



HAL
open science

Architecture des houppiers en forêt d'Orléans. Effet densité et composition

Elodie Le Lay

► **To cite this version:**

Elodie Le Lay. Architecture des houppiers en forêt d'Orléans. Effet densité et composition. Sciences de l'environnement. 2022. hal-03986915

HAL Id: hal-03986915

<https://hal.inrae.fr/hal-03986915>

Submitted on 13 Feb 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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Rapport de stage

Présenté en vue de la validation de l'UE Stage

Master 1 Biodiversité Écologie et Évolution

A l'Université Paris-Saclay

ARCHITECTURE DES HOUPPIERS EN FORET D'ORLEANS — EFFET DENSITE ET COMPOSITION —



Encadrant : Nathalie Korboulewsky

du 1^{er} Février au 22 Avril 2022

Unité de Recherche EFNO

INRAE Val de Loire, site de Nogent sur Vernisson

Soutenance : 15 Juin 2022

Elodie Le Lay, année 2021-2022

Responsable de stage :

Florence Hulot



Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon encadrante Nathalie Korboulevsky, qui m'a accueillie et m'a donné la chance de choisir mon projet pour ce stage. Je remercie également tout particulièrement Claire Populus et Margaux Carré qui m'ont beaucoup aidé tout au long de mon stage et qui étaient toujours présentes pour les journées de terrains (avec le soleil presque toujours au rendez-vous).

J'ai acquis à leurs côtés de nombreuses connaissances à la fois pratiques et théoriques qui m'ont énormément apporté dans mon cursus universitaire. Je les remercie de m'avoir aidée à me poser les bonnes questions sur mon travail et à m'orienter dans les moments de doutes.

Enfin je remercie tout le personnel de l'unité de recherche pour leur accueil et leur bienveillance. Tout particulièrement, je les remercie pour le badminton, l'ultimate, et les sorties bota, indispensables pour se vider la tête.

Table des matières

I. Introduction	2
II. Matériel et méthode	4
1. Le site d'étude : dispositif expérimental en forêt domaniale d'Orléans, dispositif OPTMix4	
2. Mesures sur le terrain et traitement des données	5
a. Choix des individus mesurés au cours de la campagne de terrain	5
b. Mesures réalisées lors de la campagne de terrain 2022 – mesure de houppiers ..	5
c. Mesures et données des campagnes précédentes	7
3. Analyses statistiques	7
III. Résultats.....	7
1. Effets densité et peuplement sur l'architecture des houppiers de <i>Quercus petraea</i> et de <i>Pinus sylvestris</i>	7
a. Hauteur inférieure des houppiers	7
b. Aire projetée au sol des houppiers (CPA).....	9
c. Volume des houppiers (CV).....	10
2. Analyse fine des effets densité, composition et taille sur le CPA et le CV	11
a. Approfondissement sur les effets densité et composition sur le CPA.....	11
b. Approfondissement des effets densité et composition sur le volume des houppiers.....	12
c. Effet de la taille des arbres sur le volume des houppiers	13
IV. Discussion.....	16
V. Conclusion	18
Bibliographie	19

I. Introduction

L'évolution et le perfectionnement des techniques de gestion sylvicole sont un enjeu important dans le contexte actuel de changement climatique. De nombreuses recherches visent à comprendre et à mettre en évidence les réponses des milieux forestiers aux changements globaux. Le changement climatique observé actuellement est notamment visible avec la modification des conditions climatiques de nombreux écosystèmes (IPCC 2022). Un grand nombre de ces modifications peut avoir un impact sur le fonctionnement des écosystèmes dont les écosystèmes forestiers, comme les changements observés dans les régimes de précipitation (CERFACS 2011). Ceux-ci sont à l'origine de nombreux épisodes de sécheresse impactant la croissance des arbres et donc la production en sylviculture.

De nouvelles stratégies sylvicoles sont testées afin de mettre en place des systèmes de production durables et résilients face aux changements. La productivité des forêts et leur résilience aux changements globaux sont aujourd'hui étudiées sous l'angle de la complémentarité entre espèces et de la densité de peuplement. Ces études ont un intérêt pour la recherche fondamentale, permettant de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et pour la gestion en sylviculture. Les connaissances acquises sur l'impact des conditions environnementales sur la productivité et la survie des individus ouvrent la voie à la mise en place de gestion plus efficace et rentable en sylviculture.

La complémentarité spatiale en peuplements forestiers est définie comme étant la modification des caractéristiques structurales des individus lorsqu'ils sont mis en présence d'une ou plusieurs autres espèces. Il faut distinguer deux phénomènes permettant d'aboutir à une complémentarité : (i) la modification de niche qui se fait en amont de la mise en mélange et qui est due à un partage de niche intrinsèque entre deux espèces (Loreau et al, 2001), (ii) la plasticité phénotypique qui intervient après la mise en mélange (Jucker et al, 2017). L'hypothèse avancée afin d'expliquer ce phénomène tient compte de l'idée qu'aucune espèce seule dans l'environnement n'est capable d'acquérir toutes les ressources disponibles aussi efficacement que le peut un assemblage d'espèces (Williams et al, 2017). La relation reliant productivité et richesse spécifique est dépendante des espèces mises en cohabitation et plus précisément de leurs caractéristiques structurales intrinsèques, comme la profondeur des racines, la densité de la canopée, et reviens donc à la composante (i) de la plasticité (Jing et al, 2021). La complémentarité entre espèces au niveau de la canopée peut être illustrée par le fait

que la superposition des feuilles des houppiers est réduite entre deux arbres à traits fonctionnels éloignés tandis qu'elle est plus importante dans le cas d'espèces à traits fonctionnels proches (Niklaus et al, 2017). En effet, la superposition des houppiers dans le cas de mélange d'espèces est inférieure à la superposition en peuplements purs (Niklaus et al, 2017). La différenciation de niche permet une meilleure acquisition des ressources, comme la lumière, du fait de la diversité architecturale des houppiers (Williams et al, 2017).

Cependant, ces résultats ne sont pas observés dans des travaux réalisés en forêts tempérées (Seidel et al, 2013) ce qui laisse encore de nombreuses opportunités pour approfondir la recherche dans ce domaine. Des études supplémentaires sont donc nécessaires afin d'avoir une vision plus précise des phénomènes liés à la complémentarité spatiale en milieu forestier. De plus, un grand nombre d'études sont réalisées en milieux tropicaux (Cushman et al, 2020 & Guillemot et al, 2020 & autres) et un nombre moindre en milieu tempérés (Di Salvator et al, 2021 & Seidel et al, 2013) qui est notre sujet d'étude.

L'objectif du travail réalisé en forêt d'Orléans est d'attester de l'existence, ou non, d'une complémentarité entre deux espèces arborescentes, *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea*. La complémentarité est étudiée sous l'angle de l'architecture des houppiers de pins et de chênes en forêt tempérée. Dans ce cas, la complémentarité spatiale est donc définie comme la modification des caractères structuraux des individus d'espèces différentes en peuplements mélangés par rapport à des peuplements purs. En complément de l'effet de composition, l'effet de la densité du peuplement est également pris en compte afin de déterminer dans quelles conditions le plus de complémentarité interspécifique est observé.

De précédentes études réalisées sur la complémentarité spatiale entre pin et chêne et l'effet des éclaircies sur leurs caractéristiques structurales, nous permettent de mettre en avant des hypothèses concernant l'architecture des houppiers.

Dans le cas de forêts tempérées occupées par un mélange de *Quercus petraea* et de *Pinus sylvestris* la littérature suggère que les chênes en peuplements mélangés ont un houppier plus allongé et plus volumineux qu'en peuplements monospécifiques (Uzquiano et al, 2021). Au contraire, dans le cas des pins, la composition du peuplement ne semble pas impacter l'élongation de la couronne des arbres ou leur volume (Uzquiano et al, 2021) suggérant que la compétition dû aux chênes est faible. En revanche, la surface projetée au sol des houppiers des deux espèces est toujours impactée positivement par le mélange en comparaison aux

peuplements purs (Del Rio et al, 2018). Dans le cas d'un peuplement mixte les pins présentent un houppier dont la hauteur à la base est plus importante tandis qu'on observe l'effet inverse pour les chênes (Uzquiano et al, 2021).

L'effet de la densité est souvent étudié dans la littérature sur la base d'éclaircies réalisées en forêt. Les résultats mis en avant concernant l'architecture des houppiers montrent que l'augmentation de la densité tend à faire diminuer la surface et le volume des houppiers de pins (Ganbaatar et al, 2021). La hauteur des branches basses des houppiers de pin est également plus importante dans les densités plus fortes (Sullivan et Sullivan, 2016). En revanche, il semble que la hauteur des pins soit plus importante dans les peuplements en faible densité (Akers et al, 2013).

Nous pouvons donc nous attendre à observer une complémentarité spatiale entre les houppiers de pin et de chêne. De ce fait, on fait l'hypothèse que le mélange et la faible densité favorise l'élongation et l'étalement des houppiers des deux espèces.

Dans la suite de ce rapport nous nous intéresserons donc à la complémentarité spatiale des houppiers de pins sylvestre et de chênes sessile en forêt d'Orléans selon la densité et la composition du peuplement.

II. Matériel et méthode

1. Le site d'étude : dispositif expérimental en forêt domaniale d'Orléans, dispositif OPTMix

Le dispositif OPTMix, visant à étudier l'impact des changements globaux et de la gestion sylvicole, se situe en forêt domaniale dans des peuplements équiennes de futaie âgée d'environ 80 ans, et comporte à ce jour plus de 4 500 arbres. Il comprend 33 placettes, réparties sur plusieurs parcelles forestières couvrant 40 ha, présentant différentes modalités permettant d'étudier l'impact des pratiques sylvicoles et de la faune sur les peuplements (ANNEXE I). Les compositions d'espèces (*Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, mélange) sont associées à des densités de peuplement exprimées par un indice de densité relative (RDI) traduisant la compétition dans la plantation (RDI = 0 correspond à l'absence de compétition et RDI = 1 à l'absence de régulation anthropique). On distingue différentes densités : faible (RDI ~ 0,4), moyenne (RDI ~ 0,7), forte (RDI ~ 0,9). La pression d'herbivorie est modulée par des placettes complètement, partiellement ou non fermées aux ongulés sauvages.

2. Mesures sur le terrain et traitement des données

a. Choix des individus mesurés au cours de la campagne de terrain

La campagne de mesure de houppier comprend au total 150 arbres (75 chênes et pins) situés en placette ouverte. Pour cela 5 arbres par espèce sont choisis à priori sur chacune des 21 placettes selon 4 critères : (i) un gradient de circonférence (de moyen à grand) (ii) un état sanitaire satisfaisant (note DEPERIS A à D, cf plus loin), (iii) la localisation dans la placette et (iv) être suivi pour d'autres paramètres ou études.

b. Mesures réalisées lors de la campagne de terrain 2022 – mesure de houppiers

La hauteur des houppiers est caractérisable par deux mesures distinctes : la hauteur de la première branche vivante (HBV) et la hauteur de la base du houppier (HH). Il est difficile de déterminer l'étendue du houppier fonctionnel, deux mesures sont donc nécessaires afin d'encadrer la hauteur réelle de la base du houppier. La caractérisation de l'architecture des houppiers se fait également par la surface du houppier projeté au sol (CPA : crown projected area). Cette valeur nous permet de connaître la largeur maximale du houppier et nécessite la mesure du rayon quadratique moyen.

Mesures de la hauteur moyenne de la première branche vivante (HBV) et de la branche basse du houppier (HH)

Les mesures de hauteurs (cm) ont été réalisées à l'aide d'un vertex. Pour chaque branche observée (HBV, HH), deux mesures sont réalisées selon deux directions opposées autour de l'arbre. Leur moyenne donne la hauteur (cm) en évitant de la surestimer ou de la sous-estimer notamment lorsque l'arbre est penché. Le point de mesure se fait à l'aisselle de la branche après avoir positionné la mire à 1m30 du sol sur le tronc.

La première branche vivante est la branche insérée le plus bas sur le tronc et portant des aiguilles, feuilles vivantes ou des ramifications défoliées. Dans le cas des chênes on distingue les branches des petits gourmands selon la circonférence de la branche (environ 10 cm). On évite également de choisir des branches plus basses que 2 m.

La branche basse du houppier correspond à la branche la plus basse du houppier vivant visible à partir de laquelle celui-ci paraît dense et complet. Elle doit être intégrée au houppier, donc être en continuité avec d'autres branches vivantes réparties sur toute la circonférence du

tronc avec pas ou peu de branches mortes (< 1 verticille complet). La branche basse est alors la branche contenue dans le houppier inséré le plus bas sur le tronc.

Mesures de l'aire de projection du houppier au sol (CPA)

Le CPA est mesuré grâce à la méthode “vertical sighting method (Preuhsler, 1981). Autour de l'arbre, 8 axes de mesure sont définis selon une droite allant de l'arbre à l'un des points cardinaux (Nord au Nord-Ouest). L'extrémité du houppier vivant est estimée à vue en levant les yeux vers le houppier et en plaçant une marque au sol. Le rayon de la base du houppier (R, cm) est la distance depuis le centre du tronc jusqu'au périmètre de la cime (ANNEXE II).

Le rayon quadratique moyen (Rq, m) est calculé en utilisant les 8 rayons mesurés (équation 1). La base du houppier est estimée comme équivalent à un cercle. Le CPA (m²) est donc calculé comme l'aire d'un cercle de rayon Rq (équation 2).

$$\text{Equation 1 : } Rq = \sqrt{\sum R^2} / 100$$

$$\text{Equation 2 : } CPA = \pi * Rq^2$$

Mesure du volume des houppiers (CV)

La modélisation des volumes de houppiers dépend en grande partie de la forme des houppiers. Les volumes de houppiers ont été approximés à des formes géométriques simples après comparaison de 3 modèles (ellipsoïdale, parabolique et conique).

Dans le cas du pin : Le modèle conique a été choisi pour mener les analyses (équation 3).

Equation 3 : $CV_{pin} = \frac{\pi * R^2 * H}{3}$ avec CV_{pin} est le volume du houppier de pin (m³), Rq (m) est le rayon quadratique moyen et H (m) est la longueur du houppier (hauteur de l'arbre - HBV).

Dans le cas du chêne : Le volume des houppiers de chêne a été calculé selon un modèle ellipsoïdal (équation 4).

Equation 4 : $CV_{chêne} = \frac{4 * \pi * H * R^2}{24}$ avec $CV_{chêne}$ (m³) le volume du houppier de chêne, Rq le rayon quadratique moyen (m) et H (m) la longueur du houppier (hauteur de l'arbre - HH).

c. Mesures et données des campagnes précédentes

La notation sanitaire des arbres se base sur le manque de branche et le manque de ramifications et est noté de A à G (A-C : sains ; D-F : dépérissants ; G : arbres morts ou presque).

La hauteur totale des arbres est prédite à partir des hauteurs mesurées en 2017 sur un échantillon d'arbres. Les indices de compétitions locaux sont calculés pour chaque arbre étudié sur un cercle de rayon 10 m. On utilise le RDI décliné en RDI_{pin} compétition des pins voisins, $RDI_{chêne}$ compétition des chênes voisins et $RDI_{local} = RDI_{pin} + RDI_{chêne}$ la compétition globale. Enfin, des mesures automatisées sur le terrain permettent d'accéder à la circonférence mesurée à 1m30 du sol (DBH).

3. Analyses statistiques

L'analyse des effets des facteurs densité et composition du peuplement sur l'architecture des houppiers a été réalisée à l'aide d'ANOVA à deux facteurs fixes (densité et composition) et deux facteurs aléatoires (parcelle, placette) sur R. Les modélisations de volume de houppiers ont été réalisées sur le logiciel statgraphics.

III. Résultats

1. Effets densité et peuplement sur l'architecture des houppiers de *Quercus petraea* et de *Pinus sylvestris*

a. Hauteur inférieure des houppiers

Chez le pin HBV est significativement différente ($p\text{-value} = 8.19e-08$ ***) et globalement supérieure à celle du chêne (Figure 1, A). Pour les deux essences la densité semble avoir une influence sur HBV ($p\text{-value}_{pin} = 0.003$ ** et $p\text{-value}_{chêne} = 0.02$ *). Plus la densité augmente et plus HBV augmente et ce, quelque soit la composition du peuplement (Figure 1, B & C). Cependant cet effet est moins visible chez le chêne car on observe dans toutes les densités des branches très basses (Figure 1, C). Chez le pin HBV est plus importante dans les peuplements purs que dans les peuplements mélangés (Figure 1, B) montrant un effet significatif de la composition du peuplement ($p\text{-value} = 0.03$ *). L'effet du peuplement est non significatif pour les chênes mais présente une tendance similaire (Figure 1, C).

Cependant, du fait de la variabilité observée dans les mesures de première branche vivante chez le chêne, on considèrera dans la suite de ce travail que cette hauteur n'est pas un bon descripteur de la base du houppier. On privilégiera les mesures de hauteur HH pour caractériser la base du houppier de chêne (Figure 2). On observe la même évolution significative ($p\text{-value} = 1.72e-05$ ***) de HH qui augmente dans les fortes densités (Figure 2). De plus l'effet de la composition du peuplement est significatif ($p\text{-value} = 0.004$ **).

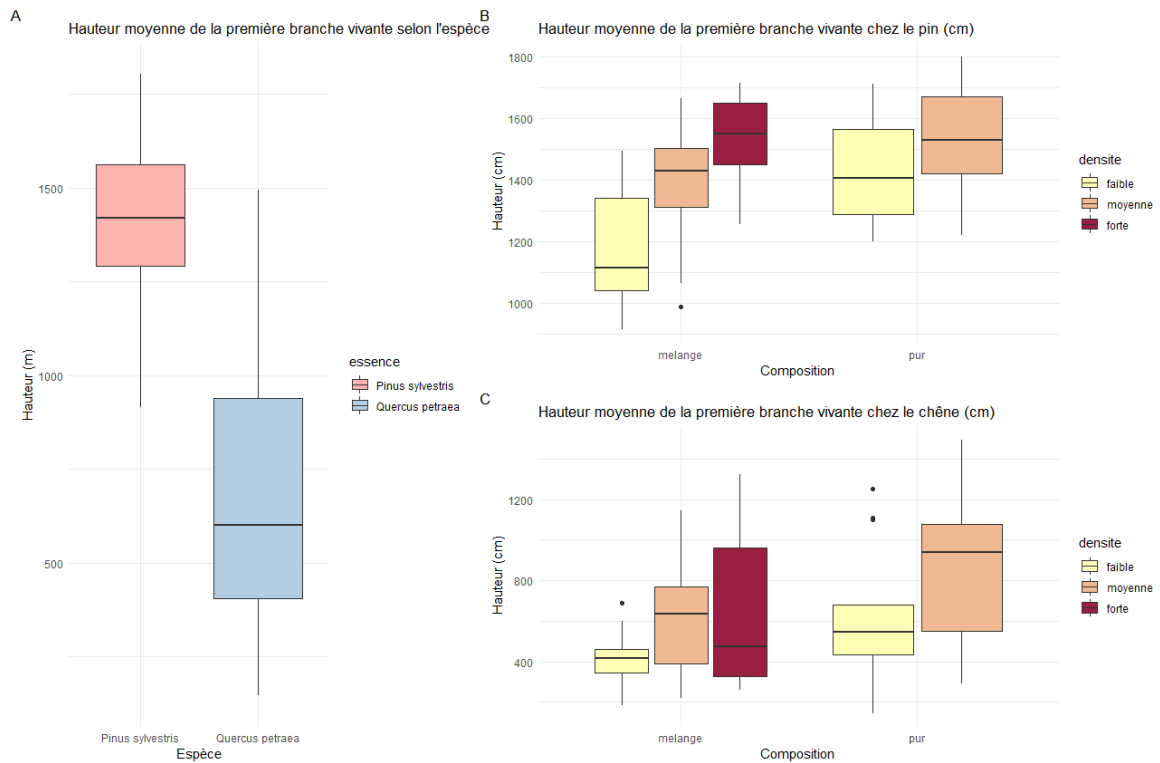


Figure 1 : Hauteur de la première branche vivante de pins et de chênes

La HBV des deux espèces est représentée quelque soit la densité et la composition (A) ou selon les différentes modalités pour le pin (B) et le chêne (C).

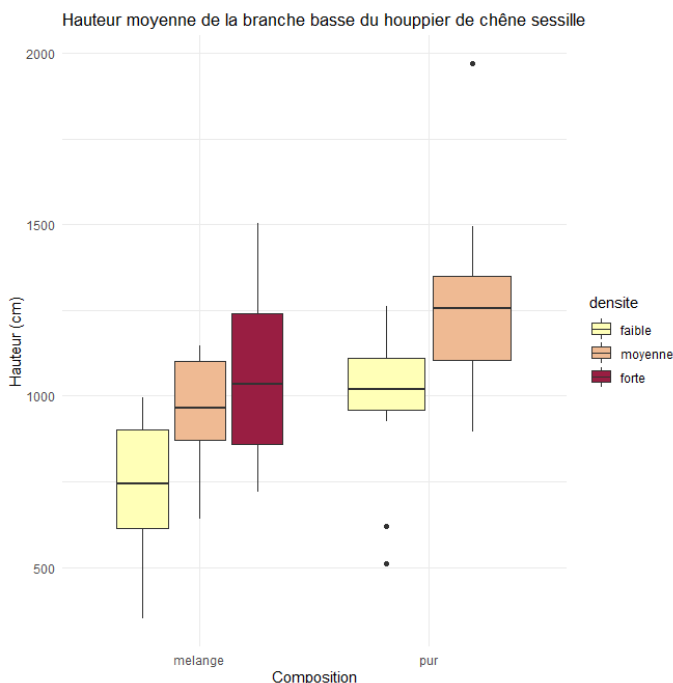


Figure 2 : Hauteur de la branche basse du houppier de chêne selon la densité et la composition du peuplement

La complémentarité des houppiers peut être approfondie en prenant en compte leur hauteur et leur recouvrement. On observe un recouvrement des houppiers sur une certaine partie de la hauteur des troncs (HBV chêne < HH pin, Figure 3). L'effet du mélange sur la longueur des houppiers (CL) est très marqué chez le chêne de par son étalement vertical (CL_{mélange} > CL_{pur}), mais est absent chez le pin (Figure 3). Cela entraîne donc un recouvrement des houppiers plus important en peuplements mélangés (recouvrement_{mélange} = 7,59 m > recouvrement_{pur} = 4,86 m en densité faible). Ce recouvrement concerne entre 60 % et 84% du houppier de pin contre 34% et 74 % du houppier de chêne pour les 3 densités. Il est plus important dans les faibles densités (ANNEXE III). Cela est associé au fait que la taille des arbres diminue avec la diminution de la densité (ANNEXE III)

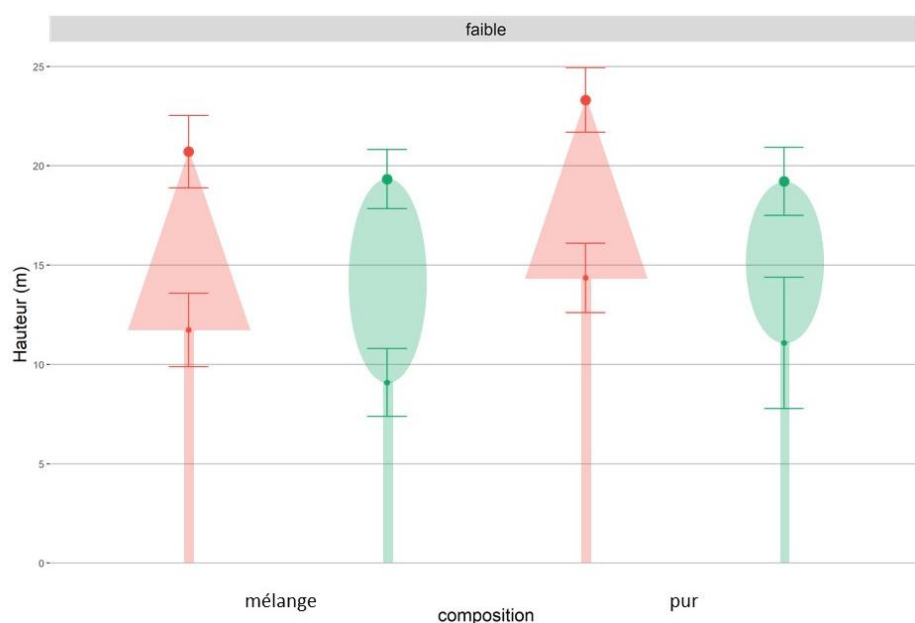


Figure 3 : Profile de hauteur des pins (rouge) et des chênes (vert) en densité faible selon la composition du peuplement

b. Aire projetée au sol des houppiers (CPA)

Le CPA des deux espèces est proche (Figure 4, A) et ne semble pas être fortement affectée par la densité et la composition du peuplement (Figure 4, B & C). Néanmoins, un effet densité est suggéré chez le pin avec une tendance à la diminution du CPA quand la densité augmente (p-value = 0,07 .), mais il n'y a pas d'influence de la composition (Figure 4, B).

Les tests statistiques ne révèlent aucun effet significatif de l'essence, de la densité ou de la composition dans notre population mais indique une interaction significative entre les facteurs essences et densité (p-value = 0.03*) appuyant la tendance d'évolution décelée chez le pin. La différence entre le CPA des pins et des chênes est donc négligeable (p-value = 0,099 .).

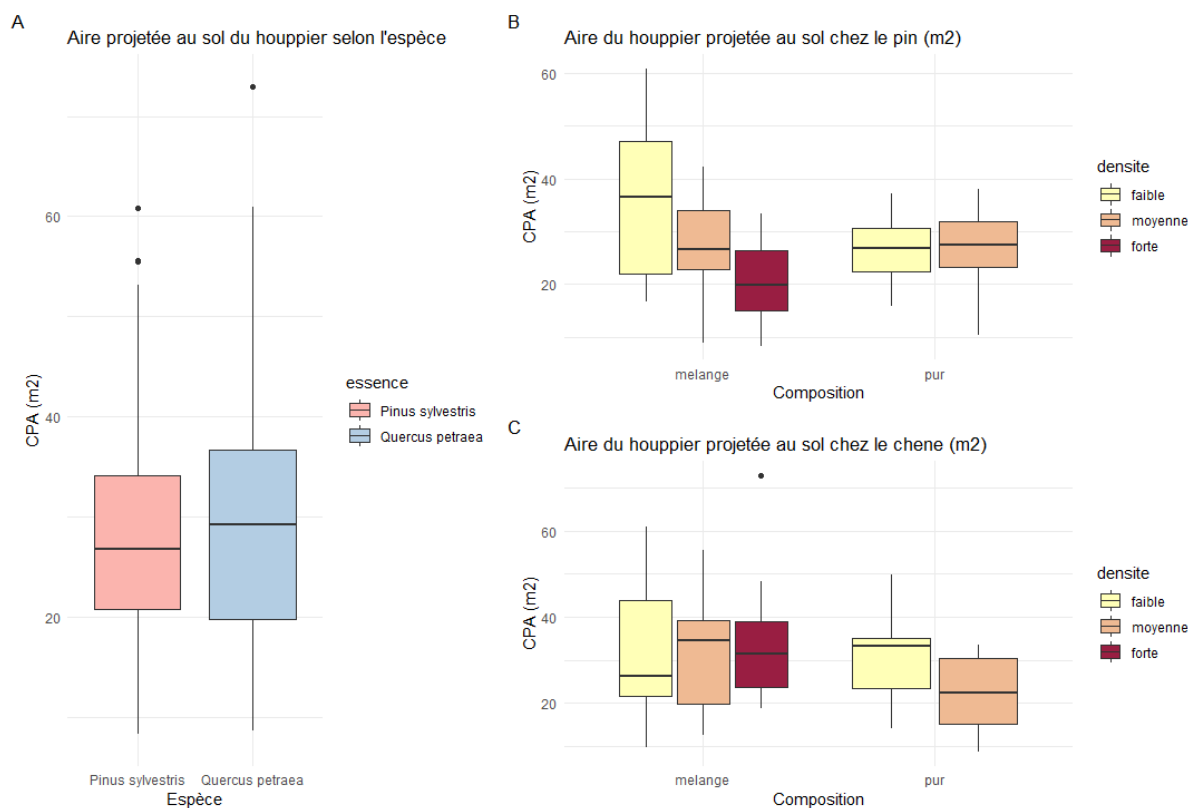


Figure 4 : Surface projetée au sol des houppiers calculée pour les pins et les chênes

Le CPA des deux espèces est représenté quelque soit la densité et la nature du peuplement (A) ou selon les différentes modalités pour le pin (B) et le chêne (C).

c. Volume des houppiers (CV)

Le volume des houppiers diminue avec l'augmentation de la densité en peuplement en mélange et de chêne pur (Figure 5, A & B). Néanmoins, cette évolution associée à la densité du peuplement n'est pas très importante et n'est pas significative statistiquement ($p\text{-value}_{\text{pin}} = 0,11$ et $p\text{-value}_{\text{chêne}} = 0,07$). On ne trouve pas d'influence du mélange sur le CV chez le pin ou le chêne ($p\text{-value}_{\text{pin}} = 0,36$ et $p\text{-value}_{\text{chêne}} = 0,18$).

Ainsi l'observation du jeu de données suggère un effet de la densité sur les communautés en mélange et de chêne pur. Cependant, aucun des facteurs étudiés n'a une influence significative sur le volume des houppiers de nos essences ce qui est très inattendu au vu du comportement des données.

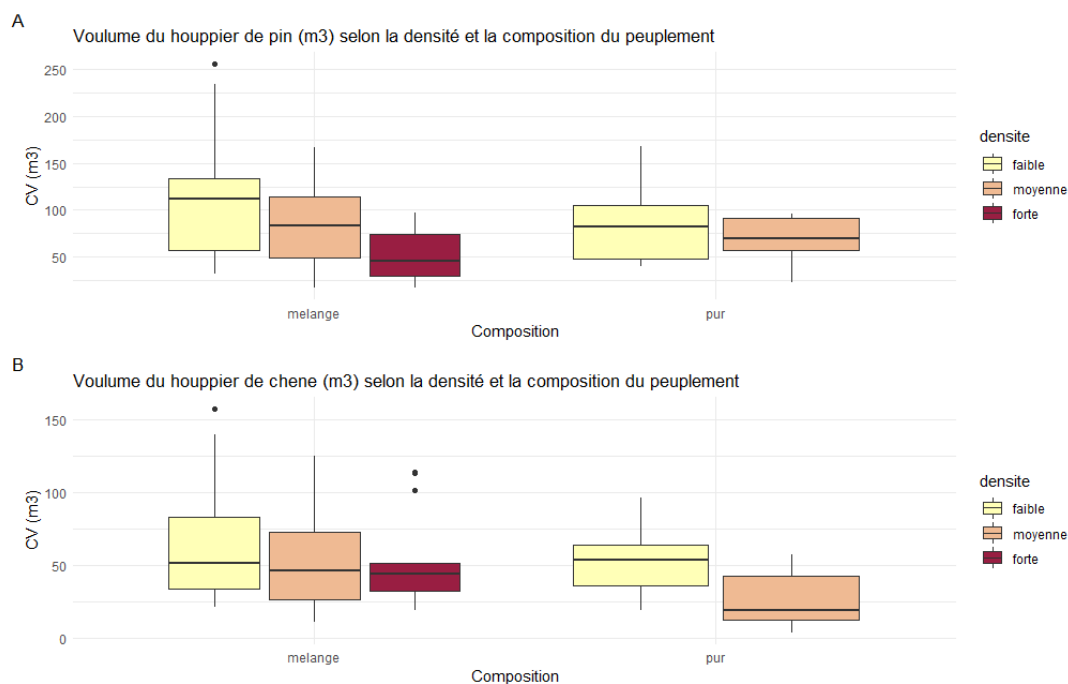


Figure 5 : Volumes de houppiers calculés pour les pins (A) et les chênes (B) selon deux modalités (densité et composition du peuplement)

2. Analyse fine des effets densité, composition et taille sur le CPA et le CV

a. Approfondissement sur les effets densité et composition sur le CPA

Afin de révéler si la tendance mise en évidence est intéressante nous nous intéressons à l'évolution du CPA des pins et des chênes selon un indice de compétition local, le RDI local (Figure 6).

Comme précédemment observé, on remarque une diminution importante du CPA avec l'augmentation de la densité. Cet effet est particulièrement visible chez les pins en peuplements mélangés mais, est également présente dans les autres modalités (Figure 6). D'après ce graphique une augmentation de la densité locale de 50% entraînerait une baisse de surface de 20% dans les peuplements de pin mélangés et de chêne purs. L'effet de la densité est moins marqué dans les deux autres conditions. Bien que les droites de régression peuvent être discutées ($R^2 = 0.23$ et 0.15 pour le pin en mélange et le chêne en pur) elles permettent de confirmer la tendance observée précédemment et montre un effet non négligeable de la densité sur la surface de la base des houppiers chez le pin (p-value = 0.0072^{**}) et le chêne (p-value = 0.03^*).

L'effet de la composition est moins clair que l'effet de la densité du peuplement. Même si on peut observer que le CPA des arbres a tendance à être supérieur dans les peuplements mélangés la différence entre les deux modalités est assez faible (recouvrement des intervalles de confiance).

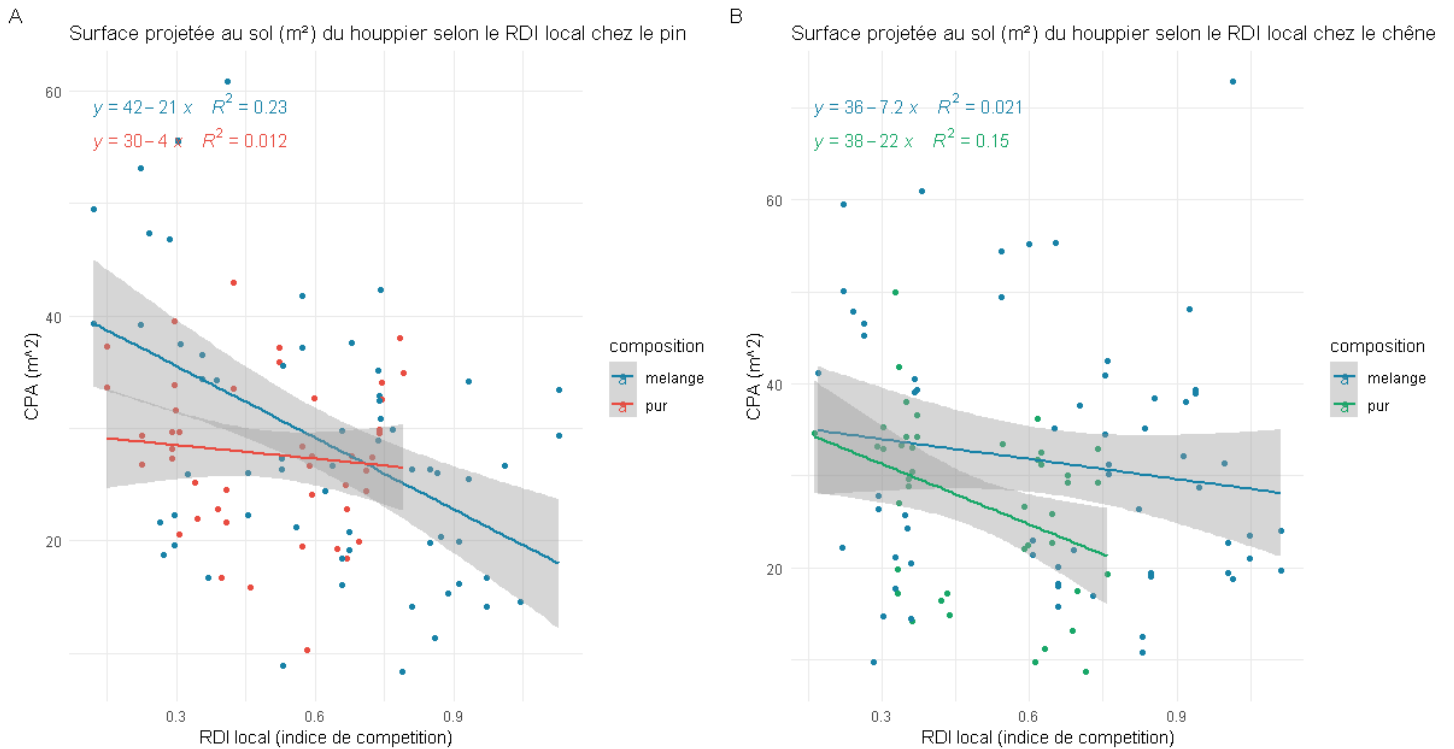


Figure 6 : Evolution du CPA des pins (A) et des chênes (B) selon un gradient de densité et selon la composition du peuplement

b. Approfondissement des effets densité et composition sur le volume des houppiers

On retrouve graphiquement les observations faites précédemment, baisse du volume des houppiers avec l'augmentation de la densité (Figure 7). L'effet composition reste non significatif chez le pin (Figure 7) tandis qu'il est plus net et marginalement significatif chez le chêne (p-value = 0.066.). L'impact de la densité sur le volume des houppiers est très marquant chez les chênes en peuplements purs puisque le volume diminue de 42% lorsque la densité de peuplement est doublée. Chez les pins, l'effet densité est le plus net dans les peuplements purs mais est deux fois plus faible que dans le cas des chênes purs (24% de diminution de volume pour le doublement de la densité de peuplement).

L'effet densité ressort globalement comme étant significatif pour les pins (p-value = 0.009**) ainsi que pour les chênes (p-value = .006**).

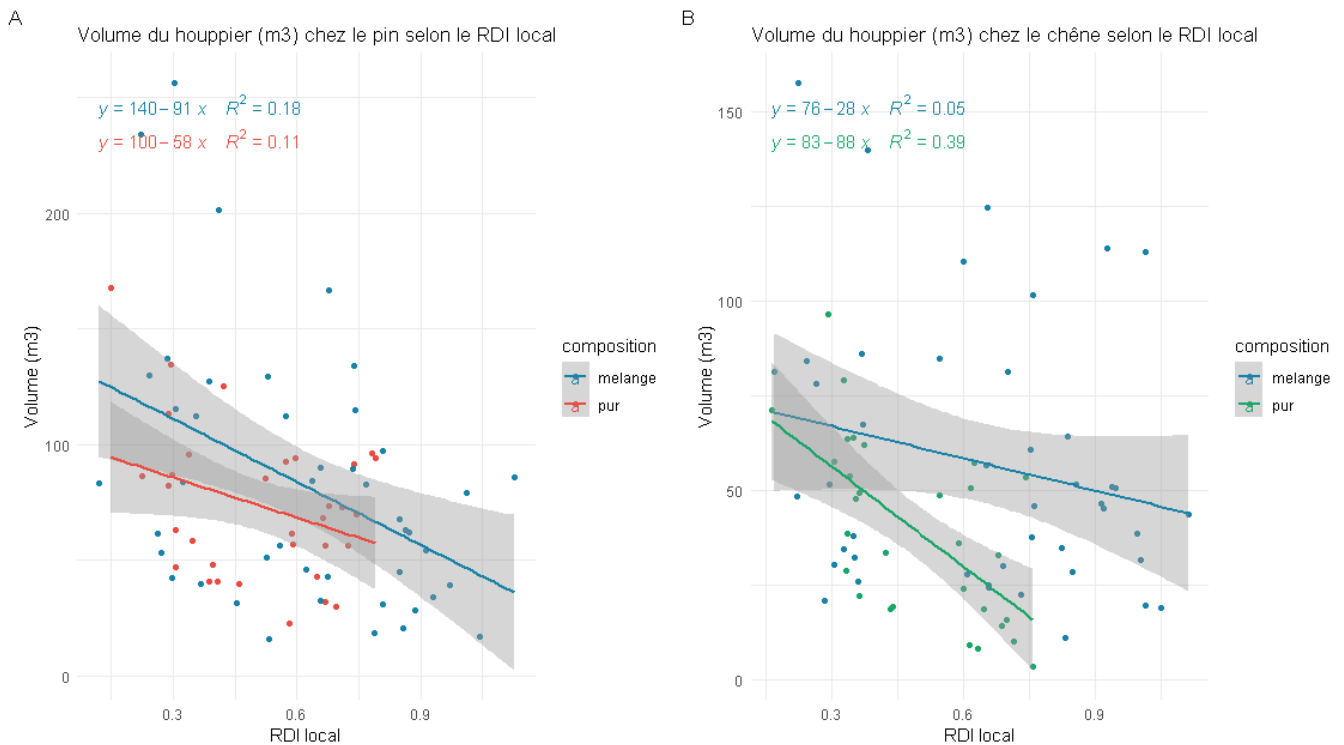


Figure 7 : Evolution du CV des pins (A) et des chênes (B) selon un gradient de densité et selon la composition du peuplement

La variabilité observée dans les volumes calculés de houppiers peut expliquer en partie les faibles valeurs de R^2 obtenues suite à nos analyses de CV selon un gradient continu de densité du peuplement. On peut noter une exception, les peuplements purs de chênes ($R^2 = 0.39$).

c. Effet de la taille des arbres sur le volume des houppiers

L'influence du facteur taille sur le paramètre CV doit être déterminé afin de mieux estimer l'impact de nos autres facteurs d'intérêt (effet densité et effet composition).

Le modèle utilisé afin d'expliquer l'évolution du volume des houppiers selon la taille des arbres, exprimé selon le DBH, est de la forme suivante :

$$CV (m^3) = (a1 * pur + (a1 + a2) * melange) * (\exp(b * DBH) - 1)$$

Le paramètre $a2$ correspond à la différence qu'il existe entre les deux types de composition. Il met donc en évidence l'effet de la composition sur le volume des houppiers. Si le paramètre $a2$ est égal à 0 alors il n'y a pas de différence entre les peuplements purs et mélangés, donc pas d'effet de la composition. En revanche un paramètre $a2$ différent de 0 montre la présence d'un effet composition significatif.

L'application de modèles explicatifs sur nos données montre que la taille de l'arbre est l'un des principaux facteurs influençant le volume des houppiers de pin ($R^2 = 0.37$). On observe également que la composition du peuplement ne semble pas entraîner de grandes différences dans les modèles (Figure 8), indiquant de ce fait que cet effet est peu important par rapport à l'effet taille. Cela est conforté par la faible valeur du paramètre a_2 dans ce modèle ($a_2 = 0.3$) qui indique une faible différence entre les deux peuplements.

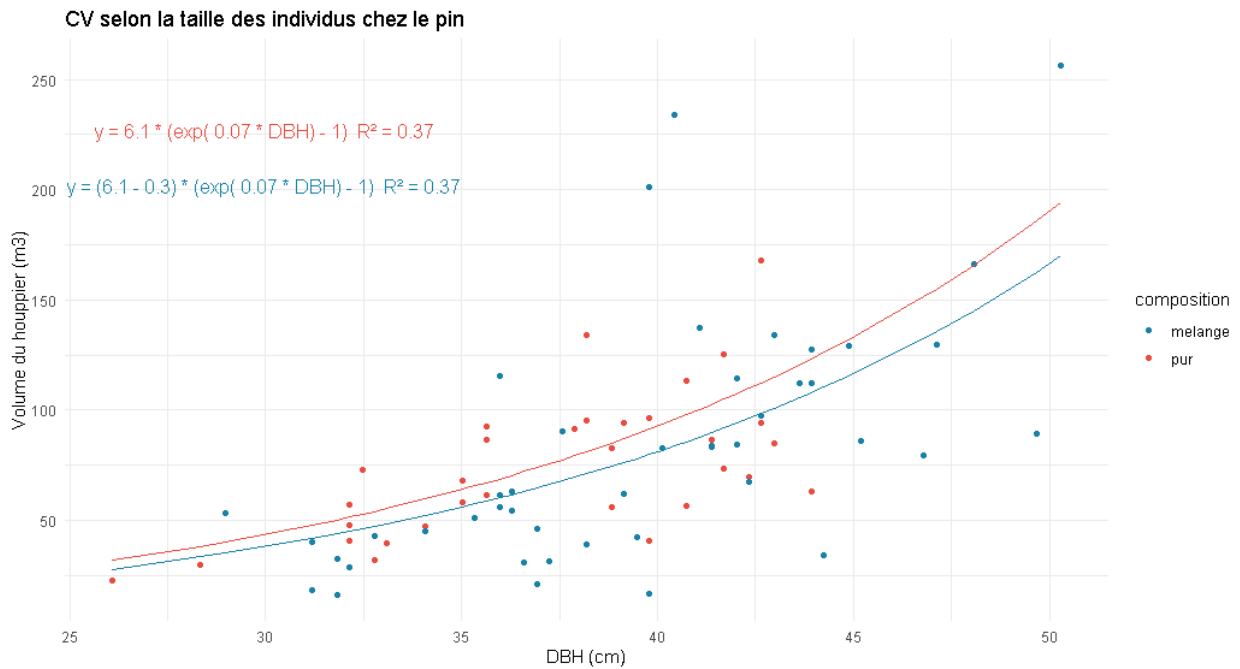


Figure 8 : Volume des houppiers de pin selon le diamètre à 1m30 de l'arbre dans les peuplements purs de pin (rouge), en mélanges (bleu)

De même on trouve la même tendance dans le cas des chênes avec un modèle qui représente bien les données ($R^2 = 0.59$). La taille des arbres est liée au volume des houppiers de chênes, tel que plus la taille de l'arbre est importante et plus le volume des houppiers est grand (Figure 9). En revanche, le modèle utilisé pour expliquer les mesures de terrain montre que dans le cas des chênes la composition du peuplement a un effet sur le volume des houppiers. En effet, l'intervalle de confiance du paramètre a_2 n'inclue pas 0 ($a_2 = 1.5$) ce qui montre que l'effet de la composition est significatif.

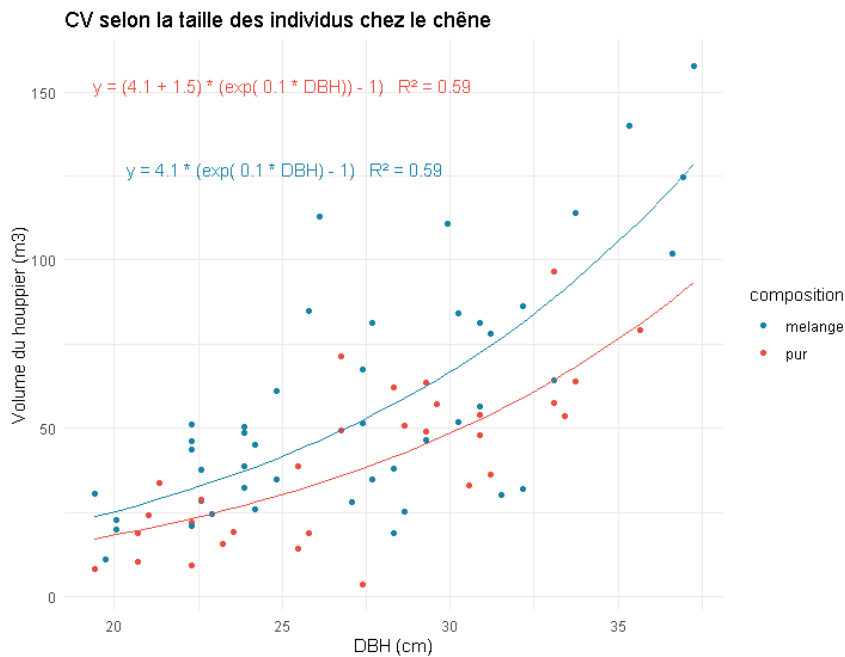


Figure 9 : Volume des houppiers de chêne selon le diamètre à 1m30 de l'arbre dans les peuplements purs (rouge), en mélanges (bleu)

Les modèles utilisés précédemment permettent d'expliquer une partie de la variabilité des mesures et de mettre en évidence l'effet de la composition sur le volume des houppiers. Cependant, ils

peuvent être affinés en rajoutant de nouvelles variables explicatives relatives à l'effet densité.

Dans le cas de pins, le rajout d'un terme exprimant la densité de peuplement (RDI des chênes dans le modèle pour le mélange et le RDI total pour le modèle quelque soit la composition) permet d'augmenter le R^2 du modèle. Dans le cas du modèle sur les peuplements mélangé le R^2 est presque doublé ($R^2 = 0.62$) ce qui indique l'importance de l'effet densité des chênes dans l'explication des données.

De même on trouve une tendance similaire dans l'importance du facteur densité dans l'explication du volume des houppiers de chênes. Quelque soit la composition que le modèle doit décrire, le rajout de la variable explicative du RDI des chênes permet de faire augmenter le R^2 d'environ 16 % (R^2 oscille entre 0.62 et 0.75 selon les modalités des modèles testés).

Ainsi, les meilleurs modèles générés permettant de modéliser l'évolution du CV des pins et des chênes dans toutes les modalités sont :

$$CV_{chêne}(m^3) = (8,54 - 7,83 * RDI_{chêne}) * (exp^{0,08*DBH} - 1) \text{ avec } R^2 \text{ ajusté} = 0,67$$

$$CV_{pin}(m^3) = (9,34 - 5,46 * RDI_{total}) * (exp^{0,07*DBH} - 1) \text{ avec } R^2 \text{ ajusté} = 0,53$$

$CV_{pin,chêne}$ est le volume des houppiers de pin et de chêne (m^3), DBH est le diamètre du tronc à 1m30 du sol (cm) et $RDI_{chêne, total}$ (cf II. 2. c)

IV. Discussion

La modification des caractéristiques architecturales des pins et des chênes selon les conditions de leur environnement ont permis de mettre en évidence l'existence de deux effets influant sur les houppiers : l'effet composition du peuplement (mélange ou pur) et l'effet densité (selon un gradient de densité).

Tout d'abord, les résultats obtenus concernant l'élongation des houppiers en mélange sont concordant avec la littérature. On observe bien que le mélange des deux espèces entraîne l'élongation du houppier de chêne mais n'a pas d'effet sur les houppiers de pin. À cela, s'associe le fait que la hauteur de la base du houppier diminue dans les peuplements mélangés. Il existe des corrélations entre l'âge des arbres et leur taille ainsi qu'entre l'âge des arbres et la hauteur de leur branche (Nascimbene et al, 2008), nous permettant d'extrapoler l'effet du mélange sur la taille des arbres (H_a). Dans ce cas on observe bien que nos hypothèses sont vérifiées par les résultats puisque nous avons montré que $H_{a, \text{mélange}} < H_{a, \text{pur}}$. La combinaison de ces caractères permet de montrer le recouvrement important des houppiers en peuplement mélangé et est un signe de complémentarité (Cushman et al, 2020). La baisse de hauteur du houppier au niveau de sa base permet de créer une canopée plus épaisse et donc présentant un plus grand nombre de couches. Cela donne plus de possibilités pour un partage de l'espace entre les houppiers d'individus d'espèces différentes ce qui correspond donc à une complémentarité spatiale (Pretzsch et al, 2019). Cependant, dans le cas du pin l'effet du mélange sur l'évolution de HBV est contraire à ce qui est observé dans la littérature.

D'autres de nos résultats ne sont pas concordant avec les conclusions d'anciens articles. En effet nous n'avons pas pu observer d'effet significatif de la composition du peuplement sur le CPA. De même, le volume des houppiers de pin semble être légèrement influencé par l'effet composition contrairement à ce qui est présenté dans la littérature. Cependant, dans le cas du chêne l'effet de la composition est bien identique à ce qui est rapporté dans la littérature et rejoint les résultats observés dans notre étude pour le pin. Il est possible de nuancer ce résultat au vu des données disponibles dans notre étude. En effet, nos résultats suggèrent que la légère augmentation du volume des houppiers en mélange est associée à la présence des chênes dans l'environnement et non pas à la présence des pins. Ainsi l'effet du mélange est plus visible pour le chêne et entraîne une légère augmentation du volume non significative pour les deux essences.

La littérature ne donne pas un grand nombre d'informations concernant l'effet de la densité sur l'architecture des houppiers de chêne mais nous en donne plus sur les houppiers de pin.

Certaines de nos hypothèses sont bien vérifiées par l'analyse de nos résultats, comme l'augmentation de HBV avec l'augmentation de la densité. Cet effet est également observé pour le chêne. De la même façon, nos résultats nous permettent de dire que les arbres sont plus grands dans les densités fortes et plus petits dans les densités faibles. Bien que ce résultat semble cohérent avec notre conclusion précédente, il est opposé aux résultats de la littérature. Ainsi, de nouvelles analyses sont nécessaires afin de confirmer l'un ou l'autre des résultats même si l'hypothèse d'une évolution corrélée de la taille des arbres et de HBV est plus probable.

L'effet de la densité sur le CPA et le CV des pins est moins marqué mais suit des tendances en accord avec la littérature. L'effet de la densité est plus visible lorsqu'on analyse les données selon des valeurs continues ce qui peut être expliqué par le fait que cet effet est masqué par un autre de plus grande importance. Pour l'effet de la densité sur le CV du chêne une tendance similaire à celle observée pour le pin est ressortie des analyses. Dans le cas du caractère CPA, la densité ne semble pas avoir d'effet sur les chênes. Ce résultat peut être expliqué par le comportement du chêne qui est d'agrandir le volume de son houppier de manière verticale et non horizontale par élongation. Bien que la littérature ne nous fournisse pas de sources concernant l'effet de la densité du peuplement sur les chênes, l'analyse de nos données nous permet de faire l'hypothèse qu'il est comparable à l'effet sur le pin. En effet, la modification des caractères architecturaux se fait dans la grande majorité des cas selon une même tendance mais pas forcément selon une même intensité. Par exemple, au vu des données récoltées et analysées au cours du stage nous pouvons faire l'hypothèse que le pin est plus sensible que le chêne à l'effet de la densité. Néanmoins, des analyses complémentaires sont nécessaires afin de valider ou non cette hypothèse.

Enfin, il est important de nuancer les résultats obtenus dans le stage. Les effets liés à la densité et au mélange sur le CPA et le CV est assez peu marqué. Nous pouvons expliquer ce résultat par le fait que ces effets sont masqués par l'effet taille des arbres qui est le principal facteur influençant le CPA et le CV des arbres.

La présence de tendances intéressantes mais non significatives nous pousse à continuer les analyses menées au cours du stage sur un plus grand échantillon d'arbres afin d'améliorer la robustesse des données. Dans le cas où de nouvelles mesures sont réalisées, il faut prendre

soin d'inclure des individus selon un gradient de taille (DBH) afin de se soustraire de l'effet taille des arbres. Il serait intéressant de mener une recherche sur les autres facteurs qui pourraient encore masquer les effets de notre étude, ainsi que sur d'autres paramètres reliés à la productivité de l'arbre. Ces informations complémentaires permettraient de mettre en lien la complémentarité et la productivité des individus et donc d'affiner les stratégies de gestion sylvicole mises en place dans les peuplements forestiers français.

V. Conclusion

Les analyses menées au cours du stage ont permis de mettre en évidence une complémentarité spatiale des essences de *Quercus petraea* et de *Pinus sylvestris* en forêt domaniale d'Orléans. De même elles ont permis de montrer que les pratiques de gestion sylvicole ont également un impact direct sur l'architecture des houppiers et du tronc. Ainsi, les différentes pratiques sylvicoles pour la production doivent être pensées afin d'encourager la pousse des arbres selon les besoins de l'industrie. Ces pratiques doivent donc prendre en compte les réponses physiologiques des arbres qui, comme nous l'avons montré dans ce rapport, sont influencées par leur environnement (ressources, densité du peuplement, composition du peuplement) et par leurs traits propres (âge, taille).

Cependant, l'architecture des arbres est également importante pour leurs productivités. Cela doit être pris en compte pour la production car la productivité est liée à la santé des arbres et donc à la qualité du bois obtenu après abattage. Ainsi, la seule architecture du houppier ne doit pas être prise en compte mais elle doit être complétée par d'autres caractères. Parmi ceux-ci on peut citer les caractères liés au feuillage des individus comme le LAI ou la taille des feuilles.

Bibliographie

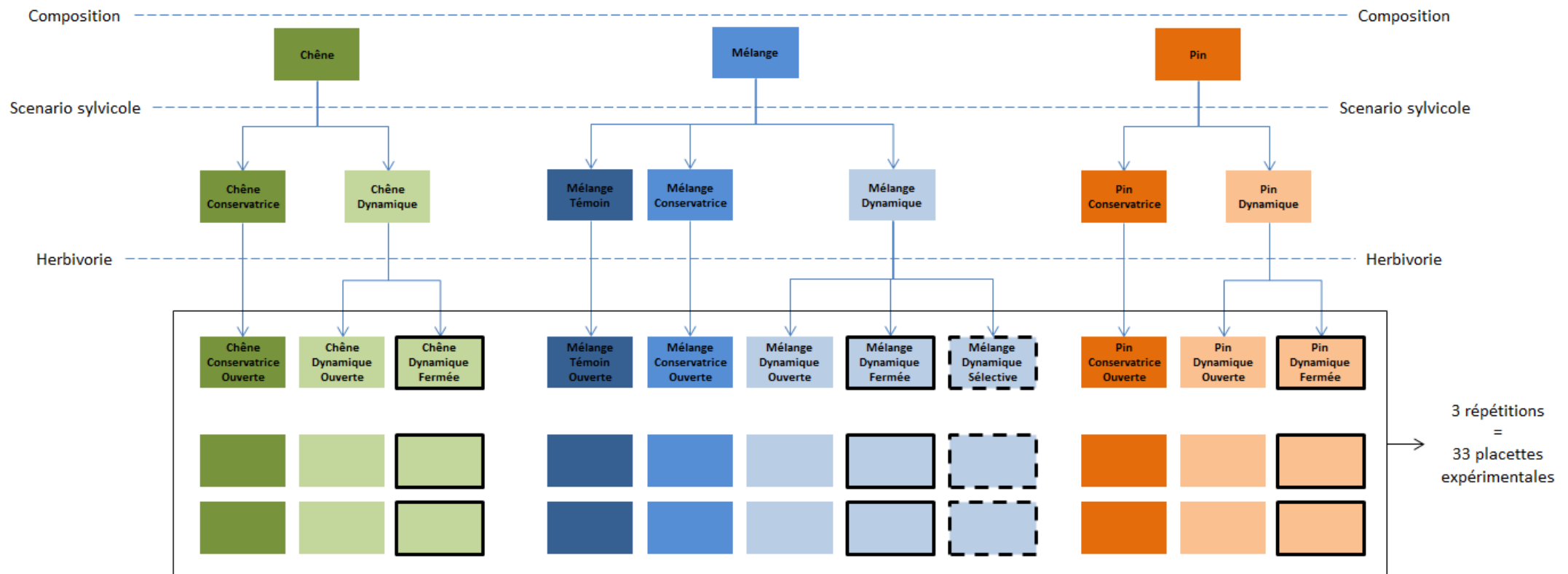
- Akers, M. K., & Kane, M. (2013). Effects of planting density and cultural intensity on stand and crown attributes of mid-rotation loblolly pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 310, 468-475. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.062>
- Cushman, K. C., & Machado, J. (2020). Plasticity in branching and crown architecture helps explain how tree diversity increases tropical forest production. *New Phytologist*, 228(4), 1163-1165. <https://doi.org/10.1111/nph.16855>
- del Río, M., Bravo-Oviedo, A., Ruiz-Peinado, R., & Condés, S. (2019). Tree allometry variation in response to intra- and inter-specific competitions. *Trees*, 33(1), 121-138. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1763-3>
- Di Salvatore, U. (2021). Single-tree crown shape and crown volume models for *Pinus nigra* J. F. Arnold in central Italy. *Annals of Forest Science*, 78(3). <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01099-4>
- Ganbaatar, B., Jamsran, T., Gradel, A., & Sukhbaatar, G. (2021). Assessment of the effects of thinnings in scots pine plantations in Mongolia : A comparative analysis of tree growth and crown development based on dominant trees. *Forest Science and Technology*, 17(3), 135-143. <https://doi.org/10.1080/21580103.2021.1963326>
- Guillemot, J., Kunz, M., Schnabel, F., Fichtner, A., Madsen, C. P., Gebauer, T., Härdtle, W., Oheimb, G., & Potvin, C. (2020). Neighbourhood-mediated shifts in tree biomass allocation drive overyielding in tropical species mixtures. *New Phytologist*, 228(4), 1256-1268. <https://doi.org/10.1111/nph.16722>
- Jing, X., Muys, B., Bruelheide, H., Desie, E., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Kardol, P., Ratcliffe, S., Scherer-Lorenzen, M., Selvi, F., Vancampenhout, K., van der Plas, F., Verheyen, K., Vesterdal, L., Zuo, J., & Van Meerbeek, K. (2021). Above- and below-ground complementarity rather than selection drive tree diversity–productivity relationships in European forests. *Functional Ecology*, 35(8), 1756-1767. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13825>
- Jucker, T., Bouriaud, O., & Coomes, D. A. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology*, 29(8), 1078-1086. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12428>
- Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76. <https://doi.org/10.1038/35083573>

- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., & Nimis, P. L. (2009). Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 18(6), 1509-1522. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9537-7>
- Niklaus, P. A., Baruffol, M., He, J., Ma, K., & Schmid, B. (2017). Can niche plasticity promote biodiversity–productivity relationships through increased complementarity? *Ecology*, 98(4), 1104-1116. <https://doi.org/10.1002/ecy.1748>
- Pagé, C., & Terray, L. (2011). *Nouvelles projections climatiques à échelle fine sur la France pour le 21ème siècle : Les scénarii SCRATCH2010*. CERFACS.
- Pretzsch, H. (2019). The Effect of Tree Crown Allometry on Community Dynamics in Mixed-Species Stands versus Monocultures. A Review and Perspectives for Modeling and Silvicultural Regulation. *Forests*, 10(9), 810. <https://doi.org/10.3390/f10090810>
- Preuhsler, T. (1981). Ertragskundliche Merkmale oberbayerischer Bergmischwald-Verjüngungsbestände auf kalkalpinen Standorten im Forstamt Kreuth. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 100(1), 313-345. <https://doi.org/10.1007/BF02640650>
- Seidel, D., Leuschner, C., Scherber, C., Beyer, F., Wommelsdorf, T., Cashman, M. J., & Fehrmann, L. (2013). The relationship between tree species richness, canopy space exploration and productivity in a temperate broad-leaf mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 310, 366-374. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.058>
- Skea, J., Priyadarshi R, S., & Reisinger, A. (2022). *Climate Change 2022—Mitigation of Climate Change* [IPCC AR6 WG III].
- Sullivan, T. P., & Sullivan, D. S. (2016). Acceleration of old-growth structural attributes in lodgepole pine forest : Tree growth and stand structure 25 years after thinning. *Forest Ecology and Management*, 365, 96-106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.029>
- Uzquiano, S., Barbeito, I., San Martín, R., Ehbrecht, M., Seidel, D., & Bravo, F. (2021). Quantifying Crown Morphology of Mixed Pine-Oak Forests Using Terrestrial Laser Scanning. *Remote Sensing*, 13(23), 4955. <https://doi.org/10.3390/rs13234955>
- Williams, L. J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., & Reich, P. B. (2017). Spatial complementarity in tree crowns explainsoveryielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4). <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0063>

ANNEXE I

Schéma expérimental du dispositif OPTMix (source : OPTMix INRAE)

Les bordures correspondent à l'ouverture des parcelles (sans bordure = ouvert ; bordure pointillée = sélectif ; bordure pleine = clôturé)



ANNEXE II

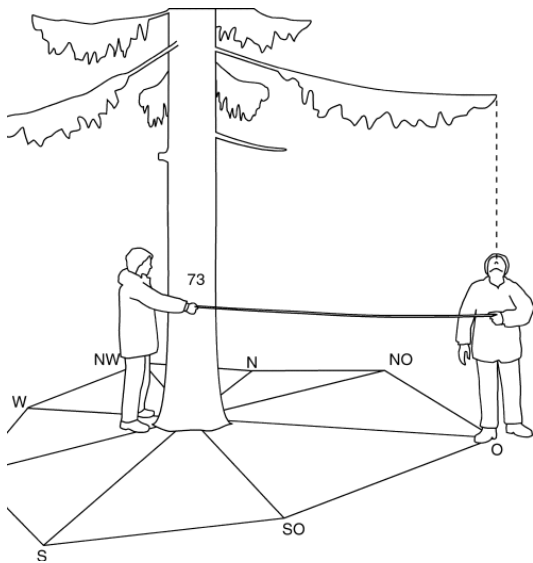
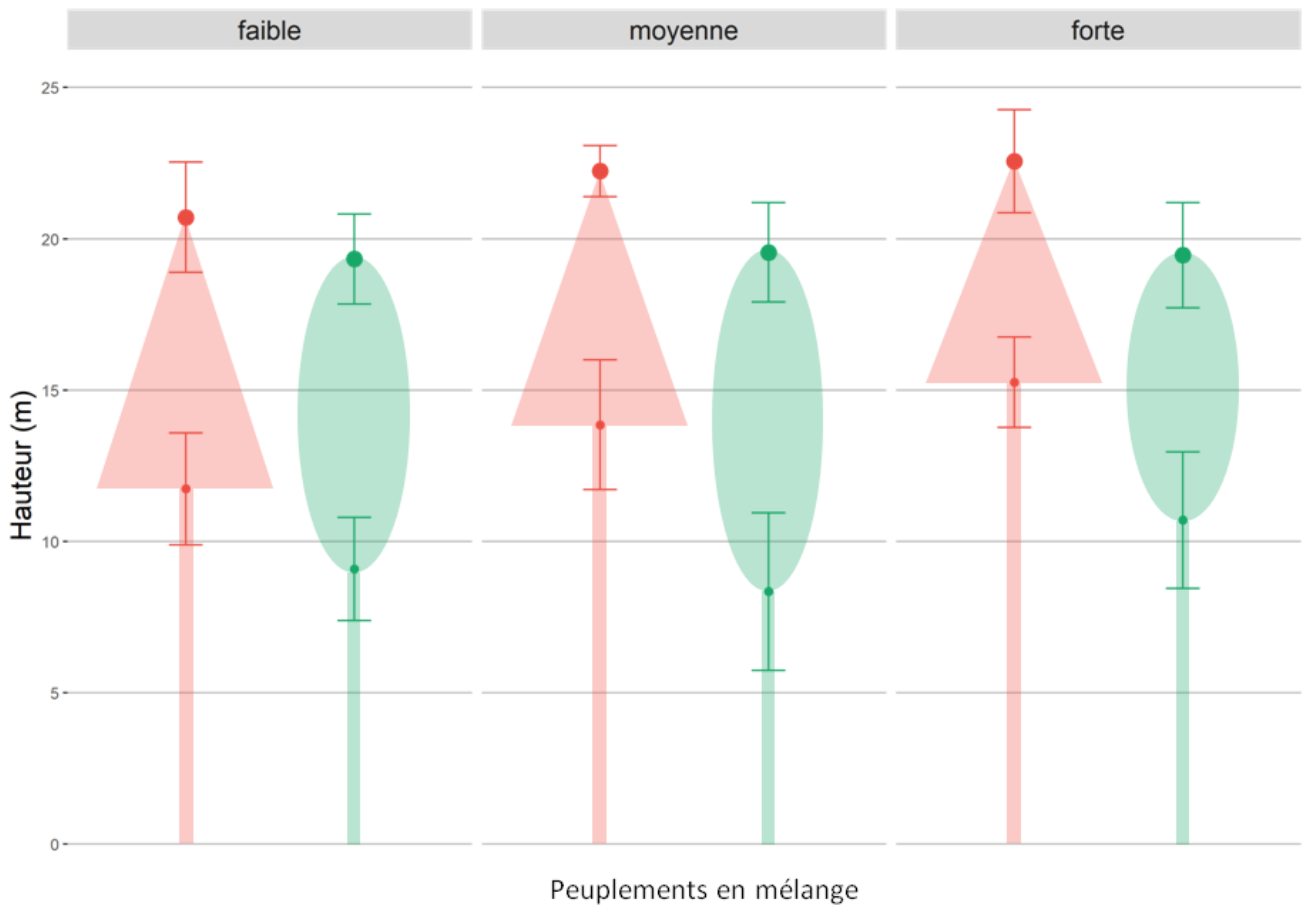


Schéma de la « Vertical sighting method» (Source : Pretzsh et al, 2015)

La méthode utilisée est représentée à droite et correspond à celle mise en œuvre pour mesurer le rayon des houppiers

ANNEXE III

Profil de hauteur des arbres mesurés de pins et chênes, situés en peuplements mélangés, selon 3 densités



Résumé

Français :

Les travaux menés sur les dynamiques inter-espèces existant en milieux forestiers sont capitales pour mieux appréhender l'impact du changement climatique sur ces écosystèmes. Les pratiques sylvicoles et les industries qui en dépendent doivent se préparer à faire face à ce changement. Pour ce faire la mise au point de nouveaux plans de gestion et de techniques en sylviculture est nécessaire. Au travers du travail effectué au cours du stage, il a été possible de montrer l'existence d'une complémentarité des houppiers de pin et de chêne. De même il est apparu que la densité du peuplement joue également sur les caractéristiques des houppiers des deux essences. Néanmoins, ces facteurs ne sont pas les plus importants et d'autres comme la taille des arbres ont plus de poids sur la forme et la taille des houppiers. Le paramètre le plus affecté est la hauteur de la base du houppier qui augmente avec l'augmentation de la densité et diminue dans les peuplements mélangés. La surface de la base et le volume du houppier diminuent tout deux avec l'augmentation de la densité et sont moins influencés par la composition. Ainsi, le dispositif OPTMix nous permet d'évaluer l'effet des de la gestion de la densité et de la composition du peuplement sur la forme des houppiers.

Anglais :

Studies on inter-species dynamics in forest is crucial to better understand the impact of climate change on these ecosystems. Forestry practices and the industries that depend on them must prepare for these changes. This requires the development of new management plans and practices in the fields of forestry. Through the work done during the course of my internship, it was possible to show the existence of a spatial complementarity between crowns of pines and oaks. It also appeared that stand density also affects the crowns' characteristics of both species. Nevertheless, these factors are not the main impactors, and others like tree size have more weight on the shape and size of the tree crown. The most affected parameter is the crown base height which increases with increasing density and decreases in mixed stands. Crown surface area and crown volume both decrease with increasing density and are less influenced by composition. Thus, the OPTMix device allows us to evaluate the effect of density and composition management of the stand on the tree crown architecture.