



Peuplements mélangés à faible densité : une solution face au changement climatique ? Le cas du chêne sessile et du pin sylvestre

Jordan Bello, Patrick Vallet, Thomas Perot, Lucie Arnaudet, Aurore Calas, Charlotte Proult, Daniel Devanne, Nathalie Korboulewsky

► To cite this version:

Jordan Bello, Patrick Vallet, Thomas Perot, Lucie Arnaudet, Aurore Calas, et al.. Peuplements mélangés à faible densité : une solution face au changement climatique ? Le cas du chêne sessile et du pin sylvestre. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2021, 71-72, pp.58-68. hal-03900857v2

HAL Id: hal-03900857

<https://hal.inrae.fr/hal-03900857v2>

Submitted on 31 Jan 2023

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.

Peuplements mélangés à faible densité : une solution face au changement climatique ?

Le cas du chêne sessile et du pin sylvestre

Le dispositif expérimental OPTMix, en forêt d'Orléans, a permis de tester, sur la croissance des individus de chêne sessile et pin sylvestre, l'effet des pistes sylvicoles envisagées face aux sécheresses estivales (appelées à s'intensifier) : mélange des essences et densité réduite. Et au-delà de la mise en évidence de ces effets, il a permis d'en étayer l'interprétation. Présentation d'un travail de thèse ardu et convaincant... mais pas très optimiste.

Résumé

Pour faire face aux sécheresses attendues du fait des changements climatiques plusieurs solutions sylvicoles sont envisagées, dont le mélange des essences et la diminution de la densité. Une thèse a été conduite sur le cas du chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), en s'appuyant sur le dispositif OPTMix en forêt domaniale d'Orléans, en période de sécheresse. Nous avons étudié (1) l'effet de la sécheresse estivale sur la croissance des individus et la résistance de cette croissance en fonction de la sylviculture (mélange-densité), puis (2) la complémentarité entre les deux essences sur la profondeur de prélèvement de l'eau par les racines en peuplements purs et mélangés.

La stratégie fonctionnelle du chêne, qui consiste à maintenir des échanges gazeux importants (dont la transpiration) en période de sécheresse, lui permet de continuer à croître ce qui conduit à une meilleure résistance de la croissance en mélange avec le pin. Mais l'effet positif du mélange sur la croissance des chênes ne s'observe pas en densité faible. Le pin n'est pas affecté par le changement de densité, et il ne l'est que marginalement par le mélange, avec un effet négatif (non significatif) sur la résistance de la croissance au stress estival.

La profondeur de prélèvement de l'eau a été analysée lors d'un épisode de sécheresse estivale très prononcé. En peuplements purs, les arbres des deux essences puisent essentiellement dans les horizons très superficiels. En peuplements mélangés, une complémentarité partielle de la profondeur de prélèvement a été observée : la proportion d'eau prélevée vers 30-45 cm de profondeur devient majoritaire pour les chênes alors que les pins gardent une part d'approvisionnement importante dans les couches très superficielles (même si la part provenant d'horizons plus profonds augmente). Cette complémentarité partielle de l'acquisition de l'eau entre les deux essences en mélange diminue le stress des chênes sans changer celui des pins.

Ainsi, le mélange des essences semble profiter au chêne et pénaliser la croissance des pins. La diminution de la densité du peuplement réduit les interactions entre les individus et semble donc atténuer les effets (positifs ou négatifs) du mélange. Il semble alors que les bénéfices de ces deux solutions sylvicoles envisagées ne suffisent pas pour faire face aux effets des sécheresses attendues sur ces deux essences.

Le changement climatique est aujourd'hui un phénomène largement reconnu. Les prévisions pour les régions tempérées s'accordent pour les prochaines décennies sur une hausse des températures et un changement du régime des précipitations. Seulement, si la hausse des températures est assez facilement prévisible, l'évolution des précipitations est plus incertaine. On s'attend cependant à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses estivales. Ce changement climatique, et particulièrement la hausse des températures, exacerbe l'évapotranspiration des végétaux à laquelle s'ajoutent des contraintes (sécheresses estivales) qui augmentent le risque de mortalité pour les arbres. La gestion sylvicole cherche à réduire ce risque en permettant une adaptation des peuplements aux climats actuel et futur, de façon à préserver les écosystèmes forestiers (ainsi que leur rôle social) tout en maintenant une production de bois de qualité, qui par ailleurs participe à l'atténuation du changement climatique.

Parmi les solutions sylvicoles envisagées, il y a notamment la diminution de la densité du peuplement et le mélange des essences. Elles s'appuient sur les essences déjà présentes et permettent de gérer les peuplements en place, en particulier les jeunes. Cependant la littérature scientifique témoigne de ce que les effets combinés des deux options peuvent être complexes voire contradictoires. Nous avons donc étudié, pour le cas du chêne sessile et du pin sylvestre, les effets et les mécanismes du mélange et de la diminution de la densité sur la résistance au stress hydrique des individus, à l'échelle de la saison de croissance.

Dans un premier temps, nous avons caractérisé la réaction des arbres à la sécheresse en fonction de la sylviculture. Pour cela, nous avons utilisé le suivi de la croissance radiale saisonnière des individus en monoculture et en peuplement mélangé avec deux densités de peuplement différentes au cours de plusieurs saisons de végétation. Ensuite, pour expliquer les différences observées sur la croissance et qualifier la nature des interactions entre les individus, nous avons estimé et comparé la profondeur d'absorption de l'eau par les individus en peuplement mélangé et en monoculture. L'article présente le résultat de ces travaux, réalisés dans le cadre de la thèse de Jordan Bello (2019) en faisant d'abord un rapide état des connaissances sur le sujet.

État des connaissances et dispositif expérimental

■ Que sait-on des effets combinés de la baisse de densité et du mélange d'essences ?

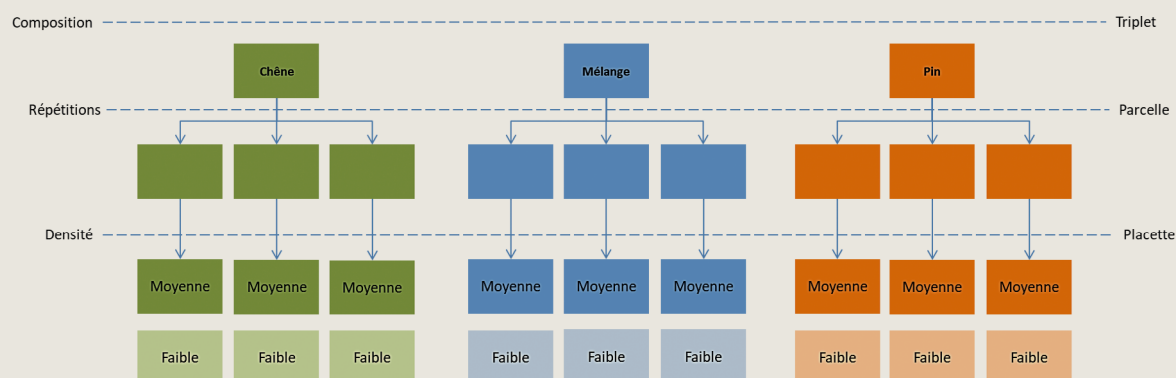
La **diminution de la densité** de peuplement entraîne, par réduction de la surface foliaire, une diminution de la transpiration du peuplement et par conséquent de ses besoins en eau. Cependant, il faut noter que l'augmentation de la lumière en sous-bois peut entraîner une augmentation non négligeable de la transpiration de la végétation basse dans certains peuplements.



Sandrine Perret / INRAE

Le **mélange des essences** quant à lui, peut diminuer la compétition dans le peuplement grâce à la mise en place de la complémentarité (physique ou fonctionnelle) entre les essences. En effet, lors d'un épisode de sécheresse, les individus peuvent mettre en place un partage de la ressource, ce qui va réduire la compétition entre les arbres pour accéder à cette ressource déjà limitante. Cependant, ce partage sous-entend que des individus accèdent à une part supplémentaire des ressources qu'ils n'utiliseraient pas autrement. Cela entraîne alors un impact plus important sur la ressource et potentiellement un stress accru en cas de contrainte prolongée. Les études sur ce phénomène en contexte forestier montrent des résultats contrastés. La nature des interactions entre les individus dépend de nombreux facteurs qui évoluent dans des directions différentes notamment en fonction de l'environnement, de la richesse de la station ou encore de la tolérance des essences aux contraintes (Toïgo et al., 2018). Globalement, on peut retenir « l'hypothèse du gradient de stress », qui stipule un effet du mélange d'autant plus positif que l'environnement est stressant.

La prédiction des effets du **croisement de ces deux options sylvicoles** est donc complexe. Cela est aujourd'hui encore peu documenté, même si certains auteurs ont mis en évidence un effet positif du mélange sur la croissance lorsque la densité de peuplement augmente et si d'autres montrent un effet dépendant des essences en présence. De façon générale, le potentiel de complémentarité entre les essences apparaît primordial pour optimiser ces interactions.



↑ **Figure 1.** Schéma de la partie du dispositif expérimental OPTMix utilisée pour la thèse.

Densité	Composition	Essence	Dg (cm)	S. terrière (m ² /ha)	Nb. Tiges (/ha)	RDI
Faible	Pur chêne	Qp	23.5 (2.5)	14.8 (0.4)	347 (60)	0.41 (0.01)
	Mélange	Qp	23.5 (2.1)	8.9 (0.9)	209 (38)	0.24 (0.03)
		Ps	35.9 (3.6)	10.7 (1.5)	106 (19)	0.24 (0.03)
	Pur pin	Ps	33.8 (1.2)	21.7 (3.2)	242 (45)	0.48 (0.07)
Moyenne	Pur chêne	Qp	22.5 (2.4)	20.8 (1.6)	530 (75)	0.57 (0.05)
	Mélange	Qp	23.6 (1.9)	10.4 (1.1)	245 (60)	0.29 (0.03)
		Ps	36.0 (3.3)	15.7 (2.8)	154 (19)	0.35 (0.06)
	Pur pin	Ps	33.6 (1.7)	30.7 (1.7)	348 (23)	0.68 (0.04)

↑ **Tableau 1.** Caractéristiques dendrométriques en 2015, des 18 placettes utilisées, moyennées en fonction du type de peuplement et de la densité. Les valeurs de diamètre quadrique moyen (Dg), de la surface terrière, du nombre de tiges et du RDI sont données par essence. La valeur totale de RDI, de surface terrière et du nombre de tiges par placette correspond à la somme des valeurs partielles par essence. L'écart-type est donné entre parenthèses.

Pourquoi le mélange chêne sessile – pin sylvestre ?

Le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) est une essence qualifiée de résistante à la sécheresse au sens « mécaniste » du terme, c'est-à-dire du maintien de la croissance en période de contrainte, à l'échelle de la saison de végétation. La stratégie du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) est très différente, et consiste davantage à un évitement de la sécheresse, puisqu'il diminue très fortement sa transpiration en cas de contrainte hydrique. Concrètement, le pin sylvestre réagit plus tôt que le chêne sessile lorsque la disponibilité de l'eau dans le sol diminue, en réduisant fortement sa transpiration par fermeture des stomates. Ce faisant il réduit aussi ses échanges gazeux foliaires, donc sa photosynthèse et par conséquent sa croissance, mais avec l'avantage de limiter les risques d'embolie. Il réduit également sa consommation de la ressource et permet ainsi un retour plus rapide à des niveaux de disponibilité en eau non contraignants. On peut le voir comme une stratégie de long

terme. Le chêne sessile quant à lui ne réduit sa transpiration que lorsque le niveau de disponibilité en eau est critique. Il garde ainsi un taux de fixation de carbone et une croissance substantiels, mais au risque de l'embolie. Ce comportement a un impact plus important sur la ressource. On peut le voir comme une stratégie de court terme car, en cas de contrainte prolongée, l'intensité du stress sera plus élevée et le retour à des niveaux de disponibilité en eau non contraignants sera plus long. Son taux de survie et de croissance devrait diminuer avec la répétition de sécheresses estivales intenses.

En plus de cette différence physiologique, on observe aussi une différence phénotypique entre les deux essences. Le chêne est capable de mettre en place un système racinaire qui descend potentiellement plus en profondeur que celui du pin. Ce caractère lui permet d'accéder à l'eau contenue plus en profondeur dans le sol et diminue la contrainte de sécheresse édaphique.

Ces différences en font de bons candidats pour observer une diminution de la compétition en peuplement mélangé. De plus, l'importance de ces deux essences dans le paysage forestier français et des peuplements mélangés feuillus – résineux a finalement contribué à centrer les travaux sur le chêne sessile et le pin sylvestre.

Dispositif expérimental

L'ensemble de travaux réalisés pour cette thèse a été effectué en forêt domaniale d'Orléans, sur le dispositif expérimental OPTMix (optmix.inrae.fr/optmix.inrae.fr/) composé de chênes sessiles et pins sylvestres. Ce dispositif est constitué de 33 placettes avec 3 facteurs étudiés : la composition du peuplement, la densité des arbres, et la présence des grands ongulés sauvages. Il fait l'objet d'une description complète dans le n° 47 des RenDez-Vous techniques de l'ONF (Korboulewsky et al., 2015). Nous ne présentons ici que la partie du dispositif utilisée pour le travail de thèse.

Nous avons sélectionné 18 placettes pour étudier l'effet de deux facteurs, à savoir la composition (monoculture/mélange) et la densité du peuplement (faible/moyenne) (fig. 1). Le facteur composition permet d'apprécier l'effet du mélange sur la réponse des peuplements au changement climatique (sécheresses) en comparant les effets mesurés en peuplements purs ou mélangés. Le facteur densité étudié correspond aux deux niveaux de l'indice de densité relative (RDI) du dispositif OPTMix, établis par éclaircies ad hoc en 2013-2014 en monoculture comme en mélange : densité faible (RDI $\approx$ 0,4) et densité moyenne (RDI $\approx$ 0,7). La densité moyenne correspond aux peuplements de la gestion ordinaire, dont le RDI se situe souvent entre 0,6 et 0,7 (Tab. 1). Le dispositif OPTMix permet également de croiser les deux facteurs, mélange et densité, ce qui est indispensable pour pouvoir mesurer l'effet de la combinaison de ces deux stratégies sylvicoles.

Un enregistrement précis du microclimat et des ressources hydriques et lumineuses disponibles est mis en place sur chacune des placettes (voir Korboulewsky et al., ce numéro), ce qui permet de lier directement la croissance aux conditions dans lesquelles évoluent les individus.

Quel est l'effet de la sylviculture – composition et densité – sur la croissance en contexte de contrainte hydrique ?

Méthode

La croissance radiale des arbres a été suivie grâce à des dendromètres à bande manuels installés sur les troncs à 1,30 m du sol. Ils ont été répartis de manière équilibrée dans trois classes de taille (petits, moyens, gros), afin de pouvoir apprécier d'éventuelles différences en fonction du statut et d'avoir la meilleure représentation possible du peuplement. À raison de 3 individus de chaque classe par placette et par essence, cela donne un total de 216 individus : 2 essences x 2 compositions x 2 densités x 3 tailles x 3 individus x 3 placettes = 216 individus

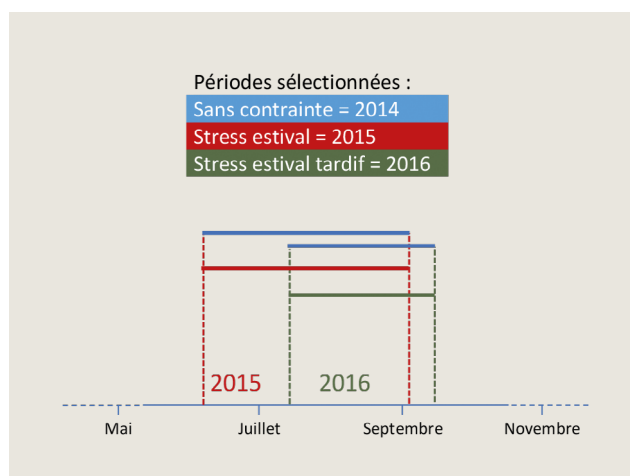
Les mesures sont relevées tous les 15 jours en période de végétation et mensuellement hors période de végétation avec une précision de lecture sur le dendromètre de $\pm 0,02$ mm.

D'autre part nous avons repéré et caractérisé les périodes de sécheresse édaphique survenues pendant la durée de ce suivi. Pour cela, nous avons utilisé la « réserve relative en eau extractible » (REW : Relative Extractible Water), c'est-à-dire le taux de remplissage de la réserve utile (RU), qui elle-même correspond à la quantité maximale d'eau disponible pour les plantes que peut retenir le sol sur la profondeur prospectée par les racines. La littérature indique en effet que la plupart des plantes sont en difficulté, et mettent en place des mécanismes d'acclimation/protection (diminution de la croissance...), lorsque la REW passe en-dessous d'un certain seuil. Ce seuil est généralement autour de 40 % de la RU (Granier et al., 1999). On peut ainsi définir les périodes de contrainte hydrique comme celles pendant lesquelles la REW est inférieure à 0,4.

Nous avons donc premièrement défini la RU : d'après les profils et analyses de sol, la réserve utile retenue est de 85 mm. Ensuite, nous avons modélisé la REW à partir des données climatiques SAFRAN et de la plateforme analytique ISBA de Météo-France (Durand et al., 1993), en utilisant la formule de Pennman-Monteith (Monteith, 1981; Penman, 1948) pour calculer les pertes par évapotranspiration. En appliquant cette méthode aux années 2014, 2015 et 2016, nous avons pu définir que :

- 2014 a été une année sans contrainte hydrique estivale
- 2015 a connu un stress hydrique estival marqué
- 2016 a connu un stress hydrique estival tardif marqué

Finalement nous avons comparé les accroissements individuels mesurés pour les périodes de stress survenues en 2015 et 2016, aux accroissements mesurés pour les mêmes périodes lors de l'année sans contrainte de 2014 (2015 vs 2014 et 2016 vs 2014 ; fig. 2) (Bello et al., 2019b).



↑ **Figure 2.** Schéma représentant les différentes périodes d'analyses des accroissements lors des trois années étudiées. Les périodes de sécheresse de 2015 et 2016 sont comparées à la même période de l'année 2014.

■ La baisse de la densité favorise la croissance des chênes mais pas celle des pins : un effet connu

Les chênes ont eu une meilleure croissance dans les peuplements à faible densité que dans les peuplements à densité moyenne. Cet effet densité est significatif pour les périodes étudiées (fig. 3). À l'inverse, les pins sylvestres n'ont présenté aucune différence de croissance entre les deux densités de peuplement pour l'ensemble des périodes étudiées (fig. 4).

Ce résultat confirme ce qui était connu dans la littérature : en diminuant la densité de peuplement on augmente la part de ressources, notamment hydriques, disponible pour les individus restants, ce qui améliore leur croissance radiale. Cependant cette réponse à l'éclaircie dépend de l'essence et, si celle du chêne sessile est nette, celle du pin sylvestre est plus faible dans les peuplements adultes. D'après d'autres études, le pin sylvestre peut tout de même réagir de façon plus prononcée, mais pour une intensité d'éclaircie plus forte que celle de la création du dispositif OPTMix (où elle a été plafonnée à 30 % de la surface terrière initiale) et avec un retard de plusieurs saisons de végétation après l'éclaircie.

■ L'effet du mélange est modulé par la densité du peuplement et dépend de l'essence

Le mélange des essences a eu un effet significatif uniquement pour la période de stress estival tardif en densité moyenne, et de sens opposé pour le chêne et le pin (fig. 3 et 4). Au cours de cette période, la croissance des chênes a été plus forte en mélange qu'en monoculture alors que celle des pins a été plus faible en peuplement mélangé. Mais la densité du peuplement a modulé l'intensité de cet effet de la composition, qui se manifeste à densité moyenne mais pas en densité faible (fig. 3 et 4). Il s'agit bien d'un effet d'interaction entre les deux facteurs car, dans la même période, la croissance des pins en monoculture était similaire entre les deux densités.

L'observation d'un effet de sens opposé pour les deux essences d'un mélange bi-spécifique n'est pas inédit. Car, selon les essences associées, les interactions peuvent être négatives (compétition) et non positives (mutualisme) comme on le souhaiterait (Boyden *et al.*, 2005; Forrester *et al.*, 2013; Toïgo *et al.*, 2015). Plusieurs facteurs peuvent influencer sur la nature et l'intensité de ces interactions, par exemple, la proportion des deux essences dans le peuplement (Lu *et al.*, 2016; Perot et Picard, 2012), la complémentarité de niche écologique sur la profondeur d'enracinement, ou encore la tolérance à l'ombrage.

■ Quelle a été la résistance des arbres en peuplements purs et mélangés ?

Nous avons défini la résistance comme le ratio entre la croissance des individus lors d'une période de contrainte hydrique et la croissance qu'ils ont eue sur la même période en année sans contrainte (2014) (fig. 2). Ainsi, plus un individu est résistant, plus son accroissement lors de la contrainte

est proche de son accroissement hors contrainte et donc la valeur de la résistance proche de 100 %.

La sécheresse tardive de 2016 correspond à la fin de saison de croissance, époque de l'année où la croissance est déjà très faible même sans contrainte hydrique (2014). Le calcul de la résistance pour cette période n'est pas fiable. C'est pourquoi l'analyse n'a été faite que pour la sécheresse estivale de 2015. La résistance moyenne de la croissance des individus lors de cet épisode a été de 76% pour les deux essences (fig. 5). La densité de peuplement n'a pas modifié la résistance des individus. Par contre, la composition du peuplement a eu un effet opposé sur la résistance des deux essences. Le chêne a eu une meilleure résistance en peuplements mélangés (+ 26,5 %), à l'inverse du pin (- 4,9 %), (fig. 5). La stratégie différente des deux essences face à la sécheresse est une première explication possible de ce résultat. Le pin sylvestre réagit plus tôt que le chêne sessile en réduisant sa transpiration à un niveau de teneur en eau du sol plus élevé que le chêne. Cela permet à ce dernier d'accéder à la ressource hydrique plus longtemps et avec moins de compétition que lorsqu'il est en monoculture, et donc de continuer sa croissance. Ensuite, la possibilité de mise en place de complémentarité de niche entre les deux essences pour l'utilisation de l'eau peut être physiquement limitée par la présence, dans les sols de notre dispositif, d'un plancher argileux restreignant la prospection racinaire des individus. Dans cette situation, le comportement plus compétiteur du chêne sessile lui donne un avantage sur le pin.

■ Bilan sur la croissance

Les épisodes de sécheresse ont eu des conséquences différentes pour les deux essences. Face aux contraintes, la stratégie du mélange peut avantager les chênes avec une croissance plus soutenue qu'en peuplement pur, alors que c'est plutôt l'inverse pour les pins. Cependant, cet effet disparaît en faible densité de peuplement. Le mélange améliore aussi la résistance de la croissance des individus de chêne et la détériore (marginale) pour les individus de pin, indépendamment de la densité. Ainsi, les chênes semblent avoir bénéficié des stratégies sylvicoles au détriment de la croissance des pins.

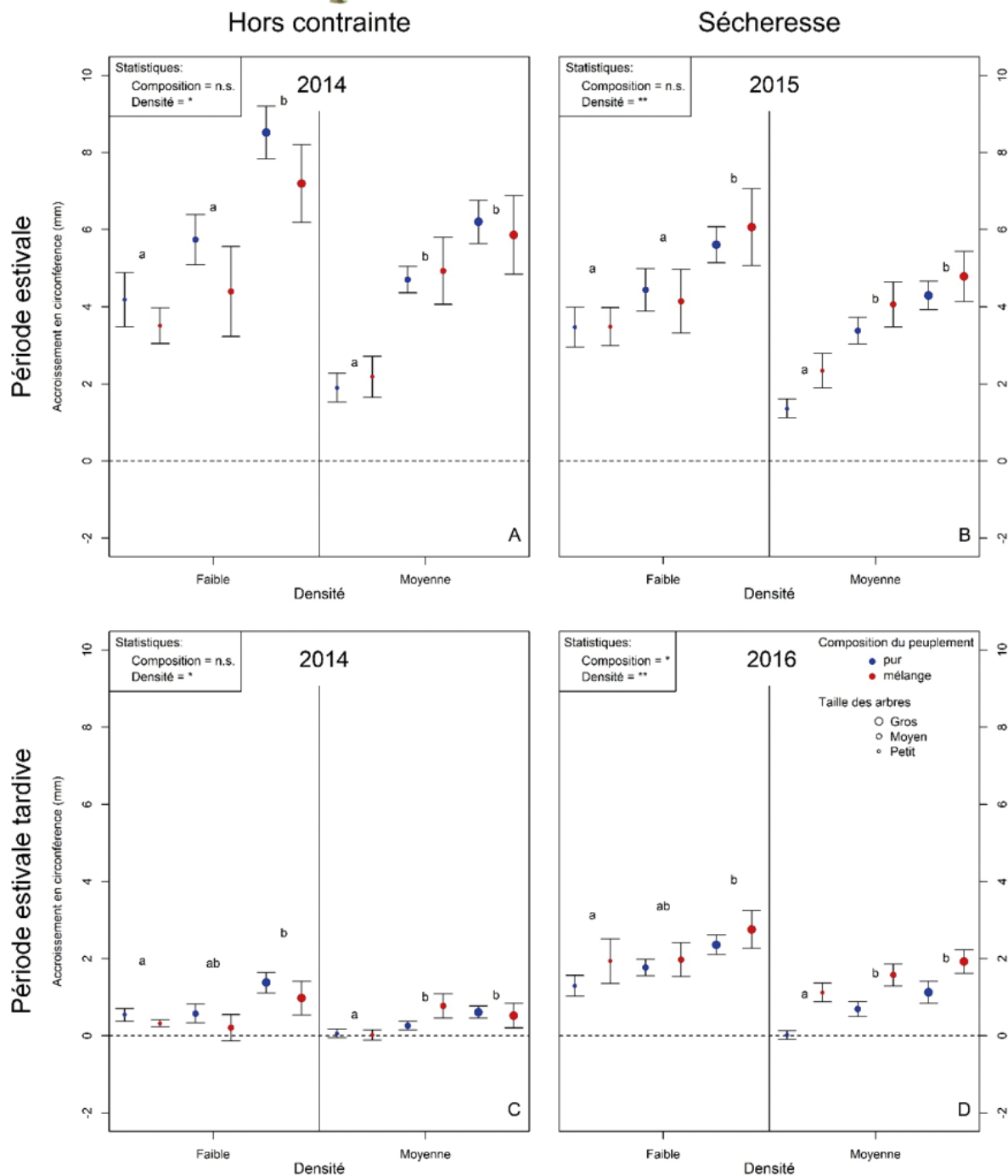
Les hypothèses d'explications plausibles de ces résultats invoquent la stratégie fonctionnelle des deux essences face au stress hydrique mais aussi l'aptitude à une utilisation différente de l'eau du sol. Pour affiner les résultats nous avons estimé la profondeur du prélèvement de l'eau par les racines des individus lors d'une période de sécheresse intense.

Les différences observées sur la croissance des individus sont-elles liées aux mécanismes d'utilisation de l'eau ?

Le chêne semble tirer profit de l'association avec le pin alors que ce dernier semble plutôt subir la compétition du chêne. Nous avons voulu étudier plus finement l'effet de la composition du peuplement. Cette deuxième partie de



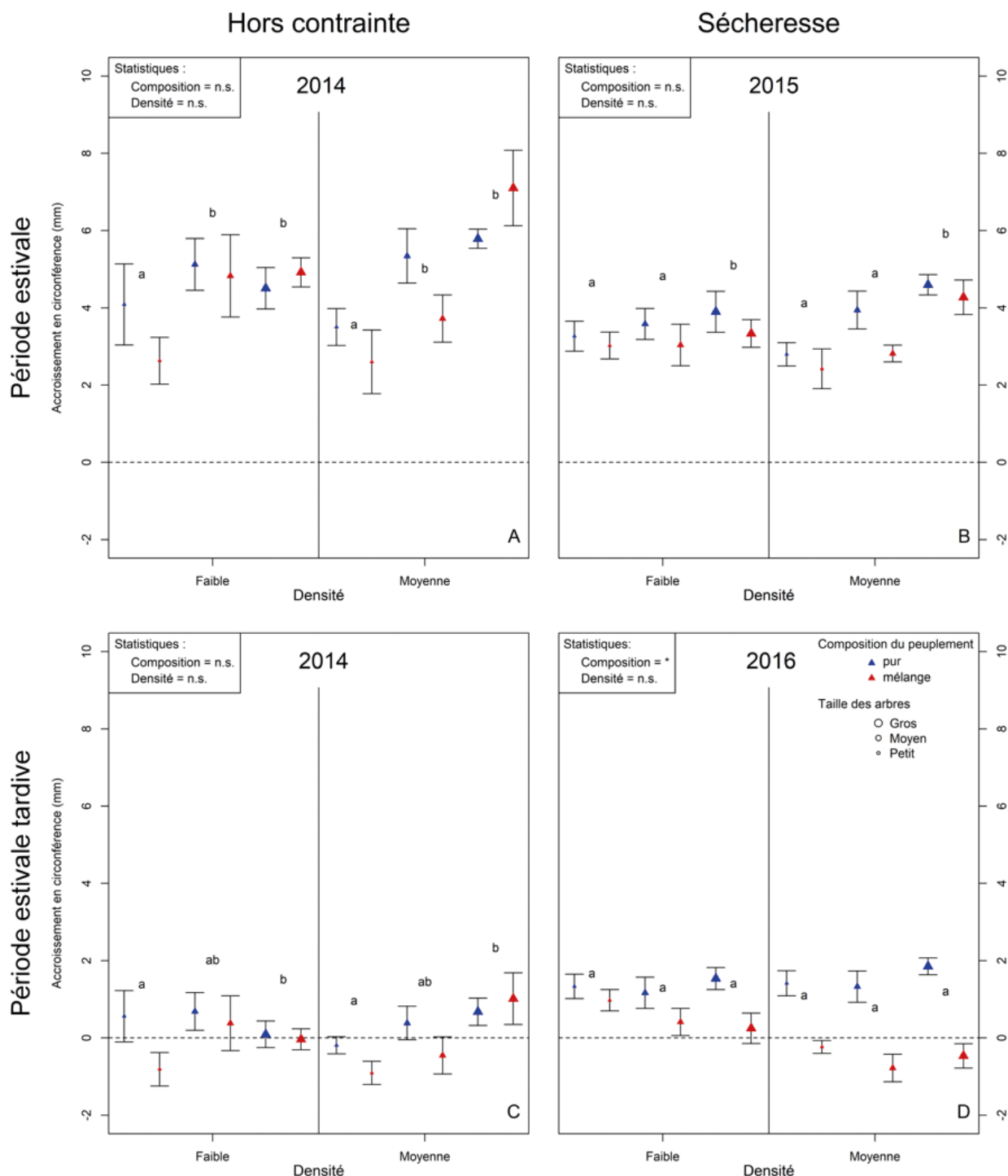
Quercus petraea



↑ **Figure 3.** Accroissements moyens en circonférence des chênes, sur la période équivalente, entre l'année 2014 hors contrainte (A et C) et les années à sécheresse marquée : stress estival de 2015 (B) et sécheresse estivale tardive de 2016 (D).
Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard à la moyenne. Les lettres a et b représentent la différence statistique (p -value $< 0,05$) des accroissements entre les différents groupes de tailles. La significativité des effets sylvicoles est représentée de cette manière : p -value $< 0,001 = ***$, p -value $< 0,01 = **$, p -value $< 0,05 = *$ et p -value $> 0,05 = \text{n.s.}$

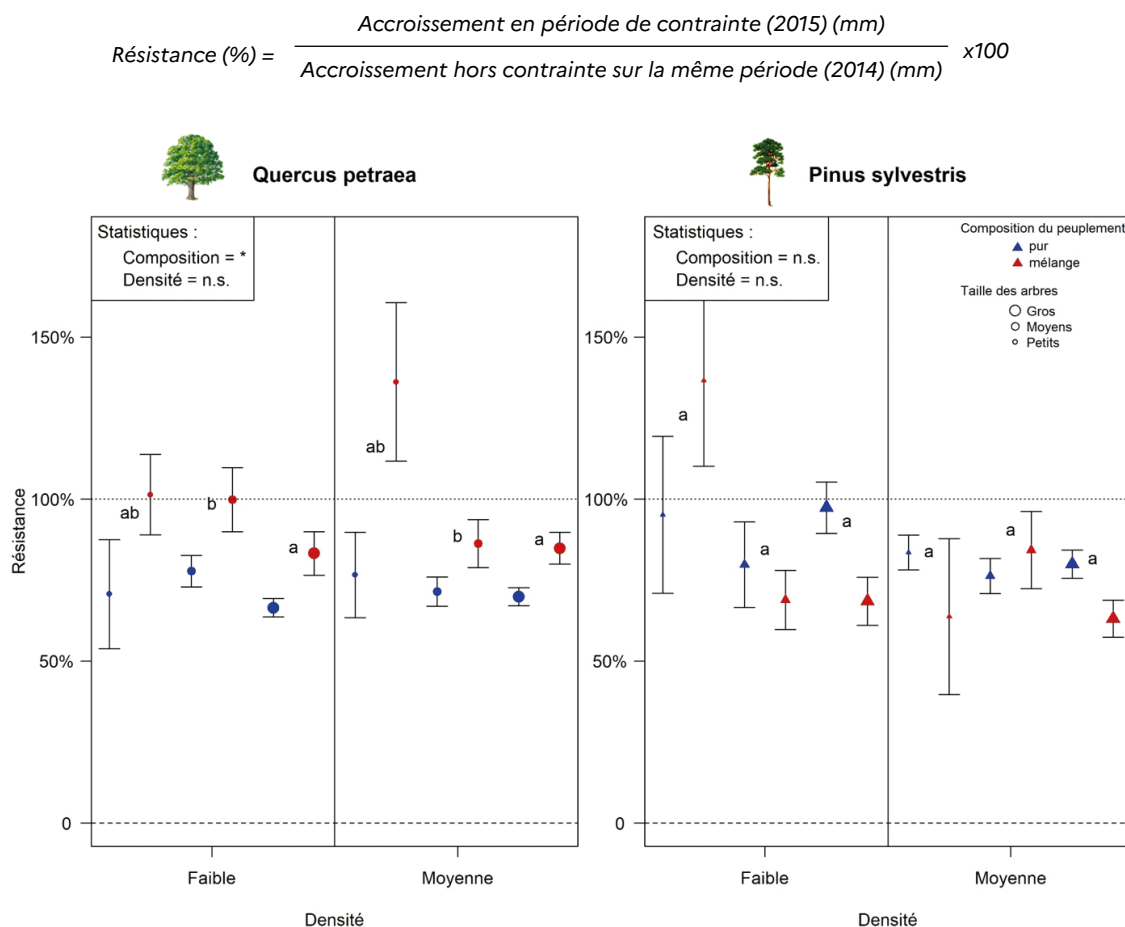


Pinus sylvestris



↑ **Figure 4.** Accroissements moyens en circonférence des chênes, sur la période équivalente, entre l'année 2014 hors contrainte (A et C) et les années à sécheresse marquée : stress estival de 2015 (B) et sécheresse estivale tardive de 2016 (D).

Les barres d'erreur représentent l'erreur standard à la moyenne. Les lettres a et b représentent la différence statistique (p -value < 0,05) des accroissements entre les différents groupes de tailles. La significativité des effets sylvoicoles est représentée de cette manière : p -value < 0,05 = * et p -value > 0,05 = n.s.



↑ **Figure 5.** Résistance moyenne (%) de la croissance du chêne et du pin lors de la contrainte estivale de 2015, en monoculture ou mélange et pour les deux densités de peuplement. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard à la moyenne et les lettres les différences significatives entre les groupes de tailles.

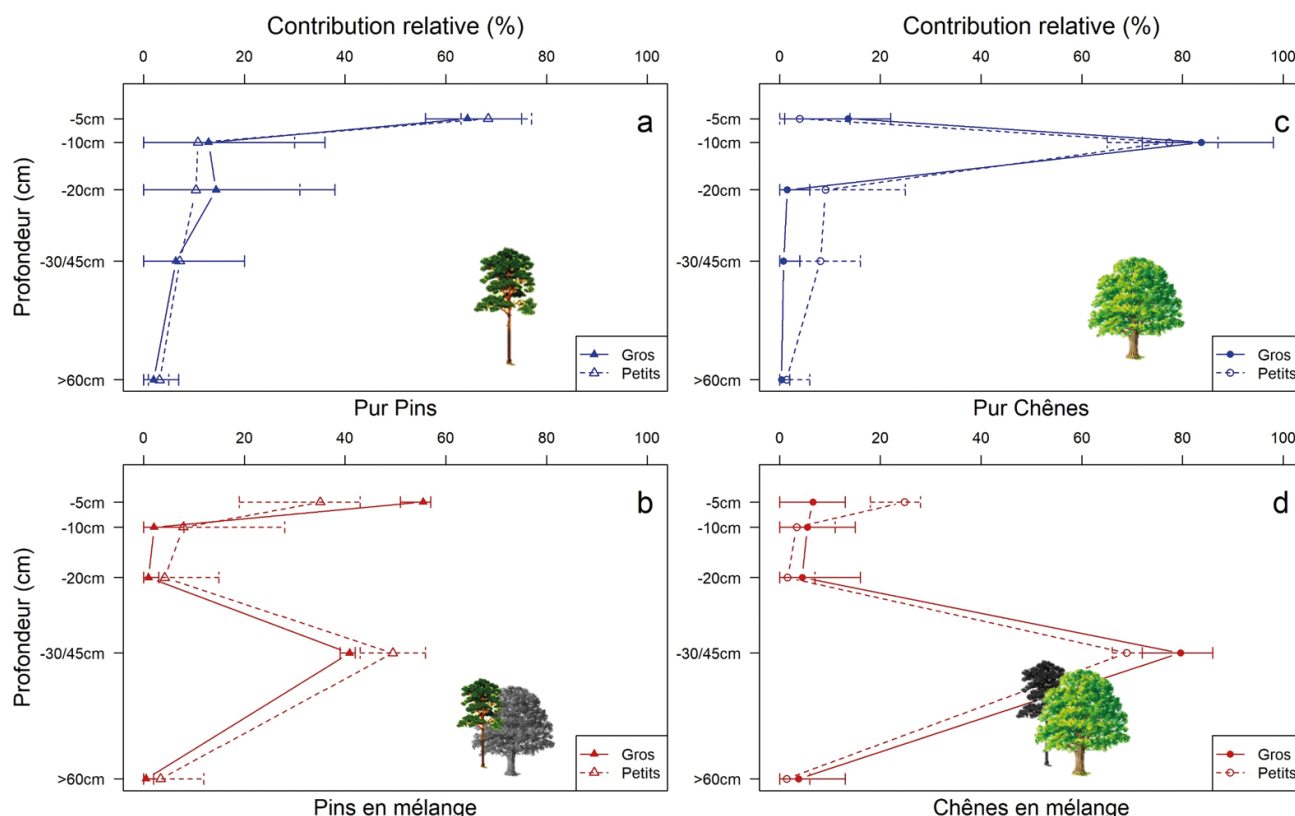
l'étude porte sur les parcelles à densité moyenne (RDI = 0.7), de façon à maximiser les interactions entre les individus. Nous avons en particulier cherché à savoir s'il s'instaurait, au niveau racinaire, une complémentarité de niche entre les chênes sessiles et pins sylvestres en peuplement mélangés de la forêt d'Orléans ; si les deux essences exploitaient des zones différentes du sol pour éviter d'entrer en concurrence l'une avec l'autre.

Méthode

Pour estimer la profondeur à laquelle les racines des arbres absorbent l'eau, nous avons utilisé l'abondance relative des isotopes stables des éléments de l'eau (^{16}O et ^{18}O , ^1H et ^2H) dans le sol et dans la sève brute du xylème. En voici sommairement le principe. À la chaleur du soleil, l'eau du sol s'évapore et cette évaporation s'amenuise à mesure que la profondeur augmente. Les molécules d'eau constituées des isotopes ^{16}O et ^1H s'évaporent plus facilement que celles constituées des isotopes correspondants ^{18}O et ^2H , car ceux-ci sont plus lourds. Cette évaporation préférentielle modifie leur abondance relative par rapport à leur abondance naturelle. Grâce à ce phénomène, un gradient d'abondance des isotopes en fonction de la profondeur dans le sol se constitue, et des mesures de ces iso-

topes à différentes profondeurs permettent de le caractériser. Par ailleurs, il a été montré que le prélèvement de l'eau par les racines est indifférent aux isotopes qui la composent (aucun effet de sélection isotopique, l'abondance relative est la même dans l'eau prélevée que dans l'eau du sol où elle est prélevée). En conséquence, la « signature isotopique » de l'eau dans la sève brute correspond à celle de l'eau située à la profondeur de prélèvement par les arbres. Nous pouvons ainsi estimer directement les profondeurs de prélèvement des individus, de manière non destructive.

Dans chacune des placettes de densité moyenne, nous avons sélectionné deux gros individus et deux petits individus de chaque essence, soit 48 arbres (2 individus x 2 tailles x 2 compositions (pur et mélange) x 2 essences (pins et chênes) x 3 répétitions = 48 individus). Sur chacun nous avons prélevé des rameaux à trois dates pendant l'été 2016. Afin de pouvoir lier l'eau de la sève brute des arbres (rameaux) à l'eau du sol, nous avons échantillonné le sol à différentes profondeurs (5 cm, 10 cm, 20 cm, 30 cm, 40 ou 45 cm, 60 cm, 80 cm) et la nappe à 12 m de profondeur. L'eau de l'ensemble de ces échantillons a été extraite et analysée au laboratoire d'écologie et des isotopes stables de l'Université de Bâle (Suisse). L'eau provenant des diffé-



↑ **Figure 6.** Contribution relative (%) des différentes sources potentielles du sol à la signature isotopique de l'eau dans la sève brute du xylème des arbres. Pour les pins en monoculture (a) les pins en mélange (b), les chênes en monoculture (c) et les chênes en mélange (d). Les barres représentent le 1er et le 99ème percentile de la distribution.

rentes profondeurs du sol a été regroupée en cinq « sources potentielles » afin de faciliter l'analyse statistique : 5 cm, 10 cm, 20 cm, 30/45 cm et > 60 cm de profondeur.

Pour estimer la contribution relative de chaque source potentielle d'eau du sol au mélange d'eau qui compose la sève brute du xylème, nous avons utilisé le modèle mixte IsoSource®, disponible gratuitement sur le site de l'agence américaine de protection de l'environnement (références et description dans Bello et al., 2019a).

Nous avons également réalisé, pour les 48 arbres échantillonnés, des mesures de potentiel hydrique foliaire de base (PHFB) afin d'estimer leur niveau de stress engendré par la contrainte hydrique. Le PHFB correspond à la mesure de la pression hydrique dans les vaisseaux conducteurs des feuilles quand les arbres ne transpirent pas, avant le lever du soleil. Le potentiel hydrique des feuilles est alors à l'équilibre avec celui du sol dans lequel les racines sont actives ; il indique la force avec laquelle l'eau est liée au sol. Ainsi, plus la valeur de ce PHFB est négative, plus la force nécessaire pour extraire l'eau est importante et donc plus la contrainte (et le stress) est élevée.

Les échantillons ont été conditionnés en sachets hermétiques avec saturation de la pression de vapeur d'eau afin d'éviter toute transpiration résiduelle avant la mesure en laboratoire, au plus tard dans les 3 heures suivant le prélèvement.

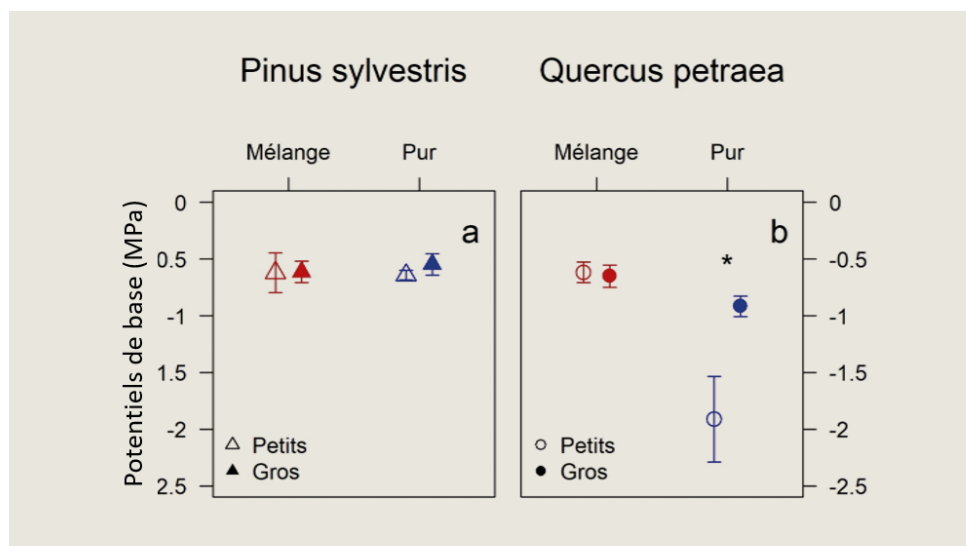
■ Un prélèvement moins superficiel dans les mélanges

Nous présentons ici le résultat de la campagne du 7 septembre 2016, alors que la teneur en eau du sol était minimale et que les arbres subissaient une sécheresse intense.

La contribution relative des différentes sources potentielles d'eau du sol dans l'eau de la sève brute du xylème est exprimée en pourcentage : 100 % de contribution relative signifie donc que l'eau de la sève provient totalement de l'horizon considéré et, à l'inverse, 0 % signifie que l'eau de la sève ne contient pas d'eau provenant de cet horizon. Il s'agit bien de proportions et non de quantités d'eau prélevées, lesquelles en cette période de forte contrainte devaient être très faibles.

Les arbres en monocultures ont révélé une contribution relative très majoritaire des couches superficielles du sol, de l'ordre de 66 % pour les pins et de 80% pour les chênes (fig. 6a et c). La contribution des couches plus profondes (>30 cm) ne dépassait pas 25 % pour l'ensemble des sources potentielles pour le chêne (fig. 6c).

En peuplements mélangés, la situation est nettement différente. Les pins ont révélé deux sources majoritaires d'approvisionnement en eau : l'horizon très superficiel a globalement contribué pour 55% environ et la couche 30-45 cm de profondeur pour 40% environ ; chez les pins de petite



← **Figure 7.** Potentiels hydriques foliaires de base moyens ($\pm$ SE) pour les petits et gros pins sylvestres (a) et chênes sessiles (b) en fonction de la composition du peuplement (pur ou mélangé) lors de la campagne de mesure du 7 septembre 2016. L'astérisque signale la différence significative entre les potentiels des petits et gros chênes en monoculture.

taille, la contribution des sources profondes dépasse même celle de la surface (fig. 6b). Cette contribution de la couche 30-45 cm est encore plus importante pour les chênes en peuplement mélangé, 80% en moyenne, et surtout pour les gros individus chez lesquels la source très superficielle contribue pour moins de 10 % en moyenne (fig. 6d).

L'intérêt de prélever l'eau à des profondeurs différentes entre les deux essences est de se partager la ressource et ainsi diminuer la compétition entre les individus. Nous avons estimé cette interaction à l'aide des mesures de potentiel hydrique foliaire de base (PHFB).

Chez les pins, les PHFB ne différaient ni selon la taille des individus ni selon la composition du peuplement (fig. 7). Chez les chênes en revanche, ils étaient davantage négatifs -les arbres étaient plus stressés- en peuplements purs qu'en peuplements mélangés, bien que cet effet ait une faible significativité statistique. De plus, les potentiels des petits chênes étaient significativement plus négatifs que ceux des gros individus en peuplements purs, alors qu'il n'y avait aucune différence entre les tailles en peuplements mélangés (fig. 7). Ce résultat est cohérent avec celui de la profondeur de prélèvement.

■ Bilan sur les mécanismes d'utilisation de l'eau

Au cours de cette période très contraignante, le chêne en mélange a considérablement augmenté la proportion de prélèvement dans des horizons semi-profonds (30-45 cm) par rapport à la monoculture, tandis que pour les pins l'acquisition de l'eau est plus partagée qu'en monoculture entre surface et couches plus profondes. Cette complémentarité partielle diminue le stress subi par les chênes en mélange, ce qui est confirmé par des mesures de PHFB moins négatives qu'en monoculture. C'est particulièrement net pour les petits chênes, encore plus stressés en monoculture que les gros individus alors que cette différence disparaît en peuplement mélangé.

La différence de stratégie fonctionnelle entre les deux essences face au stress hydrique (réduction précoce de la transpiration chez le pin, maintien des échanges gazeux chez le chêne) n'est probablement pas la seule explication de ces résultats. La littérature indique aussi que certaines essences, comme dans notre cas, peuvent utiliser l'eau provenant de couches plus profondes et d'autres non, grâce notamment à la plasticité phénotypique racinaire ou encore aux associations mycorhiziennes. Cependant, on aurait pu s'attendre à des différences encore plus marquées sur les profondeurs de prélèvements. Il est probable que la présence d'un plancher argileux à environ 50 cm de profondeur dans le sol de nos parcelles ait agi comme une barrière physique limitant la prospection racinaire, notamment pour les chênes qui sont potentiellement plus aptes que les pins à développer un système racinaire en profondeur.

Conclusion

Nous avons pu mettre en évidence que les stratégies sylvicoles envisagées pour ces peuplements face au changement climatique -mélange et baisse densité- n'ont pas les mêmes effets sur les deux essences. Souvent, le mélange permet à l'essence plus compétitrice, ici le chêne sessile, de bénéficier de la cohabitation avec la seconde essence au détriment de cette dernière. La stratégie des pins, plus conservatrice de la ressource en eau, entraîne une augmentation de la ressource disponible pour les chênes qui en tirent profit lors des sécheresses, lui permettant de maintenir une croissance plus importante qu'en monoculture. Seulement, si cela a permis de diminuer le stress des chênes en peuplement mélangés (grâce aussi à une complémentarité partielle de niche au niveau du prélèvement racinaire en eau), le stress des pins est resté identique quelle que soit la sylviculture. Ces interactions semblent être régulées par le niveau de densité de peuplement : les effets de la composition du peuplement (mélange vs monocultures) n'étaient plus perceptibles en densité faible.

Il semble alors que ces solutions sylvicoles ne permettront pas, à elles seules et dans ce contexte forestier, d'augmenter l'acclimatation aux changements climatiques de ces deux essences. En bénéficiant à l'essence la plus compétitive au détriment de la seconde, qui serait donc plus affaiblie (potentiellement plus sensible en cas d'attaque pathogène, par exemple), elles maintiennent une certaine vulnérabilité. L'étude de la mortalité dans ces peuplements sera importante pour conclure sur l'acclimatation de ces peuplements aux changements climatiques.

**Jordan Bello^{1,2}, Patrick Vallet^{2,3}, Thomas Pérot²,
Lucie Arnaudet¹, Aurore Calas¹, Charlotte Prout¹,
Daniel Devanne¹, Nathalie Korboulewsky²**

1. ONF, Pôle Recherche Développement et Innovation de Boigny-sur-Bionne

2. INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45)

3. INRAE Lyon-Grenoble, UR LESSEM



INRAE

RÉFÉRENCES

- Bello, J., 2019. Réactions à la contrainte hydrique des chênes sessiles et pins sylvestres en fonction de la sylviculture : étude de la croissance secondaire et de l'utilisation de l'eau (Thèse de doctorat, spécialité Sciences forestières). Doctorat en Biologie forestière, université d'Orléans.
- Bello, J., Hasselquist, N.J., Vallet, P., Kahmen, A., Perot, T., Korboulewsky, N., 2019a. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought. *Plant Soil* 437, 93–115. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03951-z>
- Bello, J., Vallet, P., Perot, T., Balandier, P., Seigner, V., Perret, S., Couteau, C., Korboulewsky, N., 2019b. How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events? *For. Ecol. Manag.* 432, 436–445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.044>
- Boyden, S., Binkley, D., Senock, R., 2005. Competition and facilitation between eucalyptus and nitrogen-fixing *falcata* in relation to soil fertility. *Ecology* 86, 992–1001. <https://doi.org/10.1890/04-0430>
- Durand, Y., Brun, E., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for. *Ann. Glaciol.* 18, 65–71.
- Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *For. Ecol. Manag.* 304, 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.038>
- 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. *Ecol. Model.* 116, 269–283. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00205-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00205-1)
- Korboulewsky, N., Pérot, T., Balandier, P., Ballon, P., Barrier, R., Boscardin, Y., Richard, E.D., Dumas, Y., Ginisty, C., Gosselin, M., 2015. OPTMix-Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mixte. *Rendez-Vous Tech. ONF* 60–70.
- Lu, H., Mohren, G.M., den Ouden, J., Goudiaby, V., Sterck, F.J., 2016. Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen–deciduous but not in deciduous–deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *For. Ecol. Manag.* 376, 321–332.
- Monteith, J.L., 1981. Evaporation and surface temperature. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 107, 1–27.
- Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. Math. Phys. Sci.* 193, 120–145.
- Perot, T., Picard, N., 2012. Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecol. Res.* 27, 83–94. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0873-9>
- Toigo, M., Perot, T., Courbaud, B., Castagnérol, B., Gégout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H., Vallet, P., 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *J. Ecol.* 106, 1073–1082. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12811>
- Toigo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* 103, 502–512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353>