



HAL
open science

Vulnérabilité des chênaies de la région Centre Val De Loire au changement de climat -C 4 Rapport de fin de projet

Philippe Balandier, Nathalie Korboulevsky, Anders Mårell, Thomas Perot

► To cite this version:

Philippe Balandier, Nathalie Korboulevsky, Anders Mårell, Thomas Perot. Vulnérabilité des chênaies de la région Centre Val De Loire au changement de climat -C 4 Rapport de fin de projet. [Rapport de recherche] INRAE UR EFNO. 2022, pp.42. hal-03703204

HAL Id: hal-03703204

<https://hal.inrae.fr/hal-03703204v1>

Submitted on 23 Jun 2022

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.

Vulnérabilité des chênaies de la région Centre Val De Loire au changement de climat – C⁴

Rapport de fin de projet

Philippe Balandier

Nathalie Korboulewsky

Anders Mårell

Thomas Pérot

INRAE 2022

INRAE, Unité de Recherches sur les écosystèmes forestiers, EFNO, 45290 Nogent-Sur-Vernisson

Ce projet a bénéficié d'un financement de la Région Centre Val de Loire

Convention N° 2019 00134939



Chênaie fortement déperissante en forêt domaniale de Vierzon, P. Balandier

Table des matières

1-	Introduction.....	3
2-	Le dispositif OPTMix	6
3-	Volet A - Effet du climat et de la disponibilité en eau sur la croissance des arbres adultes.....	8
3.1-	Croissance et dépérissement des arbres	8
	<i>Eléments de méthodologie</i>	<i>8</i>
	<i>Effet du mode de gestion sur le dépérissement</i>	<i>9</i>
	<i>Lien entre croissance et dépérissement.....</i>	<i>13</i>
	<i>Effet des variables abiotiques sur la croissance</i>	<i>14</i>
	<i>Effet de la composition du peuplement sur le microclimat en période estivale</i>	<i>16</i>
3.2-	Les traits foliaires comme indicateurs des contraintes subies par les arbres.....	17
	<i>Eléments de méthodologie</i>	<i>17</i>
	<i>Le contrecoup des derniers étés chauds : Evolution du LAI entre 2018 et 2021.....</i>	<i>18</i>
	<i>Réduire la densité du peuplement augmente la surface foliaire mais expose le houppier à plus de contraintes. Comparaison des traitements sylvicoles.</i>	<i>20</i>
	<i>Conclusion.....</i>	<i>22</i>
4-	Volet B - Potentialités de renouvellement des peuplements soumis à de multiples contraintes	23
4.1-	Eléments de méthodologie	24
4.2-	Rôle des bryophytes pour la régénération forestière.....	25
4.3-	Les potentialités de régénération des peuplements du dispositif OPTMix	26
	<i>Production de glands</i>	<i>26</i>
	<i>Densité de jeunes semis (<20 cm).....</i>	<i>27</i>
	<i>Croissance des jeunes arbres (≥20 cm)</i>	<i>29</i>
4.4-	La hiérarchisation des facteurs de blocage pour la régénération forestière	29
5-	Volet C - Formalisation d'un cahier des charges d'un modèle de dynamique forestière.....	31
5.1-	Principaux contours et objectifs du modèle	31
5.2-	Le compromis entre complexité et simulation sur le long terme.....	32
5.3-	L'échelle du peuplement ou de l'individu	33
5.4-	La plateforme de modélisation <i>Capsis</i>	33
5.5-	Modèles de dynamique forestière.....	34
5.6-	Les prochaines étapes	35
6-	Conclusion	37
	Références.....	39
	Résumé du projet	42
	Project abstract	42

1- Introduction

Au cours des derniers siècles, et particulièrement lors des dernières décades, le dépérissement du chêne en forêt tempérée a été observé dans de nombreux pays d'Europe (Thomas et al. 2002). Ces dépérissements touchent fréquemment le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et, dans une moindre mesure, le chêne sessile (*Quercus petraea*), les deux espèces dominantes en Europe, mais des dépérissements ont également été signalés pour d'autres espèces de chêne.

Le dépérissement est une détérioration prolongée de l'apparence et de la croissance des arbres. En général, la cause d'un tel phénomène est non immédiatement identifiable avec certitude. Plusieurs facteurs, abiotiques (environnement) ou biotiques (insectes, maladies et champignons), peuvent se combiner et accélérer le processus entraînant dans certains cas une issue fatale pour l'arbre. L'origine de ces dépérissements peut être de plusieurs ordres et passe souvent par un affaiblissement de l'arbre, le rendant plus vulnérable à une seconde contrainte de même ordre ou au contraire d'origine toute autre (Delatour 1990).

Ainsi l'enchaînement d'une ou plusieurs sécheresses estivales affectant la vigueur des arbres induit un terrain favorable à l'attaque de différents insectes, comme par exemple les agriles. L'augmentation des températures ainsi que les périodes de sécheresses plus nombreuses et intenses engendreront une augmentation de la mortalité des arbres. Si les effets sont aujourd'hui plus marqués chez les résineux, certains feuillus ne sont pas épargnés, comme le chêne pédonculé ou le chêne sessile (Carouille and Goudet 2020). Quels que soit les différents scénarios d'évolution climatique, les modèles de répartition des espèces prédisent que les principaux chênes (*Quercus petraea*, *Quercus robur*) seront en déclin dans de nombreuses régions d'ici l'horizon 2050, y compris en région Centre-Val-de-Loire (Cheaib et al. 2012). En effet les changements actuels mesurés par exemple sur le poste météorologique INRAE de Nogent-sur-Vernisson montrent une pluviométrie quasi constante, voire un peu renforcée en hiver ou au printemps, mais une très forte augmentation des températures, notamment maximales (+0.6°C tous les dix ans, soit au rythme actuel, une augmentation de presque 5°C d'ici la fin du siècle, Figure 1). En conséquence l'engorgement en eau des sols en hiver et au printemps serait renforcé, alors que la sécheresse estivale pourrait augmenter en raison de la forte demande évaporatoire (augmentation de la composante thermique de l'évapotranspiration potentielle, ETP) conduisant à une augmentation de l'évaporation des sols et de la transpiration des plantes.

Or ces dépérissements sont souvent observés sur des sols à engorgement temporaire en eau. C'est particulièrement le cas du bassin ligérien et de la région Centre Val de Loire, cœur de production du chêne, pour lequel de nombreux cas de dépérissement ont été rapportés. La présence d'une couche d'argile plus ou moins profonde dans le sol conduit à la formation de nappes d'eau perchées proches de la surface à partir de l'hiver et parfois jusqu'au début de l'été (Balandier et Améglio 2022). Ces nappes d'eau conduisent à l'asphyxie partielle ou totale du système racinaire et entraînant une mortalité souvent élevée, notamment des racines fines. *Q. petraea* serait de ce point de vue plus sensible à l'engorgement en eau que *Q. robur*. Des formations sablo-limoneuses reposent souvent sur cette couche argileuse. Elles sont caractérisées par une faible réserve utile en eau. Quand la nappe d'eau régresse, les arbres sont alors rapidement soumis à une sécheresse plus ou moins intense en fonction de la météorologie de l'année. *Q. robur* serait de ce point de vue plus sensible que *Q. petraea*. L'enchaînement de ces deux contraintes serait une des principales causes des dépérissements observés (Thomas et al. 2002 ; Balandier et Améglio 2022).

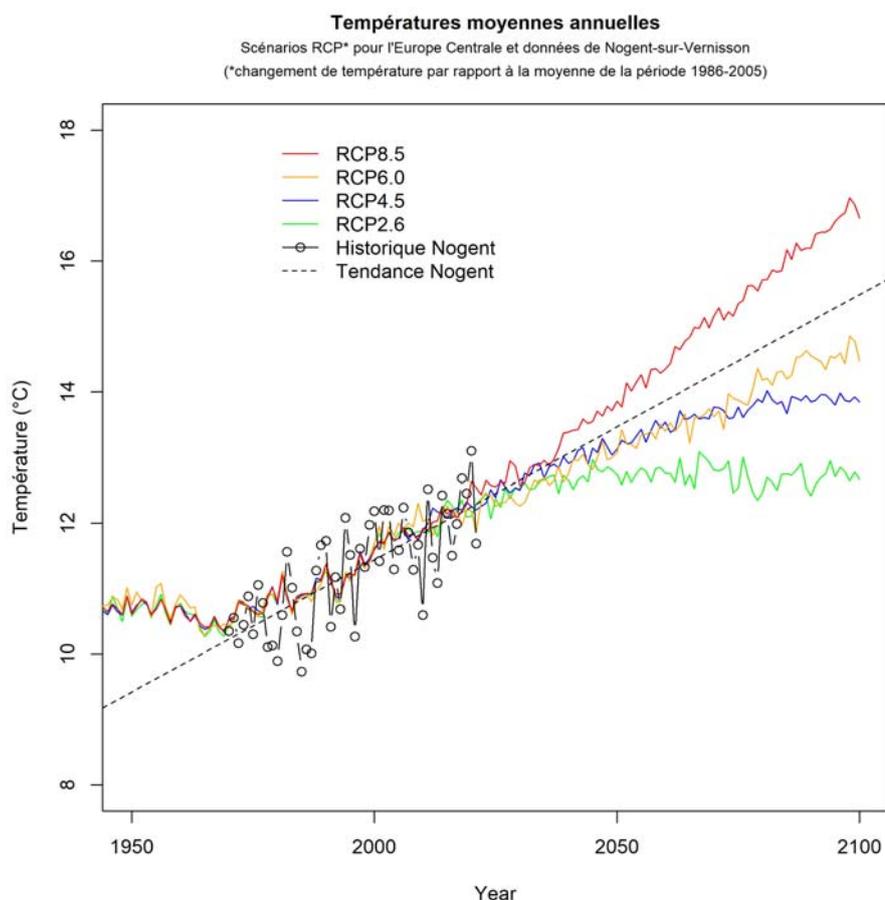


Figure 1. Températures moyennes annuelles de l'air mesurées sous abri sur le poste météorologique de l'INRAE à Nogent-sur-Vernisson (Loiret) – cercles noirs. Le graphique montre également l'évolution possibles des températures selon 4 scénarios du GIEC – courbes en couleur, ainsi que l'évolution d'après les mesures actuelles – droite pointillée.

Le problème est que nous évaluons encore mal dans le phénomène de dépérissement la hiérarchie des contraintes qui le provoque : la présence de la nappe d'eau temporaire proche de la surface réduit l'enracinement des arbres et donc l'accès au réservoir d'eau en été ; à l'inverse, elle peut être une source d'eau non négligeable à l'entrée de l'été quand les pluies se font rares. Etudier les réponses de *Q. petraea* et *Q. robur* aux futures contraintes environnementales est donc un élément essentiel, aussi bien pour la compréhension des processus en jeu d'un point de vue fondamental que pour les retombées économiques.

Plusieurs épisodes de canicule et de sécheresse se sont succédés entre 2015 et 2020 sur une grande partie du territoire français. Les arbres ont subi des stress importants répétés qui ont entraîné des dépérissements (DSF 2020). Ainsi le Département Santé des Forêts a mis en place un suivi de l'état sanitaire dans 85 massifs de chêne (DSF 2020).

En parallèle le projet C4 visait donc à évaluer la vulnérabilité des chênaies de la région Centre Val de Loire au changement de climat¹. Il avait en particulier pour ambition d'identifier 1- la contribution de l'augmentation des températures et des sécheresses dans l'enchaînement des contraintes qui mènent

¹ Un projet en cours soutenu par la Région CVDL visait à évaluer les effets biotiques (insectes) sur le dépérissement des chênes. Nous ne considérons ici que le dépérissement lié aux conditions abiotiques.

à l'état de dépérissement et 2- d'estimer en quoi et comment la gestion sylvicole peut contribuer à une meilleure résistance et résilience des peuplements (Volet A). Il a également visé à mieux comprendre les possibilités de renouvellement des peuplements dans ces conditions climatiques défavorables (Volet B). Enfin une phase prospective de modélisation a été entreprise afin de mieux préciser de quelle manière cet outil pourrait aider à prédire l'évolution des peuplements dans un objectif de prospective.

Le projet a essentiellement reposé sur le dispositif OPTMix (*Oak Pine Tree Mixture*, <https://www.optmix.irstea.fr/>) dont l'installation en forêt d'Orléans a été financé par la Région Centre Val de Loire.

2- Le dispositif OPTMix

Pour limiter les effets du changement climatique sur les peuplements en place, et les conduire jusqu'à l'âge de coupe en améliorant leur résistance ou résilience à diverses contraintes, différents modes de sylviculture sont à l'étude et envisagés par les sylviculteurs. Il s'agit 1- de la réduction de la densité d'arbres (nombre d'arbres à l'hectare) et 2- du mélange d'essence. Ces stratégies sylvicoles sont basées sur le principe de la réduction de la compétition entre les arbres qui permettrait d'augmenter la disponibilité des ressources, notamment en lumière, eau et éléments minéraux. En ce qui concerne la diminution de la densité des arbres, l'hypothèse est que s'il y a moins d'arbres, plus de ressources sont disponibles pour les arbres restants. Pour le mélange, c'est plutôt la complémentarité spatiale ou temporelle de l'utilisation des ressources, ou la plasticité phénotypique, qui sont avancées pour expliquer la meilleure résilience et croissance de certains peuplements mélangés (Forrester et al. 2006 ; Kelty 2006 ; Carvalho et al. 2020 ; Tongo et al. 2021; Toigo et al. 2015).

Le dispositif expérimental OPTMix (*Oak Pine Tree Mixture*, Korboulewsky et al. 2015, 2021) repose sur ces hypothèses. Il est situé en forêt domaniale de la forêt d'Orléans (France, 47°46' – 47°55' N, 2°17' – 2°35') (Figure 2). L'altitude varie de 107 m à 174 m au-dessus du niveau de la mer. Dans toute la forêt, le sol est relativement pauvre et acide avec une texture sablo-argileuse et est classé comme planosol (IUSS Working Group 2014). Des couches superposées d'argile et de sable conduisent à une nappe d'eau temporaire perchée en hiver, mais la faible capacité de stockage d'eau du sol réduit l'eau disponible pour les plantes en été. La zone a un climat tempéré avec une influence océanique : la température annuelle moyenne est de 11,1°C et la pluviométrie annuelle moyenne est de 729 mm (données 1970-2014 de la station météo de Nogent-sur-Vernisson, France).

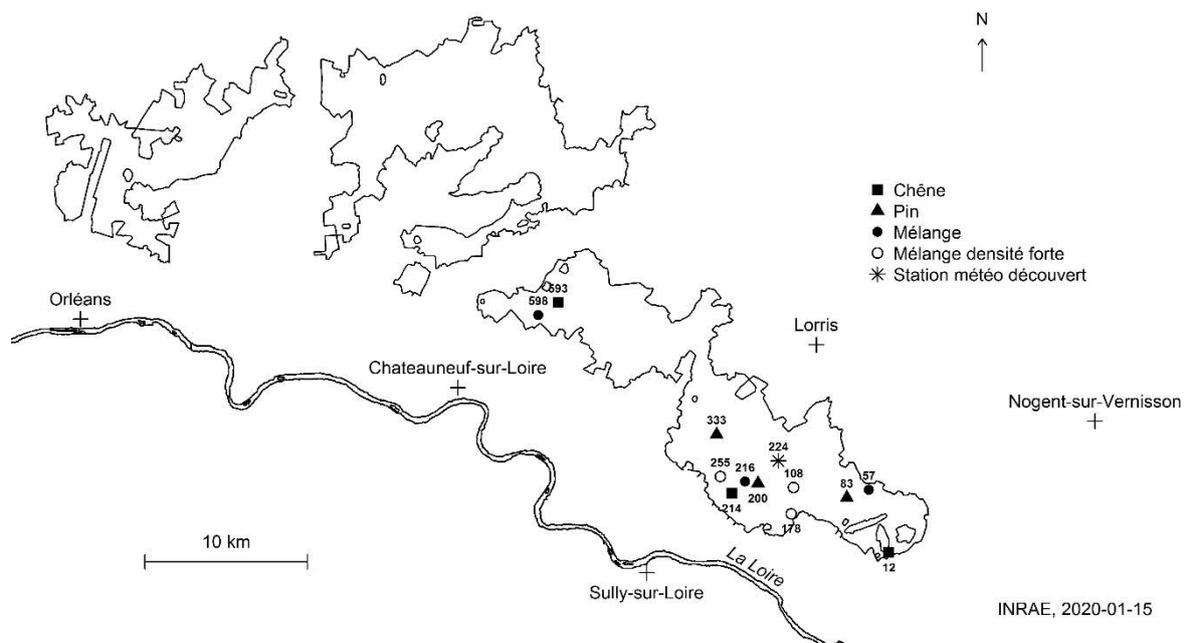


Figure 2. Carte de localisation des placettes OPTMix en forêt d'Orléans. Les symboles correspondent aux emplacements des parcelles de peuplements purs et en mélange de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*).

Le dispositif comprend 33 placettes d'un demi hectare de chêne sessile (*Q. petraea*), de pin sylvestre (*P. sylvestris*) ou des deux espèces en mélange, installées dans des peuplements équiens âgés de 60 à 80 ans. Il a été installé dans le massif de Lorris - Les Bordes en forêt domaniale d'Orléans (Korboulewsky et al. 2015). Les facteurs manipulés et testés sont (Tableau 1) :

- la densité du peuplement : faible (RDI² de l'ordre de 0,4), moyenne (RDI de l'ordre de 0,7) ou maximale (RDI objectif = 1).
- la composition, comprenant les peuplements de chênes purs (*Quercus petraea*), de pins purs (*Pinus sylvestris*) et le mélange de ces 2 espèces.
- la présence ou non d'ongulés (placette clôturée, ouverte ou sélective).

Tableau 1 : Caractéristiques dendrométriques moyennes et écarts types des placettes OPTMix par modalité et par espèce (Dg : diamètre moyen quadratique ; G : surface terrière ; RDI : indice de densité relative)

Densité	Composition	Espèce	Dg (cm)	G (m ² /ha)	RDI
Faible	Pur chêne	Chêne	27,4 (2,5)	13,7 (0,8)	0,38 (0,02)
		Chêne	28,6 (3,1)	7,14 (0,2)	0,20 (0,006)
	Mélange	Pin	40,2 (3,7)	9,09 (0,4)	0,20 (0,009)
		Pin	36,7 (1,5)	19,54 (0,3)	0,43 (0,008)
Moyenne	Pur chêne	Chêne	24,1 (2,5)	22,1 (1,2)	0,60 (0,03)
		Chêne	24,9 (1,9)	10,7 (0,8)	0,3 (0,02)
	Mélange	Pin	37,2 (3,2)	15,2 (2,5)	0,3 (0,05)
		Pin	35,3 (1,8)	31,2 (0,1)	0,6 (0,004)
Forte	Mélange	Chêne	25,4 (1,6)	12,4 (1,9)	0,4 (0,05)
		Pin	38,5 (1,8)	20,2 (5,4)	0,4 (0,1)

La croissance des arbres y est mesurée en continue par des dendromètres automatiques. Dans chaque placette le microclimat (températures de l'air et du sol, humidité relative de l'air, pluviométrie, rayonnement) ainsi que la disponibilité en eau du sol et la hauteur de la nappe d'eau perchée temporaire, y sont mesurés en continue depuis 2012.

Il faut noter, et cela est important pour ce rapport, que les dernières années ont été exceptionnelles en termes de pic de température et de sécheresse. Les réactions des peuplements à ces nouvelles contraintes – non plus épisodiques mais récurrentes – n'ont jamais été observées. Les trois années, 2018 à 2020, se placent parmi le top 4 des années les plus chaudes depuis 50 ans, avec des pics à plus de 35°C et même un record de plus de 40°C sous-couvert forestier.

² RDI : Relative Density Index ou Indice de Densité Relative, désigne le ratio entre la densité du peuplement (N/ha observé) et la densité théorique maximale pour le diamètre quadratique moyen du peuplement considéré (N/ha max). La densité maximale correspond au cas d'un peuplement sans intervention où la diminution du nombre de tiges au cours du vieillissement ne résulte que de la mortalité naturelle des arbres par compétition ; par définition, l'indice RDI est alors maximal et vaut 1. En peuplement géré, le RDI est donc compris entre 0, la limite inférieure théorique, et 1.

3- Volet A - Effet du climat et de la disponibilité en eau sur la croissance des arbres adultes

3.1- Croissance et dépérissement des arbres

L'objet du volet A du projet C4 était de mettre en relation la croissance des arbres, qui peut être considérée comme un marqueur précoce du dépérissement, avec le microclimat (température, hygrométrie), la disponibilité en ressources (eau, nutriments) et les variables caractérisant le peuplement (densité, composition). Dans un premier temps nous avons quantifié le dépérissement des arbres adultes sur le dispositif OPTMix. Pour cela des notations sanitaires ont été réalisées en 2020 et 2021 sur l'ensemble des placettes expérimentales. Ensuite nous avons analysé si les modes de gestion (peuplement dense ou clair, peuplement monospécifique ou mélangé) avaient une influence sur le dépérissement des arbres adultes. Nous avons également vérifié et quantifié le lien entre l'état sanitaire des arbres adultes et leur croissance présente et passée. Nous avons ensuite exploré le lien entre dépérissement, croissance et variables abiotiques. Enfin nous avons étudié la capacité des différents types de peuplement (chêne, pin ou mélange) à tamponner le microclimat, en particulier les températures extrêmes en période estivale.

Éléments de méthodologie

La caractérisation du dépérissement a été réalisée sur toutes les placettes du dispositif OPTMix, soit 33 placettes de 0.5 ha. Au total 1115 arbres ont été échantillonnés pour évaluer leur état sanitaire, 529 pins et 586 chênes sessiles dans les différentes modalités du dispositif (Tableau 2), trois modalités de densité du peuplement (faible, moyenne, forte) et deux modalités de composition du peuplement (pur, mélange).

Tableau 2 : Effectifs par modalité pour l'ensemble des arbres notés

	Pins		Chênes	
	pur	mélange	pur	mélange
faible	124	165	142	186
moyenne	82	84	91	77
forte	0	74	0	90

Les notations sanitaires ont eu lieu en 2020 et 2021 pendant la période estivale. Elles ont été réalisées en application du protocole *DEPERIS* du DSF (DSF 2018). La notation inclut deux critères, la mortalité des branches (MB) et le manque de ramifications (MR) pour les feuillus ou le manque d'aiguilles (MA) pour les résineux. Une note qualitative de 0 à 5 est attribuée pour chacun des critères. L'association des deux notes conduit à la note finale Dépéris de A à F (Figure 3). Les arbres obtenant une note dans les catégories D, E ou F sont considéré comme dépérisants. Une note supplémentaire G a été attribuée aux arbres morts (mortalité autre que chablis) afin de les distinguer des arbres vivants dépérisants. Pour compléter ces notations, une estimation du déficit foliaire du houppier fonctionnel a été réalisée. Le déficit foliaire a été quantifié pour chaque arbre en catégorie de 5%. Toutes les

observations ont été réalisées à la jumelle sur la partie fonctionnelle du houppier de l'arbre, dans des conditions météorologiques favorables à l'observation.

		Manque de ramifications (feuillus) ou d'aiguilles (résineux)					
		0	1	2	3	4	5
Mortalité de branche	0	A	B	C	D	E	F
	1	B	B	C	D	E	F
	2	C	C	D	D	E	F
	3	D	D	D	E	F	F
	4	E	E	E	F	F	F
	5	F	F	F	F	F	F

Figure 3 : Abaque d'attribution de la note synthétique Dépéris (DSF 2018)

Effet du mode de gestion sur le dépérissement

Dans le dispositif OPTMix, certaines modalités sont spécifiques au mélange (exclusion sélective des herbivores, densité forte) et aux faibles densités (exclusion totale des herbivores). Les modalités mélange et densité faible sont donc surreprésentées dans l'échantillonnage total réalisé pour les notations sanitaires. Afin d'éviter d'avoir des effectifs trop déséquilibrés selon les modalités et pour éviter l'influence d'autres facteurs sur les résultats (effet éventuel de l'herbivorie des grands animaux), nous avons effectué les analyses sur un sous-jeu de données permettant de tester les effets croisés de la composition (peuplement pur, en mélange) et de la densité des peuplements (faible, moyenne). Pour ce jeu de données, seules les placettes sans clôture ont été sélectionnées. De même la modalité densité forte a été exclue car uniquement représentée en peuplement mélangé. Dans la suite les résultats présentés concernent le jeu de données croisant densité et composition du peuplement. Il comprend 300 pins et 300 chênes avec en moyenne 75 individus par modalité (Tableau 3).

Tableau 3 : Effectifs par modalité pour le jeu de données ayant fait l'objet d'analyses statistiques

Pins			Chênes		
	pur	mélange		pur	mélange
faible	78	68	faible	75	66
moyenne	79	75	moyenne	82	77

Pour les analyses, la note DEPERIS a été recodée de 1 (note A) à 7 (note G) et considérée comme une variable quantitative. Nous avons réalisé une transformation logarithmique des variables *DEPERIS* et *Défoliation* afin d'obtenir une distribution des résidus plus proche de la distribution normale. Pour chaque espèce, nous avons testé l'effet des facteurs densité et composition sur la note *DEPERIS* et sur le déficit foliaire (*Defol*), en ajustant un modèle linéaire et en réalisant une ANOVA. Nous avons également testé l'effet de la circonférence des arbres sur la note *DEPERIS* et sur le déficit foliaire en incluant la variable circonférence dans les modèles comme variable explicative puis nous avons réalisé une analyse de covariance incluant les facteurs densité et composition. Un effet aléatoire site et un effet aléatoire placette emboîtée dans le site ont été inclus dans les analyses pour tenir compte de la structure de l'échantillonnage.

Nous avons également analysé la proportion d'arbres dépérissants (proportion d'arbres dans les catégories D, E et F). Nous avons considéré la variable "arbre dépérissant" comme une variable binaire (0 = arbre non dépérissant, 1 = arbre dépérissant). Pour tester les effets de la composition, de la densité et de la circonférence, nous avons réalisé une régression logistique. Les graphiques montrent l'évolution entre 2020 et 2021.

L'état sanitaire moyen des chênes échantillonnés correspond à une note DEPERIS de C (Tableau 4, Figure 4). Cette note augmente légèrement entre 2020 et 2021 tout en restant dans la catégorie C. Le déficit foliaire moyen des chênes a légèrement augmenté entre 2020 et 2021. Le pourcentage de chênes dépérissants augmente également légèrement entre 2020 et 2021 avec 28% de chênes dépérissants en 2021. Pour le pin sylvestre l'évolution entre 2020 et 2021 est beaucoup plus marquée que pour le chêne. La note moyenne DEPERIS passe de B en 2020 à C en 2021 (Tableau 4, Figure 4). Le pourcentage de pins dépérissants passe de 8% en 2020 à 34% en 2021. Pour les deux espèces la mortalité reste faible est inférieure à 5% (Tableau 4).

Tableau 4 : Etat sanitaire moyen du chêne et du pin sur le dispositif OPTMix en 2020 et 2021.

	Chêne		Pin	
	2020	2021	2020	2021
Note DEPERIS	C (2.8)	C (3.1)	B (2.3)	C (3.3)
Déficit foliaire	33%	41%	26%	44%
% dépérissants	20%	28%	8%	34%
% mort	~0%	0%	2%	4%

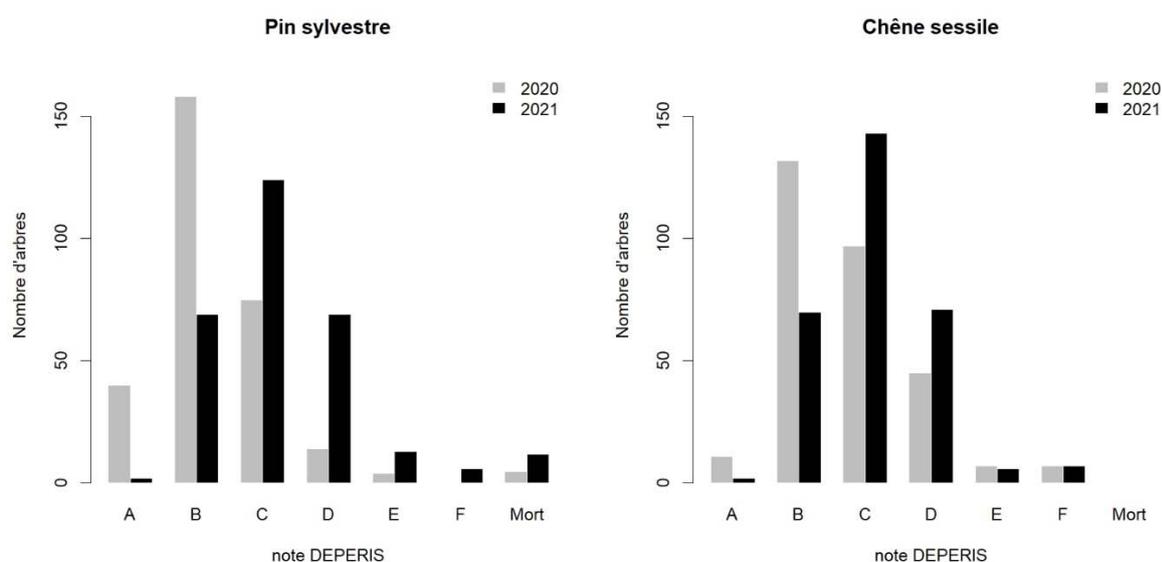


Figure 4 : Evolution entre 2020 et 2021 de la distribution de la note DEPERIS pour les arbres échantillonnés.

Les variables composition et densité des peuplements n'ont pas d'effet sur toutes les variables qualifiant le dépérissement du pin. Toutes les modalités sont à des niveaux comparables non significativement différentes (Figure 5, Figure 6 et Figure 7). Pour le chêne, les résultats montrent qu'il n'y a pas d'effet de la composition et de la densité sur la note DEPERIS et sur le déficit foliaire (Figure 5 et Figure 6). En revanche, il y a un effet de la composition et de la densité sur la proportion de chênes dépérissants (Figure 7). La proportion de chênes dépérissants est plus importante en mélange qu'en peuplement monospécifique et plus importante en densité faible qu'en densité moyenne.

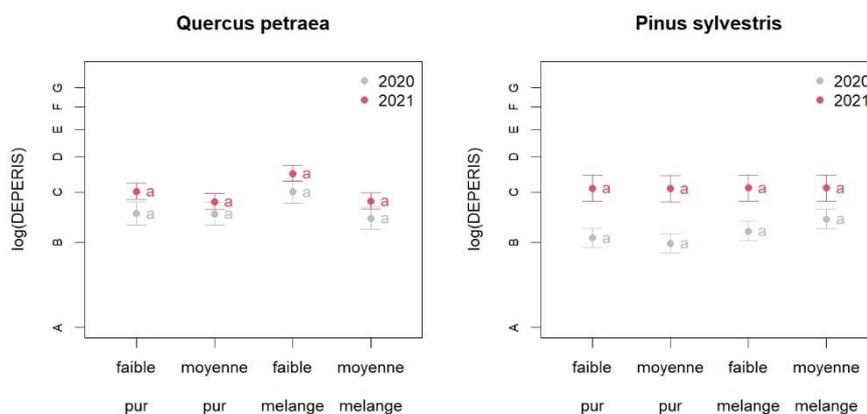


Figure 5 : note DEPERIS moyenne par densité (faible, moyenne) et composition (pur, mélange) pour l'ensemble des chênes et des pins analysés pour 2020 et 2021. Les barres correspondent à l'erreur standard. Les lettres indiquent s'il existe des modalités ayant des moyennes significativement différentes pour une année considérée.

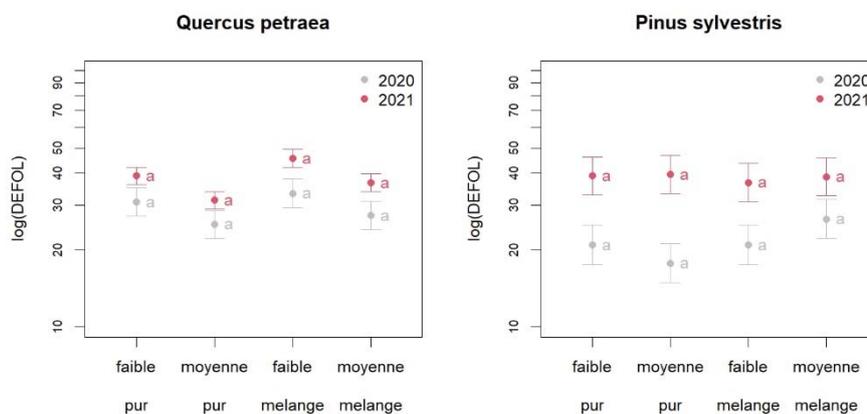


Figure 6 : déficit foliaire moyen par densité (faible, moyenne) et composition (pur, mélange) pour l'ensemble des chênes et des pins analysés pour 2020 et 2021. Les barres correspondent à l'erreur standard. Les lettres indiquent s'il existe des modalités ayant des moyennes significativement différentes pour une année considérée.

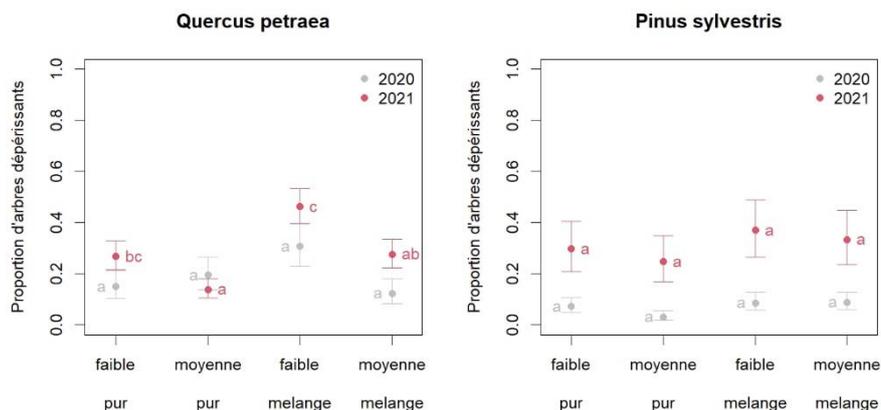


Figure 7 : proportion de chênes et de pins dépérissants en fonction de la densité (faible, moyenne) et de la composition (pur, mélange). Les barres correspondent à l'erreur standard. Les lettres indiquent s'il existe des modalités ayant des moyennes significativement différentes pour une année considérée.

Dans le cas du chêne, il n'y a pas d'effet de la taille de l'arbre (circonférence à 130 cm) sur la note DEPERIS, le déficit foliaire ou la probabilité pour un chêne d'être dépérissant. Pour le pin en revanche il y a un effet de la taille de l'arbre sur les trois variables étudiées. Plus les pins ont une faible circonférence, plus leur note DEPERIS est élevée, plus leur déficit foliaire est élevé et plus leur probabilité d'être dépérissant est élevée (Figure 8).

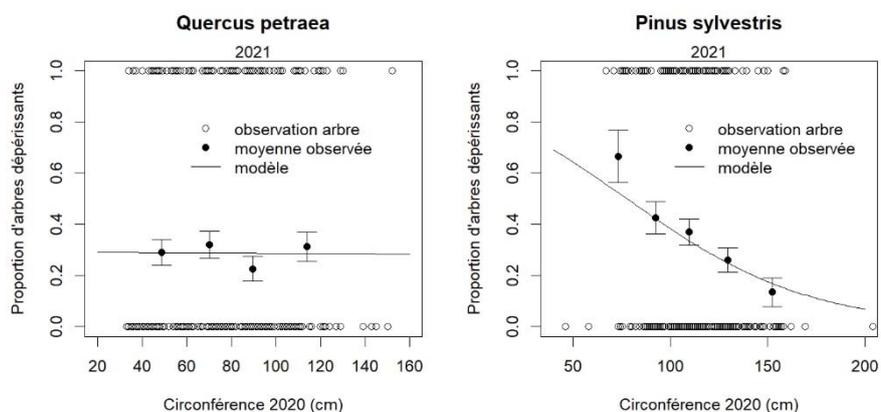


Figure 8 : proportion de chênes et de pins dépérissants en fonction de la circonférence à 130cm.

En conclusion, un tiers des arbres environ, chêne ou pin, sont dépérissants en 2021. Nos résultats mettent également en évidence que l'état sanitaire des chênes et des pins sur OPTMix s'est dégradé entre 2020 et 2021. Cette dégradation est faible pour le chêne (+8% d'arbres dépérissants) mais très forte pour le pin sylvestre (+26% d'arbres dépérissants). Pour le pin sylvestre, plus les arbres ont une circonférence faible plus leur état sanitaire est mauvais et plus leur probabilité d'être dépérissant augmente. Pour les deux espèces, les résultats ne montrent pas d'effet significatif de la composition et de la densité du peuplement sur la note DEPERIS et sur le déficit foliaire. Cependant, **la proportion de chênes dépérissants est significativement plus élevée en mélange et dans les densités faibles (peuplements les plus ouverts).** Les peuplements à faible densité et en mélange avec le pin sylvestre

pourraient aggraver la situation sanitaire des chênes mais il faudra confirmer cette tendance avec les prochains suivis avant de tirer des conclusions définitives.

Lien entre croissance et dépérissement

Des études récentes (Marqués et al. 2022) montrent que le taux de croissance des arbres est un bon marqueur de leur état de santé. Les arbres dépérissants ont généralement une croissance faible depuis de nombreuses années (Breysse et al. 2019) et réduisent encore davantage leur croissance lors d'évènements stressants comme les sécheresses. Au contraire, les arbres sains montrent des capacités de résistance et de résilience indemnes à ces contraintes. Face aux dépérissements récemment observés, nous avons vérifié s'il existait un lien entre l'état de santé d'un arbre et sa croissance passée. Pour cela nous avons comparé la croissance annuelle des arbres classés dépérissants en 2021 avec celle des arbres classés non dépérissants en 2021. Nous avons réalisé cette comparaison globalement et pour chaque année entre 2014 et 2021.

Parmi les arbres dont l'état sanitaire a été noté en 2020 et 2021, 270 étaient équipés de dendromètres depuis 2014 permettant de suivre la croissance de manière fine, c'est-à-dire à une échelle intra-annuelle. Sur les 270 arbres équipés de dendromètres, il y avait 133 chênes et 137 pins sylvestres. En 2019, deux tiers de ces dendromètres ont été remplacés par des capteurs permettant un enregistrement de la circonférence toute les demi-heures. Ces enregistrements permettent d'avoir accès aux variations intra-journalières de la circonférence qui sont un bon indicateur de l'état de stress hydrique d'un arbre en période estivale (Fernandez and Cuevas 2010). Dans cette partie nous avons utilisé les mesures réalisées grâce à ces dendromètres pour calculer les accroissements annuels de chaque arbre, différence entre la circonférence mesurée avec le dendromètre en fin de saison de croissance et la circonférence mesurée en début de saison de croissance. Au total 1795 accroissements ont été utilisés pour les analyses, 890 pour les chênes et 905 pour les pins.

Pour comparer la croissance des arbres dépérissants et non dépérissants, il est nécessaire de tenir compte d'autres facteurs qui peuvent influencer la croissance, afin de réaliser une comparaison toutes choses étant égales par ailleurs. Dans les analyses nous avons pris en compte la taille des individus grâce à la circonférence à 130 cm. En effet plus les arbres ont une taille importante, plus ils ont un accroissement important. Les effets liés au site, à la placette et à l'arbre (mesures répétées sur les arbres) ont été pris en compte comme effets aléatoires (effet site, effet placette emboîté dans le site et effet arbre dans la placette). Nous avons également pris en compte l'effet année de manière aléatoire et en interaction avec l'état sanitaire. De cette façon il était possible de tester si la différence de croissance des arbres dépérissants et non dépérissants variait significativement selon les années. Néanmoins pour plus de clarté au niveau des tests statistiques nous avons réalisé des analyses séparées année par année. Pour ces analyses séparées le modèle utilisé est plus simple, avec uniquement les effets aléatoires site et placette emboîtée dans le site.

Les résultats montrent que les chênes notés dépérissants en 2021 avaient systématiquement une croissance réduite par rapport aux arbres sains, quelle que soit l'année considérée (Figure 9). Sur l'ensemble de la période 2014 - 2021, à circonférence égale (circonférence moyenne de 70 cm) les chênes sains avaient en moyenne une croissance radiale de 1.5 mm alors que celle des chênes dépérissants était de 1.0 mm, soit 33% inférieure. Les résultats montrent également que cette différence varie selon les années. Les résultats montrent que les pins notés dépérissants en 2021 avaient systématiquement une croissance réduite par rapports aux pins non dépérissants. Sur

l'ensemble de la période de 2014 à 2021, à circonférence égale (circonférence moyenne de 108 cm) les pins sains avaient en moyenne une croissance radiale de 1.4 mm alors que celle des pins dépérissants était de 1.1 mm, soit 23% inférieure. Cependant, pour le pin il y a une nette rupture entre les deux catégories d'arbre à partir de 2020. Avant 2020, les pins notés dépérissant en 2021 avaient en moyenne une croissance 19% inférieure aux arbres notés sains. Pour 2020 et 2021, les arbres notés dépérissants en 2021 avaient une croissance 52% inférieure aux arbres notés sains.

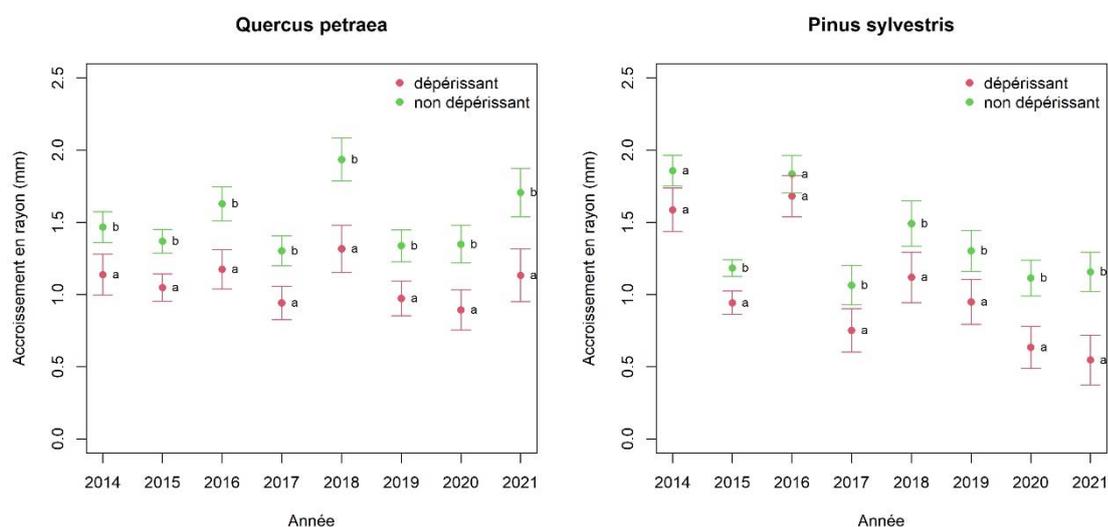


Figure 9 : Accroissement annuel des arbres dépérissants et non dépérissants d'après les notations réalisées en 2021. Les lettres indiquent pour une année donnée si la croissance des arbres dépérissants est significativement différentes de celle des arbres non dépérissants.

Effet des variables abiotiques sur la croissance

Pour évaluer l'effet des variables abiotiques sur la croissance, il faut prendre en compte à la fois les variables climatiques et les caractéristiques du sol. Pour cela, il est possible de calculer un indice de contrainte hydrique du sol qui intègre les conditions climatiques (précipitations, température, humidité relative) et la capacité du sol à stocker de l'eau (réserve en eau utile, RU). Pour obtenir cet indice de stress nous avons tout d'abord réalisé un bilan hydrique journalier (e.g. Granier et al. 1999). Nous avons retenu une RU moyenne du sol de 85 mm (moyenne sur l'ensemble des placettes expérimentales). Ce bilan hydrique permet d'obtenir le contenu en eau du sol extractible par les plantes. Afin de comparer différentes placettes entre elles, il est exprimé en relatif (REW, *Relative Extractable Water Content*) et varie entre 0 quand le sol est au point de flétrissement permanent³ et 1 quand le sol est à la capacité au champ⁴ (Figure 10). Le stress hydrique pour les arbres intervient lorsque REW passe sous le seuil de 0,4. En effet des travaux ont montré que sous ce seuil l'eau devient très difficile à extraire pour de nombreuses espèces d'arbres. Dans un premier temps la croissance est stoppée, puis au fur et à mesure que REW diminue sous ce seuil, il y a régulation stomatique (Granier

³ Le point de flétrissement permanent (des plantes) correspond à la teneur en eau du sol qui ne permet plus une extraction d'eau par les plantes ; en termes énergétiques cela correspond à une liaison de l'eau avec les particules du sol trop forte pour être extraite par la plante.

⁴ La capacité au champ correspond à la teneur en eau maximale que peut retenir un sol après ressuyage.

et al. 1999). Un premier indice de stress hydrique, SWSD (*Soil Water Stress Duration*), correspond à la durée en nombre de jours pendant laquelle REW est sous le seuil de 0,4 (Figure 10). Un autre indice, SWSI (*Soil Water Stress Index*), correspond à l'aire de la courbe de REW sous le seuil de 0,4 (Figure 10) et caractérise à la fois la durée et l'intensité du stress hydrique.

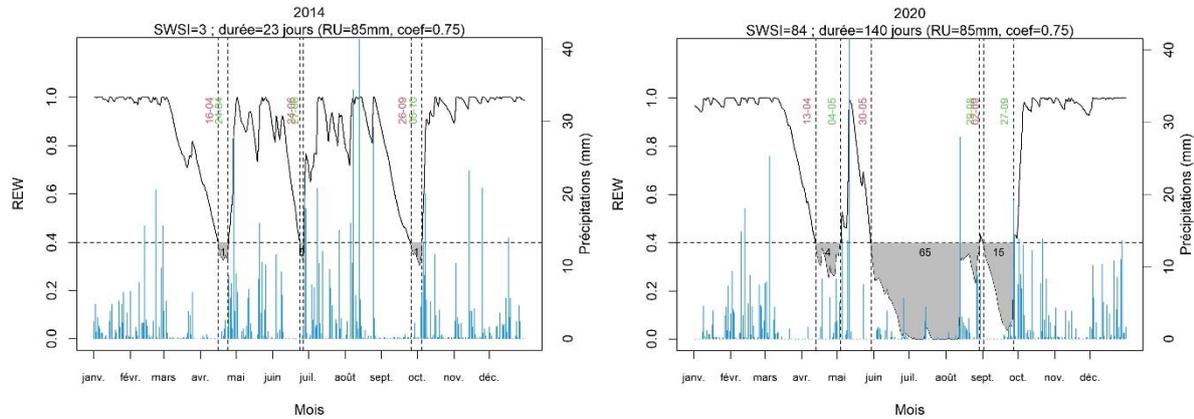


Figure 10 : Contenu en eau extractible journalier (REW) du sol et précipitations pour les deux années extrêmes de la période d'étude (2014, humide et 2020, sèche). SWSI = Soil Water Stress Index = somme des aires de la courbe REW sous le seuil de 0,4 (parties grises). Durée = durée pendant laquelle REW était inférieur à 0,4. Les lignes verticales indiquent les dates de début et de fin des périodes de contrainte hydrique.

Cependant les arbres ne sont pas sensibles à la contrainte hydrique au même moment de l'année. Des travaux précédents sur la forêt domaniale d'Orléans ont montré que la croissance du chêne sessile était sensible au déficit hydrique pendant la période de mai à juillet alors que pour le pin sylvestre cette période s'étendait de mai à septembre (Toigo et al. 2015). Nous avons donc calculé les indices SWSD et SWSI pour les périodes de mai à juillet et de mai à septembre, respectivement pour le chêne et le pin (Figure 11). Nous avons ensuite testé l'effet de ces variables sur la croissance.

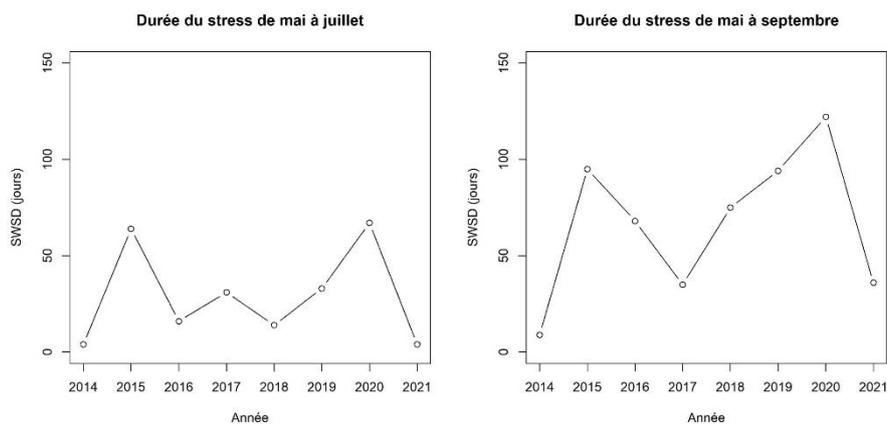


Figure 11 : Durée du stress hydrique (SWSD) calculé de mai à juillet pour le chêne à gauche et de mai à septembre pour le pin à droite.

Nos résultats montrent que pour le chêne et le pin, la variable qui explique le mieux les variations interannuelles de croissance est la durée du stress hydrique (SWSD) calculée sur la période de mai à juillet. Plus cette durée a été importante plus la croissance a été réduite. C'est donc la durée du stress hydrique plutôt que son intensité qui semble limiter la croissance des deux espèces. Cela rejoint des travaux récents qui montrent que c'est le nombre de jours de croissance qui détermine la croissance radiale du chêne sessile et du pin sylvestre (Etzold et al. 2022). Nos résultats montrent également que les arbres dépérissants sont impactés de la même façon que les arbres non dépérissants par la durée du stress hydrique. En relatif, les arbres dépérissants ont donc une croissance encore plus réduite lors des années de stress hydrique. Enfin, nos résultats montrent que la durée du stress hydrique a un effet plus fort sur la croissance des pins que sur la croissance des chênes. D'après les résultats du modèle, pour les chênes non dépérissants, une durée de stress de 67 jours entre mai et juillet (année 2020) entraîne une réduction de croissance de 15% par rapport à une année sans stress. Cette réduction est de 21% pour les chênes dépérissants. Dans le cas des pins, la réduction de croissance est de 50% pour les pins non dépérissants et de 64% pour les pins dépérissants.

Effet de la composition du peuplement sur le microclimat en période estivale

Cette partie du travail est concrétisée par un article scientifique qui paraîtra dans la revue *Agricultural and Forest Meteorology* courant 2022 : Perot T., Balandier P., et al., 2022. *Forest microclimate: does canopy tree species composition matter? Results from a temperate forest composed of Quercus petraea and Pinus sylvestris.*

Le réchauffement climatique a accru l'intérêt porté par la communauté scientifique sur le microclimat forestier et sur la capacité des forêts à tamponner les événements extrêmes. De nombreux facteurs pouvant impacter le microclimat forestier sont encore mal connus. Dans ce travail, nous avons étudié l'effet de la composition de la strate arborée sur le microclimat forestier pour des forêts monospécifiques et mélangées composées de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Nous avons caractérisé le microclimat pendant trois années consécutives (2018 à 2020) dans 16 placettes de 0,5 ha avec deux niveaux de densité contrastés. Pour pouvoir évaluer l'effet tampon des différents types de peuplement, les variables microclimatiques (rayonnement, température, humidité relative) ont été enregistrées simultanément dans les placettes expérimentales et dans une station météorologique de référence située dans la même zone en condition ouverte sans couvert forestier. Nous avons analysé la différence entre les variables microclimatiques en condition ouverte et sous couvert forestier à l'échelle journalière pour la période estivale s'étalant de juin à septembre. Le rayonnement solaire étant un élément clé du bilan énergétique en sous-bois, nous avons réalisé les analyses en tenant compte du rayonnement incident et du rayonnement intercepté par le couvert forestier.

Comme attendu, nos résultats montrent qu'il y a un effet de la densité du peuplement et de la composition du peuplement sur les variables liées à la température et à l'humidité relative de l'air. Cependant, lorsque l'on prend en compte le rayonnement incident et le rayonnement intercepté par le couvert forestier, la composition du peuplement (chêne, pin et mélange) n'a plus d'effet sur la plupart des variables étudiées. Il reste un effet de la composition du peuplement essentiellement sur la température avec un effet marginalement significatif sur la différence (milieu ouvert – sous couvert forestier) de température minimale journalière, un effet significatif sur la différence de température maximale journalière et un effet net sur la différence d'amplitude thermique. A rayonnement incident et proportion de rayonnement intercepté égaux, les peuplements de pins tamponnent moins les

températures minimales et maximales que les peuplements de chêne et les peuplements mélangés. Pour des valeurs journalières moyennes de rayonnement incident ($19,6 \text{ MJ.m}^{-2}$) et de proportion de rayonnement intercepté (0,7), c'est dans les peuplements de chêne que la différence d'amplitude thermique journalière avec le milieu ouvert est la plus importante ($+1,84^\circ\text{C}$ entre l'amplitude en milieu ouvert et l'amplitude sous couvert de chêne) et dans les peuplements de pin qu'elle est la plus faible ($+0,86^\circ\text{C}$). Les peuplements mélangés se positionnent de manière intermédiaire ($+1,37^\circ\text{C}$). Ce travail montre que les peuplements de pin ont une capacité à tamponner les températures plus faible que les peuplements de chêne et les peuplements mélangés en période estivale.

3.2- Les traits foliaires comme indicateurs des contraintes subies par les arbres

Les arbres réagissent plus ou moins rapidement aux contraintes abiotiques en modifiant certaines caractéristiques morphologiques ou physiologiques, les traits fonctionnels. En particulier les traits liés aux feuilles, indice foliaire (Leaf Area Index, LAI) et surface spécifique (Specific Leaf Area, SLA) sont particulièrement pertinents. Le premier, à l'échelle du peuplement, représente la surface cumulée de feuilles rapportée à la surface de sol occupée par le peuplement (m^2/m^2) et donc la surface transpirante. C'est aussi un indicateur du potentiel photosynthétique, directement lié à la fixation du CO_2 et à la productivité des arbres. Le second, à l'échelle de la feuille, surface de feuille rapportée à sa masse (cm^2/g), est un indicateur du stress abiotique de la couronne des arbres et donc des conditions de l'environnement des feuilles qui sont le siège de l'activité photosynthétique (Poorter et al. 2009). Le suivi de ces traits permet donc d'évaluer la réaction des arbres à diverses contraintes, et les répercussions que cela pourrait avoir sur la productivité et le dépérissement des arbres.

Les conditions climatiques sont un facteur important du développement des arbres et la mise en place des feuilles. Ces dernières étant le siège de la photosynthèse, elles sont cruciales pour la capture du CO_2 et la constitution de la biomasse de l'arbre. Le LAI est un indicateur des échanges gazeux, d'interception de la lumière et de l'évapotranspiration, conditionnant la croissance des arbres (Valladares and Sanchez-Gomez 2006). La plasticité de ce trait reflète les réactions des arbres aux conditions de l'environnement (Perez-Harguindeguy et al. 2016), notamment la disponibilité en eau dans le sol. En cas de sécheresse, les arbres présentent généralement une diminution de leur surface foliaire, ce qui réduit le LAI du peuplement, afin de limiter l'évapotranspiration mais en conséquence réduit l'assimilation du carbone et donc la productivité (Peguero-Pina et al. 2016). Nous avons étudié les variations inter-annuelles du LAI, mais aussi de la masse des feuilles via la récolte des litières et du SLA pour comprendre l'origine des variations. L'objectif a été de tester les effets du mélange et de la densité des peuplements sur l'évolution du LAI de 2018 à 2021, et de la SLA sur plus de 250 chênes en 2020.

Éléments de méthodologie

Les prélèvements de feuilles fraîches ont été réalisés en juillet 2020 sur plus de 250 chênes répartis sur les 33 placettes. Les feuilles ont été prélevées dans le tiers supérieur du houppier, directement soumis au rayonnement solaire. Sur un sous-échantillon de 10 feuilles pour chaque arbre, la SLA a été calculée selon l'équation 1, à partir de la surface des feuilles mesurée au planimètre (LI-3100 AREA METER) et de la masse sèche (48h à 105°C en étuve).

$$\text{Equation 1: } SLA = \frac{S}{MS}$$

SLA: Specific Leaf Area ou surface spécifique, cm^2/g

S: surface du sous-échantillon (10 feuilles), cm²
MS: masse sèche du sous-échantillon (10 feuilles), g

Les chutes de litière sont récoltées mensuellement dans les 21 placettes ouvertes (sans enclos) à l'aide de 10 collecteurs par placette pour une surface de collecte de 4,9 m². Les litières sont triées (chêne, pin, autres), puis séchées à l'étuve (48h à 65°C). Au préalable, des sous-échantillons de 40 feuilles sur les mois d'octobre à décembre ont été passés au planimètre et séchés (48h à 105°C) pour calculer le LAI du peuplement selon l'équation 2.

Equation 2: $LAI_{chêne} = SLA(litière) * quantité\ de\ litière\ annuelle\ L$

LAI_{chêne}: Leaf Area Index, sans unité (ou m² de feuille/ m² de sol)

SLA_{litière}: surface du sous-échantillon de litière divisé par sa masse sèche, g/cm²

L: masse sèche totale annuelle des litières, g

L'ensemble de ces données a permis dans un premier temps d'étudier les variations interannuelles des chutes de litières et du LAI dans les différentes modalités (composition et densité). Nous nous intéressons ensuite à l'effet des modes de sylviculture testés, la densité et la composition, sur la chute des litières d'une part, et sur le LAI d'autre part. Pour cela, des modèles linéaires mixtes et Anovas ont été mis en œuvre, pour tester l'effet de la densité, de la composition et de l'interaction entre ces deux facteurs sur les chutes de litières annuelles et le LAI, en indiquant le facteur parcelle et le peuplement comme facteur aléatoire et les années successives étudiées comme mesures répétées dans notre modèle (packages *lmerTest* et *nlme*). Nous avons rapporté les mesures par unité de surface terrière (G, mesurée en 2017 et 2020, et calculé pour les autres années avec l'accroissement annuel).

Le contrecoup des derniers étés chauds : Evolution du LAI entre 2018 et 2021

Les masses de litière de chêne récoltées de 2018 à 2021 ne montrent que peu d'évolution (Figure 12). La quantité de litière est assez stable sur les 4 dernières années. Les masses récoltées sont autour de 2,9 t/ha et 1,6 t/ha pour les peuplements purs et mélangés, respectivement. Sachant qu'il y a moins de chênes en mélange avec le pin, cette observation était attendue.

L'indice foliaire, le LAI, augmente de 40% en moyenne de 2018 à 2020 (Anova, F=55,61, p<0,001, Figure 13). Cette augmentation est consécutive à une éclaircie qui a eu lieu fin 2017. On note que cette augmentation est nettement plus forte dans les peuplements mélangés, de plus de 50%, par rapport aux purs, dont l'augmentation n'est que de 15-24% pour la densité moyenne et faible, respectivement. Néanmoins en 2021, le LAI chute radicalement pour les peuplements purs de chêne. Nous n'avons pas encore les données pour les peuplements mélangés, les échantillons étant en cours de traitement. Cette baisse du LAI, et donc de la surface foliaire, est exclusivement due aux variations de la SLA. Plus précisément, la masse des feuilles a augmenté de près de 60% entre 2020 et 2021, mais pas la surface foliaire qui n'augmente que de 20%, alors que la météorologie était favorable en 2021. Cette « prise en masse » des feuilles est fort probablement le résultat de la mise en place de structures protectrices (Xu et al. 2009) en réponse à l'augmentation des températures et de la demande évaporatoire. Or, 2019 et 2020 sont deux années particulièrement contraignantes avec des pics de température supérieurs à 40°C (42,8°C en 2019, 40,2°C en 2020) et des vagues de chaleur importantes (24 jours avec des températures >30°C en 2019, 15 jours en 2020), associées à un déficit de précipitation (moins de 200 mm sur la période d'avril à août contre 290 mm en moyenne sur la période 1970-2010; Figure

14). La réaction des arbres à ces conditions est la lignification des tissus exposés directement au rayonnement et aux températures qui y sont associées (imprégnation de lignine dans les membranes des cellules par association avec la cellulose). Cette lignification apporte une résistance épidermique à l'évapotranspiration et permet ainsi de réduire la perte en eau. Chez les chênes, il est fréquent que la réaction soit différée et ne s'observe que l'année, ou plusieurs années, après les contraintes (Breda and Granier 1996, Saintonge and Goudet 2020a).

Ainsi, l'évolution du LAI des chênes en 2021 reflète le stress subi lors des 2 à 3 années précédentes (2018 à 2020) de contraintes fortes. En conséquence, on s'attend à une baisse de la productivité des arbres en 2021 au moins. Il sera nécessaire de suivre ces traits fonctionnels dans les années à venir afin d'évaluer la capacité de récupération (résilience) de ces chênes.

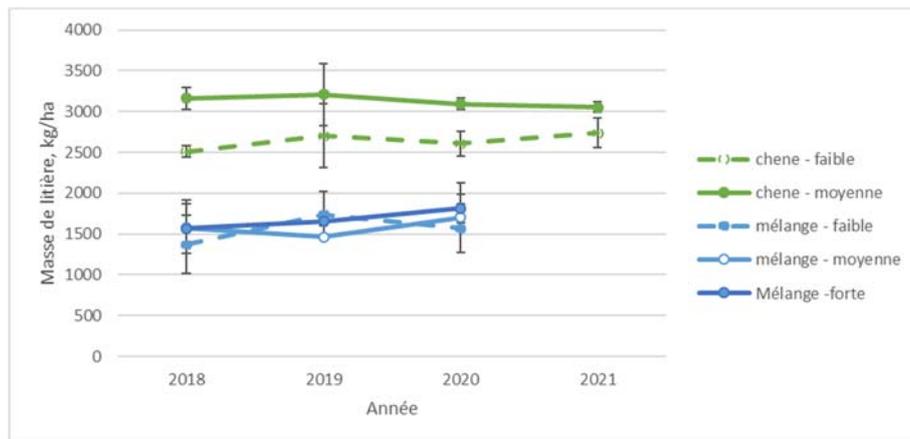


Figure 12 : Evolution des masses des litières de chêne récoltées selon les modalités, et rapporté en kg/ha.

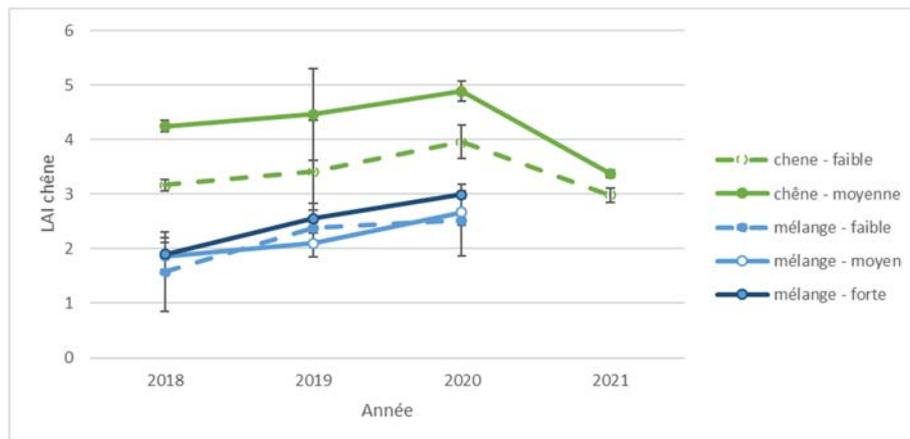


Figure 13 : Evolution du LAI des peuplements selon les modalités de peuplement.

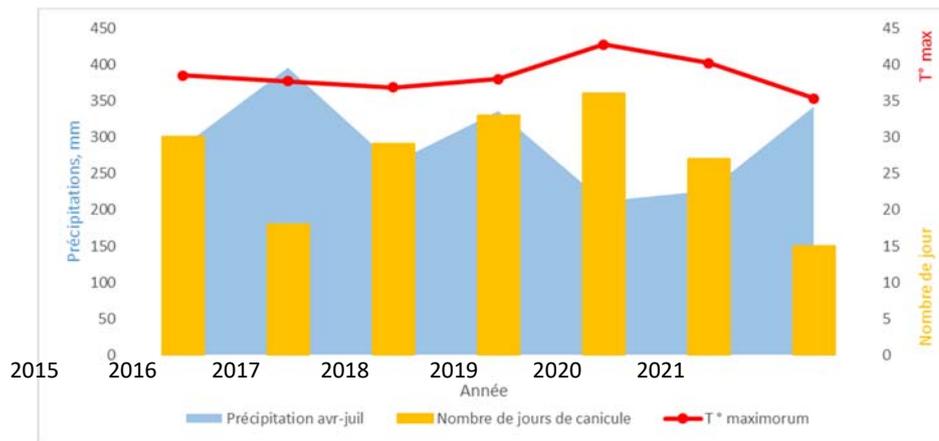


Figure 14 : Données météorologiques de 2015 à 2021 du poste de Nogent-sur-Vernisson : précipitations et nombre de jours de canicules (nombre de jour où la $T^{\circ} \geq 30^{\circ}\text{C}$) sur les mois d'avril à août, et température maximale enregistrée.

Réduire la densité du peuplement augmente la surface foliaire mais expose le houppier à plus de contraintes. Comparaison des traitements sylvicoles.

La comparaison entre modalités sylvicoles doit se faire sur la base d'une même unité puisqu'il n'y a pas le même nombre d'arbres dans les différentes densités et en mélange, donc soit par unité de surface terrière (Figure 15), soit pour un arbre type (Figure 16).

Au-delà de l'évolution du LAI par unité de surface terrière qui est similaire à celui à l'échelle du peuplement (chapitre plus haut), ce qui nous intéresse principalement dans ce chapitre est l'effet des modalités. En ce qui concerne **la baisse de la densité, l'effet est très marqué et positif, soit une augmentation du LAI par unité de G de 16 à 30%** (Figure 15, $p < 0,002$). En revanche, l'effet du mélange n'est qu'une légère tendance et que dans le cas de la faible densité (augmentation d'environ 15% pour les chênes en mélange, statistiques non significatives).

Toutefois, les mesures de la surface spécifique des feuilles (SLA, récolte 2020 dans le tiers supérieur des houppiers) nous indiquent que les houppiers des chênes dans les peuplements à faible densité subissent des contraintes abiotiques plus sévères que dans les parcelles plus denses en arbres (conditions des paramètres biophysiques, telles que la T° , l'éclairement, etc.). En effet, la SLA mesurée est nettement plus petite dans les densités faibles que dans les autres densités (baisse de plus de 15% $p < 0,001$, Figure 17). Cette baisse est principalement due à la baisse de la surface foliaire d'environ 30%, qui est une réaction directe aux contraintes subies et permet de limiter l'évapotranspiration. Nous avons par ailleurs observé que cette SLA était négativement corrélée avec l'état de dépérissement des arbres (données non présentées). Cette relation est en accord avec la littérature, et renforce l'interprétation que **les chênes des peuplements clairs (faible densité) sont plus contraints que dans les autres modalités vis-à-vis des conditions de la couronne, siège des échanges gazeux**. La sylviculture en mélange ne semble par contre n'avoir qu'un effet marginal (effet inférieur à 10%, statistiques non significatives $p > 0,1$).

Les modalités étudiées sont basées sur des hypothèses de réduction de la compétition. Lorsque la disponibilité en ressources est suffisante, ces modalités, faible densité et mélange, sont bien bénéfiques à la productivité. Cependant, selon l'hypothèse du gradient de stress (*Stress Gradient Hypothesis*, SGH, Bertness & Callaway, 1994), lorsque les ressources deviennent limitantes, le voisinage peut faciliter la croissance d'un individu par effet de protection (de facilitation). Notre étude

se place dans ce contexte où la baisse de densité réduit la compétition et est favorable à la productivité si les contraintes environnementales sont limitées. En revanche, ce qu'on observe en 2020, c'est que l'ouverture du couvert entraîne une augmentation du stress des houppiers, alors que dans les peuplements plus denses, la présence des arbres au voisinage crée de l'ombrage et réduit les contraintes (T° , rayonnement direct).

Il est alors difficile de prédire le mode de sylviculture le plus approprié car il faut prendre en compte à la fois les contraintes édaphiques (limitation de la ressource en eau) pour lesquelles la réduction de la densité s'avère favorable, et les contraintes microclimatiques (pic de chaleur notamment) pour lesquelles un peuplement plus fermé serait à privilégier.

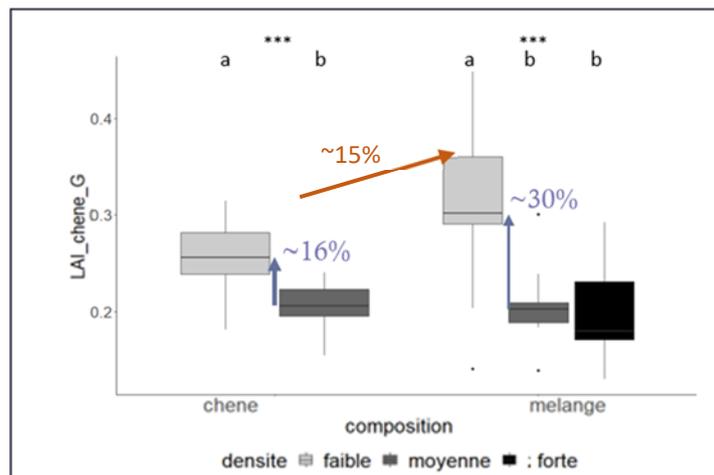


Figure 15 : Indice foliaire, LAI, par unité de surface terrière de chêne selon les modalités de composition (en abscisse) et de densité (gris clair : faible densité, gris foncé : moyenne densité ; noir : forte densité). Représentation en boîte à moustache sur la base des données de 2018 à 2020. Les résultats statistiques sont présentés au-dessus par des étoiles pour indiquer le niveau de significativité, des lettres différentes indiquent des différences entre densité d'une même composition.

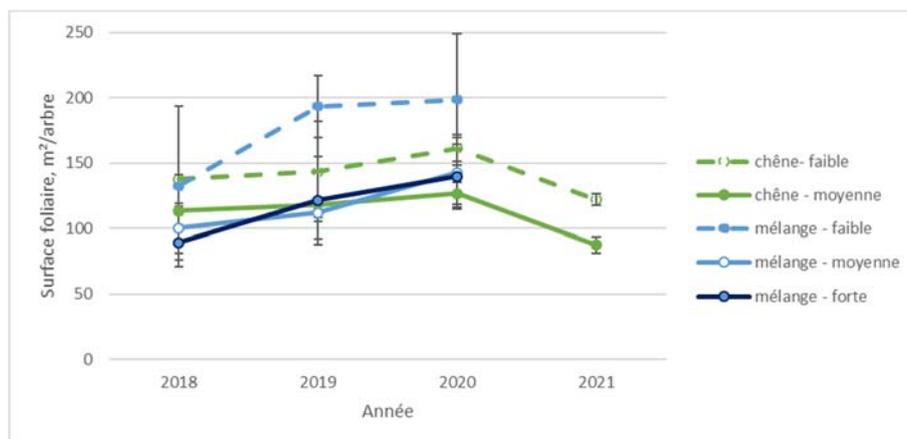


Figure 16 : Surface foliaire (m^2) pour un arbre type (diamètre quadratique $D_g = 27$ cm) selon les modalités de peuplement.

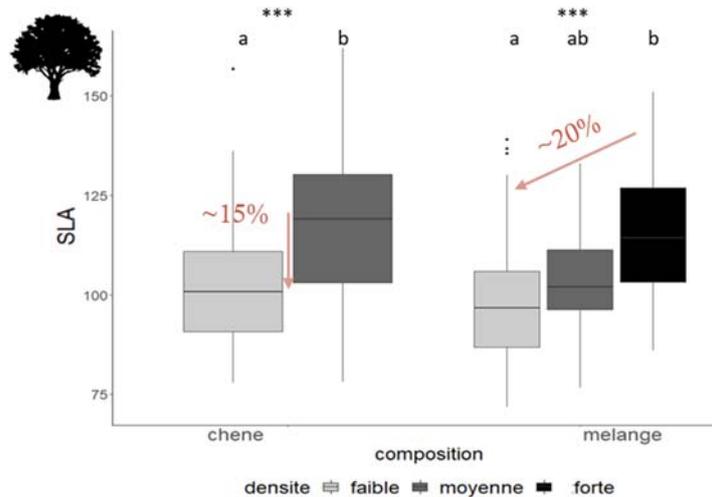


Figure 17 : Surface spécifique, SLA (cm²/g) des feuilles de chêne récolté dans l'été 2020, selon les modalités de composition (en abscisse) et de densité (gris clair : faible densité, gris foncé : moyenne densité ; noir : forte densité). Représentation en boîte à moustache sur la base des données de 2018 à 2020. Les résultats statistiques sont présentés au-dessus par des étoiles pour indiquer le niveau de significativité, des lettres différentes indiquent des différences entre densité d'une même composition

Conclusion

Très régulièrement, les records de chaleur ou de déficit hydrique sont battus, et ces années jusqu'alors exceptionnelles vont devenir plus fréquentes. La triade de 2018 à 2020 en est un exemple patent, et bien que suivie par une année arrosée, les chênes ont montré des signes nets d'un stress.

Nos travaux ont permis de mettre en évidence que la stratégie de diminution de la densité des arbres dans un peuplement pur ou en mélange avec du pin sylvestre est bénéfique au développement des houppiers et donc à la surface foliaire, ce qui se répercute sur la productivité. Toutefois, cette modalité conduit à plus exposer les feuilles aux conditions contraignantes et dommageables au métabolisme des arbres. Bien que la réaction des chênes n'est apparue qu'en 2021, il n'est pas exclu qu'elle persiste et se répercute sur leur productivité et le dépérissement, d'autant plus si de nouvelles années sèches et chaudes surviennent avant leur récupération. L'estimation de la capacité de résilience et les conséquences sur le moyen-long terme de ces conditions nécessitent un suivi plus long des peuplements.

La deuxième modalité étudiée, le mélange du chêne sessile avec du pin sylvestre, n'a eu qu'un effet très marginal mais positif sur l'indice de surface foliaire, et ne semble pas significativement modifier la SLA, indicateur des contraintes abiotiques.

4- Volet B - Potentialités de renouvellement des peuplements soumis à de multiples contraintes

Le renouvellement de la forêt représente un défi de taille pour les sylviculteurs et les autres acteurs de la filière forêt-bois parce que c'est un engagement de long terme qui doit à la fois répondre aux demandes sociétales tout en prenant en compte les contraintes climatiques et biotiques actuelles et futures. Différents modes de régénération existent en fonction du climat, du traitement sylvicole, de l'essence objectif et des conditions stationnelles. Sur le dispositif OPTMix, nous ne sommes pas en situation de renouveler le peuplement selon les standards sylvicoles. Cependant, le dispositif nous permet d'étudier un certain nombre de processus écologiques liés à différentes phases de la régénération forestière (production de graines, germination des graines, survie et croissance des jeunes semis, survie et croissance des jeunes arbres) et de hiérarchiser le rôle de différents facteurs abiotiques et biotiques.

L'objectif principal du dispositif est d'étudier l'influence des facteurs abiotiques (principalement les disponibilités en lumière et en eau) et biotiques (principalement la pression d'abrutissement par les cervidés et la compétition avec la végétation accompagnatrice et les arbres adultes) sur les taux vitaux (fécondité, survie et croissance) de la régénération forestière et de leurs importances relatives.

Plus spécifiquement, nous avons étudié les points suivants :

- Quelles sont les potentialités de régénération des peuplements du dispositif OPTMix et les contraintes associées ?
- Comment la gestion sylvicole peut contribuer à lever les contraintes : dans quelle mesure la réduction de la densité et le mélange avec le pin, sont-ils des solutions pour atténuer les impacts sur la régénération du chêne et augmenter la potentialité de régénération ?

A cette fin, des placettes de suivi de la régénération (mesure des flux et croissance des semis et des jeunes arbres) sont installées de façon permanente sur le dispositif OPTMix, y compris l'exclusion des ongulés sauvages par un système d'enclos-exclos. Les travaux de deux étudiantes ont contribué à cette thématique :

- Thèse de Laura Chevaux (soutenu le 10 mars 2022) sur les « Effets des bryophytes sur les microsites de régénération forestière en climat tempéré : implications pour la régénération naturelle de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* », Ecole doctorale Santé, Sciences Biologiques et Chimie du Vivant, Université d'Orléans.
- Stage de Master 2 de Juliette Brunaud (soutenu le 6 septembre 2021) sur le thème « De la graine au jeune arbre : les influences des environnements biotique et abiotique sur la régénération du Chêne sessile et du Pin sylvestre en forêt tempérée de plaine », M2 R&E Expertise écologique, Université de Paris.

Suite à ces travaux, un article scientifique par Anders Mårell et collègues est en cours de préparation : « *Abiotic and biotic factors interact to hamper advanced oak forest regeneration in temperate lowland forest ecosystems* », avec une soumission à *Forest Ecology and Management* prévue en 2022.

4.1- Eléments de méthodologie

La régénération des arbres a été étudiée en présence et en absence des ongulés sauvages sur les placettes à faible densité avec un système d'enclos / exclos : accès libre et exclusion totale. Une troisième modalité d'exclusion sélective (exclusion des chevreuils et des cerfs élaphe, mais laissant passer le sanglier) est installée dans les peuplements mélangés.

Afin d'estimer la production de graines, 10 collecteurs de 0,5 m² ont été installés par placette dans les modalités ouvertes. La régénération forestière est étudiée sur des placeaux circulaire d'un rayon de 2 m avec 20 placeaux par placette dans les modalités de faible densité et 5 placeaux par placette dans les modalités moyenne et forte densité.

Dans le cadre de la thèse de L. Chevaux, une expérimentation en serre a été mise en place pour compléter le dispositif *in situ* afin d'étudier finement le processus de germination et d'installation des jeunes semis en interaction avec deux espèces de bryophytes (*Polytrichum formosum* et *Scleropodium purum*) et sous différentes conditions d'humidité atmosphérique (50%, 70% d'humidité relative de l'air) et édaphique (30-40%, 70-80% de teneur en eau du sol).



Dispositif expérimental en serre pour tester l'influence des bryophytes sur la régénération du chêne. Un système de brumisation permet de contrôler l'humidité atmosphérique. L'humidité édaphique est ajustée par arrosage manuelle. (Photo L. Chevaux)

Dans le cadre du stage de J. Brunaud, un protocole complémentaire a été testé et mis en place pour un suivi annuel des semis de chêne et de pin supérieurs à 30 cm de hauteur de tige.

4.2- Rôle des bryophytes pour la régénération forestière

Le projet de thèse de L. Chevaux portait sur l'influence des bryophytes sur la régénération naturelle de chêne sessile et de pin sylvestre en forêt tempérée de plaine (Chevaux 2022). Les effets des bryophytes sur la régénération forestière sont très peu étudiés, et plus particulièrement en forêt tempérée. En conséquence, nous avons pu aborder avec L. Chevaux un sujet de recherche particulièrement innovant dans le cadre du projet C4.

Les travaux de L. Chevaux ont permis de mettre en évidence un rôle de second plan pour les bryophytes pour la régénération forestière en forêt tempérée de plaine. Elles ne font pas parties des facteurs prépondérants (cf. ci-dessous), mais elles peuvent néanmoins jouer un rôle non négligeable avec des effets à la fois positifs et négatifs. L. Chevaux a pu démontrer que la magnitude et le sens des effets des bryophytes sur la régénération forestière dépendent de nombreux facteurs dont le contexte climatique et les caractéristiques (l'identité et les traits fonctionnels) des espèces de bryophytes et d'arbres. Elle a aussi pu démontrer que les effets varient en fonction du stade et les taux vitaux d'intérêt (germination des graines, survie des semis ou croissance des semis).

L'expérimentation en serre a mis en évidence des effets opposés de *Polytrichum formosum* en interaction avec les humidités édaphique et atmosphérique sur la germination des glands et la croissance de semis de chêne sessile (Figure 18).

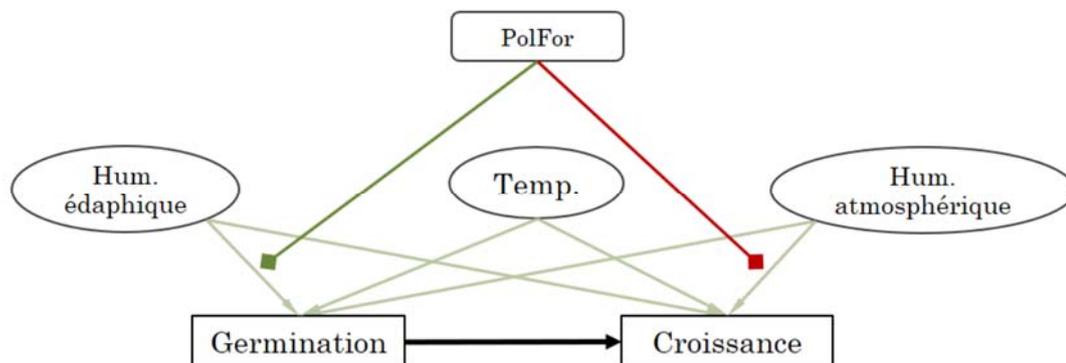


Figure 18. Les effets de la température (temp), des humidités édaphique et atmosphérique, et du *Polytrichum formosum* (PolFor) sur la germination des glands et la croissance des semis de chêne sessile (*Quercus petraea*) en conditions semi-contrôlées sous serre (Chevaux 2022). Les flèches vertes représentent un effet positif alors que les flèches rouges indiquent un effet négatif. Les traits en gras représentent les effets des bryophytes sur les interactions.

Les résultats de la thèse laissent sous-entendre que les bryophytes pourraient potentiellement jouer un rôle dans l'adaptation des jeunes arbres au changement climatique sous l'hypothèse des modifications de la température et des humidités édaphique et atmosphérique. En particulier, le rôle des bryophytes semble négatif lorsque les conditions d'humidité atmosphérique sont fortes (l'humidité pourrait bénéficier davantage à la mousse qu'au semis de chêne). A l'inverse, lorsque les conditions d'humidité atmosphérique sont plus faibles, le semis de chêne pourrait bénéficier d'un microsite plus favorable au sein des bryophytes (microclimat plus humide). Les interactions entre les semis de chêne et les bryophytes sont donc complexes et demandent davantage d'investigations.

4.3- Les potentialités de régénération des peuplements du dispositif OPTMix

Les travaux de J. Brunaud sur la régénération du chêne sessile a permis d'identifier les facteurs prédominants pour (i) la production des glands, (ii) l'installation et la survie des jeunes semis (<20 cm) et (iii) la croissance et la survie des jeunes arbres (>30 cm).

Production de glands

Les glands tombent principalement aux mois de septembre et d'octobre et leur nombre dépend en partie de la température au moment de la floraison (avril-mai) comme l'a démontré Caignard et collègues (2017) sur les placettes du réseau RENECOFOR. Sur le dispositif OPTMix, il y a eu des années de glandées (une année avec une forte production de glands) tous les deux ans (2016, 2018, 2020) pendant la période étudiée (2016-2021). Le faible nombre d'années de mesure ne permet pas de confirmer l'influence de la température printanière sur la production de glands, mais les années à forte glandée semblent correspondre aux années avec les températures d'avril et de mai les plus élevées. La production de glands estimée à l'hectare les années de glandée dépend également de la composition et de la densité du peuplement. A titre d'exemple, elle est deux fois plus élevée dans les placettes mono-spécifique de chêne sessile par rapport aux placettes mélangées (Figure 19), ce qui est un résultat attendu compte tenu du nombre différent de chênes présents dans les deux modalités.

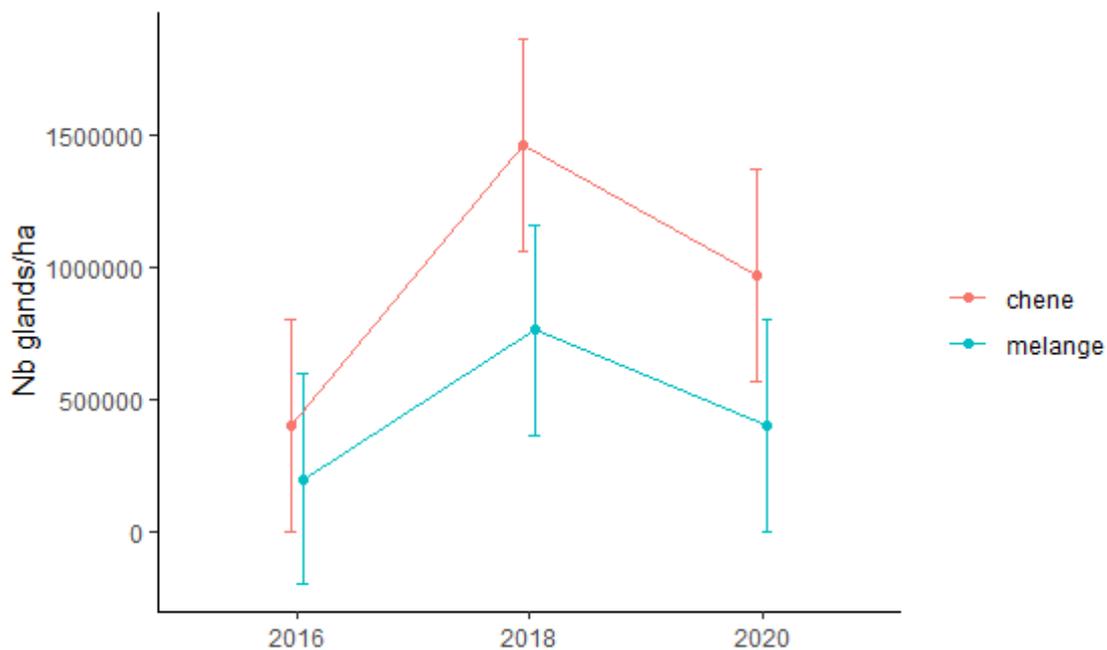


Figure 19. Production de glands à l'hectare les années de glandées dans les peuplements de pur chêne et en mélange chêne-pin sur le dispositif OPTMix.

Toutefois, rapporté à la surface terrière (au nombre de chêne), la production de glands est supérieure dans les placettes à faible densité (Figure 20). Cela peut s'expliquer par le fait qu'une plus grande

quantité de ressources est disponible par individu et/ou un meilleur éclaircissement du houppier, favorable à la production de glands.

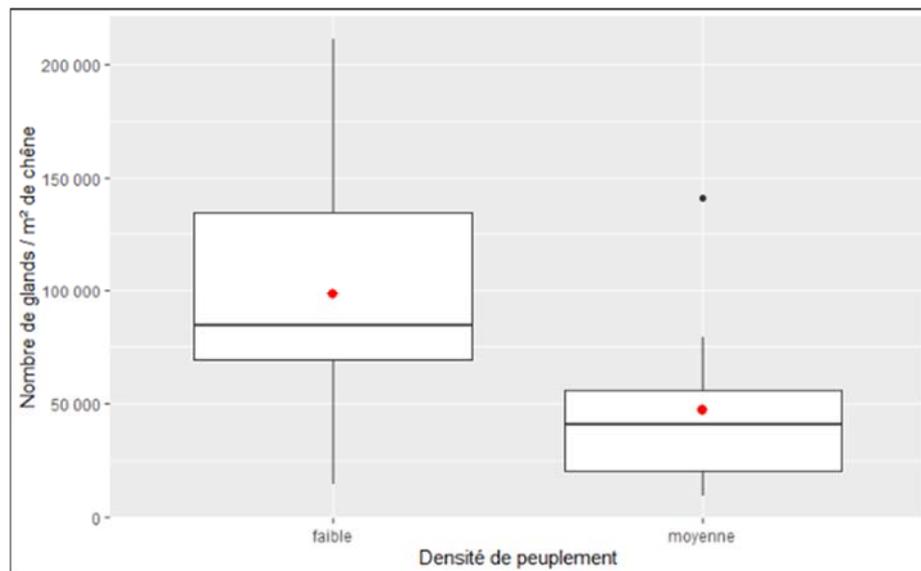
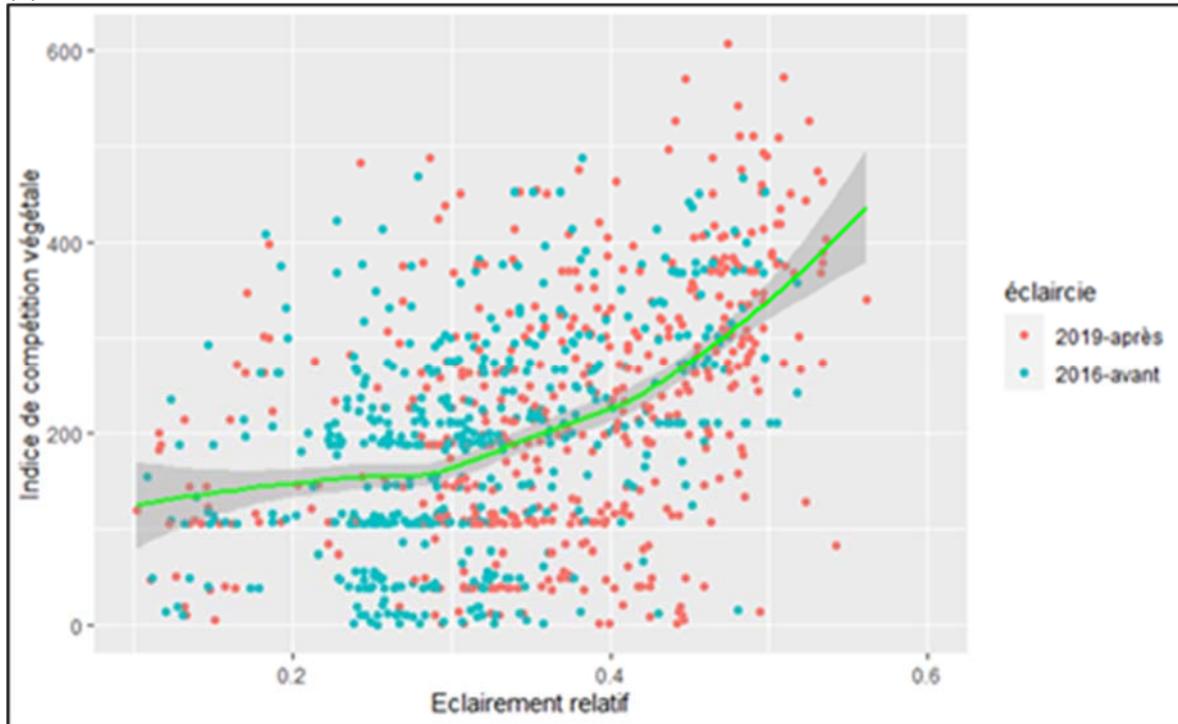


Figure 20. Nombre de glands produits / m² de chêne en fonction des densités de peuplement faible (sylviculture dynamique) et moyenne (sylviculture conservatrice)

Densité de jeunes semis (<20 cm)

La densité (le nombre d'individus à l'hectare) de jeunes semis de chêne (<20 cm) ne montre pas une fluctuation annuelle aussi importante que la production de glands car les jeunes semis de chêne peuvent survivre pendant plusieurs années en attendant des conditions plus favorables pour leur croissance en hauteur. C'est ce qu'on appelle la régénération préétablie à l'ouverture du couvert (en anglais « *advanced regeneration* »). Sur le dispositif OPTMix, le nombre de semis est largement plus faible (environ 10 fois moins dense) que la quantité de glands à l'hectare. J. Brunaud a pu démontrer que la présence ou non des semis sur un plateau de suivi dépend principalement de la lumière transmise au sol au travers de la canopée arborée et de la compétition avec la végétation accompagnatrice (le recouvrement des espèces très compétitrice de la strate herbacée) avec un effet de seuil très marqué (Figure 21b). La présence des semis de chêne augmente avec la disponibilité en lumière mais est limitée aux forts éclaircissements par le développement intense de la végétation interférente (molinie, callune, fougère aigle) à ces forts éclaircissements (Figure 21a).

(a)



(b)

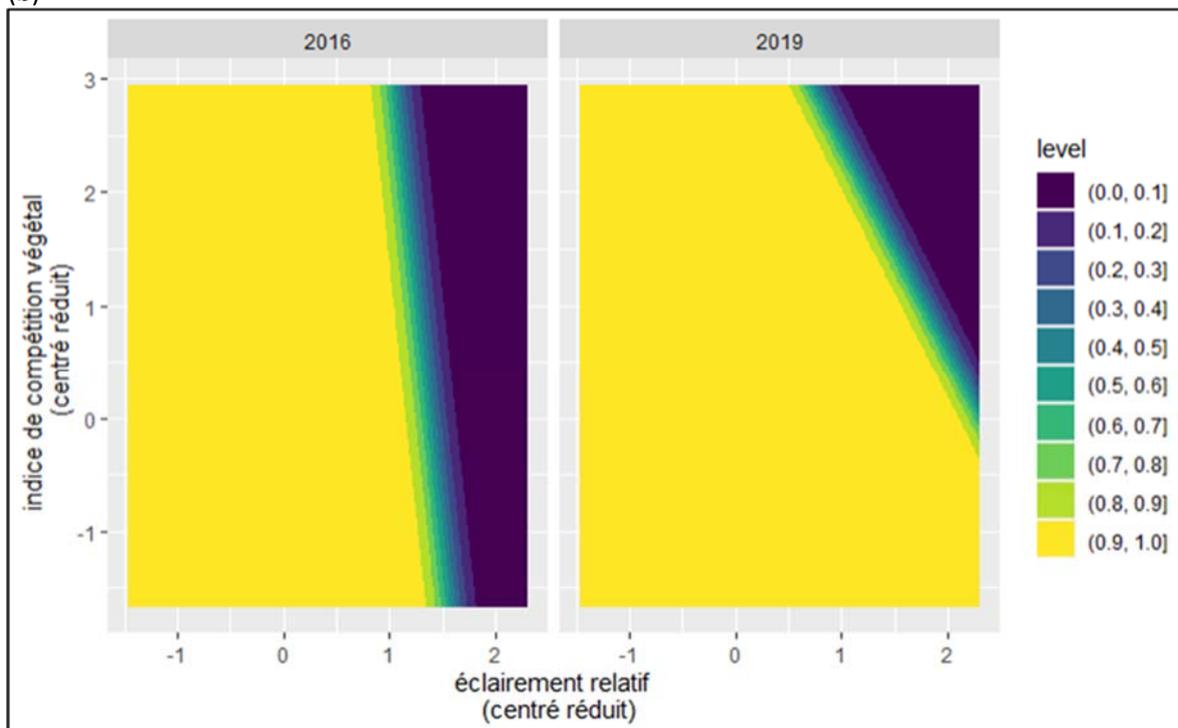


Figure 21. Relation entre la présence de semis de chêne (<math><20 \text{ cm}</math>), la présence de la végétation compétitrice et l'éclaircement relatif sous canopée qui montrent un effet de seuil. (a) L'indice de compétition végétale en fonction de l'éclaircement relatif, pour les années de relevés 2016 et 2019. 1 point = 1 placeau de régénération. En vert : courbe loess (indique la tendance globale entre les deux variables). (b) Proportion de placeaux contenant des semis de jeunes chêne (<math><20 \text{ cm}</math>) en fonction de l'année, de l'éclaircement relatif (ER) et de l'indice de compétition végétale (ICV). Les valeurs d'ER et d'ICV ont été centré-réduit pour les besoins de la GLMM. Nous nous intéressons donc à la proportion de semis en fonction de l'augmentation ou la diminution relative de l'ER et l'ICV ici. Seules les placettes ouvertes de la densité de peuplement faible sont prises en compte. La probabilité de présence est codifiée par la couleur : de bleu foncé, très faible présence à jaune intense, forte présence.

Croissance des jeunes arbres (≥ 20 cm)

La densité des jeunes arbres (≥ 20 cm) est 20 à 40 fois moins importante que celle des jeunes semis (< 20 cm). Un des principaux facteurs de blocage pour la croissance et la survie des jeunes arbres est la pression d'abrutissement par les cervidés (chevreuil et cerf élaphe). En effet, la croissance moyenne en hauteur est quasiment nulle (voire négative) dans les placettes ouvertes (en présence de cervidés) par rapport aux placettes fermées (en absence de cervidés) (Figure 22). Contrairement à nos hypothèses, nous n'avons pas pu mettre en évidence une relation positive entre la croissance des jeunes arbres de chêne sessile et la lumière disponible. Ceci nous laisse penser que la croissance des jeunes chênes est limitée par d'autres facteurs tels que la disponibilité en eau (effet de sécheresse, concurrence avec les arbres adultes et de la végétation accompagnatrice).

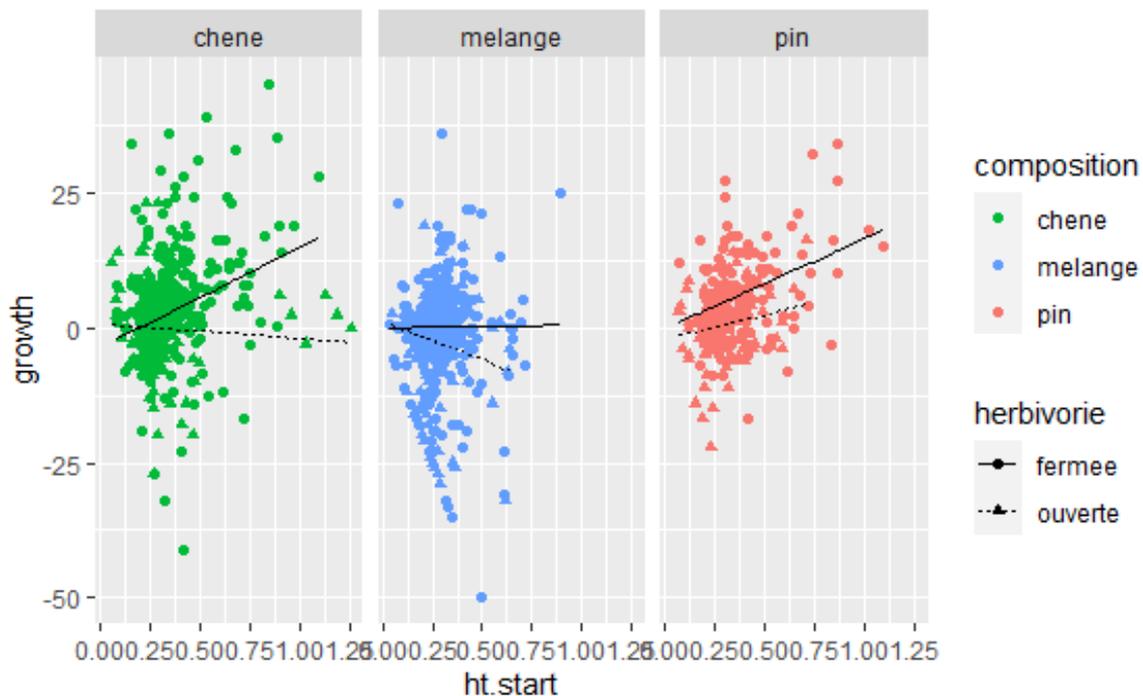


Figure 22. Accroissement annuel des jeunes arbres (cm) de chêne sessile en fonction de leur hauteur initiale (ht.start), de la composition du peuplement (chêne pur, pin pur ou mélange chêne-pin), et de la pression d'herbivorie (présence ou absence d'ongulés sauvages).

4.4- La hiérarchisation des facteurs de blocage pour la régénération forestière

Les travaux du projet C4 mettent en évidence le rôle de différents facteurs abiotiques et biotiques pour la dynamique de la régénération du chêne sessile sous un couvert continu et de leur importance selon les différentes phases dans le processus de régénération (Figure 23). L'absence d'effet de certains facteurs nous a permis de formuler d'autres hypothèses sur le rôle de différents facteurs abiotiques et biotiques qui restent à tester dans de futurs projets. Nous avons pu observer un flux de glands assez important sur les placettes OPTMix (sauf dans les peuplements de pur pin) qui permet l'installation de cohortes abondantes de jeunes semis (< 20 cm) aux endroits où la végétation accompagnatrice n'est pas trop développée et avec suffisamment de lumière. Cependant, la pression d'herbivorie par les

cervidés et probablement aussi par la disponibilité en eau, empêchent les jeunes semis de croître en hauteur et de devenir des jeunes arbres d'avenir. En absence de régulation de la pression d'herbivorie et de gestion de la végétation accompagnatrice, la régénération naturelle de chêne sessile sur les placettes OPTMix ne permet pas de constituer un stock suffisant pour renouveler les peuplements quand ils arrivent à maturité.

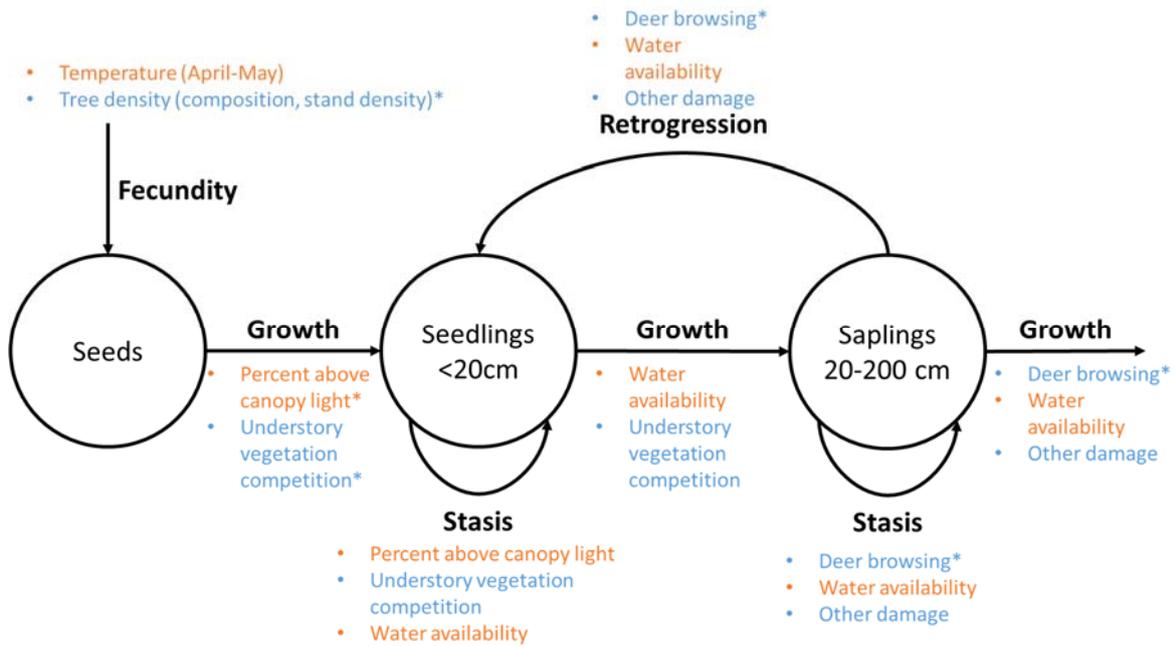


Figure 23. Les principaux facteurs abiotiques (rouge) et biotiques (bleu) influençant le flux de régénération de chêne sessile selon les différents stades et processus sur le dispositif OPTMix. *L'effet de ses facteurs ont été testé et confirmé par le projet C4, les autres effets restent sous forme d'hypothèse à tester.

5- Volet C - Formalisation d'un cahier des charges d'un modèle de dynamique forestière

Les chapitres précédents montrent la très forte probabilité que les chênaies de la région Centre Val de Loire soient dans les prochaines décades le sujet, à la fois, de dépérissements marqués et d'un manque de régénération permettant le renouvellement des peuplements. Cependant ces problèmes n'interviendront pas partout et de façon uniforme. Il nous faut donc des outils pour évaluer là et dans quelles conditions les peuplements seront soumis à ces contraintes. Il nous faut également évaluer dans quelle mesure les opérations sylvicoles peuvent en partie pallier ces problèmes.

Il est évidemment illusoire de faire ces évaluations à grande échelle par l'expérimentation comme nous l'avons fait sur le dispositif OPTMix pour un cas particulier de pédo-climat. Ces expérimentations sont certes absolument nécessaires mais sont terriblement chronophages. Elles nous renseignent sur les mécanismes à l'œuvre, les voies possibles d'évolution des peuplements, mais restent un cas particulier. Elles ne permettant pas de manipuler le climat mais d'enregistrer les conséquences de son évolution.

Il nous faut donc des outils de prédiction, de simulation, ce que le modèle permet de faire. Soyons clair sur l'objectif de l'outil de modélisation. Le modèle, comme abstraction de la réalité, ne représentera jamais que le contenu des relations qui le composent. Il est généralement faux en valeur absolue mais permet de relativiser le poids de tel ou tel facteur, de tel processus. Il permet de classer des scénarios, de climat, de sylviculture, les uns par rapport aux autres. En ce sens il est un outil d'expérimentations virtuelles ; les plus probables, ou les plus intrigantes quant aux résultats obtenus, pourront alors être mises à l'épreuve du terrain.

Modèles et expérimentations ne sont donc pas opposés mais complémentaires. L'expérimentation *in situ* suggère les mécanismes clés à prendre en considération dans le modèle. Elle permet également de fixer la valeur des paramètres des différentes équations composant le modèle. Enfin elle valide dans une certaine gamme de valeurs les prédictions du modèle.

5.1- Principaux contours et objectifs du modèle

Nous nous fixons pour objectifs de pouvoir rendre compte dans le modèle de la dynamique des peuplements forestiers, sur le long terme, et soumis à la double contrainte du changement de climat et de l'herbivorie par les ongulés sauvages.

Simuler la dynamique forestière suppose que nous rendions compte des processus démographiques. Il s'agit principalement de la fécondité des arbres et de la production de graines, de leur viabilité, de leur dispersion, de l'installation des semis, de leur croissance jusqu'au stade adulte, puis du déclin de ces derniers. Sous le terme déclin nous entendons ici le dépérissement éventuel puis la mortalité des individus. Ces différents processus supposent que nous décrivions les différentes entités et notamment les différentes strates de végétation composant le peuplement, semis, végétation de sous-bois, sous-étage, arbre adulte. Ces strates ne sont pas indépendantes les unes des autres. Elles sont gérées par un réseau d'interactions qu'il s'agira de décrire.

Rendre compte des effets du climat sur la dynamique forestière nous impose que les processus modélisés, de fécondité, de croissance et de mortalité des arbres, soient pilotés par des variables

climatiques. Le changement de climat actuel se caractérise tout d'abord par une augmentation généralisée des températures. La modification du régime des précipitations arrive en second plan. Cependant il nous faut rappeler ici que l'augmentation des températures entraîne mécaniquement une augmentation de la demande en eau par la végétation, demande que l'on exprime généralement sous le terme d'évapotranspiration potentielle (ETP)⁵ ou de déficit de pression de vapeur d'eau saturante de l'air (VPD). L'augmentation de l'ETP ou du VPD conduit à une plus grande consommation en eau de la végétation car elle augmente la transpiration des feuilles. Il faudrait donc en théorie une plus forte pluviométrie pour compenser ces pertes en eau afin de maintenir un bilan en eau équilibré.

Compte tenu de l'importance de ces variables sur les mécanismes de survie des semis, de croissance et de mortalité des arbres, il nous faut donc en rendre compte. Il nous faut notamment décrire parfaitement le bilan hydrique à l'échelle du peuplement, somme des entrées d'eau (pluie) et des sorties (principalement l'évapotranspiration). Pour cela le modèle doit comporter un compartiment sol qui rend compte du stockage en eau⁶.

Enfin, le rayonnement solaire, bien qu'il ne soit pas modifié par le changement climatique est un acteur majeur de la croissance des végétaux par la photosynthèse. Il nous faut donc en tenir compte, notamment par son atténuation par les différentes strates de végétation. Il est en effet absorbé en partie par chaque couche de végétation, rendant le sous-bois particulièrement ombragé. Cela a des conséquences sur la croissance de la régénération (volet B). Il intervient également dans le calcul de l'ETP. Rayonnements et températures atténués au sein du peuplement rendent compte du microclimat. Ce dernier pourrait avoir un rôle fondamental dans la protection contre les événements extrêmes, notamment les canicules (volet A).

Comme nous l'avons vu dans le volet B, la pression des ongulés sauvages compromet la réussite de la régénération. L'augmentation croissante de ces populations d'ongulés, en interaction avec la pression du climat, exercent une action négative sur le renouvellement des peuplements dont il nous tenir compte.

Enfin afin de tester l'influence de différentes actions de sylviculture, le modèle doit pouvoir rendre compte des éclaircies, éventuellement des opérations de dégagement de la végétation du sous-bois.

5.2- Le compromis entre complexité et simulation sur le long terme

La dynamique forestière est un processus qui s'exerce sur le long terme, parfois plusieurs siècles, durant lesquels le climat évolue. Pour rendre compte de son effet, nous devrions intégrer dans le modèle les processus sur lesquels il influe. Il en est ainsi de la gestion du carbone (photosynthèse, respiration, croissance, mise en réserve) et de la régulation des flux hydriques. De tels modèles sont dits mécanistiques. Il en existe différents exemples. Ils nécessitent cependant un nombre considérable de paramètres reliés aux différents processus. Il n'est pas toujours aisé de les renseigner. Ils peuvent également évoluer sur le long terme, avec une magnitude dont nous n'avons pas toujours connaissance. Ces modèles peuvent également être gourmands en temps de calcul. Pour ces

⁵ Une image permet de mieux se représenter cette variable ETP, le linge sèche mieux en été (température élevée), dehors (rayonnement élevé), et sous une petite brise (vent) ...

⁶ Le stockage de l'eau dans le sol renvoie souvent à la notion de réserve utile en eau, RU, qui est la quantité d'eau retenue par le sol, stockée et mobilisable pour alimenter la végétation.

différentes raisons et d'un point de vue pratique, ils sont donc plutôt réservés à des simulations sur le court terme (Machado Nunes Romeiro et al. 2022).

A l'inverse les modèles dits empiriques, basés sur l'analyse statistique des événements passés, sont en théorie de formulation plus simple. Ainsi nous pouvons directement relier la croissance aux variables du climat, à la disponibilité en eau, en lumière (Helluy et al., 2020). Leur principal défaut est que, par construction, ils ne peuvent pas rendre compte d'événements n'ayant pas encore eu lieu. Il en est ainsi des événements météorologiques extrêmes telles que, par exemple, les pics de chaleur. Le modèle empirique peut extrapoler dans une certaine mesure l'effet de l'augmentation de la température, mais il existe des effets seuils où certains processus collapsent et dont il peut difficilement rendre compte.

Simuler sur le long terme nous imposera donc de nécessaires simplifications et compromis entre le modèle mécaniste pur et le modèle empirique total.

5.3- L'échelle du peuplement ou de l'individu

Nous avons mentionné la nécessaire prise en compte des interactions entre les différentes strates du peuplement forestier pour rendre compte de sa dynamique. En théorie cela est possible à l'échelle du peuplement en appliquant des indices de compétitions entre individus et modulant sa croissance (Pérot et al. 2010). Cette approche est relativement simple et éprouvée pour des peuplements équiennes et mono-spécifiques. Elle devient plus complexe au fur et à mesure de l'augmentation de la complexité du peuplement. Il en est ainsi des peuplements gérés en futaies irrégulières et présentant différentes classes d'âges et une répartition non homogène des individus dans le peuplement. Nous nous sommes donnés pour objectif de rendre compte des interactions, notamment de la compétition, entre les différentes strates du peuplement. Il devient alors quasiment indispensable de représenter et spatialiser chaque entité composant le peuplement. Cette approche est appelée individu-centré. Nous allons l'étendre à la prise en compte du sous-étage, de la végétation du sous-bois et de la régénération.

5.4- La plateforme de modélisation *Capsis*

Capsis (<https://capsis.cirad.fr/capsis/presentation>, *Computer-Aided Projection of Strategies In Silviculture*) est un outil qui permet d'implémenter différents modèles au sein d'une plateforme regroupant différents outils de simulation, de comparaison de scénarios sylvicoles (densités, identité des espèces, éclaircies notamment) et d'interfaces graphiques. C'est donc une plateforme générique où tout modélisateur peut intégrer son modèle afin de disposer des outils communs. Elle est gérée sous licence du logiciel libre. Tous les codes sources sont donc accessibles aux différents membres partageant la plateforme, ce qui ne veut pas dire que le respect de la propriété intellectuelle ne s'applique pas. Sur demande à leurs propriétaires, les modèles et codes qui les composent, peuvent donc être aisément partagés entre les membres de la plateforme. Cette propriété permet la réutilisation et la construction de modèles plus complexes sans l'important labeur de réécriture du code qui a déjà été implémenté.

Une autre fonctionnalité de *Capsis* est le développement de bibliothèques génériques pour certains processus communément utilisés. Le calcul de l'interception de la lumière par les arbres adultes est ainsi implémenté dans la bibliothèque *SamsaraLight* (Courbaud et al.,

https://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/samsaralight). Les processus liés à la régénération sont rassemblés dans la bibliothèque *Regeneration* (Balandier et al., https://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/rreshar).

5.5- Modèles de dynamique forestière

Au sein de *Capsis* différents modèles de dynamique forestière sont déjà implémentés (*Samsara2*, *ForCEEPS*, *RReshar*, ..., <https://capsis.cirad.fr/capsis/models>). Chacun présente des avantages et des inconvénients. Le modèle *Samsara2* simule la dynamique des peuplements mélangés irréguliers en fonction du partage de la lumière entre les individus (Courbaud et al. 2017). Il prend en compte de manière relativement simple les processus de régénération. Cependant il n'intègre pas de variables du climat, ce qui rend son utilisation caduque pour simuler l'influence de son changement. *ForCEEPS* est un modèle de trouées particulièrement adapté à simuler l'effet du mélange d'essences (Morin et al. 2020). *RReShar* prend explicitement en compte les différentes strates du peuplement forestier et le processus de régénération (Balandier et al. 2013). Il repose essentiellement sur le partage de la lumière mais aussi de l'eau entre les différentes entités du peuplement (Figure 24).

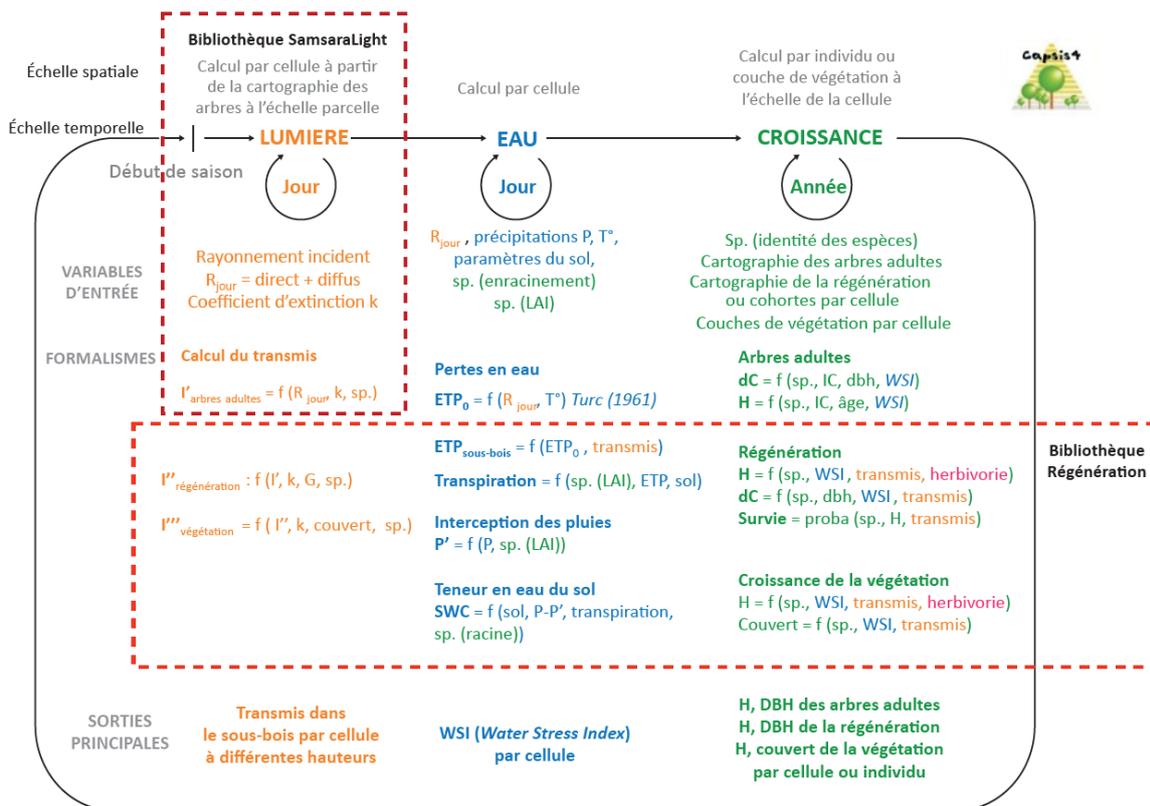


Figure 24. Diagramme de fonctionnement du modèle RReShar. Il intègre deux bibliothèques de la plateforme Capsis, le partage de la lumière, SamsaraLight, et les processus liés à la régénération, Regeneration.

Ainsi la lumière est tour à tour interceptée par les arbres, le sous-étage, la végétation du sous-bois et la régénération. Chaque entité croît en fonction de la lumière (transmis) dont elle dispose. Le modèle

calcule également le partage de l'eau. Comme pour la lumière, l'eau provenant des pluies est interceptée séquentiellement par les différentes strates de végétation, pour finir par alimenter le compartiment sol. Chaque composante de végétation prélève de l'eau du sol pour alimenter l'évapotranspiration en fonction de la demande climatique (ETP), de son indice foliaire (LAI) et de sa densité racinaire et profondeur d'enracinement. La teneur en eau du sol peut ainsi devenir limitante permettant de calculer un indice de contrainte hydrique (Water Stress Index, WSI, cf. chapitre 3.1) qui module la croissance des différentes entités. Les bilans radiatif et en eau sont effectués au pas de temps journalier mais la croissance des différents individus est annuelle (Figure 24).

La bibliothèque *Regeneration* inclut depuis récemment un module rendant compte de l'herbivorie par les ongulés sauvages (Barrère 2021). De façon simplifiée, il calcule la biomasse prélevée par les animaux (expression de la pression d'herbivorie) qui réduit la hauteur des semis et de la végétation du sous-bois. Cette réduction de croissance n'est pas uniforme mais dépendante de l'appétence des différentes espèces en présence.

5.6- Les prochaines étapes

Nous disposons donc à l'heure actuelle d'un certain nombre d'outils et de modèles réunis sous la même plateforme de modélisation pour simuler la dynamique des peuplements forestiers sous contraintes du climat et des ongulés sauvages.

La prochaine et première étape pour progresser sera de coupler ces outils et modèles afin d'aboutir à un modèle plus complet et plus réaliste. Cependant, comme nous l'avons précédemment souligné, il faudra toutefois prendre attention à ne pas trop complexifier le modèle pour garder une certaine robustesse des prédictions. Compte tenu de la plasticité de la plateforme *Capsis*, cette phase ne devrait pas être un obstacle.

Plusieurs améliorations des modèles et bibliothèques seront néanmoins nécessaires.

La première est une meilleure description des effets de la température par elle-même, c'est-à-dire indépendamment de son effet sur le bilan hydrique. Les maximums de températures actuellement observés ne cessent de s'accroître. Ils ont évidemment des effets forts sur le fonctionnement des plantes, des effets de déstructuration cellulaire, voire létaux. D'une part nous ne modélisons actuellement pas bien les températures d'organe (et non de l'air) subies par les plantes et d'autre part la distribution des températures au sein du peuplement n'est pas modélisée. C'est là un point qu'il nous faut améliorer.

La deuxième est relative au bilan en eau et ses conséquences sur le dépérissement des arbres. Sous *Capsis* plusieurs modèles intègrent un bilan en eau. Cependant les interactions entre espèces dans ces bilans ne sont pas bien représentées. Cela résulte en partie de la méconnaissance que nous avons des processus souterrains. C'est là un point d'amélioration notable. Par ailleurs, les conséquences de la contrainte hydrique sur le fonctionnement hydrique des arbres ne sont pas très bien décrites, ou en tout cas pour rendre compte du phénomène de dépérissement. Sous *Capsis*, le modèle *Sureau* rend compte de la vulnérabilité hydraulique à l'échelle de l'arbre (Cochard et al., 2021). Ce modèle est trop complexe pour être couplé tel quel au modèle de dynamique forestière. Une version dégradée pourrait être utilisée pour décrire le processus de dépérissement des arbres sous l'effet du dysfonctionnement hydraulique lié à l'effet des sécheresses et des canicules.

Enfin, le module d'herbivorie par les ongulés sauvages actuellement présent dans la bibliothèque *Regeneration* est assez sommaire. Plusieurs améliorations sont nécessaires quant aux règles de distribution des animaux sur la parcelle, les choix alimentaires (la plante à consommer) et des conséquences sur la survie et la croissance des plantes. Une amélioration significative sera de prendre en compte les phénomènes rétroactifs entre les herbivores, leur comportement et leur performance, et les plantes en matière de réponse à l'herbivorie. Ces interactions rétroactives ne sont pas implémentées dans le module actuel. Une autre amélioration importante sera d'ajuster les relations entre la régénération forestière et les variables abiotiques déjà implémentés dans le modèle RReShar par un effet d'herbivorie. C'est en partie déjà fait pour la lumière, mais pour l'instant pas pris en compte quant à la disponibilité en eau.

6- Conclusion

Très régulièrement, des records météorologiques sont battus en région Centre Val de Loire : de chaleur (42,8°C en 2019), de durée des canicules (24 jours avec des températures supérieures à 30°C en 2019, 15 jours en 2020), associées à un déficit de précipitation (moins de 200 mm sur la période d'avril à août ces dernières années contre 290 mm en moyenne sur la période 1970-2010). Ces années jusqu'alors exceptionnelles vont devenir plus fréquentes et s'enchaîner. La triade de 2018 à 2020 en est un exemple patent, et bien que suivie par une année arrosée (2021), les chênes ont montré des signes nets de dépérissement.

Sur le dispositif OPTMix en forêt d'Orléans, environ un tiers des chênes sont classés comme dépérissants, à des degrés divers, en 2021. Alors que l'année 2021 a été plutôt clémente, les dépérissements se sont accrus entre 2020 et 2021. Cet arrière effet est bien connu et résulte d'un effet cumulatif de diverses contraintes subies les années précédentes. Il n'est pas impossible qu'il dure encore quelques années, même en absence de nouvelle contrainte. Si dans l'immédiat la mortalité des arbres reste faible, leur croissance en est fortement réduite. La croissance (notamment en épaisseur) est d'ailleurs la première variable affectée par la contrainte hydrique. Ainsi, la variable qui explique le mieux les variations interannuelles de croissance est la durée du stress hydrique (SWSD). Les résultats montrent également que le niveau général de croissance des chênes est un bon marqueur de la susceptibilité des arbres au dépérissement. Les chênes notés dépérissants en 2021 avaient systématiquement une croissance réduite dans le passé par rapport aux arbres sains, quelle que soit l'année considérée. Cette propriété pourrait d'ailleurs servir en termes de gestion pour réaliser des éclaircies sans « sacrifice », c'est-à-dire en privilégiant les arbres les plus susceptibles de dépérir compte tenu de leur faible niveau de croissance.

La diminution de l'indice foliaire (LAI) des peuplements en 2021 reflète les contraintes fortes subies lors des deux à trois années précédentes (2018 à 2020). Cette diminution du LAI résulte d'une diminution de la surface foliaire d'environ 30%. Cette réduction de la surface foliaire permet de limiter l'évapotranspiration en réponse aux contraintes hydriques et/ou thermiques subies les années précédentes. C'est un résultat fréquemment observé pour diverses espèces (*e.g.* Limousin et al. 2012, sur le chêne vert). La proportion de chênes dépérissants est plus importante en mélange qu'en peuplement monospécifique et plus importante en densité faible qu'en densité moyenne. Les chênes des peuplements clairs (faible densité) sont plus contraints que dans les autres modalités vis-à-vis des conditions microclimatiques de la couronne. Ils sont plus éclairés, avec des températures plus élevées. Par ailleurs, les peuplements de pin ont une capacité à tamponner les températures plus faible que les peuplements de chêne en période estivale ce qui pourrait expliquer l'effet négatif du mélange sur le dépérissement du chêne. Notons que dans l'état actuel de nos connaissances, il nous est difficile de préciser et séparer la magnitude des effets hydriques, d'une part, et thermiques, d'autre part, ou de leurs interactions, sur les dépérissements observés.

La réduction de la surface foliaire, siège des échanges gazeux, conduira de façon mécanique à une réduction de la photosynthèse et donc de la fixation du carbone. En conséquence, on s'attend à une baisse de la productivité des arbres dans les années à venir. Il sera nécessaire de suivre ces traits fonctionnels dans les années à venir afin d'évaluer la capacité de récupération (résilience) de ces chênes.

Le renouvellement de ces peuplements par la régénération naturelle s'annonce problématique. La production de glands sur le dispositif OPTMix n'est pas en cause ; elle est régulièrement bonne. D'abondantes cohortes de jeunes semis s'installent donc, au moins aux endroits où la végétation interférente n'est pas trop développée et avec suffisamment de lumière. Cependant, la pression d'herbivorie par les cervidés et probablement aussi par la disponibilité en eau, empêchent les jeunes semis de croître. En absence de régulation de la pression d'herbivorie et de la gestion de la végétation accompagnatrice, la régénération naturelle de chêne sessile sur les placettes OPTMix ne permettra pas de constituer un stock suffisant pour renouveler les peuplements. Cela réduit considérablement les capacités d'adaptation génétique des arbres aux contraintes du climat.

La probabilité est donc marquée que les chênaies de la région Centre Val de Loire soient dans les prochaines décades le sujet, à la fois, de dépérissements marqués et d'un manque de régénération permettant le renouvellement des peuplements. Cependant ces problèmes n'interviendront pas partout et de façon uniforme. Il nous faut donc des outils pour évaluer là et dans quelles conditions les peuplements seront soumis à ces contraintes. Il nous faut également évaluer dans quelle mesure les opérations sylvicoles peuvent en partie pallier ces problèmes. C'est pourquoi nous proposons la construction d'un (ou des) modèles pour simuler l'évolution possible de ces peuplements sous contraintes. Nous avons argumenté les bases d'un tel modèle. Différents outils sont disponibles sous la plateforme de modélisation *Capsis*. La prochaine étape pour progresser sera de coupler ces outils et modèles afin d'aboutir à un modèle plus complet et plus réaliste. C'est d'ailleurs un des objectifs du programme Sycomore soutenu par la Région et notamment de ses volets RECONFORT et RENOUV.

Par ailleurs, nous envisageons le montage et dépôt d'un projet ANR visant à mieux comprendre les conséquences des dépérissements sur le fonctionnement de l'écosystème.

Références

- Balandier P., Améglio T., 2022. Croissance racinaire du chêne en sol soumis à un engorgement temporaire en eau. RDVT ONF, 73, 37 – 42.
- Balandier P., Dones N., Le Texier E., De Coligny F., 2013. RReShar: a functional –structural forest model to simulate tree regeneration according to resources. ISEM 2013, Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability. Toulouse, France, 2013/10/28-31.
- Barrère J., 2021. Interactions entre chêne et cervidés durant le processus de renouvellement - cas des peuplements forestiers tempérés de plaine (*Quercus robur* et *Q. petraea*). Thèse de Doctorat, Université de Lorraine, France.
- Bertness M.D., Callaway R.M., 1994. Positive interactions in communities. TREE, 9, 5, 191-193.
- Bréda N., Granier A., 1996. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). Ann. For. Sci., 53, 521-36.
- Breysse B., Améglio T., Balandier P., 2019. Trop ou trop peu, le dépérissement du chêne est une histoire d'eau ! Forêt Entreprise, 246, 53-57.
- Brunette J., 2021. De la graine au jeune arbre : les influences des environnements biotique et abiotique sur la régénération du Chêne sessile et du Pin sylvestre en forêt tempérée de plaine. Mémoire de Master 2, Université de Paris, 87 pp.
- Caignard T., Kremer A., Firmat C., Nicolas M., Venner S., Delzon S., 2017. Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. Scientific Reports 7:8555.
- Caroulle F., Goudet M., 2020. Lettre du DSF : situation sanitaire des forêts à mi-année. In : Département de la santé des forêts.
- Carvalho B., Bastias C.C., Escudero A., Valladares F., Benavides R., 2020. Intraspecific perspective of phenotypic coordination of functional traits in Scots pine. Plos One, 15, 15.
- Cheuib A., Badeau V., Boe J., Chuine I., Delire C., Dufrene E., Francois C., Gritti E.S., Legay M., Page C., Thuiller W., Viovy N., Leadley P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecology Letters, 15, 533-44.
- Chevaux L., 2022. Effets des bryophytes sur les microsites de régénération forestière en climat tempéré : implications pour la régénération naturelle de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée. Thèse de doctorat, Université d'Orléans, France, 169 pp.
- Cochard H., Pimont F., Ruffault J., Martin-StPaul N., 2021. SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. Annals of Forest Science, 78, 2, 55.
- Courbaud B., Sardin T., de Coligny F., Cordonnier T., Deleuze C., Francois D., Rioud C., Lafond V., Lagarrigues G., 2017. Utilisation du modèle individu centré Samsara2 pour analyser les sylvicultures en peuplement irrégulier. Rendez-Vous Techniques de l'Office National des Forêts, n. 53, automne 2016, ISSN : 1763-6442.
- Delatour C., 1990. Dépérissement des chênes et pathogènes. Rev. For. Fr., XLII, 2, 182-185.

- DSF, 2018. Quantifier l'état de santé de la forêt, méthode simplifiée d'évaluation. Département Santé des Forêts, 6 pages.
- DSF, 2020. Lettre du DSF : situation sanitaire des forêts à mi-année. Département de la Santé des Forêts, 8 pages.
- DSF, 2020. Quelques indicateurs de la santé des forêts (1989-2019). Département de la Santé des Forêts, 3 pages.
- DSF, 2020. Une enquête pour évaluer la santé de 85 massifs de chêne. Département Santé des Forêts, 5 pages.
- Etzold S., Sterck F., Bose A.K., Braun S., Buchmann N., Eugster W., Gessler A., Kahmen A., Peters R.L., Vitasse Y., Walthert L., Zieminska K., Zweifel R., 2022. Number of growth days and not length of the growth period determines radial stem growth of temperate trees. *Ecology Letters*, 25, 2, 427-439.
- Fernandez J.E., Cuevas M.V., 2010. Irrigation scheduling from stem diameter variations: A review. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 2, 135-151.
- Forrester D.I., Bauhus J., Cowie A.L., Vanclay J.K., 2006. Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A review. *Forest Ecology and Management*, 233, 211-30.
- Granier A., Bréda N., Biron P., Villette S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116, 2-3, 269-283.
- Helluy M., Fernandez C., Prevosto B., Cailleret M., Balandier P., 2020. Competition and water stress indices as predictors of *Pinus halepensis* Mill. radial growth under drought. *Forest Ecology and Management*, 460, 117877.
- Kelty M.J., 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, 233, 195-204.
- Korboulewsky N., Balandier P., Dumas Y., Gosselin M., Mârell A., Pérot T., 2021. Quels intérêts et limites du mélange d'essences face aux changements globaux ? Les apports du dispositif OPTMix. *RenDez-Vous Techniques* 71-72:51-57.
- Korboulewsky N., Pérot T., Balandier P., Ballon P., Barrier R., Boscardin Y., Dauffy-Richard E., Dumas Y., Ginisty C., Gosselin M., Hamard J.P., Laurent L., Mârell A., Ndiaye A., Perret S., Rocquencourt A., Seigner V., Vallet P., 2015. OPTMix – Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *RenDez-Vous Techniques* 47:60-70.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rodríguez-Calcerrada J., Pérez-Ramos I., Rodríguez-Cortina R., Misson L., Joffre R., 2012. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. *Oecologia*, 169, 565 – 577.
- Machado Nunes Romeiro J., Eid T., Antón-Fernández C., Kangas A., Trømborg E., 2022. Natural disturbances risks in European Boreal and Temperate forests and their links to climate change – A review of modelling approaches. *Forest Ecology and Management* 509, 120071.
- Marqués L., Ogle K., Peltier D.M.P., Camarero J.J., 2022. Altered climate memory characterizes tree growth during forest dieback. *Agricultural and Forest Meteorology*, 314, 108787.

- Morin X., Damestoy T., Toigo M., Castagneyrol B., Jactel H., de Coligny F., Mérédiu C., 2020. Using forest gap models and experimental data to explore long-term effects of tree diversity on the productivity of mixed planted forests. *Annals of Forest Science*, 77, 2, 50.
- Peguero-Pina J.J., Siso S., Sancho-Knapik D., Diaz-Espejo A., Flexas J., Galmes J., Gil-Pelegrin E., 2016. Leaf morphological and physiological adaptations of a deciduous oak (*Quercus faginea* Lam.) to the Mediterranean climate: a comparison with a closely related temperate species (*Quercus robur* L.). *Tree Physiology*, 36, 287-99.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., et al., 2016. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (vol 61, p 167, 2013). *Australian Journal of Botany*, 64, 715-16.
- Pérot T., Goreaud F., Ginisty C., Dhôte J.F., 2010. A model bridging distance-dependent and distance-independent tree models to simulate the growth of mixed forests. *Annals of Forest Science*, 67, 502.
- Poorter L., Werger M.J.A., 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. *American Journal of Botany*, 86, 1464-73.
- Poorter H., Niinemets U., Poorter L., Wright I.J., Villar R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, 3, 565-588.
- Saintonge F.X., Goudet M., 2020. Situation sanitaire début 2020 de 52 massifs de chênes en forêt publique. *In* : Département de la santé des forêts.
- Thomas F.M., Blank R., Hartmann G., 2002. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32, 4-5, 277-307.
- Toigo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J.D., Piedallu C., Courbaud B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103, 502-12.
- Toigo M., Vallet P., Tuilleras V., Lebourgeois F., Rozenberg P., Perret S., Courbaud B., Perot T., 2015. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea* - *Pinus sylvestris* stands." *Forest Ecology and Management*, 345, 73-82.
- Tongo A., Jalilvand H., Hosseininasr M., Naji H.R., 2021. Leaf morphological and physiological variations in response to canopy dieback of Persian Oak (*Quercus brantii* Lindl.). *Forest Pathology*, 51, 10.
- Valladares F., Sanchez-Gomez D., 2006. Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: Individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, 8, 688-97.
- Xu F., Guo W.H., Xu W.H., Wei Y.H., Wang R.Q., 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science-Materials International*, 19, 1789-98.

Résumé du projet

La probabilité est forte pour que les chênaies de la région Centre Val de Loire soient dans les prochaines décades le sujet, à la fois, de dépérissements marqués et d'un manque de régénération permettant le renouvellement des peuplements. Sur le dispositif OPTMix (*Oak Pine Tree Mixture*, <https://optmix.inrae.fr/>), environ un tiers des chênes (*Q. petraea*) sont dépérissants, à des degrés divers en 2021. La première variable affectée par ces dépérissements est la croissance, notamment en épaisseur. La deuxième variable est la surface foliaire, réduite d'environ un tiers. Ces réductions résultent notamment des fortes contraintes hydrique et thermique subies durant les années 2018 à 2020. La durée de la contrainte hydrique (nombre de jours sur la période de croissance), plus que son intensité, est un facteur déterminant des dépérissements observés. Par ailleurs, la proportion de chênes dépérissants est plus élevée dans les peuplements les moins denses. Cet effet résulte sans doute des plus fortes contraintes hydrique et thermique subies par la couronne des arbres dans ces peuplements ouverts, le microclimat y étant moins tamponné. Les arbres dépérissants en 2021 ont tous eu une croissance réduite dans le passé, et ce quelle que soit l'année considérée (depuis 2014). Cette propriété pourrait être exploitée pour réaliser des éclaircies sans sacrifice sur la base de la croissance passée des chênes. En absence de régulation de la pression d'herbivorie et de la gestion de la végétation interférente, la régénération naturelle de chêne sessile sur les placettes OPTMix ne permettra pas de constituer un stock suffisant pour renouveler ces peuplements dépérissants. Cela réduit considérablement les capacités d'adaptation génétique de ces peuplements aux contraintes du climat.

Project abstract

There is a strong probability that oak stands in the Centre Val de Loire region will be subject to both severe dieback and a lack of regeneration to renew the stands in the coming decades. In the OPTMix network (*Oak Pine Tree Mixture*, <https://optmix.inrae.fr/>), about one third of the oaks (*Q. petraea*) are declining, to various degrees in 2021. The first variable affected by these diebacks is growth, especially in thickness. The second variable is leaf area, which has been reduced by about a third. These reductions result in particular from the strong hydric and thermal constraints undergone during the years 2018 to 2020. The duration of the water stress (number of days during the growth period), rather than its intensity, is a determining factor in the observed dieback. In addition, the proportion of dieback is higher in the less dense stands. This effect is probably the result of the greater hydric and thermal constraints suffered by tree crowns in these open stands, the microclimate being less buffered. The trees dying in 2021 have all had reduced growth in the past, regardless of the year considered (since 2014). This property could be exploited to perform thinnings without sacrifice based on past oak growth. In the absence of regulation of herbivory pressure and management of interfering vegetation, natural regeneration of sessile oak on the OPTMix plots will not provide sufficient stock to renew these declining stands. This will considerably reduce the genetic adaptation capacity of these stands to the constraints of the climate.