans. Les 4 scénarios de compétition testés exprimés en RDI (0, 0.25, 0.50 et 1) correspondent à des densités d'arbres en 2015 de 80 à 1340 tige/ha et des surfaces terrières de 5 à 29 m²/ha (Tableau 3, Photographie 2). La végétation du sous-bois est dominée par diverses herbacées dont la ronce (*Rubus fruticosus* grp.), la molinie (*Molinia caerulea*) et l'agrostide commun (*Agrostis capillaris*). Le climat du site est à tendance océanique avec une température annuelle moyenne de 10,3°C et une pluviométrie annuelle moyenne de 850 mm. Les maxima de précipitations se situent en mai – juin et septembre – octobre. Le sous-sol est formé de dépôts pliocènes (argiles et sables du Bourbonnais), reposant sur des formations triasiques (grès).

Tableau 3. Caractéristiques dendrométriques des placettes du site de Tronçais

Placette	Année	situation	Densité (N/ha)	G (m ² /ha)	H (m)	Age (année)	RDI
1	2015	avant écl	558	19.1		53	0.57
2	2015	avant écl	176	9.5		55	0.27
3	2015	avant écl	1344	29.1	22.0	52	0.93
4	2015	avant écl	80	4.8	17.8	51	0.13



Photographie 2. Placettes du site de Tronçais. De gauche à droite RDI 1, 0,5 et 0,25.

2.4 Site de Saint-Mitre-les-Remparts

En zone méditerranéenne, nous nous sommes appuyés sur un ensemble de douze placettes (25 X 25 m) expérimentales composées de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) et situé sur le site de la Commune de Saint-Mitre-les Remparts (Bouches-du-Rhône) dans la zone climatique du méso-méditerranéen. Les peuplements présentent trois niveaux d'ouverture de la canopée correspondant à trois niveaux d'intensité d'éclaircie : aucune éclaircie (couvert dense), éclaircie moyenne (couvert moyen) et éclaircie forte (couvert léger). Le dispositif est complété par une zone ouverte : anciennes terrasses incendiées, puis pâturées et donc faiblement colonisées par de la végétation arbustive. La végétation du sous-bois est dominée par divers arbustes principalement le chêne kermès (*Quercus coccifera*), la filaire (*Phyllirea angustifolia*), le romarin (*Rosmarinus officinalis*), le chêne vert (*Quercus ilex*) et le ciste blanc (*Cistus albidus*).

Le site est localisé à proximité de l'Etang de Berre sur un territoire du Conservatoire du Littoral géré par l'ONF. Il est situé sur un plateau, dont l'altitude moyenne est de 130m, autrefois utilisé pour des cultures comme en témoignent les anciens murets et les ruines encore visibles d'exploitations agricoles. Actuellement le plateau est recouvert par des pinèdes régulières à pin d'Alep d'environ 50 ans qui se sont mises en place après un incendie (date non connue avec précision). En bas du plateau, se trouvent des banquettes agricoles qui ont été recolonisées plus récemment par de la végétation forestière et arbustive et qui ont été ensuite débroussaillées pour permettre un pâturage. Des plantations forestières (en 2007 puis en 2009) ont été réalisées avec des feuillus méditerranéens divers dans les pinèdes situées sur le plateau selon différentes modalités d'éclaircie et en plein découvert sur les banquettes. Les caractéristiques climatiques moyennes sont indiquées ci-dessous (Tableau 4) en prenant le poste météo d'Istres comme référence.

Tableau 4. Caractéristiques climatiques à partir du poste d'Istres (période 1981-2010).

Pluie annuelle (mm)	Pluie estivale (mm)	Nb de mois Secs (P<27)	Nb de mois Froids (T<7)	T°moy (°C)	Coef Emberger
553	62	3	1	15,2	52,5

Pour les années qui ont concerné l'expérimentation sur ce site (2008-2014), on constate que les pluies ont été beaucoup plus abondantes que la normale (553 mm) sur la période 2008-2011 et en 2014 avec respectivement 779 mm, 697 mm, 662 mm, 638 mm pour 2008, 2009, 2010, 2011 et 705 mm en 2014. Par contre on note un déficit hydrique pour 2012 et 2013 avec 327mm et 483 mm.

Le substrat géologique est constitué de calcarénite du vindobonien, tertiaire (m2a1: calcarenite rousse : calcaire sableux de teinte roussâtre à débris coquillers et lit gravillonneux). Les bancs à stratification presque horizontale alternent avec des niveaux de sables glauconneux, localement indurés. Le produit de l'altération de cette calarénite est un limon sableux assez grossier avec très peu de cailloux. Le substrat est évidemment complètement anthropisé du fait de son passé agricole. Aujourd'hui un sol forestier se reconstitue très lentement en raison d'un climat très sec qui est peu favorable à la pédogénèse. Les horizons organiques de surface sont minces (max 10 cm et on tombe rapidement sur le matériau parental limoneux sableux de couleur beige). La profondeur du sol jusqu'à la roche est en moyenne de 40cm et varie de 20 à 50 cm. La potentialité de ce substrat est moyenne (7, selon le modèle d'évaluation de la potentialité forestière du Cemagref qui varie de -80 à+80).

Les placettes ont été inventoriées en 2007 (mesure de la circonférence de toutes les tiges à 1m30) et puis ont été éclaircies selon trois intensités : le témoin non éclairci qui correspond à des peuplements denses et fermés (surface terrière de 30 m²/ha), l'éclaircie faible qui abaisse la surface terrière à environ 20 m²/ha, l'éclaircie forte qui diminue la surface terrière à environ 10 m²/ha. Les éclaircies des placettes ont été réalisées en octobre 2007 par l'ONF. Les caractéristiques des peuplements pour les différents traitements sont indiquées dans le Tableau 5, voir également la Photographie 3. Le sous-étage s'est fortement développé depuis dans les placettes les plus éclaircies.

Sur la partie à découvert, des plants ont été introduits sur des banquettes en utilisant 4 blocs, la végétation arbustive ayant au préalable été éliminée. Des plants ont également été introduits à l'abri de buissons pour étudier leurs influences sur le microclimat et les ressources.

Tableau 5. Principales caractéristiques des traitements après éclaircie (moyenne + erreur standard)

Traitement	Nb de placettes	Surface terrière (m ² /ha)	Densité (N/ha)	Sous-étage Recouvrement (%)	Sous-étage Hauteur (cm)	Lumière transmise (%)
Témoin, Couvert dense	4	32,0 ± 3,9	1644 ± 448	5,7 ± 0,9	52,6 ± 4,6	10,4 ± 0,5
Eclaircie faible, Couvert moyen	4	19,2 ± 0,7	576 ± 29	22,1 ± 1,4	59,9 ± 2,6	19,4 ± 3,7
Eclaircie forte, Couvert faible	4	10,2 ± 0,9	196 ± 63	33,5 ± 1,3	73,1 ± 2,1	37,9 ± 3,6



Photographie 3. Vues des différents traitements à Saint-Mitre (1 an après éclaircie), de gauche à droite et de haut en bas : couvert dense (témoin), couvert moyen, couvert léger et découvert.

3 Variables physiques de l'environnement

3.1 Caractérisation de la lumière disponible en sous-bois

L'éclairement a été mesuré sur 2 années consécutives (2013 et 2014) au moyen de capteurs ponctuels (Skye Instruments, UK) mesurant le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR, 400 – 700 nm) et de photographies hémisphériques (Photographie 4).



Photographie 4. Mesure de l'éclairement (PAR) avec capteur sous la canopée des pins (à gauche), sous la strate arbustive (au milieu) et par photographie hémisphérique (à droite) sur le site de Saint-Mitre.

L'éclairement transmis² augmente très logiquement avec l'ouverture du couvert (Figure 1, site de Saint-Mitre, Figure 2, sites de Réno-Valdieu et Tronçais). Par exemple nous observons sur le site de Saint-Mitre une moyenne de 10% dans les peuplements fermés de pin d'Alep (couvert dense), 19% dans les peuplements moyennement ouverts (couvert moyen) et 38% dans les peuplements ouverts (couvert faible). Nous avons aussi caractérisé l'éclairement transmis par la strate basse arbustive dans le sous-bois par des mesures au ceptomètre (AccuPAR, Decagon) en Juillet 2014. La transmittance des arbustes est relié à leur recouvrement³ selon le formalisme de la loi de Beer-Lambert d'extinction du rayonnement en milieu trouble par une exponentielle négative (Figure 1, Site de Saint-Mitre).

² La transmittance est définie comme le rapport entre le rayonnement mesuré sous le couvert divisé par le rayonnement mesuré au-dessus du couvert (ou, à défaut, dans une zone proche à découvert).

³ Surface de sol occupée par la projection verticale mentale de l'ensemble du feuillage de(s) la plante(s) considérée(s).

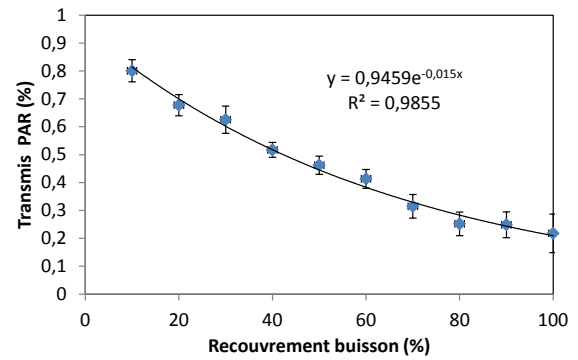
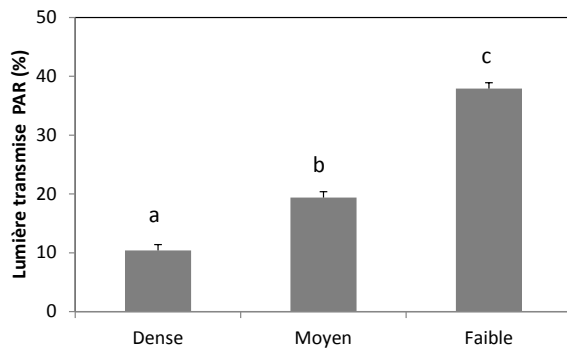


Figure 1. A gauche, lumière transmise (PAR) en fonction des trois types de couvert de pin d'Alep. Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($p < 0.05$). A droite, lumière transmise (PAR) sous la canopée des arbustes du sous-bois en fonction de la lumière mesurée sous la canopée des pins en relation avec le recouvrement des arbustes (site de Saint-Mitre).

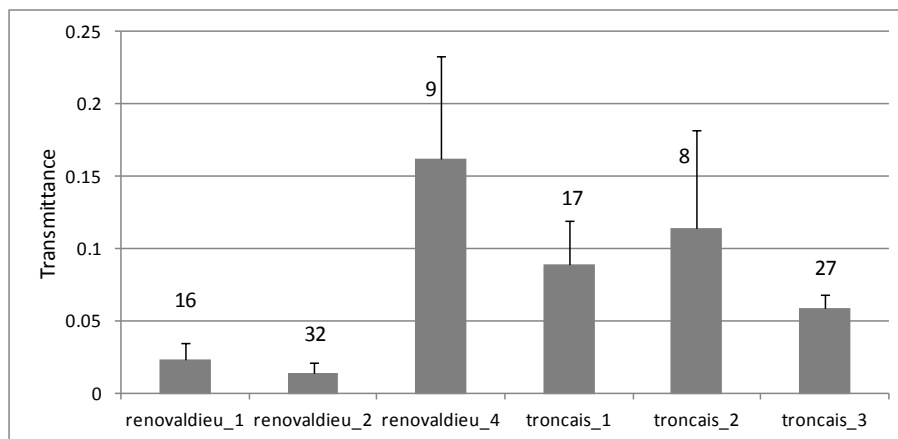


Figure 2. Lumière transmise sous les chênes des sites de Réno-Valdieu et Tronçais. Le chiffre au dessus des barres indique la surface terrière de la placette (m²/ha).

Les mesures d'éclaircissement sous buissons en plein découvert montrent des transmis entre 20% et 40% (les plus forts éclaircissements ont été enregistrés sous les cistes et filaires, les plus faibles sous le chêne kermès et *Ulex*).

3.2 Caractérisation du microclimat

A Saint-Mitre et à Lorris, la température et l'humidité relative de l'air ont été enregistrées à un pas de temps de 2h à l'aide de capteurs iButton – Hygrocron (Maxim). Les capteurs ont été disposés dans de petits abris ventilés pour éviter un éclairage direct et donc de brutales variations des valeurs mesurées. Elles correspondent donc à la température et à l'humidité relative de l'air sous abri (Photographie 5).



Photographie 5. Capteurs iButton – Hygrocron (Maxim) et abris ventilés pour capteur d'humidité relative et température de l'air (Saint-Mitre)

A Tronçais, les mesures ont été effectuées en 3 points différents à l'aide de thermocouples reliés à une centrale d'acquisition (Campbell Scientific). Pour chaque point de mesure, un thermocouple a été installé dans le sol à -10 cm et un thermocouple a été installé à environ 1m de hauteur sous abri. Le pas de temps d'enregistrement est de 10 minutes.

A Saint-Mitre, ce sont 40 capteurs au total qui ont été installés, 13 en découvert avec ou sans buisson, 27 en forêt dans les différents traitements. Les résultats (Figure 3) montrent que la température moyenne réagit relativement peu aux traitements ; elle reste cependant plus élevée en découvert que sous forêt en toute saison mais les différences entre traitements forestiers ne sont pas toujours significatives. En revanche, les températures minimales augmentent avec le gradient de couvert alors que les températures maximales montrent une tendance opposée. Les résultats mettent donc clairement en évidence l'effet « tampon » du couvert forestier sur les variations de températures. Cet effet est bien reflété par l'écart de température entre le maximum et le minimum journalier qui s'atténue avec le gradient de couvert.

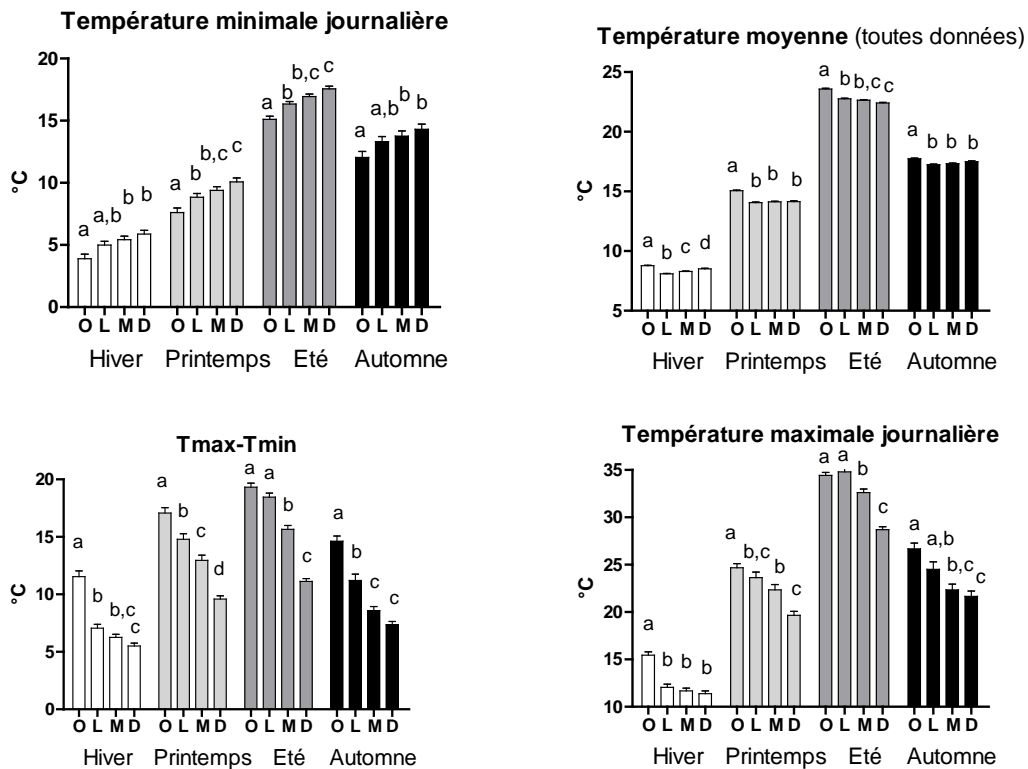


Figure 3. Evolution des températures de l'air à Saint-Mitre au cours des saisons (2014) pour les différents traitements de couvert de pin d'Alep (O=Ouvert, L=Léger, M=Moyen, D=Dense). Les températures minimales et maximales ont été calculées sur une base journalière et sur l'ensemble des données pour la température moyenne (153 200 enregistrements). Les lettres indiquent des différences significatives.

De semblables observations ont été faites par exemple à Tronçais sous un climat plus océanique à tendances continentales. Les températures les plus élevées sont observées dans les peuplements les plus ouverts (RDI les plus petits, Figure 4, $p < 0.0001$, $17^{\circ}8$ contre $16^{\circ}0$ sur l'année). Les différences entre placettes semblent moins marquées pour les températures minimales mais l'amplitude journalière de température est plus élevée pour la placette la plus ouverte (RDI 0.27) que pour la placette moyenne (RDI 0.57), elle-même présentant des amplitudes plus fortes que la placette fermée (RDI 0.93, Figure 5).

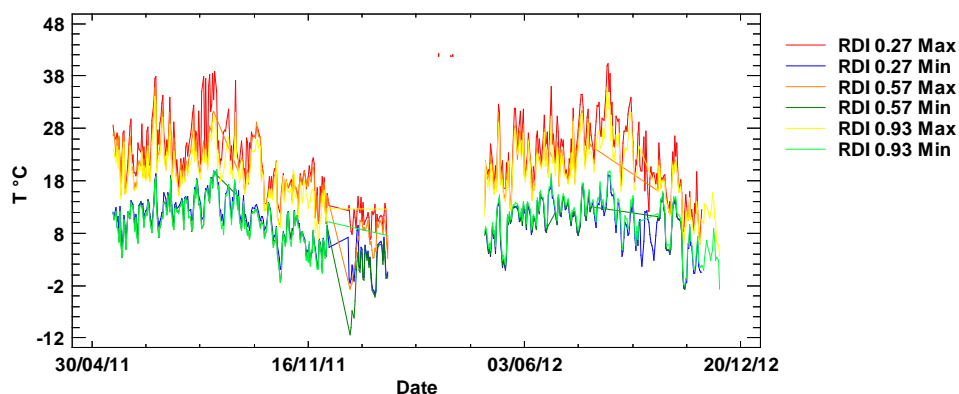


Figure 4. Evolution des températures minimales et maximales journalières sur 3 placettes aux RDI contrastés du site de Tronçais.

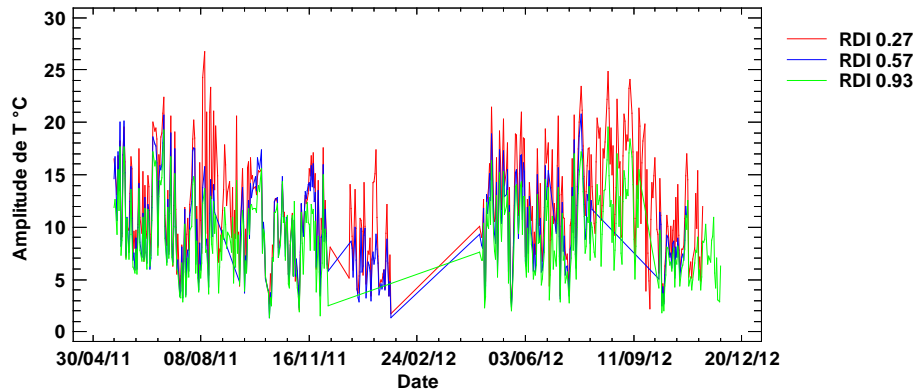


Figure 5. Evolution de l'amplitude de température journalière ($T_{\max} - T_{\min}$) sur 3 placettes aux RDI contrastés du site de Tronçais.

Sur le site de Lorris, les températures sont un peu (quelques dixièmes de degrés) plus élevées (minimales, moyennes, ou maximales) sur les placeaux où nous avons maintenu la végétation de sous-bois et cela est dû à des températures plus élevées dans la végétation ($p = 0.019$).

A Saint-Mitre, l'humidité relative moyenne de l'air (Figure 6) est la plus basse à découvert puis sous couvert dense. Les humidités minimales et maximales suivent les mêmes tendances que celles décrites précédemment pour les températures.

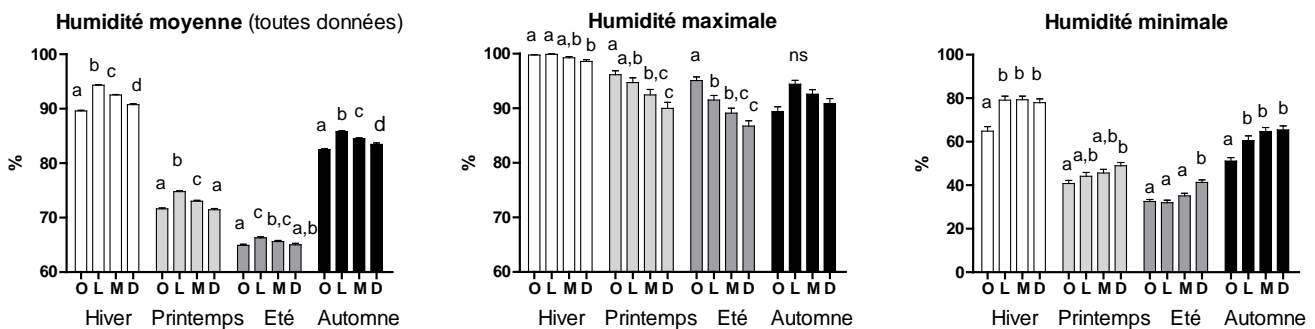


Figure 6. Evolution des humidités relatives de l'air au cours des saisons (2014) pour les différents traitements d'ouverture du pin d'Alep sur le site de Saint-Mitre (O=Ouvert, L=Léger, M=Moyen, D=Dense). Les humidités minimales et maximales ont été calculées sur une base journalière et sur l'ensemble des données pour l'humidité moyenne (153 200 enregistrements). Les lettres indiquent des différences significatives.

A Lorris, les différences en humidité relative de l'air entre les placettes enherbées et désherbées sont très peu marquées, 1 à 2 % supérieures dans les placettes enherbées ($p < 0.02$). Il existe par contre un effet faible mais significatif ($p < 0.001$) de diminution de l'humidité relative de l'air et notamment maximale dans les placettes les plus fermées (RDI élevés, Figure 7).

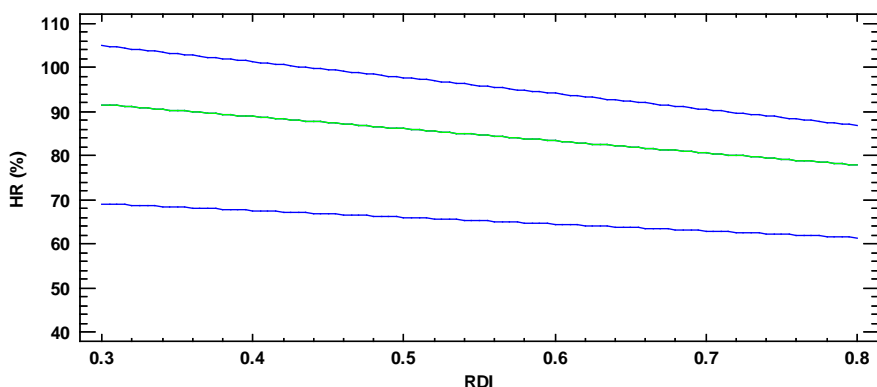


Figure 7. Variation de l'humidité relative de l'air, minimale, moyenne et maximale en fonction du RDI des placettes de Lorris (moyenne journalière sur l'ensemble des données dans un modèle GLMM incluant la placette (effet aléatoire), la modalité enherbée / dés herbée et la hauteur du capteur, $p < 0.001$).

Enfin nous avons calculé le déficit de pression de vapeur d'eau saturante de l'air, VPD (Vapour Pressure Deficit, Figure 8) qui traduit la demande évaporative. Le VPD reste plus élevé à découvert qu'en forêt et en période estivale il décroît avec le gradient de couvert.

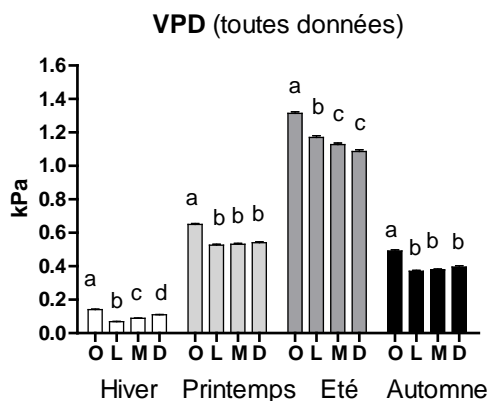


Figure 8. Evolution du déficit en pression de vapeur d'eau saturante de l'air (VPD) au cours des saisons (2014) pour les différents traitements d'ouverture du pin d'Alep à Saint-Mitre (O=Ouvert, L=Léger, M=Moyen, D=Dense). Le VPD a été calculé sur l'ensemble des données (153 200 enregistrements), de jour comme de nuit. Les lettres indiquent des différences significatives.

Nous n'avons par contre pas mis en évidence d'effet buisson sur les paramètres microclimatiques, peut être en raison d'un décalage entre les dates d'enregistrement des capteurs (manque de synchronisation) et d'un pas de temps trop élevé.

3.3 Caractérisation des teneurs en eau du sol

A Saint-Mitre, des analyses granulométriques effectuées par le laboratoire de mécanique des sols à Irstea Aix-en-Provence sur une vingtaine d'échantillons de terre (0-40 cm) nous ont permis de caractériser la texture moyenne des sols (sur matériaux fins avec moins de 30% d'éléments de diamètre $\geq 2\text{mm}$). Celle-ci se situe entre les limons sableux et les limons sur le triangle des textures pour une composition moyenne suivante : argile 15%, limon 30%, sable 55%.

Des sondes de mesure de la teneur en eau volumique du sol (EC-5, Decagon Device) préalablement étalonnées (Irstea Nogent-sur-Vernisson) ont été installées dans les différents traitements (Photographie 6). Sur Saint-Mitre, nous avons utilisé 12 sondes par type de couvert (couvert moyen : parcelles 5, 10 ; couvert faible : parcelles 7 et 11, couvert dense : parcelles 8 et 9) reliées à une centrale d'acquisition (CR 800 Campbell) dans chaque parcelle. Dans les traitements « couvert moyen » et « couvert faible » la moitié des sondes a été placée sous un buisson (chêne kermès) et l'autre hors buisson. Cependant les parcelles avec un couvert faible étant fortement embroussaillées l'effet « buisson » est relatif dans ce cas. A découvert nous avons utilisé 12 sondes sur 2 banquettes en testant comme précédemment l'effet buisson en répartissant les sondes sous ou hors canopée d'un chêne kermès.



Photographie 6. Installation à -30 cm de profondeur des sondes (EC-5, Decagon Device) de mesure de la teneur en eau volumique du sol sous forêt. Les sondes sont ensuite reliées à la centrale d'acquisition (Site de Saint-Mitre).

Les teneurs en eau volumique du sol (à -30 cm de profondeur) à Saint-Mitre montrent peu de différences entre les traitements (Figure 9). En saison humide les teneurs en eau sont légèrement plus élevées sous couvert léger de pin d'Alep en raison sans doute d'une interception plus faible par la canopée puis diminuent sous couvert moyen et enfin sous couvert dense. Par contre en saison sèche, les teneurs en eau les plus fortes s'observent sous couvert moyen et les plus basses sous les couverts dense et léger. En effet sous couvert léger, d'une part le fort développement du sous-étage peut contribuer de façon significative à la transpiration, et d'autre part les arbres restants sont certes moins nombreux mais plus gros et peuvent donc transpirer plus intensément.

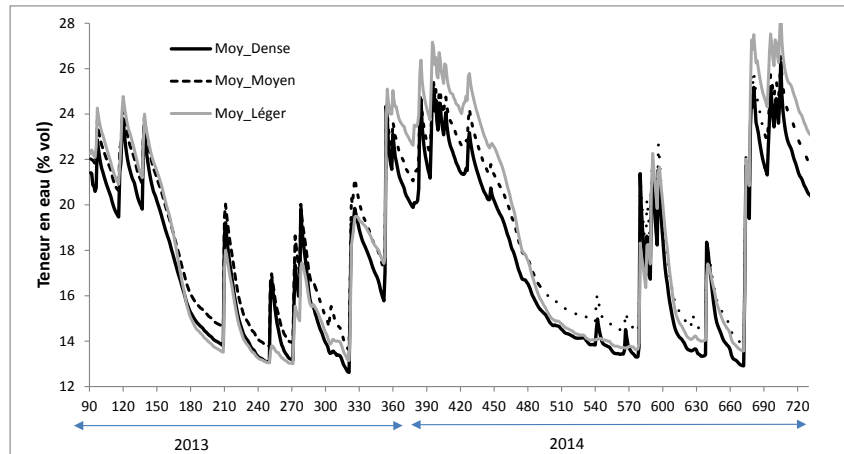


Figure 9. Evolution de la teneur en eau volumique moyenne des sols à Saint-Mitre (mesurée à -30 cm de profondeur) au cours du temps (en jours, 90 = 1^{er} Avril 2013) en fonction des types de couvert forestier (dense, moyen, léger). Les pics correspondent aux précipitations.

L'effet du sous-étage s'observe clairement dans le couvert moyen lorsque nous comparons les teneurs en eau du sol sous buisson ou hors buisson (Figure 10). Celles-ci sont systématiquement plus élevées hors de l'influence du buisson. Ce dernier agit en effet en interceptant une partie des précipitations et aussi par sa transpiration. Nous observons le même type de résultat pour le plein découvert : les teneurs en eau diminuent sous l'influence du buisson (Figure 11).

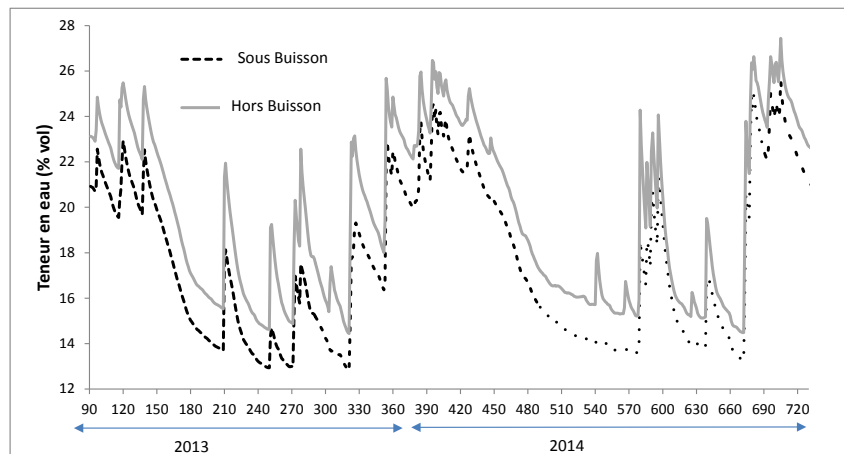


Figure 10. Evolution de la teneur en eau volumique moyenne des sols à Saint-Mitre (mesurée à -30 cm de profondeur) au cours du temps (en jours, 90 = 1^{er} Avril 2013) dans le traitement couvert moyen de pin d'Alep en fonction de la présence ou de l'absence de buisson (chêne kermès).

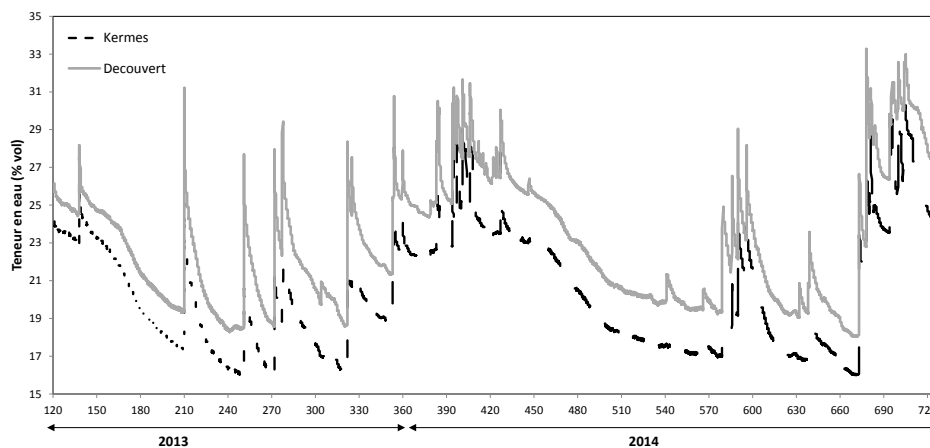


Figure 11. Evolution de la teneur en eau volumique moyenne des sols à Saint-Mitre (mesurée à -30 cm de profondeur) au cours du temps (en jours 120 = 1^{er} Mai 2013) dans le traitement découvert en fonction de la présence ou de l'absence de buisson (chêne kermès).

A Réno-Valdieu, les sondes EC-5 ont été installées en 2014 dans deux placettes aux RDI contrastés (3 sondes par placette) à une profondeur de -20 cm. Pour pouvoir comparer différentes placettes et points de mesure ayant des caractéristiques de sol parfois différentes, les résultats sont exprimés en teneur en eau relative, c'est-à-dire que toutes les valeurs sont divisées par la quantité d'eau à la capacité au champ (quantité d'eau maximale que peut contenir un sol après ressuyage). Les valeurs varient donc entre 0, pas d'eau, et 1, capacité au champ, avec parfois des valeurs supérieures à 1 lors des épisodes de précipitations marquées (engorgement). Les résultats montrent une certaine variabilité entre les différentes sondes, sans que nous puissions totalement les attribuer à un effet RDI (ouverture du peuplement de chêne) de la placette considérée (Figure 12). En moyenne les variations de la teneur en eau sont assez proches pour un peuplement de chêne relativement fermé (RDI = 0.56) avec peu de végétation au sol, et un peuplement beaucoup plus ouvert (RDI = 0.28) avec un fort développement des plantes du sous-bois et du sous-étage. Tout se passe comme si la quantité d'eau que ne consomment pas les arbres dans le peuplement ouvert est consommée par la végétation de sous-bois. Mais ces résultats seraient à confirmer pour des années climatiques beaucoup plus sèches, l'année 2014 ayant été particulièrement humide sur ce site, et ne montrant pas de déficit en eau du sol.

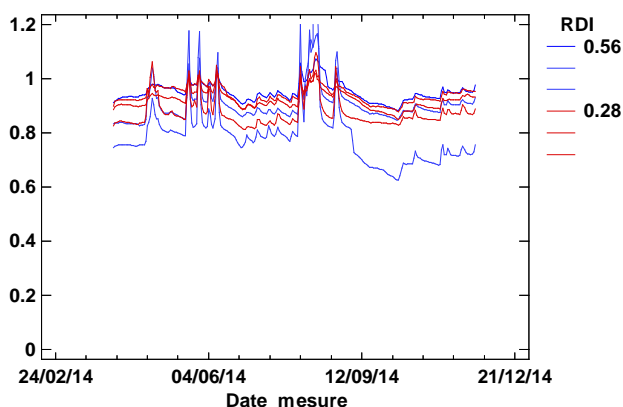


Figure 12. Evolution de la teneur en eau volumique relative (de 0, pas d'eau à 1, capacité au champ) du sol à -20 cm de profondeur sur le site de Réno-Valdieu en fonction du RDI des placettes de chêne sessile.

A Tronçais, des sondes de mesure de la teneur en eau volumique du sol de type WaterScout (Spectrum Technologies) reliées à une centrale d'acquisition (WatchDog, Spectrum) ont été installées à -20 cm de profondeur dans trois placettes au RDI contrastés (0.25, 0.5 et 1) en 2012. Trois points de mesure ont été établis dans chaque placette. En cette année avec un déficit hydrique estival relativement marqué, la teneur en eau relative a rapidement décliné dès le mois de mai pour atteindre une valeur proche de zéro en septembre. Cependant la décroissance de l'eau est beaucoup plus rapide pour le peuplement de chêne le plus fermé (RDI = 1), puis le peuplement moyennement ouvert (RDI = 0,5) et plus faible pour le peuplement le plus ouvert (RDI = 0,25, Figure 13). A l'inverse la réhydratation du sol à l'automne est plus rapide à RDI 0,25 qu'à RDI 0,5, lui-même plus rapide qu'à RDI 1. La consommation en eau est donc clairement plus forte sur ce site de Tronçais dans le peuplement de chêne le plus dense et fermé.

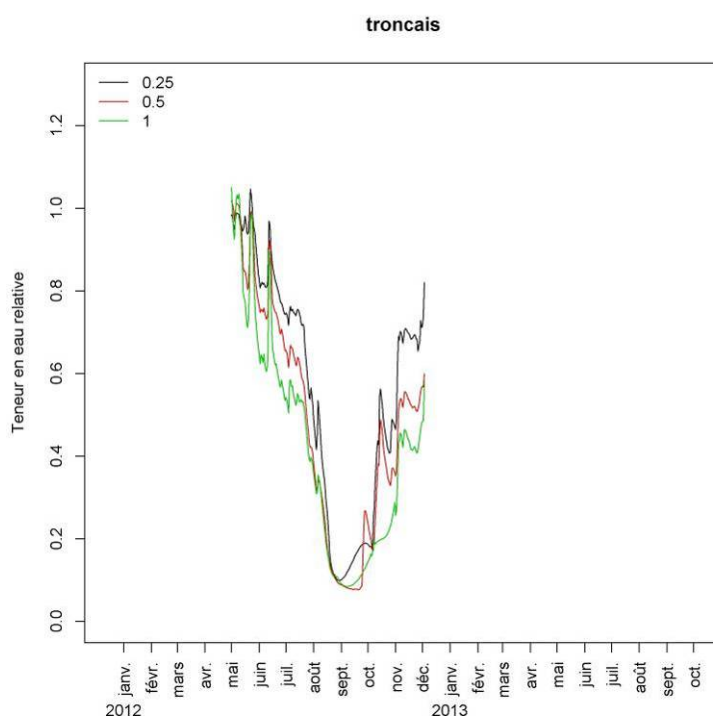


Figure 13. Evolution de la teneur en eau relative moyenne du sol (de 0, pas d'eau, à 1, capacité au champ) à -20 cm de profondeur sur le site de Tronçais en fonction du RDI de placettes de chêne sessile.

A Lorris, des sondes de mesure de la teneur en eau volumique du sol (EC-5, Decagon Device) ont été installées en 2013 et 2014, à -20 et -40 cm de profondeur, dans les cinq peuplements de chêne (placeaux enherbés et désherbés). Trois points de mesure ont été installés dans chaque placeau.

Les courbes individuelles d'évolution de la teneur en eau relative du sol sur 2013 et 2014 montrent de fortes variabilités des valeurs d'un point de mesure à un autre, au sein d'un même placeau (Figure 14).

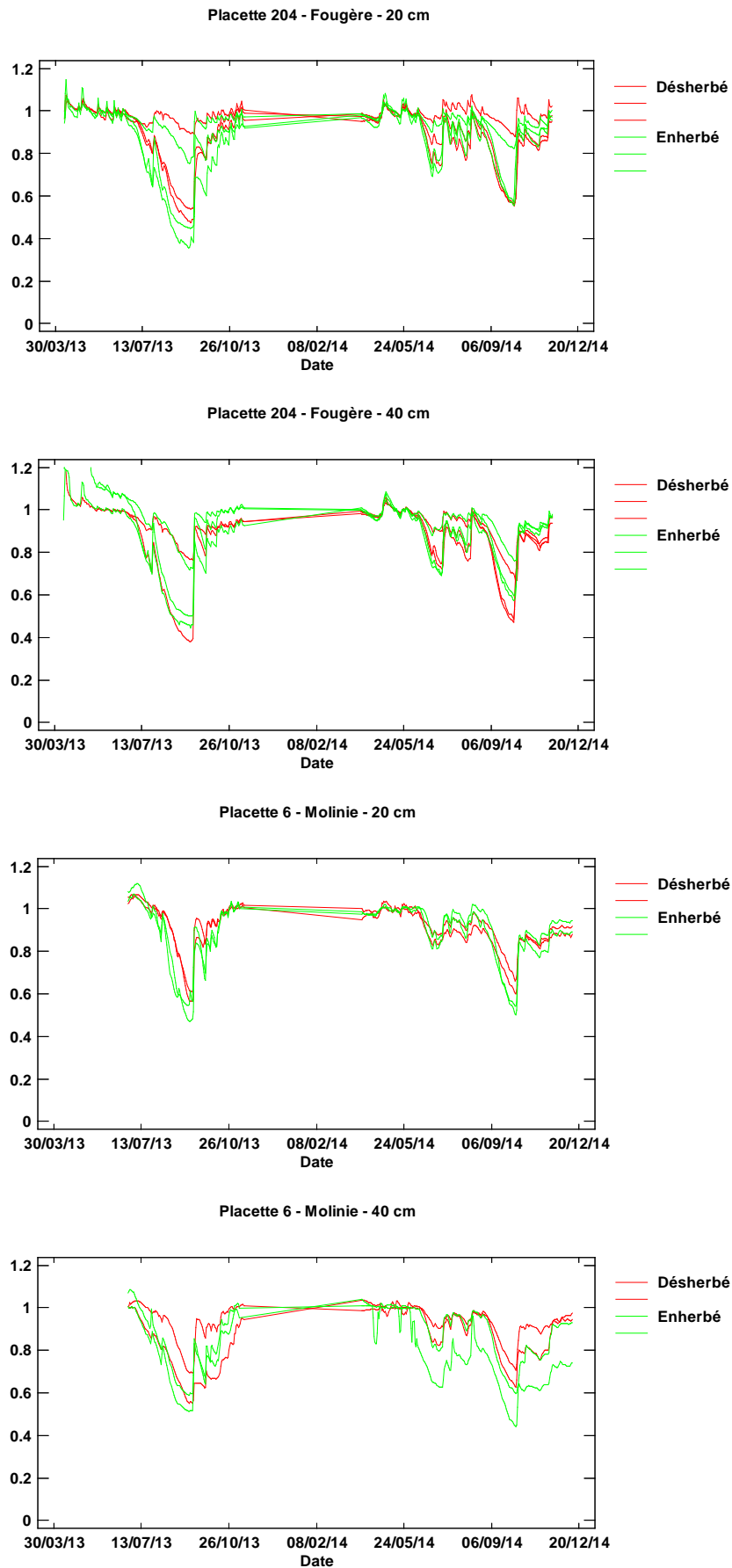


Figure 14. Exemples d'évolution de la teneur en eau relative du sol à l'échelle du capteur à -20 et -40 cm de profondeur en 2013 et 2014 sur les peuplements 204 (fougère) et 6 (molinie) sur le site de Lorris.

Les différences entre les placettes enherbées et désherbées sont relativement faibles (Figure 15), mais les valeurs enregistrées montrent que les deux années 2013 et 2014 ont été relativement pluvieuses, sans réelle période de contrainte hydrique. L'analyse des données selon un modèle GLMM, avec la placette en effet aléatoire, le plateau (enherbé vs. désherbé) et la profondeur en effets fixes et le RDI en covariable, montre que cet effet est malgré tout significatif ($p < 0.001$). L'effet le plus fort est celui du RDI, les placettes les plus fermées ayant significativement une teneur en eau plus faible (Figure 16, $p < 0.001$).

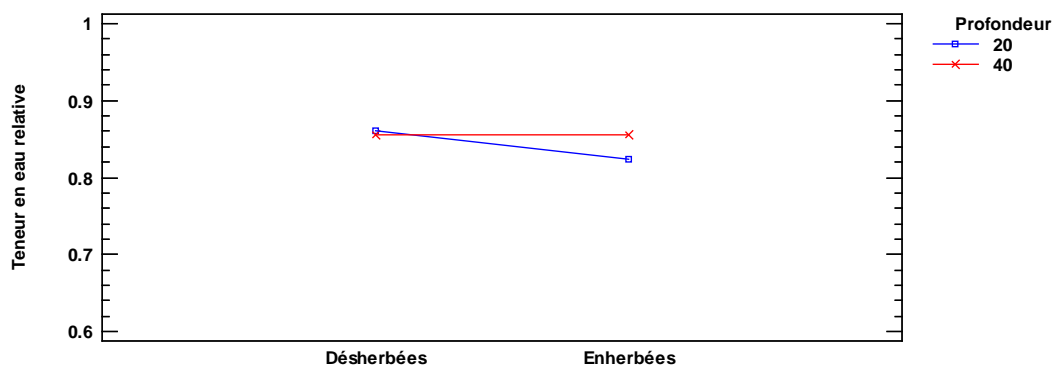


Figure 15. Teneur en eau relative du sol, moyenne estivale 2013, des placeaux enherbés et désherbés de Lorris en fonction de la profondeur dans le sol.

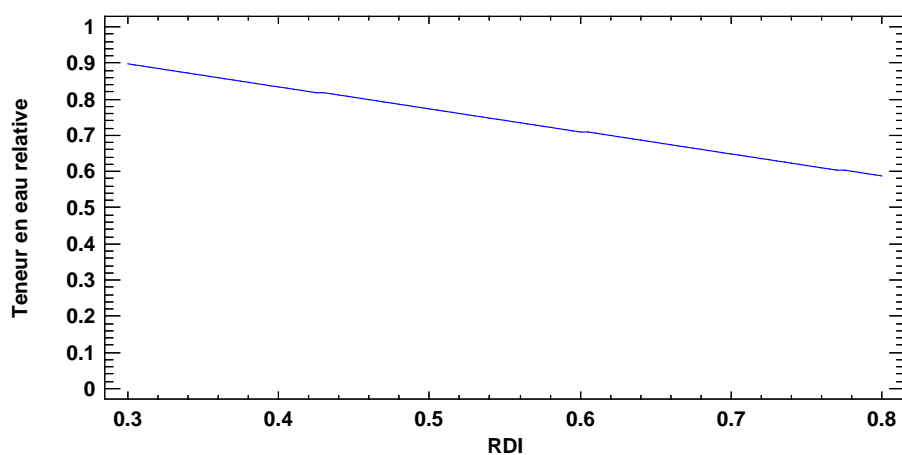


Figure 16. Evolution de la teneur en eau relative du sol, moyenne estivale de 2013, des placettes de Lorris en fonction de leur RDI.

4 Croissance des peuplements

L'ouverture des peuplements favorise la croissance individuelle en diamètre des chênes, ce qui est une observation classique (Figure 17, Figure 20). Cela est observable y compris dans les peuplements les plus ouverts (RDI de 0,28 à Réno-Valdieu, 0,27 à Tronçais). Bien sûr cela se fait au détriment de la productivité globale en bois du peuplement (Figure 18, Figure 21) et au profit de la végétation de sous-bois (voir chapitre suivant). La hauteur des arbres est également affectée par la densité du peuplement avec des arbres significativement plus hauts dans les peuplements les plus fermés (Figure 19, Figure 22). L'effet n'est pas marginal puisqu'il y a une différence de 4 m à Réno-Valdieu et Tronçais entre le peuplement le plus ouvert (RDI de \cong 0,28) et le plus fermé (RDI de \cong 1).

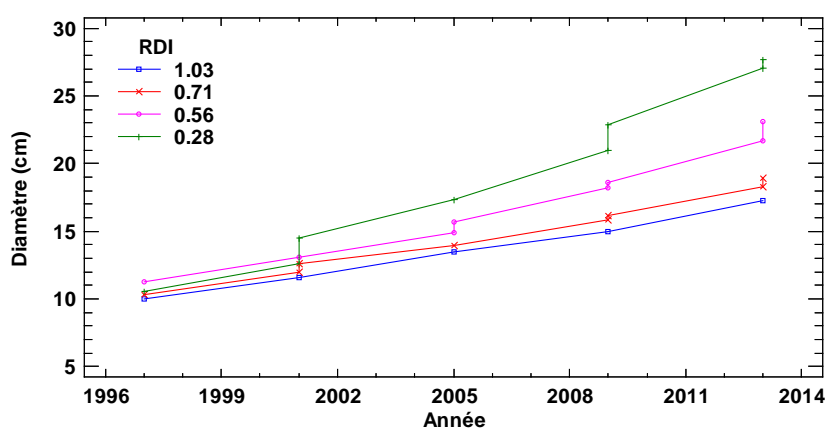


Figure 17. Croissance moyenne du diamètre à 1,30 m des arbres des différentes placettes de Réno-Valdieu.

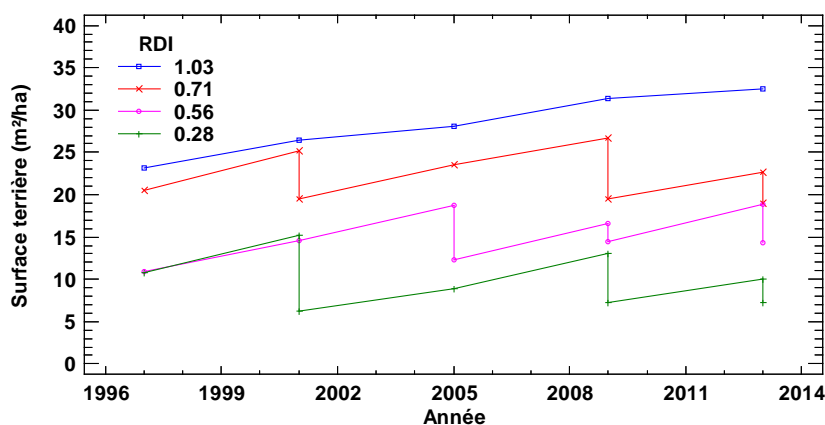


Figure 18. Evolution de la surface terrière des différentes placettes de Réno-Valdieu.

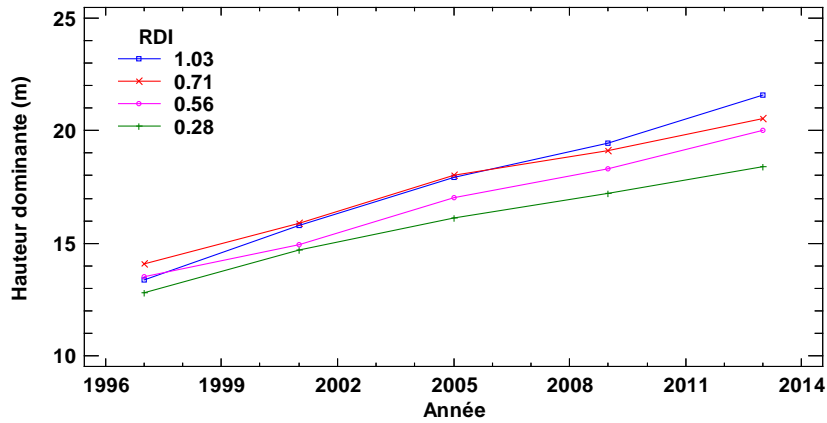


Figure 19. Evolution de la hauteur dominante des arbres des différentes placettes de Réno-Valdieu.

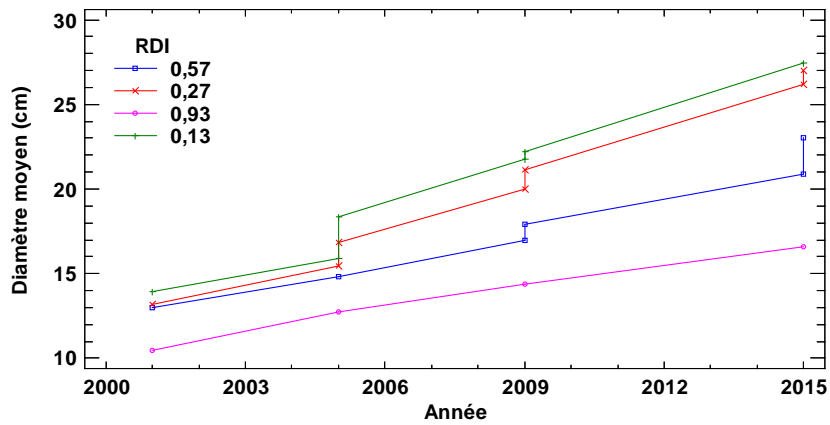


Figure 20. Croissance moyenne du diamètre à 1,30 m des arbres des différentes placettes de Tronçais.

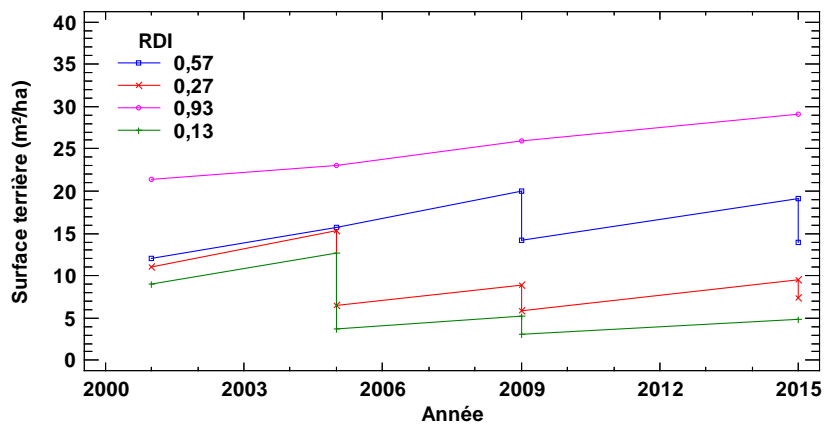


Figure 21. Evolution de la surface terrière des différentes placettes de Tronçais.

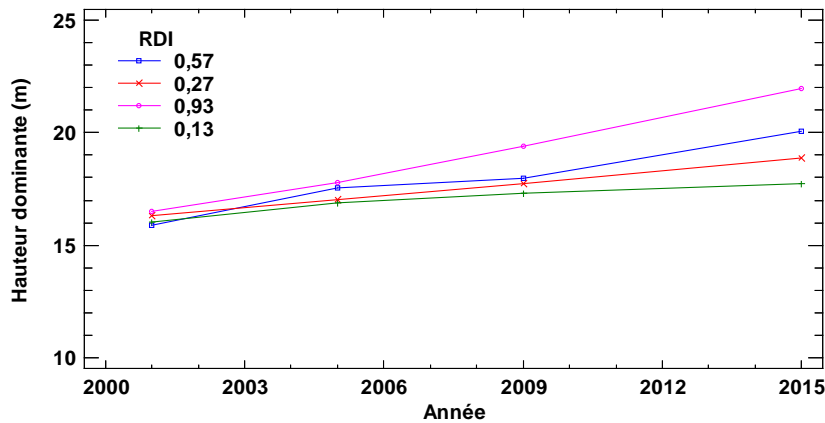


Figure 22. Evolution de la hauteur dominante des arbres des différentes placettes de Tronçais.

Pour le site de Saint-Mitre, un comptage des arbres a été effectué en 2007 et 2015 ce qui a permis de calculer l'accroissement en surface terrière. Un accroissement significatif de celle-ci est observé dans tous les traitements (Figure 23) mais avec une gradation selon l'ouverture du couvert (c'est-à-dire de l'intensité de l'éclaircie). En effet l'augmentation est de 11% pour le témoin, de 30% pour le couvert moyen et de 69% pour le couvert léger.

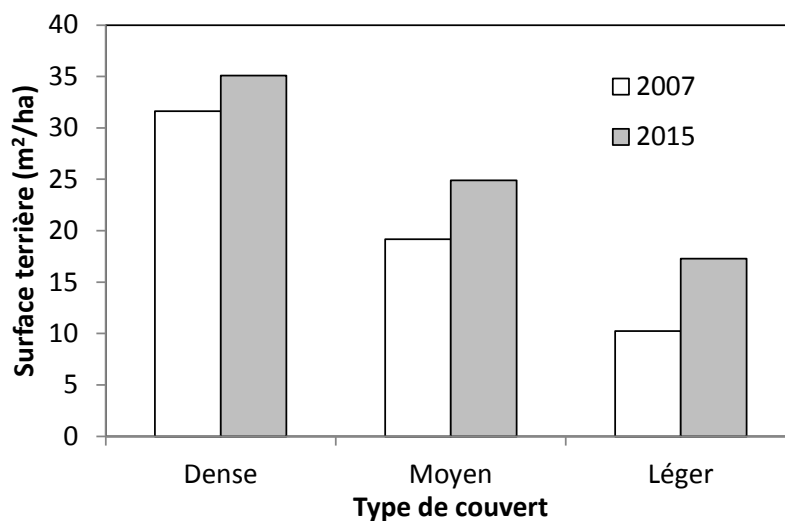


Figure 23. Evolution de la surface terrière pour les placettes du site de Saint-Mitre entre 2007 et 2015 en fonction des types de couvert : Dense (témoin non éclairci), Moyen (éclaircie moyenne) et Léger (éclaircie forte).

5 Composition, diversité et traits écologiques de la flore

Après avoir caractérisé le climat et les ressources (eau, lumière), la croissance des peuplements, nous analysons dans cette partie la diversité de la flore vasculaire en fonction de l'ouverture de la canopée.

5.1 Composition de la flore

Sur le site de Saint-Mitre, des relevés de flore ont été réalisés sur les 12 placettes (25m×25m) au cours des saisons de végétations 2008 et 2013. La flore vasculaire a été notée selon la méthode de Braun-Blanquet en attribuant à chaque plante un coefficient d'abondance-dominance (1 à 6) correspondant aux classes de recouvrement suivantes : 1 : présence, 2 <5%, 3 : [5-25%[, 4 : [25-50%[, 5 : [50-75%[, 6 : [75-100%[. Sur les sites de Réno-Valdieu et Tronçais, la flore a été relevée sur 9 placeaux de 40 m² par placette selon la même méthodologie.

A partir de ces relevés nous avons analysé la composition et la répartition de la flore dans les traitements. Sur Saint-Mitre une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée à partir de la matrice floristique constituée par les 12 relevés et les 34 espèces relevées (Figure 24). L'analyse a été conduite sur les relevés de 2013 et elle ne diffère que faiblement de l'analyse effectuée à partir des relevés de 2008 (données non présentées).

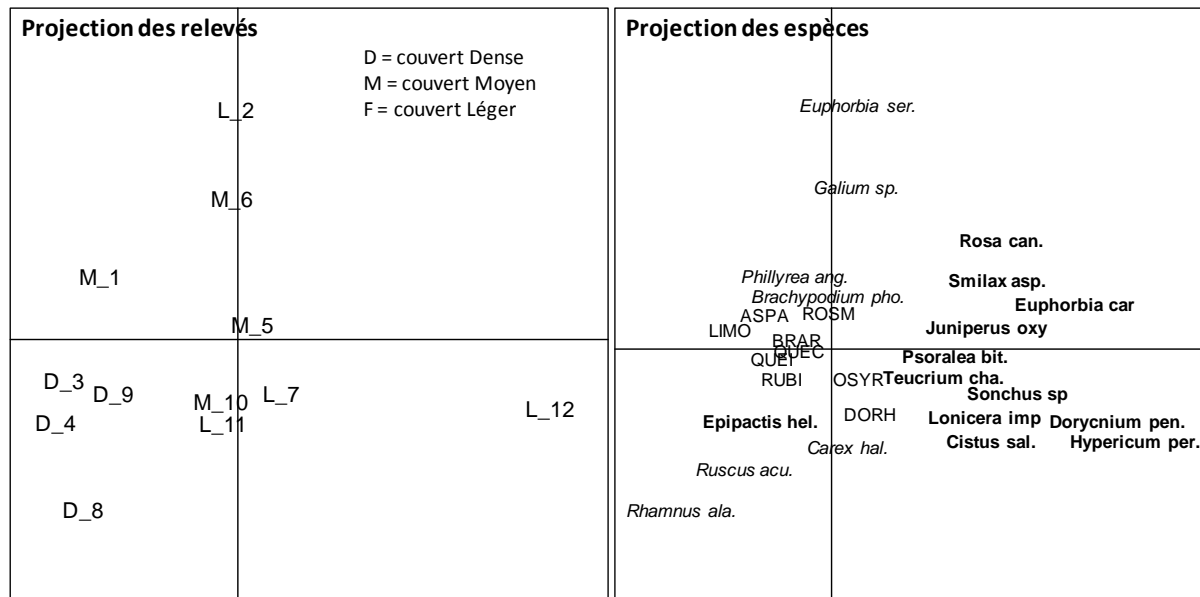


Figure 24. Résultats de l'AFC sur Saint-Mitre, projection des relevés (gauche) et des espèces (droite) selon les axes 1 et 2 (inerties des axes 1 et 2 : 23% et 14,5%). Les espèces ayant une contribution supérieure à la moyenne sont indiquées en gras pour l'axe 1 et en italique pour l'axe 2. Les relevés sont indiqués en précisant le traitement (D=dense, M=moyen, L=léger) et la parcelle (ex M_1 : couvert Moyen, parcelle 1).

L'axe 1 regroupe sur sa partie positive des petits ligneux héliophiles (*Dorycnium pentaphyllum*, *Cistus salvifolius*, *Lonicera implexa*) alors qu'en partie négative la présence d'*Epipactis helleborine* est indicatrice de milieux ombrés. L'axe 1 est indicateur d'un gradient d'éclairement opposant les relevés sous couvert dense (partie négative de l'axe) aux relevés sous couverts moyen ou faible (partie positive). L'axe 2 est d'interprétation plus délicate. La partie négative de l'axe regroupe plutôt des plantes mésoxérophiles (*Rhamnus alaternus*, *Ruscus aculeatus*) ou mésophiles (*Epipactis helleborine*) alors que les plantes xérophiles sont mieux représentées en partie positive (*Euphorbia serrata*, *Phillyrea angustifolia*). Cet axe indiquerait plutôt un gradient hydrique entre un pôle plus sec (partie positive) et un pôle plus humide (partie négative).

5.2 Richesse et diversité de la flore

Nous avons calculé, par placette et par traitement, le nombre moyen d'espèces présentes (richesse spécifique, α), l'indice de Shannon et l'indice de Régularité. Nous rappelons ci-dessous brièvement les formules et caractéristiques de ces indices :

- Indice de Shannon $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$ où p_i représente la proportion de l'espèce i calculée à partir des recouvrements (e.g. Vanpeene-Bruhier et al., 1998). L'indice est d'autant plus faible (proche de 0) que le nombre d'espèces est faible et que quelques espèces dominent.
- Indice de Régularité $E = H'/\ln S$, où S = nombre total d'espèces, l'indice varie de 0 (habitat dominé par une seule espèce) à des valeurs proches de 1 (diversité maximale, pas d'espèces dominantes).

La richesse spécifique à Saint-Mitre, indiquée par le nombre moyen de plantes vasculaires par relevé, augmente entre les deux dates puisqu'en 2008 le nombre moyen de plantes (tous traitements confondus) s'élevait à 15 et à 17,2 en 2013. Cependant la différence n'est pas significative ($P=0,19$). En revanche les traitements influent significativement sur la richesse pour les 2 dates ($P= 0,04$ en 2008 et $P =0,025$ en 2013) : le nombre d'espèces s'accroît en effet avec l'ouverture du couvert. Ainsi en 2013 le nombre moyen d'espèces passe de 13 dans les peuplements denses à 18,5 sous couvert moyen et à 20 sous couvert léger (Figure 25).

Les tendances sont les mêmes pour les indices de Shannon et de régularité : les valeurs des indices sont les plus fortes dans les peuplements les plus ouverts (couvert léger) et les plus faibles dans les peuplements fermés (couvert dense).

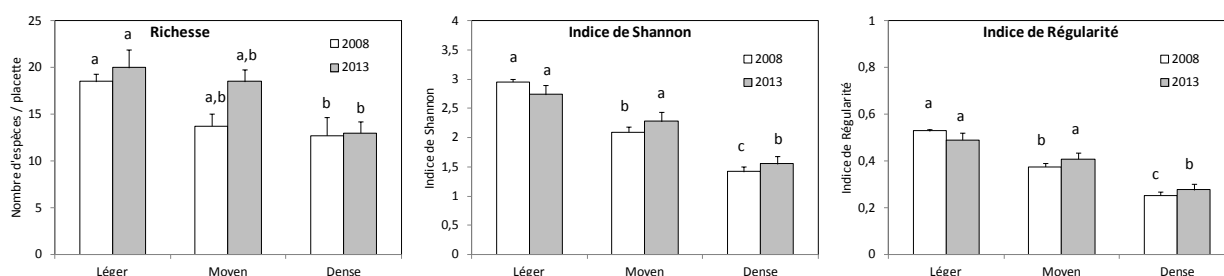


Figure 25. Indices de richesse, de Shannon et de régularité (moyenne et erreur standard) pour les différents traitements de Saint-Mitre (couverts léger, moyen, dense) et pour les 2 périodes 2008 et 2013. Les lettres indiquent les différences significatives ($P < 0,05$ test de Tukey) entre les traitements pour une année donnée.

Sur les sites du nord de la France (Réno-Valdieu et Tronçais), les tendances sont les mêmes, avec une diminution de la richesse spécifique lorsque le peuplement est plus dense (Figure 26). Le nombre d'espèces augmente de 37 à 56 à Réno-Valdieu lorsque le RDI diminue de 1 à 0,3. Par contre, l'indice de Shannon montre peu de variation et l'indice d'équitabilité montre une tendance à l'augmentation de cet indice avec le RDI (Figure 26). Cela s'expliquerait par la forte augmentation du couvert de quelques plantes très monopolistes (*Pteridium aquilinum*, *Rubus fruticosus* grp. à Réno-Valdieu, *Molinia caerulea*, *Agrostis capillaris* à Tronçais) dans les placettes les plus ouvertes.

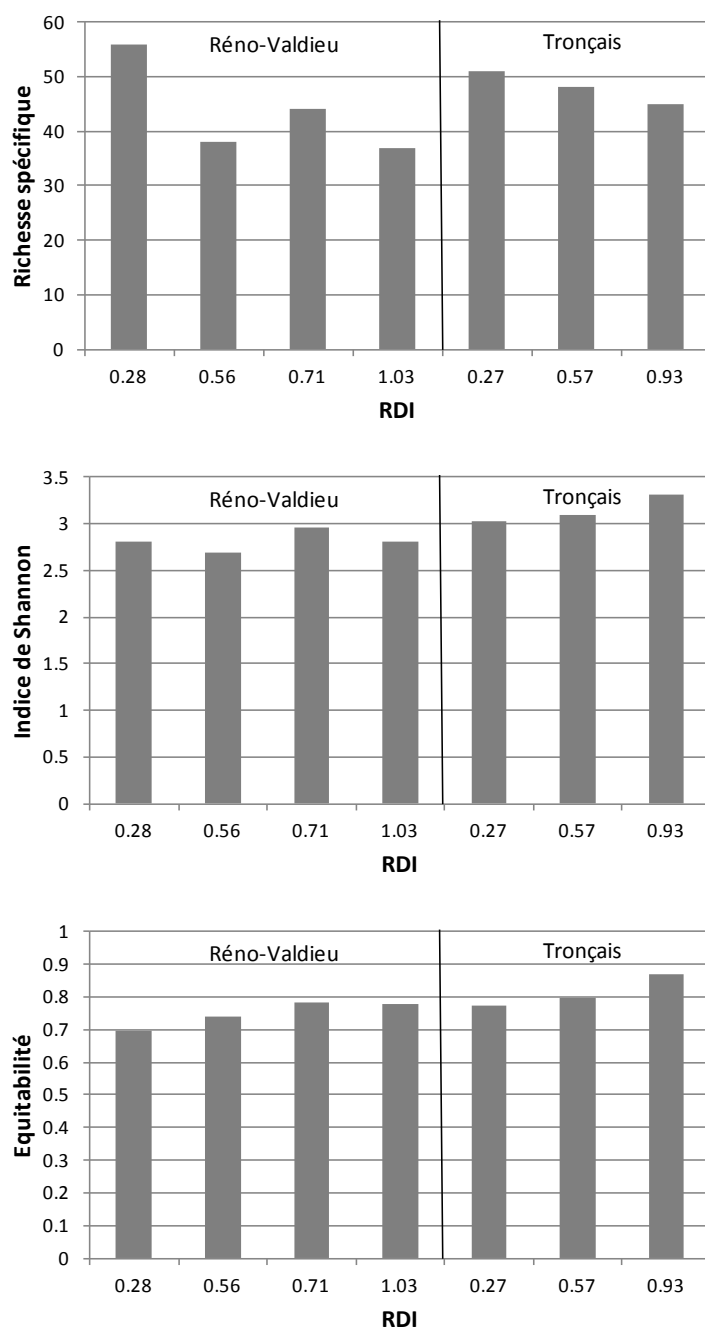


Figure 26. Richesse spécifique, indice de Shannon et régularité de la flore vasculaire en 2011 à Réno-Valdieu et 2012 à Tronçais en fonction du RDI des différentes placettes.

5.3 Traits écologiques

Une analyse des traits écologiques des espèces et de leurs variations selon les traitements et les deux périodes d'échantillonnage (2008 et 2013) a été effectuée sur Saint-Mitre. Les traits ont été calculés à partir des données en présence/absence car de précédents travaux montrent que la pondération par des coefficients d'abondance n'amène que peu de différences (Schaffer et Sykora, 2000 ; Dzwonko, 2001) bien que ce point reste discuté (Cingolani et al., 2007). Les traits suivants ont été calculés : forme de vie de Raunkiaer, mode de pollinisation, morphologie foliaire, mode de dispersion des graines, comportement vis-à-vis de la lumière et demande en nutriments. Les traits ont été extraits pour chaque espèce de la base de données BASECO (Gachet et al., 2005).

L'analyse des traits écologiques sur la forme de vie (Figure 27) montre que les phanérophytes au sens large dominent largement et représentent 70 à 80% environ du total pour les deux années et l'ensemble des traitements. Les différences entre traitements sont visibles pour les hémicryptophytes et les thérophytes, plus abondantes dans les peuplements ouverts que dans les peuplements fermés.

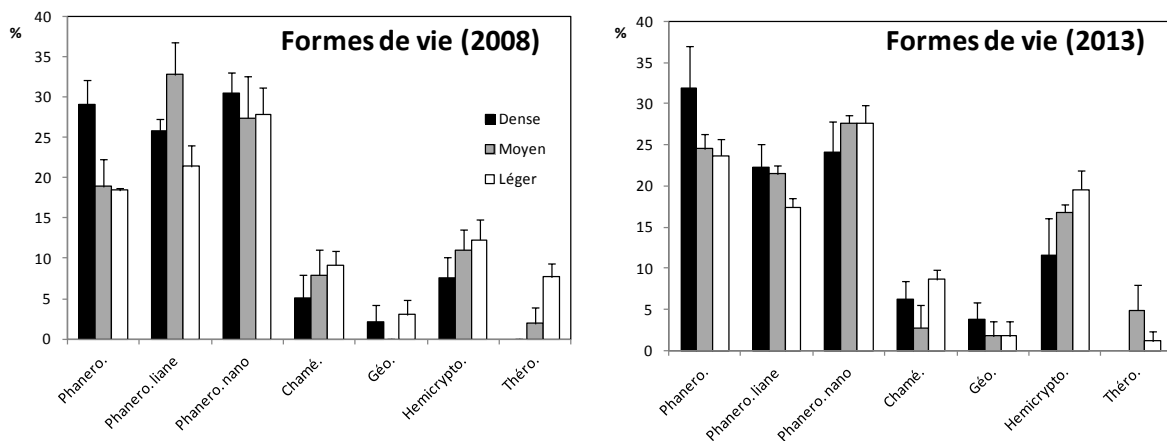


Figure 27. Proportions (en %) des différentes formes de vie selon Raunkiaer en fonction des traitements (couvert dense, moyen, léger) pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre. Les formes de vie indiquées sont les suivantes : phanérophytes, phanérophytes (liane), nano phanérophytes, chaméphytes, géophytes, hémicryptophytes et thérophytes.

Les plantes sempervirentes sont les plus représentées dans le cortège floristique (Figure 28) avec environ 50% du total puis viennent les plantes vivaces (39%) alors que les caduques et les annuelles sont en proportions nettement plus faibles (8% et 3%). Il n'y a que peu de variation entre les deux années. En revanche, les peuplements fermés abritent une proportion plus forte de sempervirentes en particulier en 2008 mais plus faible en vivaces alors que les annuelles sont absentes.

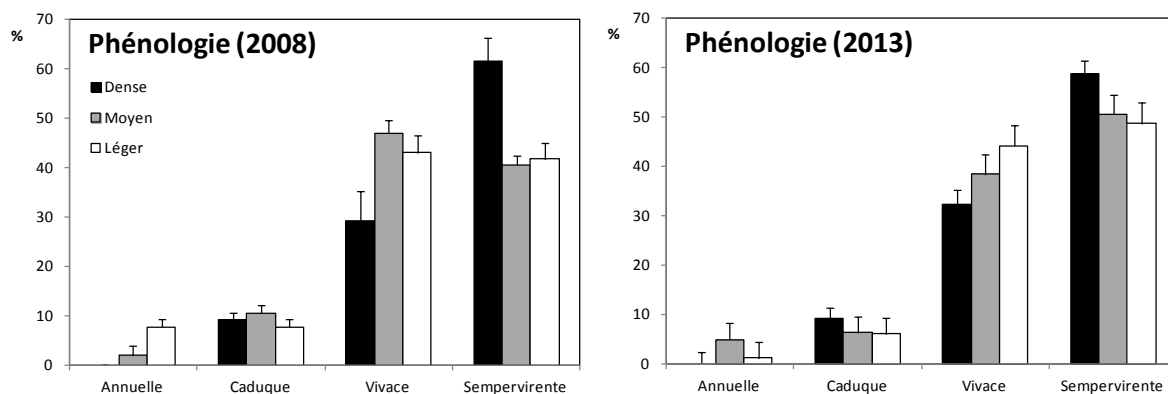


Figure 28. Proportion (en %) des types phénologiques en fonction des traitements pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre.

Le mode de pollinisation dominant est celui par les insectes (Figure 29) puisqu'il représente 60 à 70% du total contre 40 à 30% pour la pollinisation par le vent. La pollinisation est en effet plus fréquemment entomogame dans les milieux forestiers alors que la pollinisation par le vent est favorisée dans les milieux ouverts (Culley et al., 2002). En revanche aucune différence n'apparaît entre traitements.

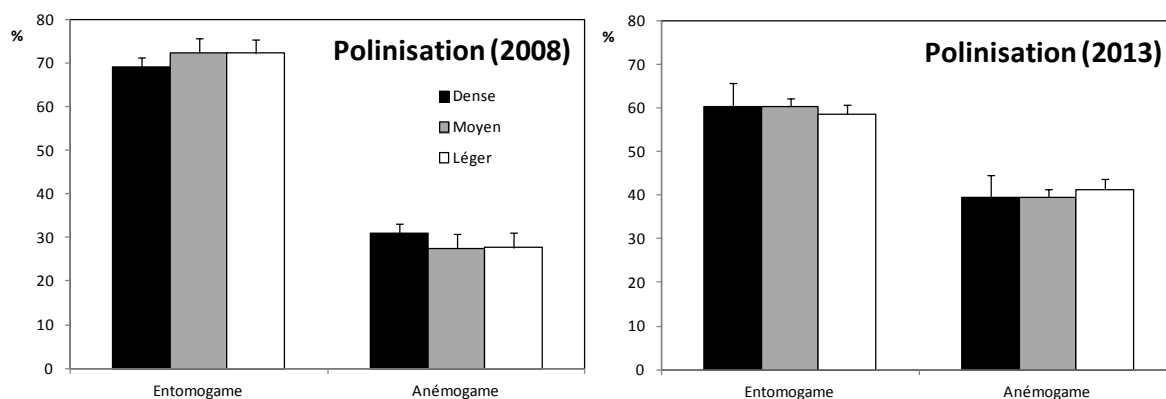


Figure 29. Proportion (en %) du mode de pollinisation en fonction des traitements pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre.

La morphologie foliaire dominante (Figure 30) est la sclérophyllie qui représente environ 60% du total, le reste se répartissant de façon à peu près équilibrée dans les autres types. En revanche, les variations entre traitements sont faibles et une tendance notée une année, par exemple une plus forte proportion de sclérophylles dans les peuplements fermés en 2008, ne se répète pas nécessairement l'autre année (pas de différence en 2013).

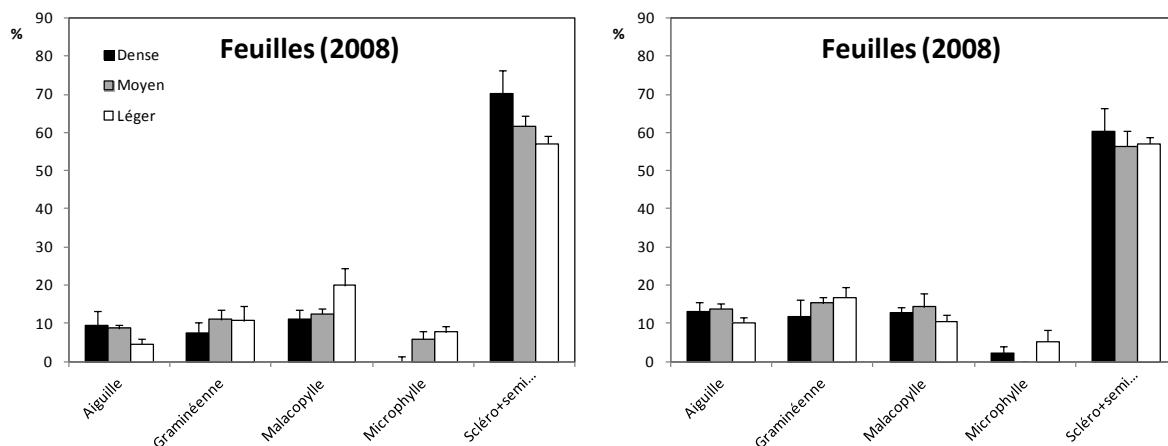


Figure 30. Proportion (en %) du type de morphologie foliaire en fonction des traitements pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre. Les morphologies foliaires sont : aiguille, graminéenne, malacophylle (feuille molle avec tissus fragiles), microphylle et sclérophylle ou semi sclérophylle (feuille épaisse et dure).

Le cortège est dominé par les héliophiles qui représentent environ 60% du total (Figure 31). Très logiquement les plantes héliophiles augmentent et les plantes tolérantes à l'ombre régressent avec l'ouverture du couvert.

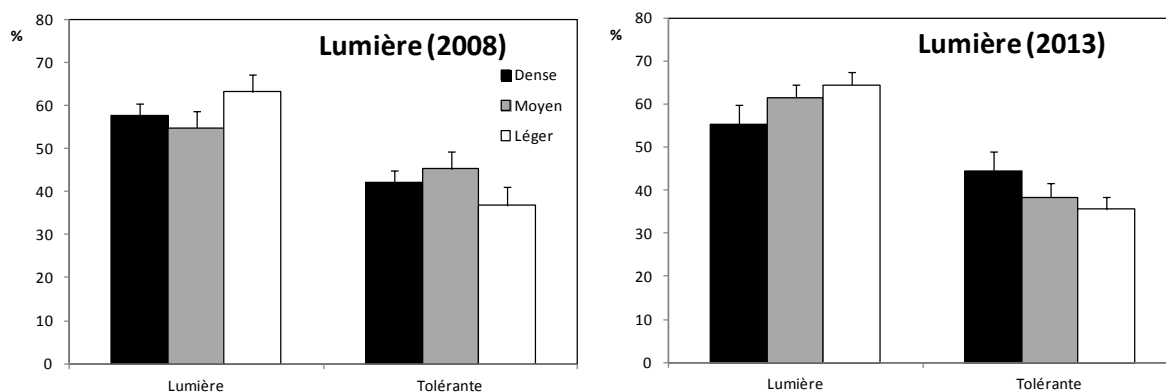


Figure 31. Proportion (en %) du type de comportement à la lumière en fonction des traitements pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre. Les types représentés sont : héliophiles (lumière) ou tolérante à l'ombre (tolérante).

La proportion de plantes oligotrophes est très forte (environ 85%) et peu variable entre les deux années (Figure 32). En 2008 les plantes eutrophes sont un peu plus abondantes dans les peuplements les plus ouverts mais en 2013 il n'existe plus de différence entre les traitements.

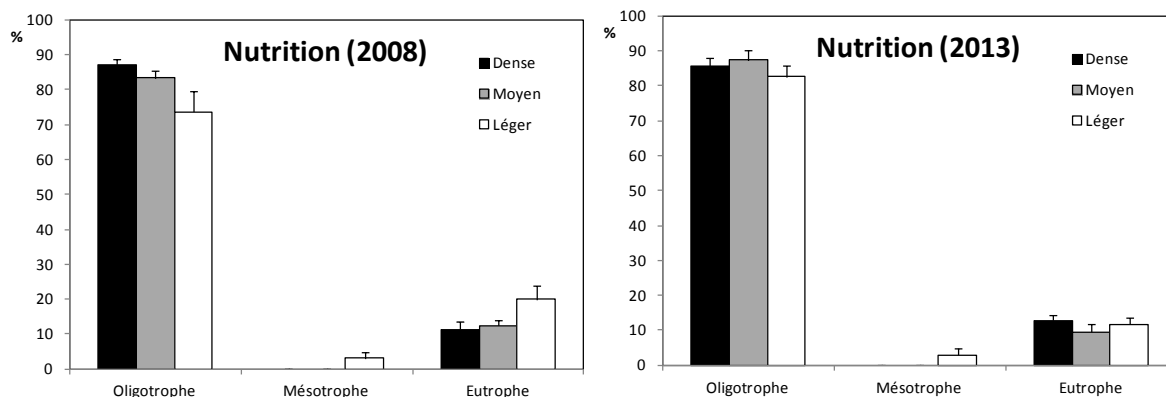


Figure 32. Proportion (en %) du type de nutrition (oligotrophe, mésotrophe ou eutrophe) en fonction des traitements pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre.

La stratégie au sens de Grime a été notée pour chaque plante en utilisant une échelle linéaire pour les 3 types de stratégies : Compétiteur (C), Stress-tolérante (S), et Rudérale (R), par exemple pour une plante type C on note (1,0,0), une plante CS (0.5,0.5,0) et CSR (0.33,0.33,0.33). Dans les résultats (Figure 33) les types C et S sont dominants et une tendance à être un peu plus représentés dans les peuplements fermés. Mais ce qui est le plus remarquable est la plus forte proportion d'espèces à stratégie rudérale (c'est à dire plus aptes à se développer dans les milieux perturbés) en lien avec l'ouverture du couvert.

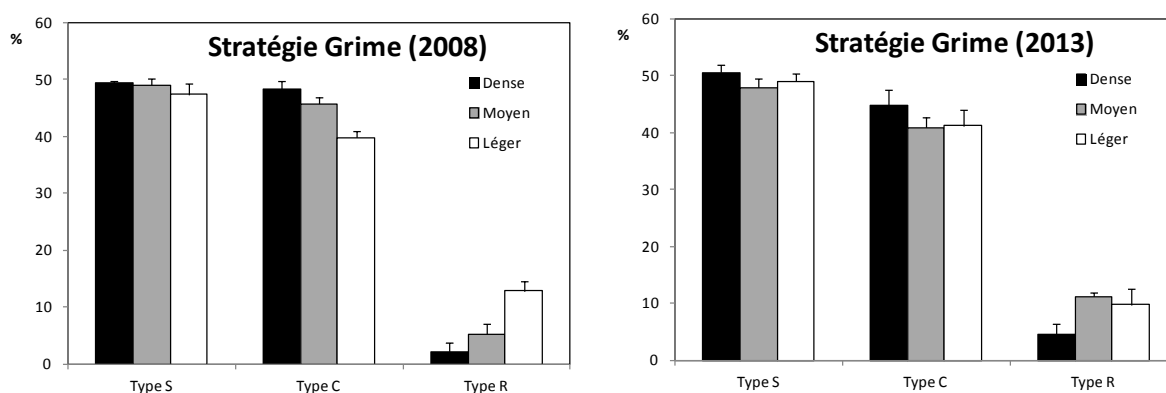


Figure 33. Proportion (en %) du type de stratégie au sens de Grime (type S : Stress-tolérante, type C : Compétiteur, type R : rudérale) en fonction des traitements pour 2008 et 2013 (moyenne et erreur standard) à Saint-Mitre.

6 Discussion - Conclusion

Les résultats sur l'étude des ressources et du climat dans les différentes placettes montrent que la modification la plus forte, induite par la variation de couvert des arbres adultes, est la disponibilité en lumière, y compris sur le site de Saint-Mitre en zone méditerranéenne. Avant la disponibilité en eau, c'est elle qui pilote le développement de la régénération (Prévosto et al., 2011), du sous-étage et de la flore de sous-bois (Balandier et al., 2014) et donc contrôle l'évolution de la diversité.

L'impact de l'ouverture du couvert arboré sur la teneur en eau du sol est plus complexe. Dans les sites en zone tempérée, la diminution du nombre d'arbres sur pied est favorable à un bilan en eau plus positif (augmentation de la teneur en eau du sol quand le RDI ou la surface terrière des peuplements diminue, Bréda et al., 1995). Mais les différences sont relativement faibles car l'augmentation rapide du couvert de la flore du sous-bois avec l'ouverture du peuplement (par ex. Balandier et al., 2013) vient compenser la diminution de la consommation en eau des arbres. De précédentes études montrent même qu'en dessous d'une surface terrière d'environ 20 m²/ha en chênaie, le fort développement de la végétation de sous-bois, et en particulier d'espèces particulièrement monopolistes telles la ronce, la fougère aigle ou la molinie, pourrait accentuer la consommation en eau (Gobin, 2014 ; Gobin et al., 2015). Nous ne l'avons pas observé dans cette étude mais les années de mesure n'ont pas non plus montré de déficit hydrique marqué, la pluviométrie ayant été élevée.

Des études précédentes en milieu méditerranéen ont montré un rôle positif de l'ouverture de la canopée arborée sur la teneur en eau du sol (Bellot et al., 2004; Rodriguez-Calcerrada et al., 2008) alors que d'autres trouvent le contraire (Primicia et al., 2012; Simonin et al., 2007). Les résultats d'une expérimentation similaire à celle de Saint-Mitre installée dans le sud de l'Espagne (couverts de pin d'Alep à trois niveaux d'ouverture) montrent que, contrairement à nos résultats, la teneur en eau diminue fortement avec la fermeture de la canopée (Gavinet et al., 2015). Mais dans le cas Espagnol le sous-étage est faiblement développé même dans les peuplements ouverts. Le rôle du sous-étage dans la consommation en eau reste donc à encore mieux préciser. Nos résultats montrent cependant que la teneur en eau est plus élevée hors des buissons que sous les buissons, soulignant l'importante consommation en eau de ces derniers.

Il semble donc que, tout comme en zone plus tempérée sur les chênaies, les ouvertures modérées des peuplements de pin d'Alep (environ 20 m²/ha), en limitant d'une part un développement trop fort du sous-étage et de la végétation de sous-bois et d'autre part en réduisant l'interception et la consommation en eau par la strate haute, est un compromis acceptable pour l'économie de l'eau.

L'effet du couvert arboré sur le microclimat est plus clair. L'augmentation du couvert arboré permet de tamponner les écarts thermiques et de réduire la demande évaporative (VPD), aussi bien en zone tempérée qu'en zone méditerranéenne, ce qui est un élément clé pour le développement des plantules particulièrement en saison sèche et chaude (Rambo et North, 2009).

Les résultats sur l'étude de la diversité et de la composition de la flore vasculaire montrent une décroissance de la richesse spécifique avec la fermeture du couvert. Les écarts sont particulièrement marqués entre les couverts complètement fermés d'une part et les couverts moyennement à fortement ouverts d'autre part. Les peuplements fermés sont en effet

défavorables à la dispersion par l'avifaune (les geais en particulier) (Vallauri et al., 2002 ; De la Montaña et al., 2006) et peut être forment-ils aussi un obstacle à la dispersion par le vent. L'ouverture du couvert permet en revanche de promouvoir l'installation et le développement des espèces et donc une diversité plus forte (Thomas et al., 1999 ; Balandier et al., 2006). Cette dynamique s'explique par l'accroissement de la ressource en lumière, et dans une moindre mesure en eau, permettant l'installation de plantes héliophiles, de rudérales et le développement des ligneux. Cependant nos résultats, associés à d'autres (par ex. Balandier et al., 2006, 2014) montrent qu'une trop grande ouverture réduit la diversité floristique des plantes vasculaires par la colonisation du milieu par quelques plantes monopolistes. Ces résultats sont en accord avec la théorie de la perturbation intermédiaire où la plus grande diversité est observée aux perturbations de moyennes intensités (éclaircies modérées). Dans les peuplements les plus fermés, la diversité diminue par manque de ressources, en eau, et surtout en lumière, dans les peuplements les plus ouverts par exclusion compétitive où l'augmentation des ressources favorise quelques plantes au détriment des autres.

Un autre facteur de blocage dans les peuplements fermés, et en particulier de pin, est la présence d'une litière continue et épaisse qui bloque l'installation de plantules. Les éclaircies et les perturbations associées (débardage des bois, évacuation des rémanents) permettent aussi de rompre ce tapis de litière et de favoriser les contacts graine/sol facilitant l'émergence des plantules (Castro et al., 2002). Nos résultats s'accordent avec ceux de Gomez-Aparicio et al. (2009) qui, en étudiant la diversité et la régénération des ligneux dans des plantations résineuses de densités diverses dans le sud de l'Espagne, montrent que la diversité est faible et la régénération absente dans les plantations denses (≥ 1500 pins/ha) et sont les plus fortes dans les plantations de densités modérées (500-1000 pins/ha).

L'ouverture du couvert arboré agit donc au niveau des ressources : de façon simple sur la lumière en augmentant l'éclairement transmis dans le sous-bois mais de façon plus complexe sur la ressource en eau du sol. En effet, le développement du sous-étage et de la végétation de sous-bois joue un rôle important dans la modulation de la teneur en eau. Nos premiers résultats montrent que, dans le cas d'une ouverture forte, la teneur en eau du sol diminue par rapport à une ouverture plus modérée du couvert forestier. De plus l'ouverture modérée des peuplements les plus denses est indispensable pour favoriser la diversité de la flore, permettre l'installation de la régénération et donc accroître la diversification et la résilience des peuplements sur le long terme. En zone méditerranéenne, cette préconisation est à moduler selon l'importance du risque de feu. En effet, dans les zones où le risque d'incendie est élevé, en appui des ouvrages de lutte contre l'incendie (coupures de combustible en particulier) ou avec des enjeux forts en termes de vulnérabilité (zone urbanisée par exemple), il est souhaitable de maintenir des couverts fermés pour limiter au maximum le développement du sous-bois et prévenir des continuités verticales de combustibles (Rigolot et al., 2013).

En termes pratiques, les résultats de ce projet, associés à d'autres, montrent, tant en zone tempérée que méditerranéenne en France, qu'une ouverture modérée du couvert arboré (chêne et pin) est favorable à un bilan hydrique plus positif, à la régénération des arbres et à la diversité des plantes vasculaires. Les résultats tendent également à prouver que la surface terrière des peuplements ne devrait pas descendre en dessous de 20 m²/ha. A l'inverse ouvrir plus fortement les peuplements n'est pas recommandé, tant en termes de diversité floristique que de bilan en eau et ce d'autant plus que la production de bois (en volume et en qualité) à l'échelle du peuplement chute sévèrement.

7 Bibliographie

- Balandier P., Collet C., Miller J.H., Reynolds P.E., Zedacker S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry*, 79, 1, 3-27.
- Balandier P., Marquier A., Casella E., Kiewitt A., Coll L., Wehrlen L., Harmer R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*), a common understorey weed in temperate forests. *Forestry*, 86, 39-46.
- Balandier P., et al., 2014. Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité. Rapport de fin de projet Imprebio, Irstea, Nogent-sur-Vernisson, MEDDE, GIP Ecofor, INRA, Université Paul Cézanne, Université de Rouen, ONF, 138 p. + annexes.
- Bellot J., Maestre F.T., Chirino E., Hernández N., de Urbina J.O., 2004. Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecol.*, 25, 7–15.
- Bédeneau M., Sindou C., Ruchaud F., Bailly A., Crémière L., 2001. Un partenariat scientifique original : la coopérative de données sur la croissance des arbres et peuplements forestiers. *Rev. For. Fr.*, 53, 177-171.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiol.*, 15, 295–306.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *J. Veg. Sci.*, 13, 725-731.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.*, 18, 911-920.
- Culley T.M., Weller S.G., Sakai A.K., 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 361-369.
- De la Montaña E.J., Rey-Benayas J.M., Carrascal L.M., 2006. Response of bird communities to silvicultural thinning in Mediterranean maquis. *J. Appl. Ecol.*, 43, 651-659.
- Dhôte, J.F., 1997. Effet des éclaircies sur le diamètre dominant dans des futaies régulières de Chêne sessile. *Rev. For. Fr.*, 49, 557 – 578.
- Dzwonko Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *J. Appl. Ecol.*, 38, 942-951.
- Gachet S., Vela E., Tatoni T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiv. Conserv.*, 14, 1023-1034.

Gavinet J., Vilagrosa A., Chirino E., Granados Me, Vallejo R., Prévosto B., 2015. Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. *Ann. For. Sci.*, 72, 8, 999.

Gobin R., 2014. Contribution relative de la végétation du sous-bois dans le bilan hydrique des placettes forestières soumises aux changements climatiques et de pratiques. Université d'Orléans, Orléans, (FRA), Irstea, Nogent-sur-Vernisson, (FRA).

Gobin R., Balandier P., Korboulewsky N., Dumas Y., Seigner V., Richter C., 2015. Une strate herbacée monopoliste : quelle concurrence vis-à-vis de l'eau pour le peuplement adulte ? *Rendez-vous Techniques ONF*, 48-49, 17-22.

Gómez-Aparicio L., Zavala M.A., Bonet F.J., Zamora R., 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecol. Appl.*, 19, 2124-2141.

Prévosto B., Monnier Y., Ripert C., Fernandez C., 2011. Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? *For. Ecol. Manag.*, 262, 1426-1433.

Rigolot E., Amandier L. Duché Y., Prévosto B., Ripert C., Savazzi R., 2013. La sylviculture préventive. In « Le pin d'Alep en France », B. Prévosto (coordinateur), éditions Quae.

Primicia I., Camarero J.J., Imbert J.B., Castillo F.J., 2012. Effects of thinning and canopy type on growth dynamics of *Pinus sylvestris*: inter-annual variations and intra-annual interactions with microclimate. *Eur. J. For. Res.*, 132, 121–135.

Rambo T.R., North M.P., 2009. Canopy microclimate response to pattern and density of thinning in a Sierra Nevada forest. *For. Ecol. Manag.*, 257, 435–442.

Rodriguez-Calcerrada J., Mutke S., Alonso J., Gil L., Pardos J.A., Aranda I., 2008. Influence of overstory density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *For. Sys.*, 17, 31–38.

Schaffers A.P., Sýkora K., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *J. Veg. Sci.*, 11, 225-244.

Simonin K., Kolb T.E., Montes-Helu M., Koch G.W., 2007. The influence of thinning on components of stand water balance in a ponderosa pine forest stand during and after extreme drought. *Agr. For. Meteor.*, 143, 266–276.

Thomas S.C., Halpern B., Falk D.A., Liguori D.A., Austin K.A., 1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecol. Appl.*, 9, 864-879.

Vallauri D.R., Aronson J., Barbero M., 2002. An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restor. Ecol.*, 10, 16-26.

Vanpeene-Bruhier S., Moyne M.L., Brun J.J., 1998. La richesse spécifique : un outil pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion de l'espace. Application en Haute Maurienne (Aussois, Savoie). *Ingénieries EAT*, 15, 47-58.

Irstea – Direction Générale
1, rue Pierre-Gilles de Gennes
CS 10030
92761 Antony Cedex
tél. +33 (0)140966121
fax +33 (0)140966225
www.irstea.fr