



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-03900857v1

HAL Id: hal-03900857

<https://hal.inrae.fr/hal-03900857v1>

Submitted on 15 Dec 2022 (v1), last revised 31 Jan 2023 (v2)

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.



Nicolas Drapier / ONF

↑ Peuplement subnaturel de la RBI Montagne de Lure (04)

Perspective d'utilisation des données

En parallèle au travail d'enquête, un essai d'analyse multi-critères des peuplements à potentiel de subnaturalité a été développé et appliqué aux peuplements identifiés en 1995. L'objectif d'une analyse de ce type est de pouvoir mieux caractériser l'intérêt des peuplements par rapport à leurs caractéristiques biologiques (indigénat, maturité...) et à l'influence contraire de leur degré d'anthropisation (pastoralisme, charbonnage, ancienneté...). Cette démarche exploratoire est détaillée dans le mémoire de fin d'études associé à ce travail (Riedweg C., 2020). Elle pourrait être utilisée sur les données de la nouvelle enquête, une fois que les peuplements encore non vérifiés auront été renseignés. L'utilisation de cette analyse multi-critères nécessiterait, en complément, une confrontation avec l'avis d'expert des référents réserves des DT et des services gestionnaires des peuplements ainsi caractérisés, afin d'ajuster et valider la méthode.

Malgré les limites du travail réalisé, l'inventaire des peuplements à potentiel de subnaturalité -avec caractérisation de leur intérêt- peut être un outil d'aide à la décision dans la gestion forestière, lors de réflexions sur les aménagements et pour la création de trames de vieux bois. Cela peut éventuellement aboutir à la création de réserves biologiques intégrales, mais il faut surtout souligner, vu les centaines de sites mis en évidence, de taille et d'intérêt patrimonial variables, que l'aménagement forestier et ses classements «hors sylviculture» ont potentiellement un rôle prépondérant pour la préservation à grande échelle de tels peuplements.

Au moment de la rédaction du présent article (février 2021), la nouvelle Stratégie nationale aires protégées (SNAP) 2020-2030 vient d'être adoptée, et avec elle le principe (adopté en Conseil de défense écologique dès novembre 2019) de classement de 70 000 ha de forêts métropolitaines sous protection forte. En ce qui concerne la contribution des forêts domaniales, pour laquelle l'ONF est chargé de faire des propositions aux ministères de l'Agriculture et de l'Ecologie, celles-ci devraient concerner en particulier des espaces d'ores et déjà hors sylviculture, afin de pérenniser cette libre évolution et de développer la naturalité de ces espaces, pour répondre à ces deux enjeux particuliers identifiés par la SNAP. Dans cette perspective, l'enquête sur les peuplements subnaturels devrait trouver l'utilité particulière, à brève échéance, d'aider à objectiver le niveau de naturalité et d'intérêt patrimonial des divers espaces hors sylviculture envisagés pour contribuer à ces espaces sous protection forte.

Céline Riedweg

ONF - Direction forêts et risques naturels (DFRN)

RÉFÉRENCES

- Commenville P., 2001. Forêts subnaturelles des Vosges, mise en valeur et perspectives. Nancy : ENGREF. Mémoire de fin d'études. 57 p. + annexes
- Goux N., Savoie J.-M. (coordinateurs), Bouteloup R., Corriol G., Cuypers T., Hanneiro C., Infante Sanchez M., Maillé S., et Marc D., 2019. Inventaire et caractérisation des noyaux de « vieilles forêts de plaine » Pour une continuité de la trame forestière entre Pyrénées et Massif-Central. Conservatoire d'espaces naturels Midi-Pyrénées / Ecole d'ingénieurs de Purpan, 64 p. + annexes
- Greslier N., Renaud J.-P., et Chauvin Ch., 1995. Les forêts subnaturelles de l'arc alpin français, réflexion méthodologique pour un recensement et une typologie des principales forêts alpines peu transformées par l'homme. Revue Forestière Française, 47(3), pp. 241- 254.
- ONF, 1998. Instruction sur les réserves biologiques intégrales dans les forêts relevant du régime forestier (instruction n° 98-T-37 du 30 décembre 1998), 36 p.
- Ponthus C., 1996. Inventaire des forêts subnaturelles des Pyrénées françaises. Toulouse : ENSA Toulouse, ONF (STIR Sud-Ouest). Mémoire de 3^{ème} année, 60 p.
- Riedweg C., 2020. Peuplements subnaturels des forêts publiques de France métropolitaine : méthodologie d'inventaire national des peuplements forestiers à potentiel de subnaturalité. Nancy : L'institut Agro – Montpellier SupAgro, AgroParisTech – ENGREF, ONF. Mémoire de fin d'études, 74 p. + annexes
- Rossi M., Bardin P., Cateau E., et Vallauri D., 2013. Forêts anciennes de Méditerranée et des montagnes limitrophes. Référence pour la naturalité régionale. Marseille : WWF France. 143 p. + annexes numériques
- Savoie J.-M. (coordinateur), Bartoli M., Blanc F., Brin A., Brustel H., Cateau E., Corriol G., Dejean S., Goux N., Hanneiro C., Infante Sanchez M., Larrieu L., Marcillaud Y., Valladares L., et Victoire C., 2015. Vieilles forêts pyrénéennes de Midi-Pyrénées. Deuxième phase. Evaluation et cartographie des sites. Recommandations. Rapport final. Ecole d'ingénieurs de PURPAN, DREAL Midi-Pyrénées, 125 p.

Quels intérêts et limites du mélange d'essences face aux changements globaux ? Les apports du dispositif OPTMix

OPTMix est le dispositif expérimental ambitieux qu'INRAE a installé en 2015 en forêt domaniale d'Orléans pour étudier le fonctionnement des peuplements mélangés chêne-pin dans une perspective d'adaptation aux changements globaux. Les premiers résultats engrangés sont encore très partiels mais déjà éclairants. Le présent article en dresse un tableau général et fait office d'introduction pour un exemple particulier, un travail de thèse que nous présentons à la suite, dans un article distinct.

Résumé

Les mélanges d'essences et la baisse de la densité des arbres dans les peuplements sont des pratiques envisagées comme solution face au changement global. Elles peuvent aider à préserver les forêts et les services qu'elles rendent comme la production de bois, le stockage de carbone et la préservation de la biodiversité. Le dispositif OPTMix, unique en France, étudie les effets du climat, de la gestion sylvicole (mélange et densité) et de la présence des grands herbivores, et leurs interactions sur le fonctionnement des forêts de plaine. Réparti sur quarante hectares, il comporte trente-trois placettes de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) en peuplements monospécifiques ou en mélange, fortement instrumentées pour mesurer le microclimat, la croissance des arbres, la dynamique du sous-bois dont la régénération du peuplement, la gestion des ressources (eau, lumière, nutriments), et la biodiversité (flore vasculaire, bryophytes, lichens, carabes, microfaune du sol). Les premiers résultats montrent que l'intérêt du mélange n'est pas systématique pour les différents services étudiés, et aussi que l'identité des essences détermine à la fois l'intensité et le sens des effets observés. Les dernières années de fortes sécheresses montrent également que l'intérêt des mélanges reste limité pour faire face aux changements climatiques annoncés. De plus, pour la biodiversité, il est recommandé de conserver une mosaïque de type de peuplements à l'échelle du massif, avec des purs de différentes essences et des mélanges plutôt que de généraliser les peuplements mélangés.

Les gestionnaires forestiers doivent relever plusieurs défis : adapter les forêts au changement climatique, répondre à la demande croissante de bois, préserver la biodiversité et la qualité des sols, et assurer le renouvellement des peuplements sous contraintes multiples (conditions stationnelles, compétition végétale, agents pathogènes, ravageurs, ongulés sauvages...). Deux stratégies sylvicoles sont notamment envisagées : (1) réduire la densité des arbres pour limiter le prélèvement en eau du peuplement dans un climat futur où l'augmentation des températures et des sécheresses va engendrer une contrainte hydrique plus forte, et (2) selon le principe de complémentarité, mélanger les essences au sein d'un même peuplement pour favoriser la résistance et la résilience des peuplements à divers aléas biotiques et abiotiques. Différentes essences ne vont pas être affectées avec la même intensité et parfois l'une peut compenser l'autre (Pérot et al. 2013). Toutefois, ces deux scénarios ne donnent pas de résultats univoques dans la littérature, et leur efficacité peut dépendre d'autres contraintes que celle du changement climatique. Il est donc fondamental de progresser sur la compréhension des mécanismes en jeu, notamment les interactions entre les différentes composantes de l'écosystème, avant de proposer tel ou tel scénario à la gestion.

Le dispositif OPTMix (*Oak Pine Tree Mixture* ; <https://optmix.inrae.fr>) installé par INRAE en 2015 en forêt domaniale d'Orléans, avec le soutien de la région Centre Val-de-Loire, de l'Office national des forêts et du département du Loiret, teste les facteurs densité et mélange dans des peuplements de chêne sessile et de pin sylvestre associés avec la présence ou l'exclusion des ongulés sauvages. Il vise à mieux comprendre le fonctionnement global de l'écosystème et notamment la croissance des arbres, l'utilisation et l'allocation des ressources (eau, nutriments, lumière), la dynamique de la biodiversité et de la végétation du sous-bois, y compris la régénération des arbres. L'objectif de cet article est de faire un point de l'avancement des travaux de recherches sur le dispositif OPTMix, des résultats acquis et de ceux, nombreux, qui restent encore à valider.

Présentation succincte du dispositif OPTMix

OPTMix est un réseau expérimental composé de trente-trois placettes (de 0,5 ha avec une zone tampon périphérique) sélectionnées dans des peuplements forestiers équiennes de pin sylvestre et de chêne sessile, de soixante à quatre-vingts ans, en région tempérée de plaine (forêt domaniale d'Orléans, Loiret). L'expérimentation couvre au total quarante hectares et comporte trois répétitions pour chaque combinaison de facteurs :

- Composition : placettes de chêne pur, de pin pur, et de mélange pin-chêne à parts égales ;
- Densité (trois niveaux de densité) : placettes à densité faible correspondant à une sylviculture dynamique (RDI¹ = 0,4) et des placettes à densité moyenne correspondant à une sylviculture conservatrice (RDI = 0,7), plus des placettes à densité maximale dans les peuplements mélangés (RDI objectif = 1) ;
- Herbivorie : placettes clôturées. La comparaison des placettes d'enclos-exclos permet d'étudier l'effet de la présence ou l'absence des grands herbivores dans les peuplements de densité faible.

La plupart des placettes sont équipées d'appareils de mesure du microclimat et des ressources, en particulier pour le bilan hydrique : capteurs de température, d'humidité relative de l'air, de rayonnement ; pluviomètres, sondes d'humidité du sol à trois profondeurs ; piézomètres (photo 1). Des dendromètres automatiques ont été installés sur un échantillon d'arbres afin de suivre leur croissance en continu. Ainsi, plus de deux millions de données sont enregistrées par an. En parallèle, des mesures régulières sont réalisées pour évaluer la dynamique de populations d'herbivores (ongulés sauvages et micromammifères), la diversité des communautés du sous-bois (flore vasculaire, bryophytes, lichens, mésofaune²), la croissance de la végétation et de la régénération forestière, et l'état sanitaire et physiologique des arbres (ex. stress hydrique, nutrition minérale). L'installation et les équipements d'OPTMix sont détaillés dans le un précédent article de RDVT (Korboulewsky et al. 2015). Ce dispositif permet d'aborder des questions capitales pour la gestion forestière future :

- Les stratégies sylvicoles testées sont-elles bénéfiques à la résistance du peuplement lors de sécheresses ?
- Quels sont les effets du mélange et de l'ouverture du peuplement sur la consommation en eau et la croissance du peuplement ?
- Quels sont les facteurs clefs pour permettre la régénération dans les peuplements mélangés ?

Certaines de ces questions ne seront tranchées qu'après plusieurs années de travaux. Toutefois, dans cet article nous donnons certains éléments de réponses grâce aux cinq premières années de suivi du dispositif associé à un éclairage issu de la littérature.

La croissance : réduire la vulnérabilité face aux contraintes hydriques

Comment les deux stratégies sylvicoles envisagées (densité, mélange) jouent-elles sur la vulnérabilité des arbres face aux contraintes hydriques ? Concernant l'effet du mélange d'espèces en conditions limitantes la littérature fait état de résultats encore très partiels et contradictoires car ils dépendent de l'identité des espèces en mélange et du contexte pédoclimatique (Bertness & Callaway, 1994 ; Grossiord et al. 2014 ; Grossiord et al. 2015). Au sein du dispositif OPTMix, nous suivons la croissance intra-annuelle sur plus de deux cents arbres depuis 2014. Grâce à cela nous avons pu montrer que le déficit hydrique du sol était le facteur principal qui expliquait la variabilité interannuelle de la croissance du chêne sessile et du pin sylvestre, avec une croissance radiale réduite de 40 %, voire nulle pour certains arbres, lorsque les précipitations ne sont plus suffisantes pour combler la demande des arbres (Toigo et al., 2015).



↑ Photo 1. Relevé d'une centrale d'acquisition des données des capteurs du microclimat dans les parcelles forestières du dispositif OPTMix

Grégoire Maisonneuve / INRAE

La thèse de J. Bello a permis d'affiner ces premiers résultats (Bello et al., 2019). Son travail montre que pendant un épisode de sécheresse estival, la réduction de la densité n'est favorable que sur le chêne : les chênes poussant en densité faible (RDI : 0,4) avaient une meilleure croissance que les chênes en densité moyenne (RDI : 0,7). Il montre également un effet du mélange positif sur la croissance des chênes au détriment des pins mais uniquement dans les densités moyennes, et lors d'une sécheresse estivale tardive (Bello, ce numéro).

Ces travaux confirment que l'effet de la sylviculture, ici l'effet de la densité et du mélange d'essences, dépend de l'identité de l'essence considérée et du type de sécheresse (précocité, intensité). Cependant, il faudra évaluer sur le long terme l'effet des sécheresses plus intenses et/ou plus fréquentes.

Contraintes thermique et hydrique s'additionnent au détriment des arbres

Le bilan en eau des écosystèmes végétaux a deux composantes principales : un apport d'eau par les pluies et une perte d'eau par évaporation du sol, transpiration des végétaux et interception d'une partie des pluies par ces végétaux. Dans de nombreuses régions, les pluies estivales sont amenées à se raréfier, tandis que l'augmentation généralisée des températures accroît l'évaporation des sols et la transpiration des végétaux. La résultante de ces deux processus est donc un bilan en eau plus négatif conduisant à une contrainte hydrique accrue pour les végétaux. Les équipements de météorologie environnementale associés à des mesures écophysiologiques permettent d'étudier l'effet de l'identité de l'essence (chêne ou pin), du mélange et de la densité des arbres sur ce bilan.

Dans le réseau OPTMix, les résultats sont encore partiels. L'effet identité de l'espèce est assez clair : le pin consomme moins d'eau que le chêne. L'effet de la densité du peuplement arboré semble également jouer dans le sens d'une moindre consommation d'eau dans les peuplements les moins denses (RDI = 0,4), ce qui est une observation courante (Aussenac, 2000). Enfin dans les parcelles en mélange, l'absorption de l'eau pourrait avoir lieu plus en profondeur, permettant aux arbres un accès à une ressource en eau disponible lors de sécheresse. Mais cela ne signifie pas pour autant que le bilan en eau est meilleur, comme cela a été montré dans diverses études : un meilleur accès à l'eau entraîne une plus forte transpiration des arbres et le réservoir se vide donc plus vite.

Dans OPTMix nous nous heurtons à un problème méthodologique majeur qui est de quantifier l'apport de la nappe d'eau temporaire, dont la hauteur fluctue en fonction des périodes. Le bilan en eau est alors difficile à établir avec certitude. Ce d'autant plus que la taille effective du réservoir dépend aussi de la profondeur de prospection des racines et de leur capacité à absorber l'eau, à plus ou moins grande profondeur. Dans l'immédiat, nous n'avons encore que partiellement exploré cette question. Une manière indirecte de faire est de confronter les don-



Nathalie Korboulewsky / INRAE

↑ Photo 2. Prélèvement de feuilles et d'aiguilles dans le houppier pour réaliser un diagnostic foliaire et évaluer l'état nutritionnel des arbres. (analyses chimiques et comparaison à des seuils d'optimum et de carence)

nées obtenues pour le bilan en eau au niveau de stress effectivement subi par les arbres (Bello et al., ce numéro). Ainsi les pertes de croissance enregistrées sur les dendromètres automatiques, puis la diminution du potentiel hydrique des feuilles (indicateur du stress hydrique subi par le végétal), la diminution en sucres solubles et de réserve des organes, caractérisent mieux la contrainte subie par les arbres qu'un bilan hydrique partiel. La mesure de ces données encore parcellaires doit se poursuivre. Cependant les premiers résultats indiquent que les solutions techniques comme la diminution de la densité des arbres et l'utilisation du pin et du chêne en mélange ont atteint leur limite face aux contraintes hydriques et thermiques inégalées de ces trois dernières années (2018 – 2020). Chaque année, nous observons un niveau d'humidité des horizons profonds (> 60 cm) de plus en plus faible, et la pluviométrie hivernale peine parfois à recharger le réservoir, sans compter qu'il faut raisonner à une échelle plus large, certainement celle du bassin versant, pour comprendre l'ensemble des mécanismes liés à cette ressource en eau. Ensuite, nous avons sans doute sous-estimé l'effet négatif des périodes de canicule (42°C mesurés sous couvert en 2019) sur le fonctionnement des arbres, même en dehors d'une contrainte hydrique marquée. Ce point mérite des approfondissements. Sur OPTMix les températures élevées semblent affecter plutôt les pins mais si les températures continuent de grimper au rythme actuel, il sera difficile de préconiser des solutions techniques sur les peuplements de chêne sessile et de pin sylvestre en place.

1. RDI, Relative Density Index ou en français 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). Cette 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 et 1 ; la limite inférieure théorique (RDI = 0).

2. Espèces animales de 0,2 à 4 mm de longueur présentes dans la litière et le sol



→ Photo 3 a et b. Mesure de semis de pin sylvestre dans un peuplement mélangé du dispositif OPTMix.



Grégoire Maisonneuve / INRAE

Les nutriments : améliorer la nutrition minérale

Un des facteurs clefs de la croissance des peuplements est la nutrition minérale des arbres qui est modulée notamment par la fertilité du sol et le niveau de compétition intra et interspécifique. De nombreux sols forestiers sont considérés comme pauvres pour au moins un élément nutritif, généralement le phosphore (P), le magnésium (Mg) et/ou le potassium (K). Pour les sols du dispositif OPTMix, les trois éléments présentent des teneurs limitantes pour la nutrition minérale des arbres. Nos travaux tentent de répondre à la question de savoir dans quelles mesures les peuplements mélangés chêne-pin modifient le cycle des éléments et quels en sont les éventuels bénéfices.

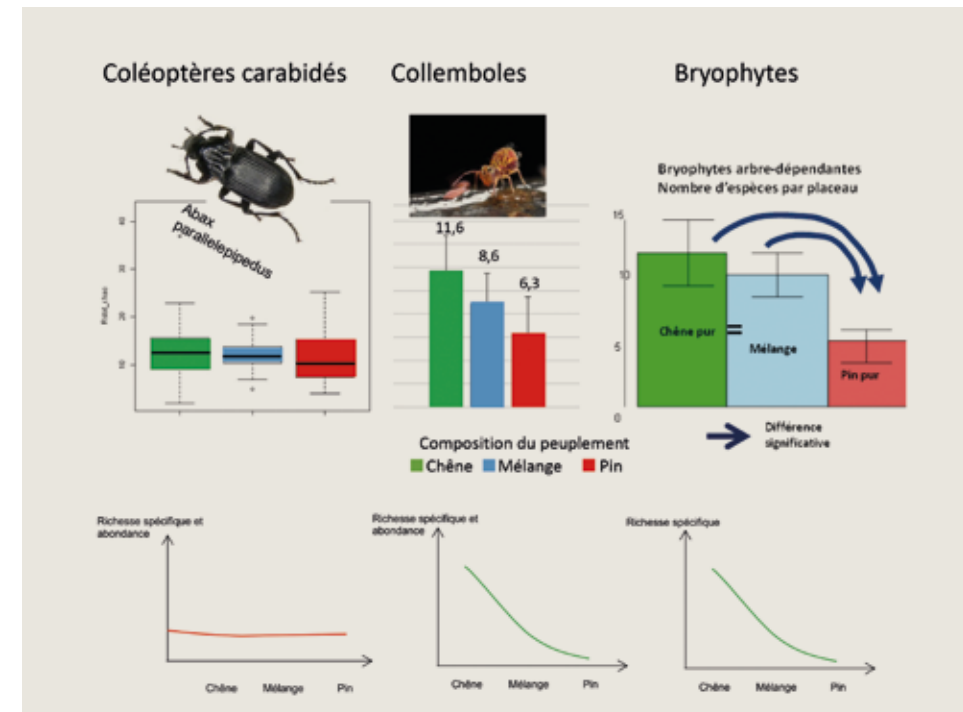
Sur OPTMix, les chutes de litière représentent de 2 à 3 t/ha/an, avec 1/3 d'aiguilles et 2/3 de feuilles dans les mélanges. Le mélange a un effet net sur les retours au sol en termes de biomasse et de nutriments : on observe une augmentation de 40% de la biomasse de litière de chêne par unité de surface terrière, et peu de changement de la litière de pin dans les peuplements mélangés par rapport aux purs. Cet effet provient largement d'une modification de l'architecture des houppiers. Sur OPTMix comme dans d'autres sites en Europe, les houppiers de chênes sont plus larges et volumineux dans les peuplements mélangés chêne-pin, alors qu'aucune différence n'est notable pour les pins (Pretzsch et al. 2019, Vallet et al. 2017). Ces modifications permettent une interception et donc une absorption plus efficace des ressources et ont été décrites dans de nombreux peuplements mélangés (Richards et al. 2010). Associés à une composition chimique des feuilles et des aiguilles sensiblement plus riche dans les peuplements mélangés, les retours au sol de nutriments sont nettement plus importants que dans les peuplements purs (photo 2). Or, les nutriments contenus dans les litières sont plus facilement disponibles que ceux

du sol minéral. En outre, la décomposition des litières est plus rapide dans une majorité de peuplements mélangés étudiés (Gartner & Cardon 2004). Au bilan, le mélange procure aux pins de meilleurs apports en magnésium et en phosphore, et aux chênes de meilleurs apports en azote.

Comme les arbres ayant un état nutritionnel satisfaisant sont plus aptes à faire face aux autres aléas, on s'attend à ce que les arbres en mélange soient plus résistants ou résiliants, et d'autant plus que leur diagnostic foliaire est optimal (chimie des feuilles). Une nouvelle campagne d'échantillonnage sur un gradient de taille et de stade de dépérissement des arbres pour les deux essences et dans les différentes parcelles du dispositif devrait nous éclairer. Le croisement des facteurs densité et composition (mélange ou pur), en lien avec la croissance et l'état sanitaire des arbres devraient aider à déterminer dans quelle mesure l'amélioration de la nutrition minérale des arbres en mélange peut être bénéfique face aux aléas.

Comment renouveler le mélange ?

Le renouvellement et le maintien des peuplements mélangés sont des défis majeurs pour les gestionnaires à cause des besoins différents des essences vis-à-vis des ressources, dont la lumière (Löf et al. 2018). Par exemple le pin sylvestre est plus exigeant en quantité de lumière que le chêne sessile lors de la phase de régénération. En fonction de la lumière disponible, une des deux essences peut donc être favorisée au détriment de l'autre, déséquilibrant ainsi le mélange. D'autres contraintes s'ajoutent pour réussir le renouvellement (Löf et al. 2018) : la compétition des jeunes arbres par la végétation interférente, les maladies, les ravageurs, les mammifères herbivores, les accidents climatiques. Sur le dispositif OPTMix, nous nous attachons à mieux comprendre les facteurs de blocage de la régénération forestière sous un couvert arboré



← Figure 1. Effet du mélange chêne-pin sur la richesse spécifique de différents groupes de taxons par rapport aux peuplements purs. Résultats par taxons avec les résultats chiffrés (graphiques du haut) et une représentation graphique simplifiée (graphiques du bas).

et leurs interactions. Les premières observations (photo 3) montrent une régénération plus abondante de pin dans les peuplements de chêne pur et, à l'inverse, une régénération plus abondante de chêne dans les peuplements de pin pur. La difficulté à se régénérer sous leur propre couvert est une observation assez générale pour certaines espèces, notamment pour les espèces intolérantes à l'ombre comme le pin.

D'autres facteurs peuvent également agir sur OPTMix. En premier lieu, à l'installation du dispositif, les quelques chênes présents dans les peuplements de pin pur ont été coupés. Ils ont pu être source d'une banque de graines à l'origine des premiers semis mais qui va s'épuiser rapidement. Par contre, le flux de graines de pin des peuplements voisins dans les peuplements de chêne pur est continu, et il n'est pas possible de s'affranchir de ce flux compte tenu des capacités de dispersion des graines ailées du pin.

Au-delà de ces observations, le dispositif OPTMix vise à mieux comprendre les problèmes et les leviers de régénération sous contraintes multiples. Parmi les facteurs étudiés, la végétation interférente joue un rôle prépondérant. La molinie bleue est une compétitrice puissante des ressources en eau et éléments minéraux (Vernay et al. 2019) tandis que la fougère aigle impose un ombrage important (Gaudio et al., 2011). Les ongulés sauvages sont une autre source de perturbation, au détriment du chêne, dont ils consomment les glands, les rejets ou semis, et donc au profit du pin. La production de graines en elle-même et leur viabilité peuvent affecter la régénération. Nous quantifions ces aspects grâce à des collecteurs disposés régulièrement dans le dispositif ; les analyses sont en cours. Une docto-

rante (Laura Chevaux, 2019-2021) s'intéresse à la phase de germination et l'installation des jeunes semis, chêne et pin, et plus particulièrement aux effets négatifs (compétition) et positifs (facilitation) des mousses au sol, en fonction de leurs traits morphologiques et de leur recouvrement.

La biodiversité : comment la préserver et l'améliorer ?

Les essences d'arbres forestiers influencent la biodiversité des peuplements en offrant des supports de vie (écorce, houppier, dendromicrohabitats) ou en créant des conditions de sous-bois (lumière, litière, humus) favorables à certaines espèces plutôt qu'à d'autres (Barbier et al. 2008). Les effets du mélange sur la diversité locale des espèces sont variables selon les groupes taxonomiques étudiés (synthèse de Cavard et al., 2011, pour les ectomycorhizes, les oiseaux, la faune du sol et la végétation) et selon l'identité des essences en mélange, mais on note souvent des effets positifs de l'introduction de feuillus dans un peuplement résineux, ou plus largement de l'introduction d'une ou deux essences dans un peuplement pur (études sur des essences autochtones, Korboulewsky et al., 2016 pour la faune du sol ; Felton et al., 2010).

Dans notre cas, la richesse des communautés de certains groupes (flore vasculaire, insectes carabidés³) diffère peu entre les trois types de peuplement d'OPTMix, alors que pour d'autres (bryophytes corticoles⁴, collemboles⁵), le mélange et les chênaies pures ont des communautés nettement plus riches et abondantes que les pineraies pures

3. Cette famille (Carabidae) regroupe des insectes coléoptères terrestres, de grande taille, majoritairement prédateurs. Au sein de la famille, les carabes (= espèces du genre Carabus) sont connus pour les vives colorations métalliques de leurs élytres.

4. Ce terme désigne les bryophytes (= mousses et hépatiques) qui se développent sur l'écorce des arbres

5. Espèces de la mésofaune qui participent à la décomposition des matières organiques et qui sont des bioindicateurs de l'état biologique des sols.

(Gosselin *et al.*, 2017, Korboulewsky *et al.* 2021). Même si les mélanges offrent des habitats plus variés, la richesse spécifique n’y est pas forcément maximale ; elle est plus souvent intermédiaire entre les peuplements purs de pin d’une part et de chêne d’autre part (fig. 1). Toutefois, l’analyse de la composition des communautés, au-delà du nombre d’espèces, nous amène à nuancer ces résultats et montre l’intérêt des peuplements purs pour la présence de certaines espèces : ainsi, trois espèces de bryophytes (sur un total de 29) sont préférentiellement associées au pin en peuplements purs, sept espèces sont préférentiellement associées aux chênaies pures. De plus, pour OPTMix comme pour d’autres peuplements, les communautés de faune du sol sont souvent similaires en peuplements mélangés, quelle que soit la nature des essences en présence (Korboulewsky *et al.* 2016, Korboulewsky *et al.* 2021). Ainsi, deux communautés dans deux peuplements mélangés partagent un noyau d’espèces en commun largement plus important que deux peuplements purs. Cette homogénéisation des communautés de la faune du sol dans les peuplements mélangés rejoint les résultats sur les bryophytes, et conforte l’intérêt de conserver des peuplements purs pour maintenir certaines espèces.

À l’échelle du paysage, il faut donc de tout : des pineraies pures (pauvres, mais avec quelques espèces qui y seront plus fréquentes), des chênaies pures (riches, avec des espèces qui leur sont préférentiellement associées) et des mélanges (riches, avec en plus des espèces associées préférentiellement au pin en mélange, comme *Campylopus flexuosus*).

Les ongulés sauvages : acteurs majeurs de l’écosystème ?

Les populations d’ongulés sauvages (chevreuil, cerf élaphe, sanglier...) ont triplé ces dernières décennies (Maillard *et al.* 2010). Leurs interactions avec le milieu englobent de multiples mécanismes dans un réseau d’interactions très complexes (Mârell et Baltzinger 2013), qu’OPTMix cherche à démêler. Par exemple, nous avons démontré que l’abroustissement par le chevreuil peut moduler le rapport de dominance entre une essence forestière, le chêne sessile, et une espèce compétitrice, la ronce, en modifiant l’importance et l’intensité des processus de compétition et de facilitation (Travaux de thèse de Lisa Laurent, Laurent *et al.* 2017). L’abroustissement de la ronce par le chevreuil permet de limiter la concurrence vis-à-vis de la lumière au profit du développement des jeunes chênes, mais l’équilibre est difficile entre compétition de la ronce pour la lumière vs. facilitation par protection du chêne de la dent des herbivores. Il est difficile pour les gestionnaires de trouver les bons dosages de lumière d’une part, par ouverture du peuplement, et de pression d’herbivorie, d’autre part, par gestion des populations de chevreuils, pour contrôler à l’avantage du chêne les deux rôles de la ronce : limiter son rôle de concurrente et augmenter son rôle de protection du chêne. Ainsi, en fonction de l’objectif sylvicole et du mode de sylviculture, la tolérance à un niveau de population d’ongulés sauvages peut être très variable.

Plus généralement, les populations d’ongulés sauvages posent dans de nombreuses régions un réel problème

pour l’avenir de la forêt aux points de vue économique et écologique (Reimoser & Putman 2011). En effet, les impacts de ces animaux engendrent un surcoût lié aux mesures de protection à mettre en place (le plus souvent une clôture) pour limiter les dégâts sur les jeunes arbres (abroustissement, frottis, écorçage, arrachage, piétinement) ou éviter de déprécier la valeur du peuplement (qualité du bois ou retard de la phase de régénération). La consommation préférentielle de certains végétaux contribue à la modification de la composition et la richesse des communautés végétales (Boulanger *et al.* 2019) et *in fine* à la substitution d’essences forestières (Bernard *et al.* 2017). Un des premiers résultats du dispositif OPTMix sur les effets d’ongulés sauvages sur la dynamique du sous-bois montrent que le recours à la pratique de recépage pour régénérer les chênes sous couvert n’est envisageable qu’en maintenant les populations de cervidés à un très faible niveau ou en mettant en œuvre des moyens de protection. En effet, l’abroustissement répété par les cervidés augmente la mortalité des souches et empêche la croissance des rejets en hauteur quel que soit le niveau de lumière qui n’arrive pas à compenser les effets négatifs de l’abroustissement (Mârell *et al.* 2018). À terme, les travaux sur le dispositif OPTMix permettront de mieux comprendre les mécanismes par lesquels les ongulés sauvages influencent la dynamique du renouvellement de la forêt et contribuent au maintien de la biodiversité forestière, tant des espèces du sous-bois que des espèces arborées. Nous pensons que le dispositif OPTMix nous permet d’améliorer les connaissances sur les effets d’ongulés sauvages dans des réseaux d’interactions entre plusieurs espèces de plantes, y compris les jeunes arbres, pour en tirer des leçons sur les conditions qui déterminent leur rôle de facilitateur ou d’inhibiteur.

Conclusion

Le dispositif OPTMix a été mis en place par INRAE pour étudier les effets du climat, de la gestion sylvicole (mélange et densité des arbres) et de la présence des grands herbivores (cerfs, chevreuils et sangliers), et leurs interactions sur le fonctionnement des forêts tempérées chêne – pin de plaine. Les premiers résultats ont révélé certains intérêts du mélange chêne-pin vis-à-vis de l’acquisition des ressources, mais aussi certaines précautions et limites à prendre en compte. Par ailleurs, certains objectifs de sylviculture comme la biodiversité sont apparus plus pertinents à être raisonnés à l’échelle du massif, plutôt qu’au niveau de la parcelle forestière. La poursuite de ces travaux, renforcés par de nouvelles collaborations, va permettre de mieux comprendre le fonctionnement de ces forêts dans la durée, afin de préciser les intérêts, les limites et les solutions techniques pour une gestion durable des forêts. La finalité est de mieux comprendre aujourd’hui pour mieux préparer la gestion de demain.

Nathalie Korboulewsky, Philippe Balandier, Yann Dumas, Marion Gosselin, Anders Mârell, Thomas Pérot
INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45)

RÉFÉRENCES

• Aussenac G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* vol. 57 pp. 287-301

• Barbier S., Gosselin F., Balandier P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 254(1) pp. 1-15

• Bernard M., Boulanger V., Dupouey J.-L., Laurent L., Montpied P., Morin X., Picard J.-F., Saïd S., 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management* vol. 400, pp. 269-277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040>

• Bello, J., P. Vallet, T. Perot, P. Balandier, V. Seigner, S. Perret, C. Couteau and N. Korboulewsky (2019). "How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events?" *Forest Ecology and Management*, vol pp. 432: 436-445. doi: 10.1016/j.foreco.2018.09.044

• Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J.F., Saïd, S., 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, vol. 400 pp. 269-277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040>

• Bertness M. D., Callaway R., 1994. Positive Interactions in Communities. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 9(5) pp. 191-193. doi: 10.1016/0169-5347(94)90088-4

• Boulanger V., Dupouey J.-L., Archaux F., Badeau V., Baltzinger C., Chevalier R., Corcket E., Dumas Y., Forgeard F., Mârell A., Montpied P., Paillet Y., Picard J.-F., Saïd S., Ulrich E., 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology* vol. 24(2), e485-e495. <https://doi.org/10.1111/gcb.13899>

• Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y., Chen H., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, vol. 19 pp.141-161

• Felton A., M. Lindblad J. Brunet, Fritz Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, vol. 260 pp.939- 947

• Gartner T., Cardon Z., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*vol. 104 pp. 230-246

• Gaudio N., Balandier P., Dumas Y., Ginisty C. 2011. Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert : contrainte de la végétation monopoliste de sous-bois en milieu acide. *Rendez-Vous Techniques ONF* n° 33-24 pp. 18-24.

• Gosselin M., Fourcin D., Dumas Y., Gosselin F., Korboulewsky N., Toïgo M., Vallet P., 2017. Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands. *Forest Ecology and Management* vol. 406(Supplement C) pp. 318-329. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.067

• Grossiord, C. et al., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 111(41) pp. 14812-14815

• Grossiord C., Gessler A., Granier A., Bonal D., 2015. Les forêts tempérées face aux conséquences du changement climatique : est-il primordial de favoriser une plus forte diversité d’arbres dans les peuplements forestiers ? *Revue Forestière Française* vol. LXVII(2) pp. 99-110. doi: 10.4267/2042/57901

• Korboulewsky N., Heininger C., De Danielli S., Brun J.J., 2021. Effect of tree mixture on Collembola diversity and community structure in temperate broadleaf and coniferous forests. *Forest Ecology and Management* vol. 482 pp. 118876

• Korboulewsky N., Perot 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 ONF* n° 47 pp. 60-70

• Korboulewsky N., Perez G., Chauvat M., 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. *Soil Biology and Biochemistry* vol. 94 pp. 94-106. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.11.024

• Laurent L., Mârell A., Korboulewsky N., Saïd S., Balandier P., 2017. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *Forest Ecology and Management* vol. 391 pp. 239-245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.003>

• Lö, M., Ammer C., Coll L., Drössler L., Huth F., Madsen P., Wagner S., 2018. Regeneration Patterns in Mixed-Species Stands. in: Bravo-Oviedo A., Pretzsch H., del Río M. (Eds.), *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*.

Springer International Publishing, Cham, pp. 103-130.

• Maillard D., Gaillard J.-M., Hewison A.J.M., Ballon P., Duncan P., Loison A., Toïgo C., Baubet E., Bonenfant C., Gare, M., Saint-Andrieux C., 2010. Ungulates and their management in France. In: Appolonio M., Andersen R., Putman R. (Eds.), *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 441-474.

• Mârell A., Baltzinger C., 2013. L’herbivorie et la dynamique des milieux naturels. Dans: Pont B., Meunier F., van Appelgheim C., Lecomte T., Duncan P., Gilg, O. (Eds.), *Herbivorie et dynamique des milieux*. Cahiers RNF, Auxi-le-Château, France, pp. 17-30.

• Mârell A., Hamard J.-P., Pérot T., Perret S., Korboulewsky N., 2018. The effect of deer browsing and understory light availability on stump mortality and sprout growth capacity in sessile oak. *Forest Ecology and Management* vol. 430 pp.134-142. doi: 10.1016/j.foreco.2018.08.015

• Perot T., Vallet P., Archaux F., 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (Diprion pini). *Forest Ecology and Management* vol. 295 pp. 155-161.

• Pretzsch H., M. Steckel M., Heym M., Biber P., Ammer C., Ehbrecht M., Bielak K., Bravo F., Ordóñez C., Collet C., Vast F., Droessler L., Brazaitis G., Jansons A., Coll L., Löf M., Aldea J., Korboulewsky N., Reventlow D.O.J., Nothdurft A., Engel M., Pach M., Skrzyszewski J., Pardos M., Ponette Q., Sitko R., Fabrika M., Svoboda M., Černý J., Wolff B., Ruiz-Peinado R., del Río M. 2019. Stand growth and structure of monospecific and mixed-species stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research* vol.139 pp. 349-367

• Reimoser F., Putman R., 2011. Impacts of wild ungulates on vegetation: Costs and benefits. In: Putman R., Appolonio M., Andersen R., (Eds.), *Ungulate Mangement in Europe - Problems and Practices*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 144-191

• Richards A., Forrester D., Bauhus J., Scherer-Lorenzen M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* vol. 30(9) pp. 1192-1208

• Toïgo 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* vil. 345 pp. 73-82. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.019

• Vallet P., Barbeito I., Potiron E., Seigner V., Couteau C., Bello J., Pérot T. 2017. Morphologie des houppiers de chêne. Lidar Terrestre - Projet ScanComp. Séminaire annuel OPTMix, 12 janv 2017, Nogent-sur-Vernisson.

• Vernay A., Malagoli P., Fernandez M., Ameglio T., Balandier P. 2019. Régénération du chêne en compétition avec la molinie : un délicat dosage des ressources en eau et en lumière. *Rendez-Vous Techniques ONF* n° 61-62 pp. 3-10.

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 ?

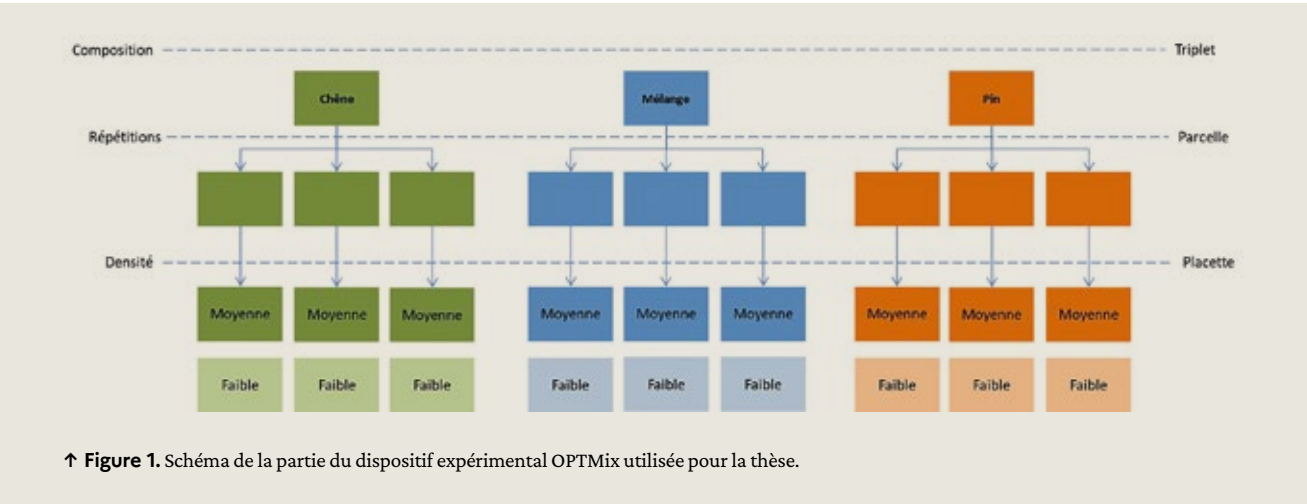
La diminution de la densité de peuplement entraîne, par réduction de la surface foliaire, une diminution de la transpiration du peuplement et par conséquent de ses besoins en eau. Cependant, il faut noter que l'augmentation de la lumière en sous-bois peut entraîner une augmentation non négligeable de 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 ≈ 0,4) et densité moyenne (RDI ≈ 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

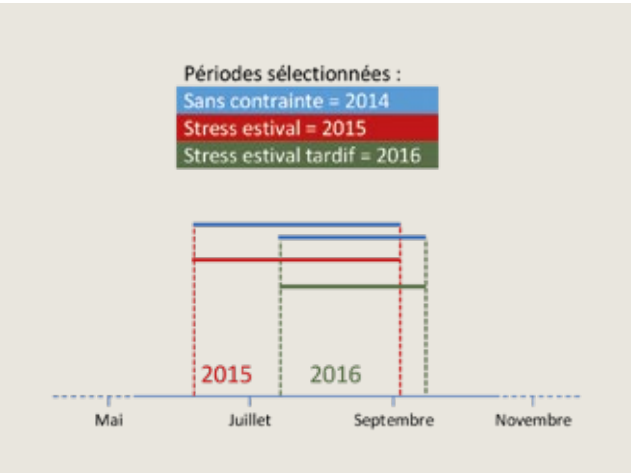
Les mesures sont relevées tous les 15 jours en période de végétation et mensuellement hors période de végétation avec une précision de lecture sur le dendromètre de ± 0,02 mm.

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'acclimatation/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 Penman-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; Toigo *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.

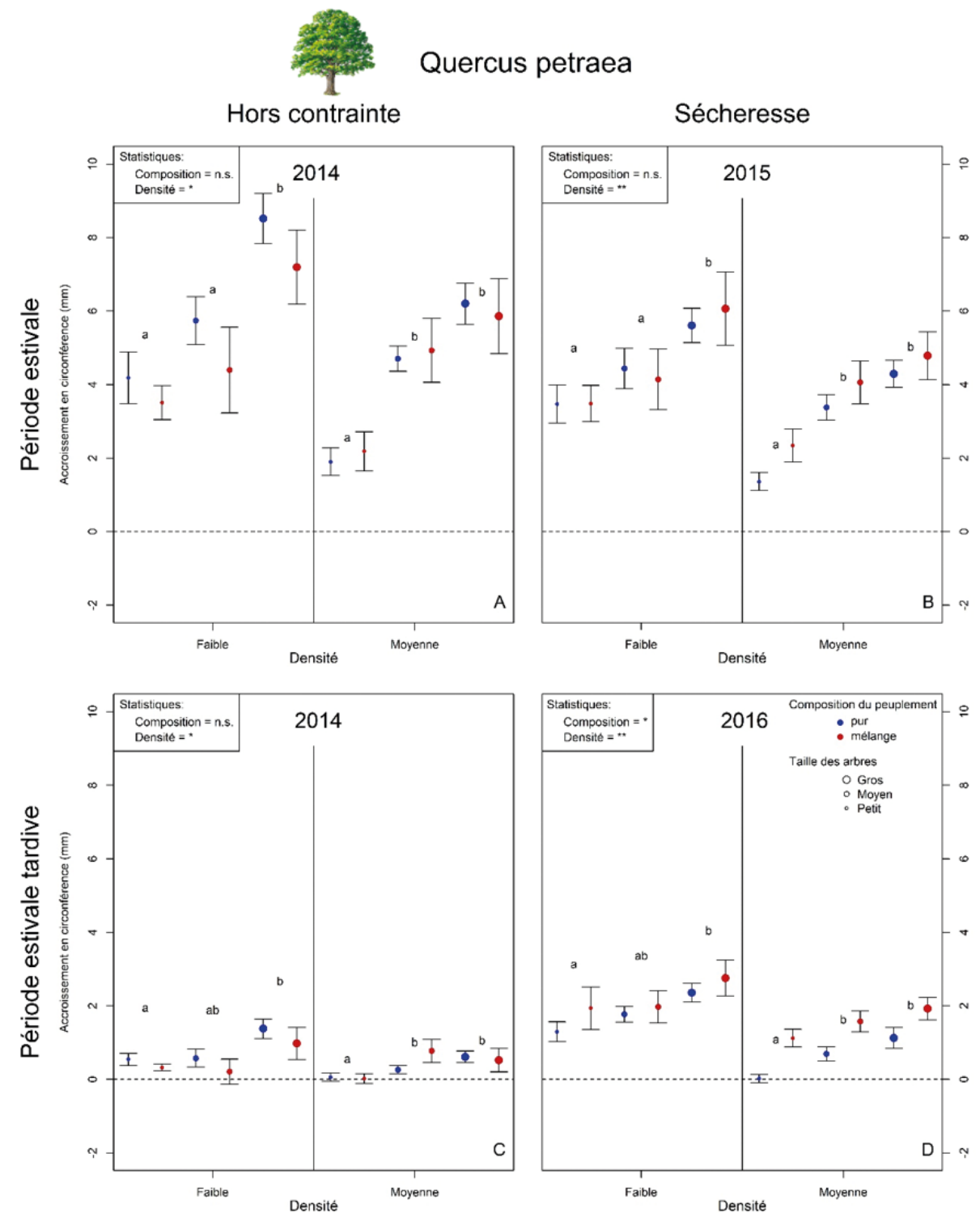
Bilan sur la croissance

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.

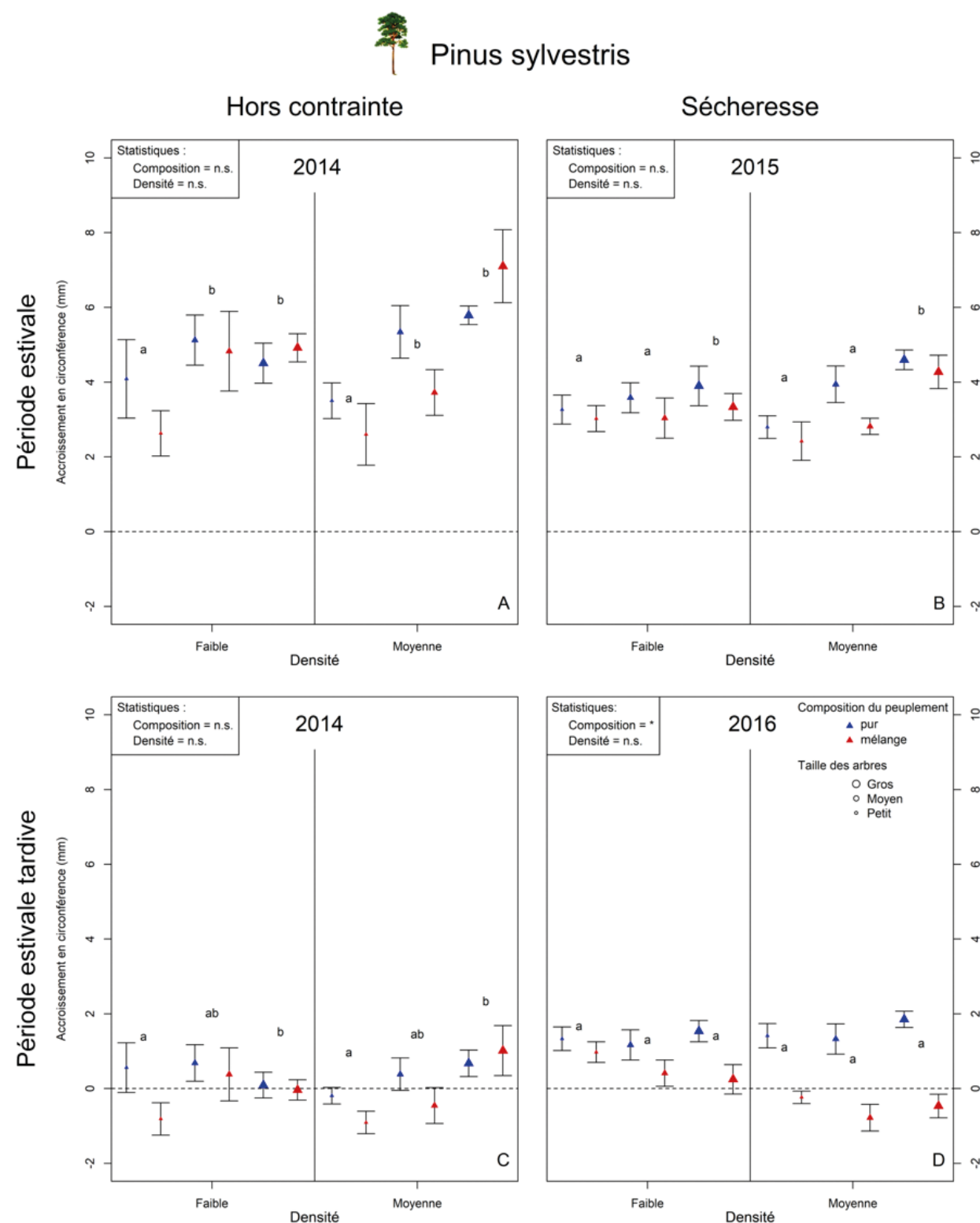
Les hypothèses d'explications plausibles de ces résultats invoquent la stratégie fonctionnelle des deux essences face au stress hydrique mais aussi l'aptitude à une utilisation différente de l'eau du sol. Pour affiner les résultats nous avons estimé la profondeur du prélèvement de l'eau par les racines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

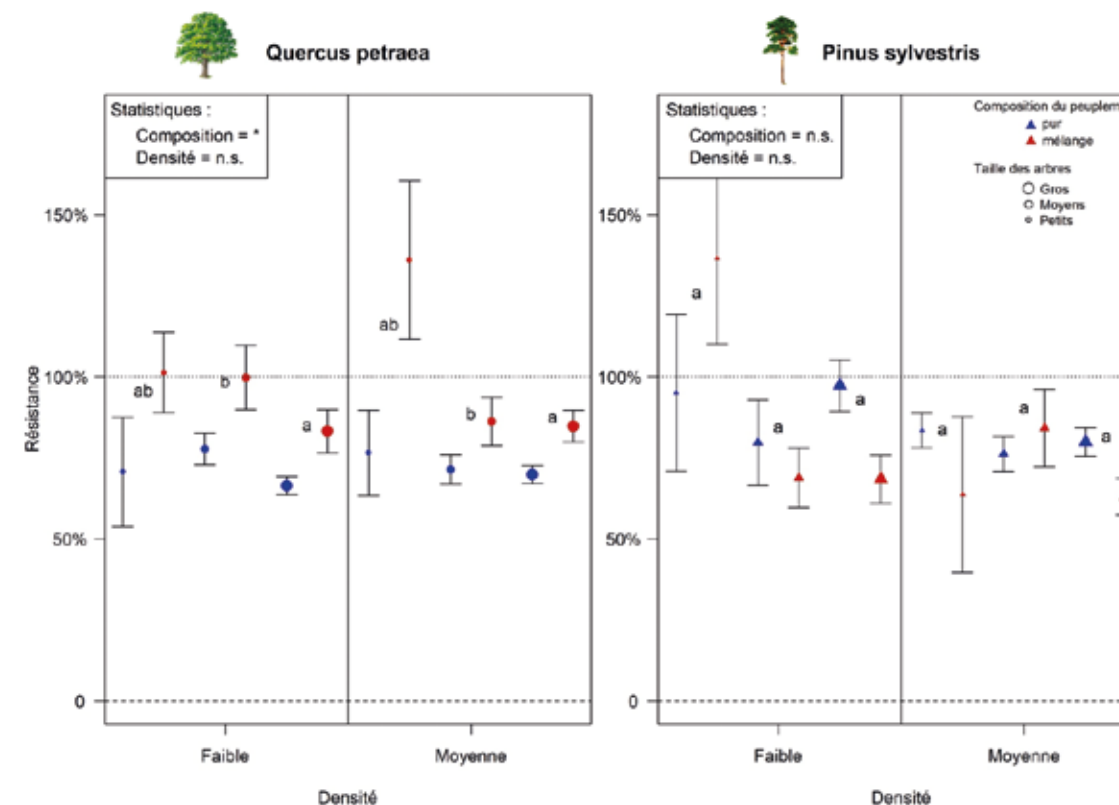
Le chêne semble tirer profit de l'association avec le pin alors que ce dernier semble plutôt subir la compétition du chêne. Nous avons voulu étudier plus finement l'effet de la composition du peuplement. Cette deuxième partie de



↑ **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 = n.s.



↑ **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'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 < 0,05 = * et p-value > 0,05 = n.s.



$$\text{Résistance (\%)} = \frac{\text{Accroissement en période de contrainte (2015) (mm)}}{\text{Accroissement hors contrainte sur la même période (2014) (mm)}} \times 100$$

↑ **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.

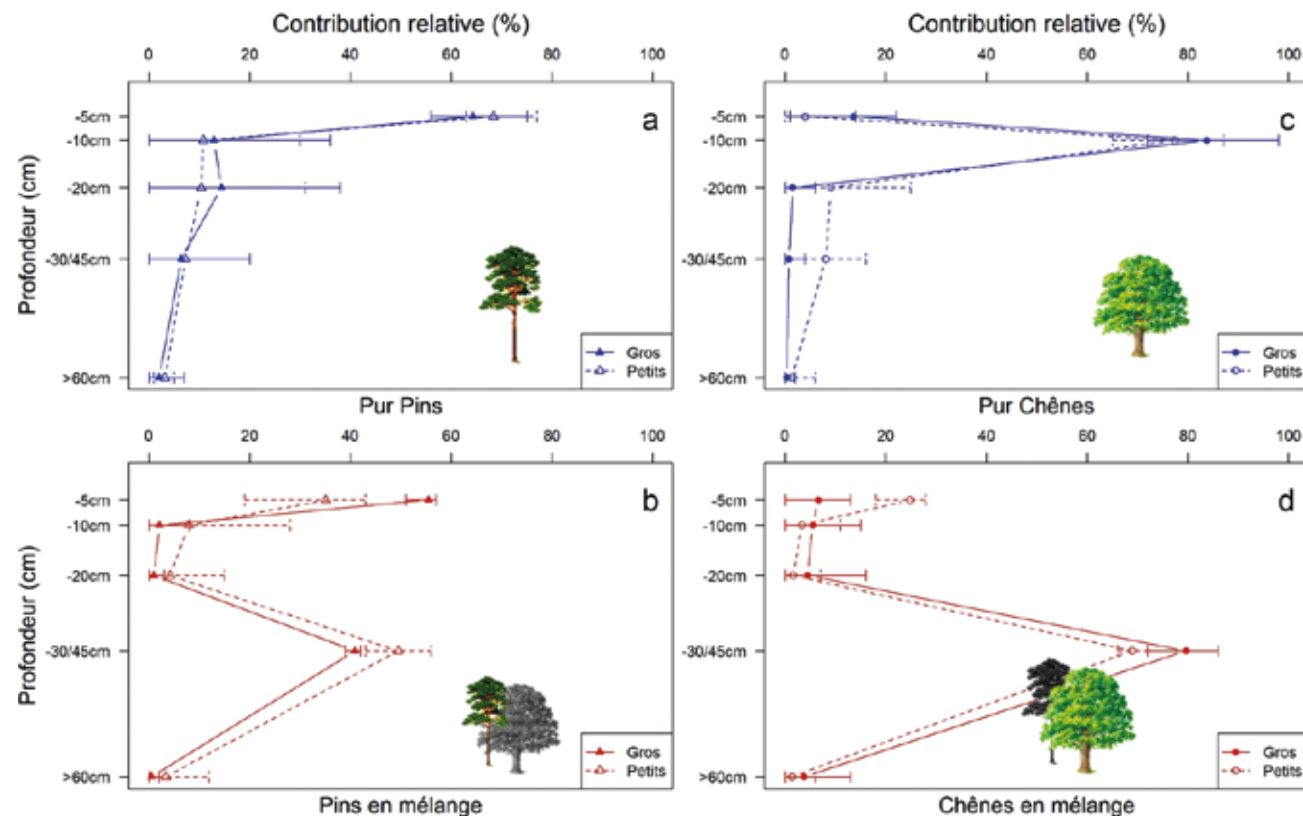
l'étude porte sur les parcelles à densité moyenne (RDI = 0.7), de façon à maximiser les interactions entre les individus. Nous avons en particulier cherché à savoir s'il s'instaurait, au niveau racinaire, une complémentarité de niche entre les chênes sessiles et pins sylvestres en peuplement mélangés 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.

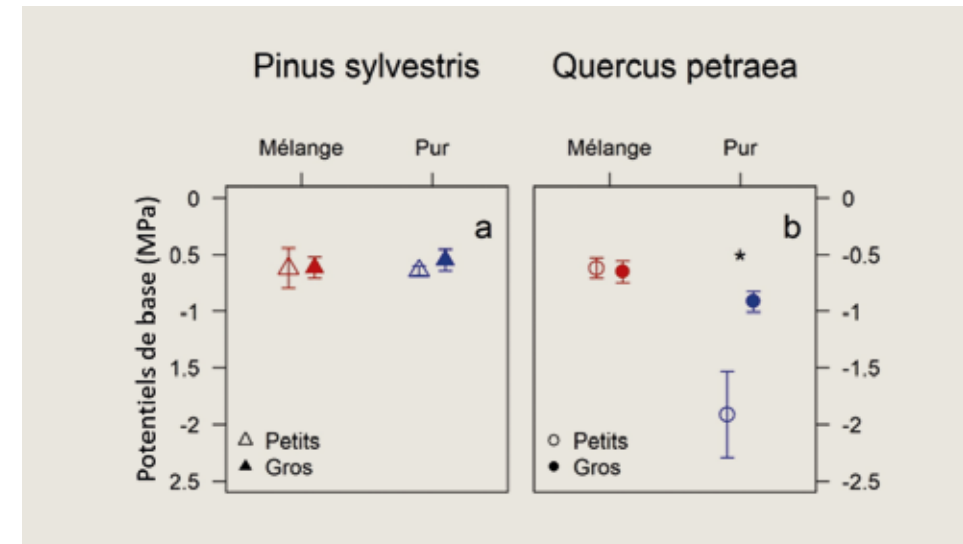
Un prélèvement moins superficiel dans les mélanges

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 mélangée. *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>
- Toïgo, 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>
- Toïgo, 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>