



HAL
open science

Le chêne et le pin transparent : influence du sous-bois et du microclimat sur des semis

Matias Bentkowski

► **To cite this version:**

Matias Bentkowski. Le chêne et le pin transparent : influence du sous-bois et du microclimat sur des semis. Sciences de l'environnement. 2022. hal-03990185

HAL Id: hal-03990185

<https://hal.inrae.fr/hal-03990185v1>

Submitted on 15 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

Mémoire de stage

Présenté par

Matias Bentkowski

Pour obtenir le diplôme de

Ingénieur des Systèmes Agricoles et Agroalimentaires Durable au Sud

Dominante Gestion Environnementale des Ecosystèmes et Forêts Tropicales

Sujet :

Le chêne et le pin transparent : influence du sous-bois et du microclimat sur des semis

Soutenu publiquement le 19 octobre 2022

À AgroParisTech,
Centre de Montpellier

Devant le jury suivant :

Dr Jean-Marc LIMOUSIN

Examineur

Dr Anders MÅRELL

Tuteur de stage

Dr Raphaël MANLAY

Enseignant-référent AgroParisTech

REMERCIEMENTS

Je remercie mes encadrants Anders Marell et Nathalie Korboulewsky pour leur accompagnement tout au long de mon travail. Je les remercie également pour les précieuses connaissances qu'ils m'ont transmises durant ce stage. Je remercie les membres des équipes FONA et FORHET pour leur accueil et leur aide tout au long de ces six mois.

Je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui se sont portées volontaires pour le travail de terrain à mes côtés. Merci à Claire, Théo, Anders, Ernest, Aviva, Christophe, Agnès, Gabriel, Moame, Baptiste, Anthony, Olivier, Adélie et Nathalie.

Enfin, mes remerciements vont à Guilhem, Théo et Maxime avec qui j'ai pu partager de bons moments de vie autour du sport et de la pêche.

RESUME

Les perturbations climatiques estivales (sécheresse, vague de chaleur) mettent en danger les peuplements forestiers, les périodes de stress hydrique menacent la régénération forestière. En forêt d'Orléans, les peuplements de Chêne sessile (*Quercus petraea*) et de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) accueillent une végétation de sous-bois importante : molinie, callune, fougère aigle. Elles rentrent en compétition avec les semis forestiers pour les ressources (lumière, eau, nutriments). L'objectif du stage était de comparer la réponse du chêne et du pin aux contraintes environnementales abiotiques et biotiques pendant des périodes de stress hydrique via un suivi de la transpiration des semis. Tout d'abord, les résultats obtenus montrent que les semis de pins et de chênes réduisent la transpiration sous des conditions de forte chaleur, de fort déficit de pression de vapeur et quand la réserve utile en eau du sol est faible. Puis, les résultats mettent en évidence des stratégies différentes. Le pin réduit très rapidement la transpiration en réponse au stress hydrique atmosphérique, tandis que le chêne réagit par une diminution de la transpiration en réponse du stress hydrique édaphique. Enfin, la compétition avec le sous-bois, les conditions d'éclairement et l'interaction entre ces deux facteurs influencent la transpiration. Ce travail permettra de développer un indice de stress hydrique pour les semis de chêne et de pin à partir des données climatiques et pédoclimatiques, indice qui peut être utilisé pour étudier les effets du stress hydrique sur la croissance et la survie des semis.

ABSTRACT

Drought and heat waves threaten forest extending periods of water stress which affect regeneration too. The Orléans forest have stands of Sessile Oak (*Quercus petraea*) and Scots Pine (*Pinus sylvestris*) with significant understorey vegetation: *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*. They compete with the forest seedlings for resources (light, water, nutrients). The objective of the internship was to compare the response of oak and pine to abiotic and biotic environmental constraints during periods of water stress by monitoring seedling transpiration. Firstly, the results obtained show that pine and oak seedlings reduce transpiration under conditions of high temperature, strong vapour pressure deficit and when water stress in soil is high. The results then show different strategies. Pine reduces transpiration very rapidly in response to atmospheric water stress, whereas Oak reacts by decreasing transpiration in response to edaphic water stress. Finally, competition with the understorey, light conditions and the interaction between these two factors influence transpiration. This work will allow the development of a water stress index for oak and pine seedlings based on climatic and pedoclimatic data that can be used to study the effects of water stress on seedling growth and survival.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	1
RESUME	3
ABSTRACT	3
TABLE DES MATIERES	4
1. INTRODUCTION	7
2. MATERIEL ET METHODES	11
2.1. Site d'étude	11
2.1.1. Dispositif OPTMix	11
2.1.2. Plan d'échantillonnage	13
Éclairement relatif	13
Compétition végétation de sous-bois	14
2.2. Acquisition des données	15
2.2.1. Conductance stomatique	15
2.2.2. Facteurs abiotiques	16
2.3. Analyse des données	16
3. RESULTATS	17
3.1. Evolution temporelle de la conductance stomatique	17
3.2. Variation de la conductance selon des facteurs abiotiques	18
3.2.1. Rôle de la température sur la conductance stomatique	18
3.2.2. Evolution de la conductance selon le niveau de réserve en eau utile à 20cm de profondeur	19
3.2.3. Rôle du déficit de pression de vapeur (VPD) sur la conductance stomatique	20
3.2.4. Evolution de la conductance stomatique selon la lumière reçue par la régénération	21
3.3. Effet de la compétition et de l'éclairement relatif sur la conductance stomatique selon la contrainte hydrique	22
4. DISCUSSION	27
5. CONCLUSION	29
6. REFERENCES	31

7. LISTE DES ABREVIATIONS	35
8. TABLE DES TABLEAUX	37
9. TABLE DES FIGURES	39
TABLE DES ANNEXES	41
10. ANNEXES.....	42
Annexe 1 : Test de mesure au poromètre	42
Annexe 2 : Résultats sur l'effet direct de la compétition et de l'éclairement relatif sur les paramètres abiotiques	44
Annexe 3 : Résultats sur l'effet de la température à la surface des feuilles sur la conductance stomatique	46

1. INTRODUCTION

Le changement climatique, au fil des années, va impacter les écosystèmes forestiers. Ce sont les événements climatiques extrêmes et leur multiplication qui vont avoir le plus de conséquences directes sur les forêts en France (Fuhrer *et al.*, 2006) (Allen *et al.*, 2010). Ces phénomènes extrêmes déjà présents et en augmentation sur les trois dernières décennies vont avoir une occurrence encore plus importante d'ici à la moitié du XXI^e siècle dans l'ensemble des régions du monde (Field *et al.*, 2014). Les phénomènes extrêmes sont un facteur aggravant de la concentration de gaz à effet de serre dans l'atmosphère puisqu'ils impactent négativement les stocks naturels de carbone comme les forêts (Reichstein *et al.*, 2013) (Field *et al.*, 2014). Les vagues de chaleur et les périodes de sécheresse prolongée pendant les étés provoquent des dépérissements au sein des peuplements forestiers (Margalef-Marrase *et al.*, 2020) (Lindner *et al.*, 2010) (Breysse *et al.*, 2019) (Balandier *et al.*, 2022) et mettent en péril la pérennité de ces espaces. Il est nécessaire d'étudier la réponse des arbres à ces événements climatiques et de s'intéresser aux stratégies mises en place pour pouvoir résister à des perturbations. Ces connaissances permettraient de gérer les écosystèmes forestiers et les surfaces boisées face au changement climatique pour protéger ce qu'elles représentent en tant que ressources économique - production de bois -, écologique - accueil de la biodiversité -, climatique - stockage de carbone - et sociale - bien-être, tourisme - (Field *et al.*, 2014).

Selon les essences forestières, différentes stratégies d'adaptation aux conditions de sécheresse peuvent être observées : l'enracinement profond pour aller chercher l'eau plus en profondeur, le contrôle de la transpiration par la fermeture des stomates, le système conducteur face au risque de cavitation, le développement de tissus résistant aux potentiels hydriques faibles ou encore l'ajustement de la surface foliaire par la forme ou la chute des feuilles (Bréda *et al.*, 2004). Les arbres forestiers sont communément divisés en deux groupes : les résineux et les feuillus. Les résineux font référence aux essences qui possèdent des aiguilles qui sont généralement persistantes. Les feuillus, eux, désignent les arbres qui possèdent des feuilles bien développées et qui sont généralement caducs. Ces deux groupes appartiennent respectivement aux gymnospermes et aux angiospermes. Ils adoptent deux stratégies différentes dans l'efficacité de l'utilisation de l'eau face à des épisodes de sécheresse.

Les gymnospermes font appel à une stratégie conservatrice de la ressource en eau, dont les individus limitent leur consommation en période de sécheresse (Lin *et al.*, 2015). Il s'agit d'une régulation isohydrique qui consiste à fermer les stomates pour arrêter la transpiration et se protéger des défaillances hydrauliques qui pourraient survenir. En contrepartie, l'activité photosynthétique est mise à l'arrêt (McDowell *et al.*, 2008).

Les angiospermes disposent d'une stratégie inverse de tolérance au risque de perte d'eau puisqu'ils continuent de transpirer même lors des périodes de stress hydrique (Lin *et al.*, 2015). Il s'agit de la régulation anisohydrique. Cette dernière repose sur une marge de sécurité hydraulique qui permet à la plante de maintenir son activité photosynthétique et d'assurer le gain de carbone en période de sécheresse. Néanmoins, si le phénomène est trop important, la plante s'expose à des défaillances (McDowell *et al.*, 2008).

En plus de ces caractéristiques inhérentes à l'essence, il existe des variations de performances des caractères morphologiques. Ce phénomène est dénommé plasticité phénotypique. Cette plasticité de réponse face aux changements climatiques permet à la plante une meilleure adaptation et une réponse rapide face à des perturbations (Valladares, 2007). Néanmoins, celle-ci réponse n'est pas toujours suffisante. Lorsque les évolutions

sont brutales, par exemple lors de vagues de chaleur trop longues et de sécheresses extrêmes, la plasticité de réponse est dépassée et devient inefficace pour la plante (Dupouey, 2017). Ainsi, même des essences qui seraient plus adaptées, au manque d'eau par exemple, pourraient ne pas supporter des sécheresses plus longues que celles déjà tolérées.

La comparaison des essences, de leurs comportements et stratégies respectifs permettrait d'apporter des clés de gestion pour les peuplements dans des régions qui voient leur climat confronté à des perturbations de précipitation et de température de plus en plus nombreuses. Pour étudier à la fois le comportement des résineux et des feuillus face aux perturbations estivales, il est pertinent de s'intéresser à deux essences qui font partie des principales en France. Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L., 1753) et le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl., 1784) sont importants d'un point de vue écologique et économique par la surface que ces essences occupent. Le chêne sessile est une essence présente naturellement dans les forêts des régions tempérées de l'hémisphère nord, et est très répandu dans les forêts françaises (Rameau *et al.*, 1989). Le pin sylvestre a une très grande amplitude climatique et géographique si bien qu'on le retrouve de l'Europe à l'Asie. En France, il pousse à l'état naturel en milieu montagnard même si on le retrouve presque partout pour son utilisation dans les reboisements à des fins sylvicoles (Rameau *et al.*, 1989). Au niveau national, les deux essences représentent respectivement 1 756 000 ha et 876 000 ha de forêts où elles sont l'essence principale (©IGN 2021). Cela fait du chêne sessile la deuxième essence de feuillus en France et le pin sylvestre la deuxième essence de résineux en France en termes de surface. Ces deux essences appartiennent à des ordres différents et n'ont pas la même stratégie face aux périodes de sécheresse et aux vagues de chaleur. Parmi les essences de la forêt tempérée, elles sont considérées toutes les deux comme adaptées aux sécheresses. Le chêne sessile est vu comme résistant au manque d'eau, ce qui lui permet de s'installer dans des milieux contraignants (Masson, 2005). Le pin sylvestre est une espèce peu sensible à la sécheresse ce qui lui permet de supporter des augmentations de température et des diminutions de précipitation (Masson, 2005).

Le pin sylvestre est plus sensible aux conditions de sécheresse que le chêne sessile. Il limite sa transpiration plus précocement (Grossiord *et al.*, 2015 ; Carnicer *et al.*, 2013). Cela est dû à une régulation stomatique qui se fait plus tôt chez le pin sylvestre en raison de variations de déficit de pression de vapeur (Poyatos *et al.*, 2005). Il a même été observé que cette diminution de la conductance est plus forte lorsque le pin sylvestre se retrouve en interaction avec d'autres essences forestières (Grossiord *et al.*, 2015). De manière générale, la fermeture des stomates n'intervient pour les chênes qu'à une certaine valeur de potentiel hydrique (entre -2.8 MPa et -3 MPa). Le sessile voit alors sa conductance stomatique réduite à 10% de ses capacités lorsque les valeurs de potentiel hydrique atteignent ces seuils (Cochard *et al.*, 1996 ; Bréda *et al.*, 1993). Cette régulation de la perte d'eau des chênes correspond à la régulation anisohydrique décrite plus tôt. Cette différence de comportement entre le chêne et le pin pourrait s'expliquer par le fait que le système racinaire du chêne est plus profond, ce qui lui permet d'accéder à une plus grande ressource en eau et ainsi maintenir l'ouverture des stomates en période de sécheresse (Cochard *et al.*, 1996). La stratégie de survie du chêne est conditionnée en grande partie la ressource en eau, les périodes de sécheresses affectant ainsi son développement (Breysse *et al.*, 2019).

Sous la canopée des arbres adultes, on retrouve la végétation de sous-bois et la régénération naturelle des semis de chêne sessile et de pin sylvestre. Ce compartiment de la forêt n'est pas épargné par les épisodes de sécheresse et les vagues de chaleur. La régénération qui s'installe sous-couvert forestier doit faire face à différentes contraintes en plus des climatiques (Figure 1). Le semis a besoin de lumière, d'eau et de nutriments pour survivre et se développer, mais la compétition avec la végétation de sous-bois et les conditions

particulières sous-couvert forestier risquent d'affecter leur croissance, notamment en période de sécheresse (Balandier *et al.*, 2022) (Figure 1). Selon l'essence, les besoins en lumière ne seront pas les mêmes pour les semis puisque le chêne tolère des conditions de faible éclaircissement au stade juvénile (Gaudio, 2010) alors que le pin nécessite une importante exposition à la lumière pour se développer (Gaudio *et al.*, 2011). Pourtant, en période de sécheresse, le manque d'eau pousse le semis de pin à fermer les stomates lorsque l'exposition à la lumière est trop forte (Valladares, 2007). Les semis de chênes, eux, voient leur tolérance à l'ombre diminuer lorsqu'ils traversent une période de sécheresse édaphique (Valladares, 2007). La survie des semis de chêne est dépendante des facteurs de stress et de déficit hydrique (Čater et Batič, 2006).

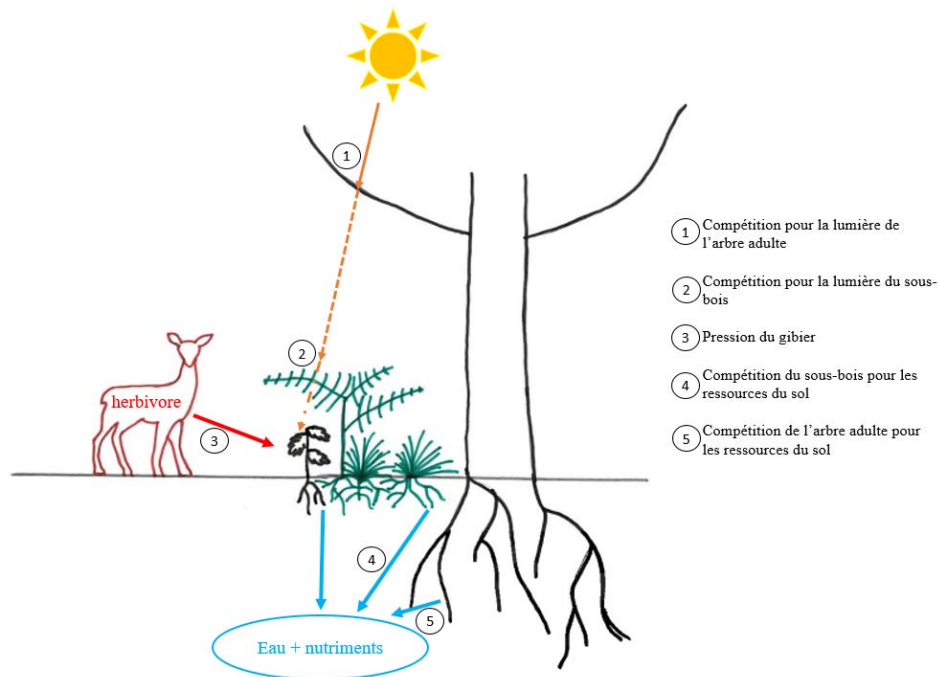


Figure 1: Schéma général du fonctionnement de l'écosystème centré sur les semis et des facteurs qui impactent leur développement. Le travail de recherche se penche uniquement sur les flèches 1, 2 et également la compétition pour l'eau de la flèche 4.

L'accès à la lumière en sous-bois va également conditionner l'installation de la végétation interférente (McCarthy *et al.*, 2011). Plus il y aura de lumière disponible, plus la végétation se développera, entrant alors en compétition avec les semis (Figure 1). En forêt tempérée de plaine, le sous-bois est composé principalement de callune (*Calluna vulgaris*), de molinie (*Molinia caerulea*) et de fougère aigle (*Pteridium aquilinum*). Ces trois plantes entrent en compétition pour les ressources (eau, nutriments, lumière) avec les semis (Gaudio *et al.*, 2011 ; Balandier *et al.*, 2006). La concurrence pour les ressources du sol (eau et nutriments) peut entraîner des niveaux de densité racinaire trop importants qui défavorisent l'installation du semis (Collet *et al.*, 2006). La disponibilité en eau du sol est plus faible lorsqu'il y a de fortes densités de fougère et encore plus pour de fortes densités de molinie. En présence de callune, la disponibilité varie peu selon la densité de végétation (Balandier *et al.*, 2008). En période de sécheresse, la demande en eau risque de dépasser les réserves du sol, ce qui peut s'accroître en cas de présence importante de végétation concurrente. Celle de sous-bois peut également entrer en compétition avec les semis de moins grande taille pour la lumière. La fougère aigle est la principale concurrente pour la lumière, sa taille et la forme de ses feuilles en interceptant davantage (Balandier *et al.*, 2008). Une densité trop importante de la végétation conditionne la réussite de la régénération (Annighöfer *et*

al., 2015) et lorsque le sous-bois forme une couverture trop dense, le degré d'atténuation de la lumière est plus fort et l'ombre provoquée par cette densité peut réduire la croissance des semis (Royo et Carson, 2006 ; Lorimer *et al.*, 1994). L'accroissement des jeunes pins et chênes est corrélé positivement à la disponibilité en lumière et est aussi lié négativement à la présence de végétation interférente (Kanjevack *et al.*, 2021 ; Gaudio *et al.*, 2011).

Dans le contexte de changement climatique, la concurrence pour les ressources (eau, nutriments, lumière) peut réduire la plasticité de réponse et rendre vulnérables les semis face aux conditions climatiques sévères. La végétation de sous-bois est un perturbateur direct pour les semis, mais également le facteur responsable de modifications abiotiques du milieu (Valladares, 2007). Certaines plantes ont des propriétés allélopathiques. Elles produisent des composés chimiques qui peuvent être émis dans le sol et inhiber la croissance des semis (Mallik, 2008 ; Royo et Carson, 2006). C'est le cas pour la molinie qui a la capacité de rhizodéposer des composés potentiellement allélopathiques qui agissent sur les champignons ectomycorhiziens des semis de chêne et affectent leur croissance racinaire (Fernandez, 2019).

Le semis dans le milieu naturel doit aussi faire face à la faune sauvage qui menace son installation et sa croissance. Les semis de chêne subissent une forte pression d'herbivorie auprès des cervidés. Les semis de pins eux, peuvent être victimes de frottis provoqués par les chevreuils et cerfs qui frottent leurs bois sur les jeunes tiges risquant ainsi de les abîmer.

Lors de la période estivale, des épisodes de sécheresse et de vagues de chaleur mettent à l'épreuve les semis de la régénération qui réagissent en conséquence pour se protéger. Une des stratégies adoptées par les semis consiste à contrôler la conductance stomatique en fonction des conditions environnantes, pour maintenir l'activité photosynthétique ou bien limiter les pertes d'eau trop importantes.

L'objectif de cette étude est d'interroger l'impact du stress hydrique sur la régénération à partir d'un échantillon de semis avec des conditions de sous-bois et de compétition diverses afin d'en estimer l'influence sur le niveau de stress. Cela nécessite la mesure de la conductance stomatique durant la période estivale pour les semis de pin et de chêne afin de déterminer leurs réactions face au stress hydrique.

Hypothèses

1. La régénération de pin et chêne réduit son activité stomatique lorsqu'elle subit une période de stress hydrique atmosphérique (température, VPD) ou édaphique (REW_{20cm}) mais avec des stratégies différentes.
2. L'hypersensibilité du pin à des conditions atmosphériques stressantes fait réagir précocement les semis qui vont arrêter l'activité stomatique.
3. La conductance des semis de chêne est dépendante des conditions édaphiques. La stratégie de maintien d'un niveau minimum de transpiration en cas de stress fera diminuer l'activité stomatique sans totalement l'arrêter.
4. Les conditions de compétition en sous-bois et d'éclairement pour les semis vont amplifier ou atténuer les niveaux de conductance stomatique lors des périodes de stress.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Site d'étude

2.1.1. Dispositif OPTMix

Le dispositif expérimental OPTMix (Oak Pine Tree Mixtures) est situé en Forêt d'Orléans. Il est constitué d'un réseau de trente-trois placettes de 0.5 ha où l'on étudie trois peuplements différents selon trois densités de peuplement sur douze parcelles différentes (*Figure 2* et *Figure 3*): peuplement pur de pin sylvestre, peuplement pur de chêne sessile et peuplement en mélange de chêne sessile et de pin sylvestre (Korboulewsky, 2015). Pour que les modalités des parcelles soient comparables, le dispositif a choisi des conditions stationnelles identiques en sélectionnant des planosols avec un horizon sableux en superficie et un horizon argileux autour de quarante à cinquante centimètres qui favorisent l'installation d'une nappe d'eau perchée temporaire en hiver et au printemps (Korboulewsky, 2015). Les parcelles présentent également une composition floristique comparable (fougère aigle, molinie, callune, ronce). Pour garantir uniquement l'essence étudiée dans les parcelles et la juste proportion correspondant à la densité choisie, des travaux de coupe ont été réalisés en 2012 et 2014. Pour chacune des compositions du dispositif, il y a différentes densités de peuplement. Ces densités sont choisies à l'aide du RDI (*Relative Density Index*). Cet indice se calcule pour une essence et constitue le rapport entre la densité du peuplement observé et la densité maximum théorique (où la diminution du nombre d'arbres serait causée par la mortalité naturelle due à la compétition). Pour chaque essence, la densité maximum est estimée à partir du diamètre quadratique moyen de l'essence (Korboulewsky, 2015).

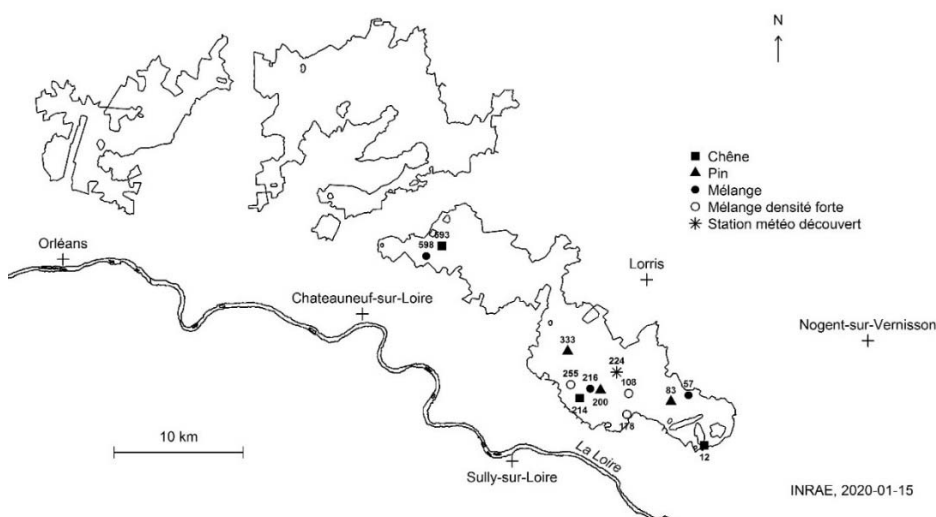


Figure 2 : Localisation des parcelles du dispositif OPTMix sur la forêt domaniale d'Orléans. On s'intéresse dans ce projet à huit parcelles : O12, O57, O83, O200, O214, O216, O593 et O598. (Thomas Pérot, INRAE)

Ce projet de recherche se concentre sur les densités faibles et moyennes, qui correspondent respectivement à une sylviculture « dynamique » et « conservative ». Le dispositif se distingue également par la mise en place de clôtures autour de certaines placettes pour étudier l'impact des grands mammifères sur l'écosystème forestier (*Figure 3*).

	Pin pur			Mélange pin-chêne					Chêne pur		
Densité	Moyenne	Faible	Faible	Forte	Moyenne	Faible	Faible	Faible	Moyenne	Faible	Faible
Accès ongulés	Ouverte	Ouverte	Fermé	Ouverte	Ouverte	Ouverte	Fermé	Sélectif	Ouverte	Ouverte	Fermé
Repét 1	83-1	83-2	83-3	108	57-1	57-3	57-4	57-2	12-3	12-2	12-1
Repét 2	200-1	200-2	200-3	178	216-4	216-1	216-3	216-2	214-1	214-2	214-3
Repét 3	333-1	333-2	333-3	255	598-4	598-1	598-2	598-3	593-1	593-2	593-3

Figure 3 : Ensemble des identifiants de placettes du dispositif OPTMix selon les modalités de densité et de type peuplement. Les cases noires représentent les placettes sur lesquelles est réparti mon échantillon de semis.

Depuis 2019, l'unité de recherche Écosystèmes Forestiers de Nogent-sur-Vernisson (EFNO) suit la régénération de pin et de chêne sur l'ensemble des placettes du dispositif (dix semis de chaque essence par placeaux) à l'aide d'un réseau de 480 placeaux de régénération. Les placeaux circulaires d'un rayon de deux mètres permettent de suivre les semis de chêne sessile et de pin sylvestre grâce à des campagnes de mesures réalisées chaque année, depuis 2019, par les équipes de recherche. Ils récoltent des données de mortalité, de croissance et d'atteintes infligées au semis par les cervidés, les maladies et les perturbations climatiques. Le dispositif est également équipé de stations météorologiques localisées sur chacune des parcelles d'OPTMix. Ces centrales récoltent en continu, à l'échelle locale, des données notamment de pluviométrie, de température et de pressions atmosphériques. Des mesures sont aussi effectuées au niveau du sol forestier avec des sondes d'humidité du sol et des fosses pédologiques. Toutes ensemble, elles constituent un réseau d'étude des conditions forestières auxquelles les peuplements sont soumis.

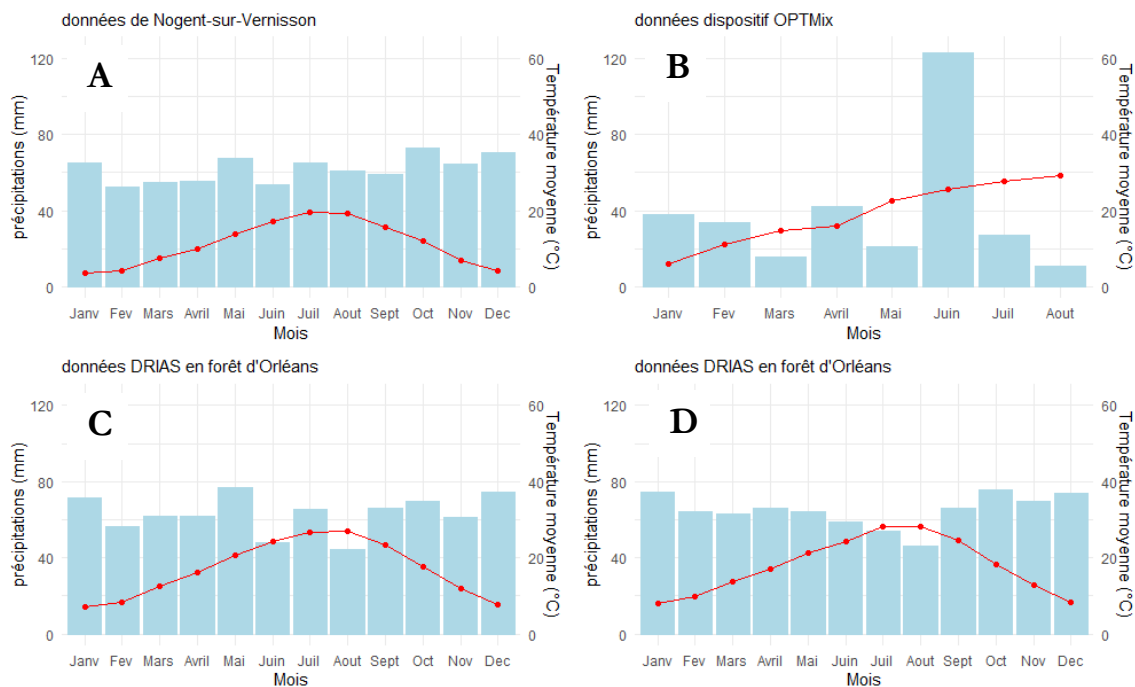


Figure 4: Diagrammes ombrothermiques du site d'étude. (A) diagramme basé sur les trente dernières années (B) diagramme partiel de l'année 2022 (C) diagramme basé sur la période 2025-2100 pour un scénario intermédiaire (D) diagramme basé sur la période 2025-2100 pour un scénario intermédiaire

de la DRLAS à +4.5°C (D) diagramme basé sur la période 2025-2100 pour un scénario pessimiste de la DRLAS à +8.5°C.

Dans un diagramme ombrothermique, lorsque la courbe des températures est au-dessus des valeurs de précipitation, alors il y a un déficit hydrique. Pour l'année 2022, les mois de mars, mai, juillet et août présentent des déficits hydriques (Figure 4). La différence est marquée avec les trente dernières années qui correspondent à des années normales (données Nogent 1981-2010), qui ne présentent pas de déficit hydrique (Figure 4). Ces conditions annuelles extrêmes pourraient s'installer durablement dans le futur avec des étés caractérisés par des déficits hydriques. Les prévisions climatiques (météo France DRIAS), les scénarios intermédiaire (+4.5 °C) et pessimiste (+8.5 °C), prévoient des déficits hydriques au mois d'août, et même au mois de juillet (Figure 4). Ces périodes vont impacter durablement les écosystèmes forestiers en région centre val-de-Loire en les exposant à des perturbations.

J'ai estimé les périodes de contrainte hydrique des sols de juin à août. J'ai visualisé les augmentations du niveau relatif d'eau du sol utilisable par les plantes à vingt centimètres de profondeur (REW_{20cm}) de chaque placette suivie. La REW_{20cm} augmente constamment après une précipitation supérieure à dix millimètres. Il y a eu quatre périodes de précipitation qui ont rechargé les sols en eau :

[04/06-08/06] = 23,9 mm

[30/06-01/07] = 16,3 mm

[19/06-25/06] = 72,6 mm

[20/07-23/07] = 25,5 mm

Pour ces quatre événements pluvieux et les sept jours qui les suivent, je considère que les semis sont en contrainte hydrique faible. Le reste des mesures sur les semis sont en contrainte hydrique forte.

2.1.2. Plan d'échantillonnage

Le *pool* d'échantillon disponible pour faire le suivi de la régénération est composé de **2633 semis** de pin et chêne confondus. Le plan d'échantillonnage a été stratifié selon la taille du semis, l'éclaircissement relatif et la compétition avec la végétation interférente du sous-bois. Tous les semis que l'on étudie se situent entre trente et soixante centimètres de hauteur pour qu'ils soient physiologiquement comparables, avec une dynamique de croissance potentiellement égale, et des capacités de résilience face à des épisodes de sécheresse ou de compétition végétale similaire. L'éclaircissement relatif (ER) et la compétition avec la végétation de sous-bois sont estimés à l'échelle locale du semis pour pouvoir se rapprocher de leurs conditions réelles.

ÉCLAIREMENT RELATIF

L'éclaircissement relatif correspond à la proportion de radiations parvenant au sous-bois et qui n'ont pas été interceptées par la canopée des arbres adultes. Il dépend de la densité du houppier et de l'essence de l'arbre. Le chêne a des feuilles avec une surface plus importante que les aiguilles du pin, l'interception du rayonnement est plus importante par un couvert de chêne dont le houppier est plus dense. L'éclaircissement relatif est issu d'un modèle prédictif qui fournit une valeur d'éclaircissement à un point donné. Il est calculé à partir de la surface terrière des arbres adultes dans un rayon de dix-huit mètres autour des semis et du coefficient d'extinction qui dépend de l'essence présente (Perot *et al.*, 2017). La valeur de l'ER varie entre zéro et un. Sur le dispositif, il a été calculé pour chacun des semis et il varie majoritairement entre 0.2 et 0.5. J'ai divisé l'échantillon de semis entre ceux avec un **faible ER [0.2-0.3]** et ceux avec un **fort ER [0.35-0.5]**.

COMPETITION VEGETATION DE SOUS-BOIS

Pour l'échantillonnage, j'ai utilisé trois modalités de compétition : **MOLCAE** (compétition avec la molinie) (*Figure 5B*), **RECTOT** (compétition autre que molinie) (*Figure 5A et C*) et **NONE** (absence de compétition) (*Figure 5D*). Ces trois indices de compétition végétale concernent les trois espèces les plus importantes du sous-bois sur le dispositif : la callune (*Calluna vulgaris*), la molinie (*Molinia caerulea*) et la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*). La compétition du sous-bois avec les semis est estimée à partir du pourcentage de recouvrement d'une espèce. Chaque placette est découpée en quadras de 10 m/10 m dans lequel a été estimé le pourcentage de recouvrement de ces trois espèces. Ensuite, un rayon d'un mètre autour du semis a été défini dans lequel les moyennes pondérées du pourcentage de recouvrement des espèces sont estimées. Lorsque le recouvrement est supérieur à 80% pour une espèce alors le semis sera considéré en compétition directe avec cette dernière (exemple MOLCAE). Pas suffisamment de semis présentent 80% de recouvrement de callune ou de fougère. J'ai alors regroupé dans RECTOT les semis qui sont en compétition avec deux ou trois des espèces de sous-bois. Une vérification sur le terrain a été faite pour tous les semis sélectionnés, car le pourcentage de recouvrement fait sur les quadras n'est pas homogène sur toute sa surface. Si le semis ne correspond pas en réalité à sa modalité alors il est remplacé par un autre. Si au cours de l'été la modalité de compétition d'un semis évoluait il était alors déplacé dans la modalité adéquate.



Figure 5: photos de semis selon les différentes modalités de compétition. A= semis en compétition avec la callune (RECTOT), B= semis en compétition avec la molinie (MOLCAE), C= semis en compétition avec la fougère (RECTOT), D= semis sans compétition (NONE). Chaque semis est repéré dans les parcelles à l'aide de piquets et de rubalise. (Matias Bentkowski)

L'ensemble des semis de chêne sessile qui ont été choisis pour l'échantillon sont localisés en placette fermée où la pression du gibier est nulle. On va ainsi exclure l'influence des abrouissements et limiter le risque de destruction du matériel végétal. Les semis de pin sylvestre sont moins impactés par les cervidés, car ils ne sont pas consommés. La taille des semis sélectionnés semble réduire la probabilité de retrouver des semis abîmés par des frotis. On a donc sélectionné aléatoirement des semis en placette fermée et d'autres en placette ouverte.

Parmi le *pool* total de semis, on a réalisé un tirage aléatoire de dix par modalité, action nécessaire pour avoir un nombre suffisant de répétabilité.

Tableau 1: échantillonnage final avec les deux niveaux d'éclairage relatif et les trois compétitions végétales (NONE = absence de compétition ; RECTOT = compétition avec une ou plusieurs espèces autre que la molinie ; MOLCAE = compétition majoritairement avec la molinie). Les cases surlignées pour le faible ER et MOLCAE signifient qu'on ne suivra pas cette modalité durant la campagne de terrain.

Pin sylvestre		NONE	RECTOT	MOLCAE
	0.2 – 0.3	10	10	0
	0.35 – 0.5	10	10	8

Chêne sessile		NONE	RECTOT	MOLCAE
	0.2 – 0.3	10	10	0
	0.35 – 0.5	8	10	9

Le nombre de semis présents sur le dispositif dans la modalité faible ER x MOLCAE n'était pas suffisant pour intégrer le plan d'échantillonnage. L'échantillon est constitué de quarante-huit semis de pin sylvestre et quarante-sept semis de chêne sessile. Ces quatre-vingt-quinze semis ont été suivis durant toute la période estivale : juin, juillet et août.

2.2. Acquisition des données

2.2.1. Conductance stomatique

L'influence des épisodes de sécheresse estivale sur la régénération a été étudiée en mesurant la conductance stomatique. La conductance stomatique peut être utilisée comme un indicateur de stress. La conductance représente le flux de vapeur d'eau à travers les stomates de la feuille ou de l'aiguille pour une surface donnée en un temps donné, exprimée en mmol/m²/s. La baisse de conductance, voire son arrêt, indique qu'il n'est plus bénéfique pour la plante de continuer son activité. Celui-ci peut être la réaction du semis face à un stress. La conductance stomatique a été mesurée entre 7h et 12h chaque semaine durant les mois de juin, juillet et août. C'est dans cette fenêtre de temps que l'activité photosynthétique est la plus importante pour les semis de chêne et de pin (Annexes 1). Dépassé ce moment de la journée, les fortes chaleurs estivales entraînent la fermeture des stomates. Pour réaliser ces mesures hebdomadaires, j'utilise un poromètre (AP4 de Delta-T Devices Ltd., Cambridge au Royaume-Uni) (*Figure 6*). Les mesures ont été effectuées sur trois feuilles par individu pour les semis de chênes (les mêmes feuilles pendant toute la période de suivi). Pour les semis de pins, les mesures ont été effectuées sur trois aiguilles par individu. Je

choisis aléatoirement des aiguilles qui se situent sur la pousse annuelle de 2021 (indiquée par deux bagues rouges) (Figure 6).



Figure 6: mesure de terrain de la conductance stomatique à l'aide du poromètre. (à gauche) Mesure d'une aiguille appartenant à la pousse annuelle 2021 délimitée par les deux bagues rouges. (à droite) Mesure sur une feuille repérée par une marque rouge sur le pétiole.

2.2.2. Facteurs abiotiques

A l'aide du poromètre AP4 j'ai pu récupérer des données abiotiques pour chaque mesure de conductance :

- **Température** (°C) et humidité relative en % (RH) à l'instant T
- **Température de surface foliaire** (°C)
- **Rayonnement PAR** (mesure direct de la lumière) $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$

A cela, s'ajoute le déficit de pression de vapeur **VPD** (en kPa) qui se calcule à partir de la température et de la RH :

$$VPD = \left(1 - \left(\frac{RH}{100}\right)\right) * 610.7 * 10^{\left(\frac{7.5-T}{237.3+T}\right)} \quad (\text{Murray, 1967})$$

Le dernier facteur abiotique que je prends en compte est le niveau relatif d'eau du sol utilisable par les plantes qui a été calculé à vingt centimètres de profondeur (**REW_{20cm}**) sur chacune des stations météorologiques sur les placettes. La REW_{20cm} a été calculée en un unique point. La valeur est ensuite généralisée pour l'ensemble des semis présent sur la placette.

Chacun de ces cinq facteurs est étudié pour interroger son influence sur le semis et son impact sur la conductance stomatique. Les mesures réalisées avec le poromètre et les facteurs abiotiques ont été compilées dans un unique jeu de données à l'aide d'Excel 2016.

2.3. Analyse des données

Le traitement des données et les analyses statistiques ont été réalisés avec le logiciel R à l'aide de l'interface RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio version

2022.2.2.485, PBC, Boston, MA. La visualisation graphique est faite grâce au package 'ggplot2' (Wickham, 2016).

Pour estimer l'influence de la végétation, de l'ER et de la contrainte hydrique sur la conductance des deux essences j'ai utilisé deux modèles linéaires généralisés :

$$\text{glm n}^{\circ 2} : \text{Conductance} \sim \text{Contrainte} * \text{végétation} * \text{essence} * \text{éclairage relatif}$$

Pour avoir les deux niveaux d'ER, ce modèle se base uniquement sur les semis en RECTOT et NONE (Tableau 1).

$$\text{glm n}^{\circ 1} : \text{Conductance} \sim \text{Contrainte} * \text{végétation} * \text{essence}$$

Ce modèle présente l'influence des facteurs sur la conductance en intégrant la compétition MOLCAE (compétition avec la molinie), uniquement présente pour des valeurs de fort éclairage (Tableau 1).

J'ai utilisé l'AIC pour estimer les modèles les plus parcimonieux pour glm n°1 et glm n°2. Pour cela je regarde si le $\Delta < 2$ et également le modèle avec le plus faible degré de liberté.

3. RESULTATS

3.1. Evolution temporelle de la conductance stomatique

La conductance stomatique mesurée est plus forte chez les semis de chêne (moyenne = 151mmol/m²/s, écart-type = 131.5mmol/m²/s) que chez les semis de pin (moyenne = 54.7mmol/m²/s, écart-type = 57mmol/m²/s).

Sur l'évolution de la conductance stomatique du chêne à partir du 178^{ème} jour julien (jj), il y a une légère diminution de la conductance stomatique correspondant à la première période de contrainte hydrique forte. Au 186^{ème} jj, un épisode de pluie a permis au semis de chêne de retrouver des conditions favorables et la conductance stomatique est remontée. Ce motif se répète ensuite avec une période de contrainte hydrique forte qui fait diminuer la conductance stomatique au 199^{ème} jj et ensuite un épisode de pluie qui a permis au semis de retrouver à nouveau des valeurs hautes de conductance. L'absence de pluie à partir du 207^{ème} jj a fait fortement diminuer la conductance stomatique, c'est la troisième période de contrainte hydrique forte. La conductance stomatique est deux fois plus forte lors des épisodes de faible contrainte hydrique par rapport aux épisodes de forte contrainte hydrique (moy_{faible} = 219mmol/m²/s, moy_{forte} = 93mmol/m²/s). La variabilité de la conductance est aussi 1.5 fois plus importante en période de faible contrainte qu'en période forte (sd_{faible} = 140.2 mmol/m²/s, sd_{forte} = 89.9 mmol/m²/s).

L'évolution de la conductance stomatique chez le pin se comporte comme pour les semis de chêne. Tout d'abord, les premières mesures (143^{ème} et 144^{ème} jj) réalisées fin mai montrent des valeurs de conductance plus forte par rapport au reste de la période estivale. Ensuite, celle-ci diminue en contrainte hydrique forte avant d'augmenter à chaque épisode de pluie. La conductance stomatique est deux fois plus forte lors des épisodes de faible contrainte hydrique par rapport aux épisodes de forte contrainte hydrique (moy_{faible} = 74.9mmol/m²/s, moy_{forte} = 30mmol/m²/s). La variabilité de la conductance est trois fois plus importante en période de faible contrainte qu'en période de forte contrainte (sd_{faible} = 68.1 mmol/m²/s, sd_{forte} = 31.7 mmol/m²/s).

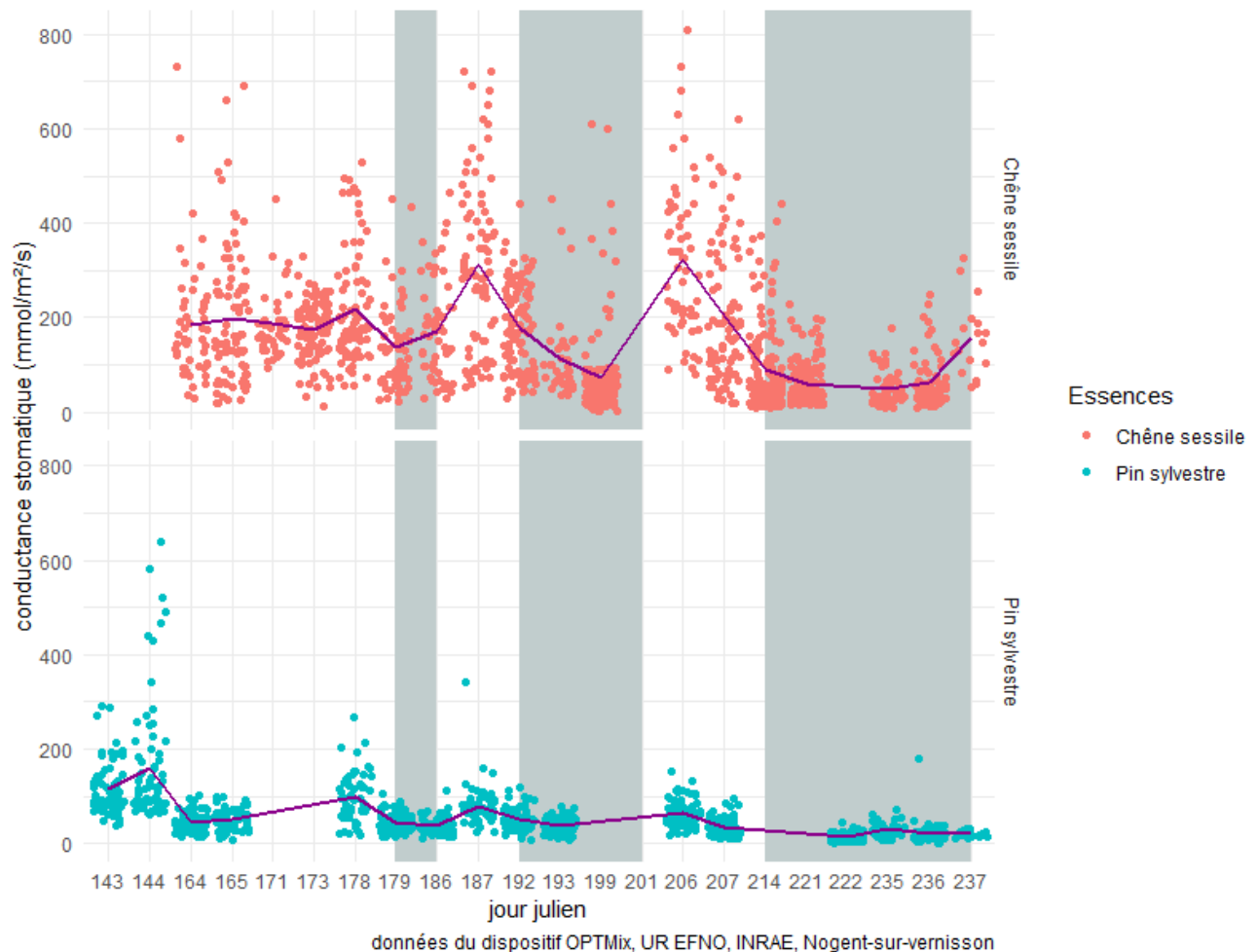


Figure 7: graphique de l'évolution de la conductance lors de la campagne de mesures sur les semis de chêne et les semis de pin. Chaque point rouge pour le chêne correspond à une mesure de conductance stomatique sur le semis (trois feuilles par semis). Chaque point bleu pour le pin correspond à une mesure de conductance stomatique sur une aiguilles (trois aiguilles par semis). Les courbes violettes correspondent aux moyennes des valeurs de conductance à chaque journée de mesure. Les aplats gris correspondent aux périodes de contrainte hydrique forte.

3.2. Variation de la conductance selon des facteurs abiotiques

3.2.1. Rôle de la température sur la conductance stomatique

La température a un effet différent sur la conductance des semis de pin et de chêne puisque son augmentation est limitante pour le pin alors que la conductance du chêne dessine une fonction gaussienne le long du gradient thermique.

Pour les chênes, on observe une courbe en cloche pour les valeurs de conductance mesurées entre 20 °C et 35 °C. Le maximum de conductance est à température avoisinant les 25 °C. Trop peu de mesures de conductance à des températures inférieures à 15 °C ont été faites. La distribution des mesures indique que la conductance du chêne est pleinement active pour une certaine tranche de température. Pour le pin, la courbe de tendance montre une diminution de la conductance avec l'augmentation de la température. Les faibles températures présentent moins de mesures, mais semblent indiquer que le pin a une activité plus importante avec des températures inférieures à 15 °C. L'effet de l'augmentation de la

température à la surface des feuilles sur la conductance stomatique (Annexes 3) suit exactement les mêmes tendances pour le pin et pour le chêne. Néanmoins, l'optimum pour les semis de pin se situe autour de 22 °C.

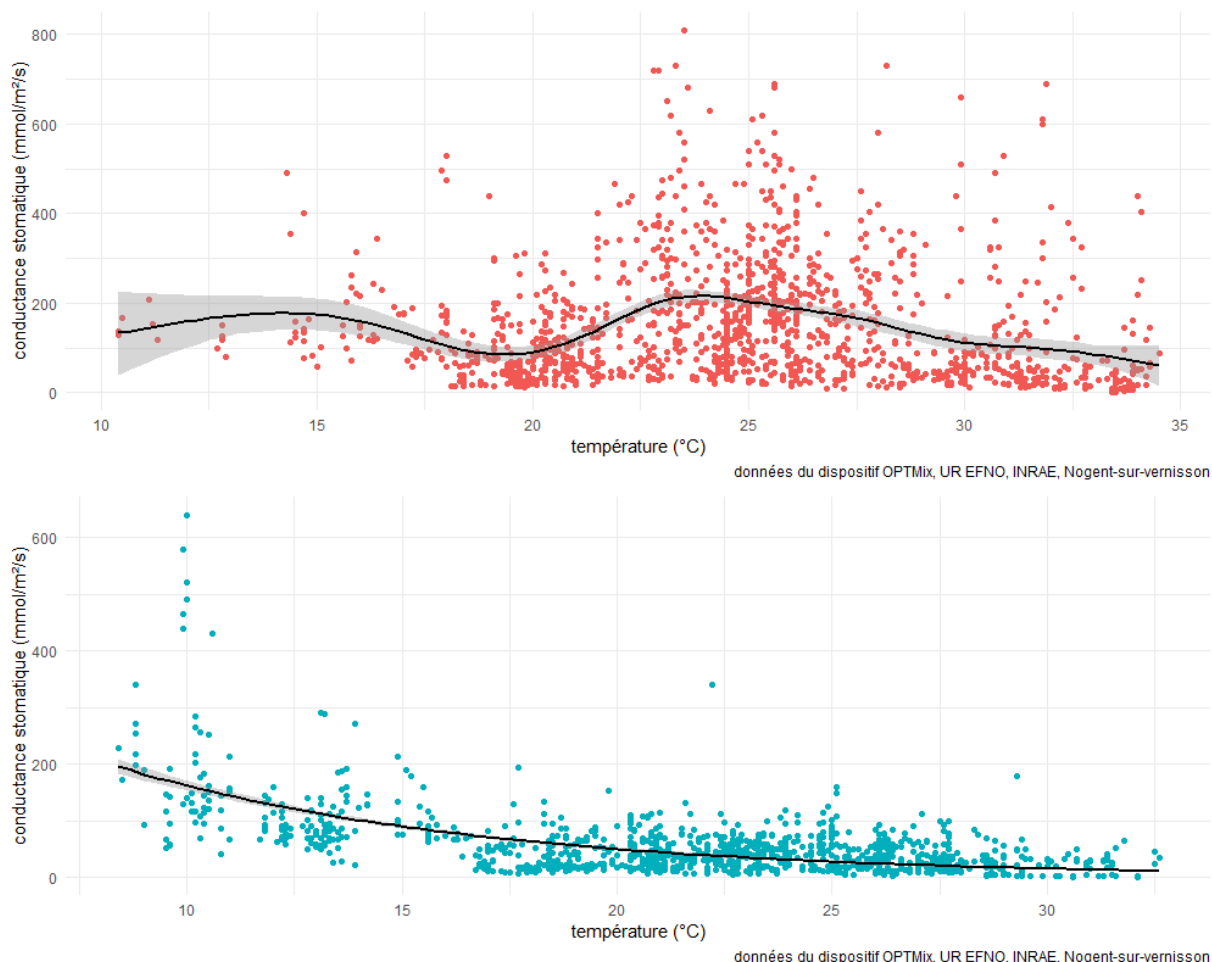


Figure 8: graphique de l'évolution de la conductance des semis de chêne et de pin selon l'augmentation de la température. Chaque point rouge pour le chêne correspond à une mesure de conductance stomatique pendant laquelle une mesure de température est également enregistrée. Chaque point bleu pour le pin correspond à une mesure de conductance stomatique pendant laquelle une mesure de température est également enregistrée. Les courbes de tendances en noir tentent de décrire le plus fidèlement possible l'évolution des données.

3.2.2. Evolution de la conductance selon le niveau de réserve en eau utile à 20cm de profondeur

La conductance des semis de chêne et de pin augmente lorsque les valeurs de REW_{20cm} augmentent.

Plus la réserve en eau est importante plus les semis de chêne comme de pin peuvent maintenir leurs processus physiologiques. Pour les valeurs de REW_{20cm} forte (0.75) la conductance stomatique est plus importante qu'avec de faibles valeurs (0.25). Pour le chêne les valeurs maximales de conductance semblent être atteintes dès que la REW_{20cm} est proche de 0.5, ensuite un plateau se forme lorsque les valeurs augmentent. Pour le pin, les valeurs maximales de conductance sont atteintes lorsque celles de REW_{20cm} dépassent 0.75.

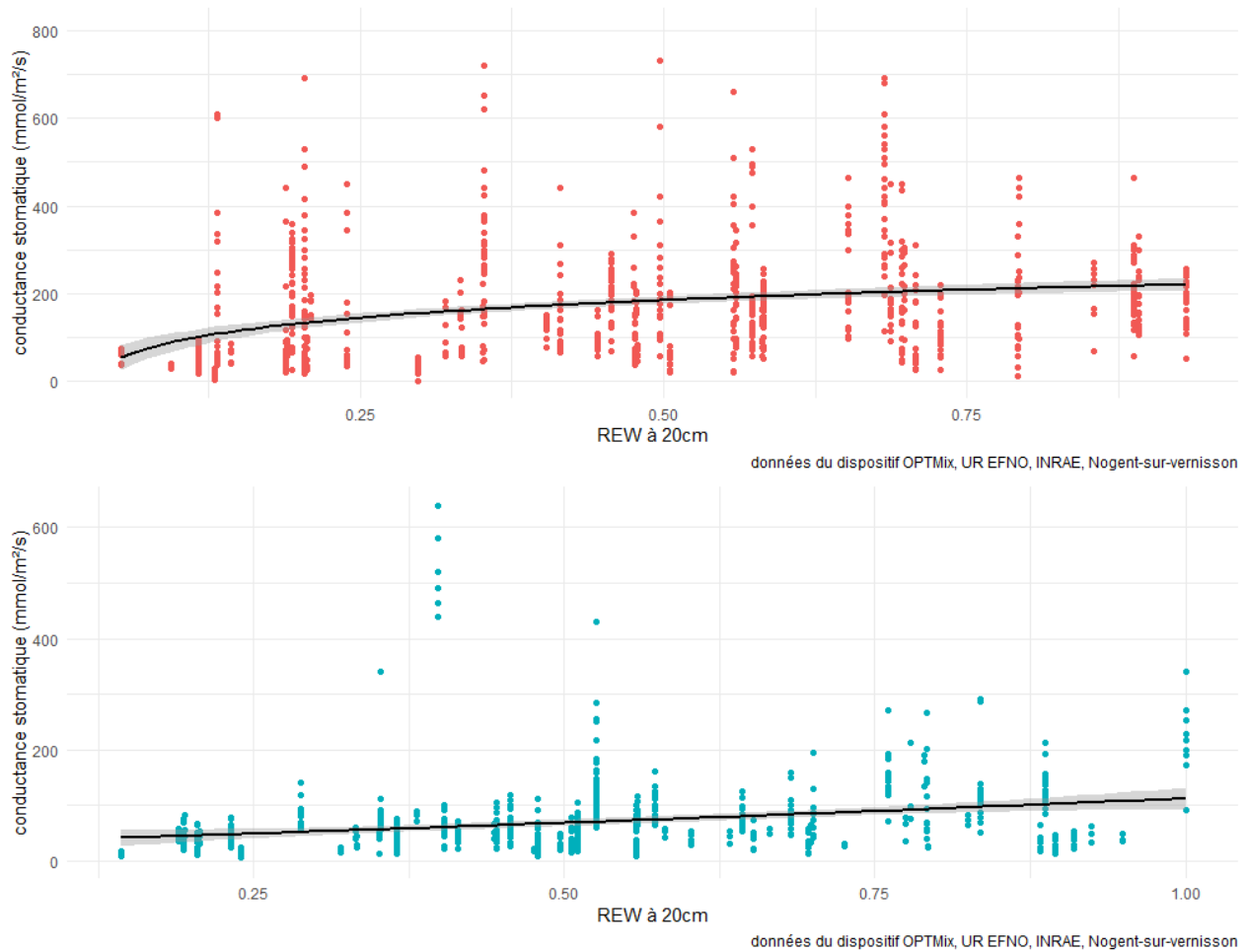


Figure 9: graphiques par essence de l'évolution de la conductance selon le pourcentage de remplissage de la réserve en eau utile pour les plantes. Les points (rouges pour le chêne et bleus pour le pin) correspondent aux mesures de conductance des semis de chêne avec la valeur de la REW à vingt centimètres le même jour, mais estimé à l'échelle de la placette. Les courbes de tendances en noir tentent de décrire le plus fidèlement possible l'évolution des données.

3.2.3. Rôle du déficit de pression de vapeur (VPD) sur la conductance stomatique

L'augmentation du VPD pour le chêne n'affecte pas la conductance stomatique qui est constante de 0 à 3 kPa, il y a une forte variabilité de la conductance. Il y a ensuite un fort arrêt de la conductance à partir de la valeur seuil de 3 kPa, la variabilité des valeurs est très faible. La conductance pour le pin diminue rapidement dès que les valeurs de VPD dépassent 0.5 kPa. La conductance tend vers zéro au-delà de 3 kPa.

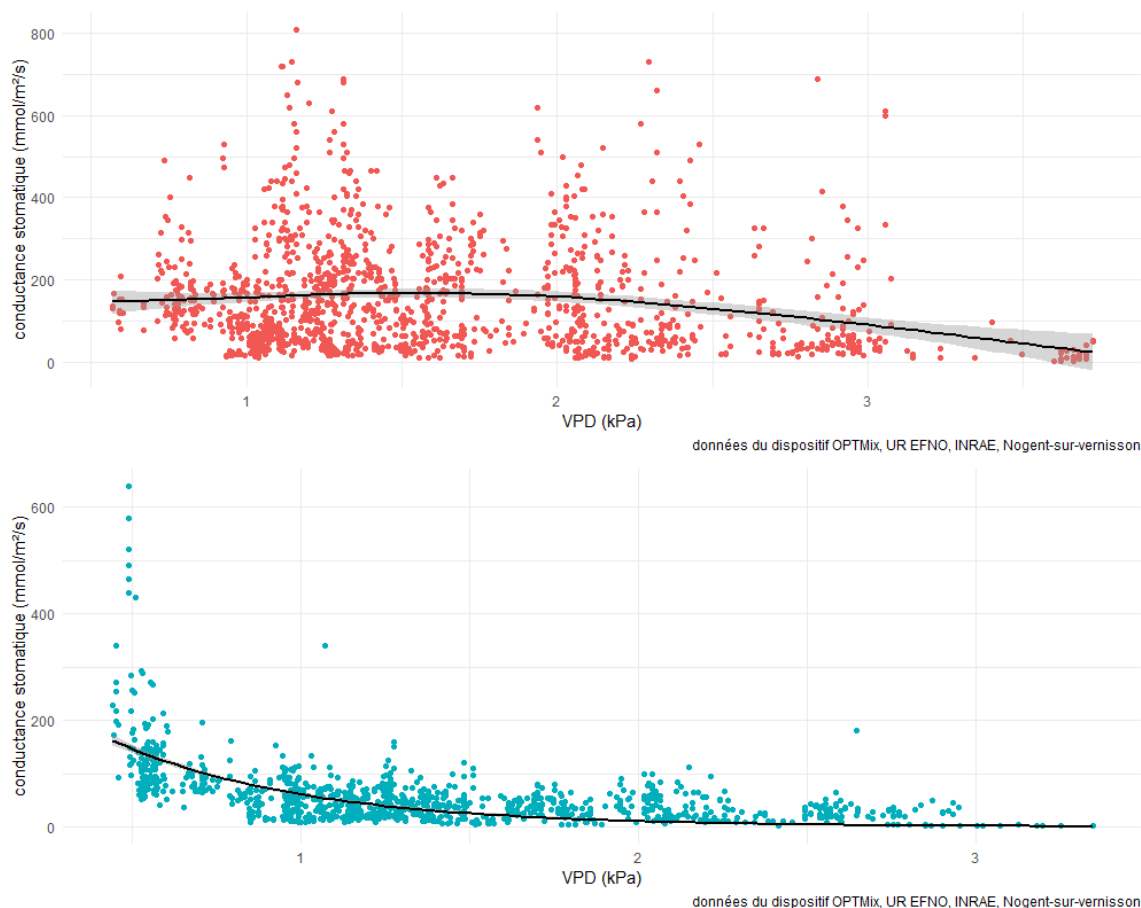


Figure 10: graphique représentant la réaction des semis de chêne et de pin à l'augmentation du VPD. La valeur de VPD est unique à chaque mesure de conductance faite sur les semis (point rouge = chêne, point bleu = pin) puisqu'il est calculé à partir de la température et de l'humidité relative enregistrés par le poromètre au moment de la mesure de conductance.

3.2.4. Evolution de la conductance stomatique selon la lumière reçue par la régénération

Lorsque le rayonnement PAR dépasse 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ la conductance pour les semis de pin reste faible, en moyenne 30 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$. Pour les semis de chêne, la relation est moins marquée, la conductance augmente très vite dès les premiers niveaux de lumière (0-20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), la conductance augmente jusqu'à un seuil (200 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$) où le niveau de lumière ne semble plus influencer le niveau de conductance stomatique qui dépend alors sûrement d'autres facteurs. Le niveau de lumière pour le chêne active sa conductance stomatique, mais ne la limite pas.

Pour les deux essences, la plupart des mesures ont été faites sur des faibles niveaux lumineux et la distribution des valeurs de conductance est importante.

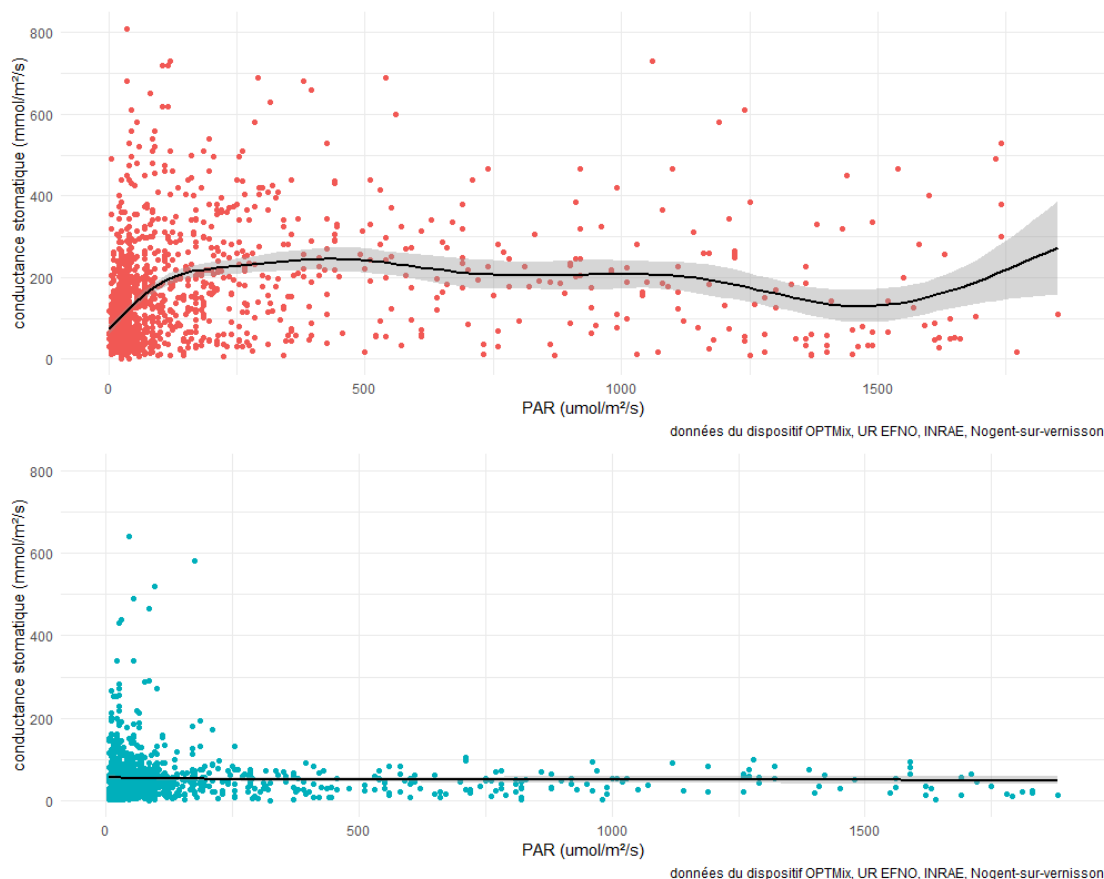


Figure 11: graphique représentant la réaction des semis de chêne et de pin à la lumière reçue. La valeur de PAR est prise à chaque mesure de conductance faite sur les semis (point rouge = chêne, point bleu = pin) grâce au capteur présent sur le poromètre.

3.3. Effet de la compétition et de l'éclairement relatif sur la conductance stomatique selon la contrainte hydrique

Les modèles les plus parcimonieux et le modèle nul sont générés par l'AIC et nous permettent d'identifier l'importance des facteurs et les interactions entre facteurs.

Tableau 2 : liste des 3 modèles du glm n°1 retenus par l'AIC $\Delta < 2$ et des facteurs qui composent le modèle. Cnt= contrainte hydrique, ESS= essence, VEG= compétition végétale. Les colonnes 6 à 9 correspondent à des facteurs aux interactions entre les 3 facteurs. df= degré de liberté, delta = $\Delta < 2$.

Cnt	ESS	VEG	Cnt:ESS	Cnt:VEG	ESS:VEG	Cnt:ESS:VEG	df	logLik	AICc	delta
+	+	+	+	+	+	+	13	-8822,9	17672,2	0
+	+	+	+		+		9	-8827,2	17672,5	0,4
+	+	+	+	+	+		11	-8825,7	17672,6	1,5
							2	-9181,4	18366,8	694,7

Pour estimer les effets des modalités de compétition, de la contrainte hydrique et de l'essence sur la conductance stomatique je me suis servi du modèle (Conduct \sim Cnt + ESS + VEG + Cnt:ESS + ESS:VEG + 1).

Tableau 3 : résultats du modèle du glm n°1. N= 1482 mesures. Intercept donne la valeur de 250.4mmol/m²/s pour les chênes en compétition MOLCAE et sous contrainte hydrique faible. Pour avoir les valeurs des autres modalités il faut additionner les valeurs de 'Estimate' correspondant au facteur que l'on veut remplacer. Cependant il est nécessaire d'ajouter à ce calcul les valeurs 'Estimate' des possibles interactions (lignes 6 à 8).

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept) Chêne_Contrainte faible_MOLCAE	250,4	6,9	36,2	< 2e-16	***
Contrainte forte	-127	6,6	-19,1	< 2e-16	***
Pin sylvestre	-170,4	10,1	-16,8	< 2e-16	***
NONE	-5,2	8,3	-0,6	0,534	
RECTOT	-42,7	7,9	-5,4	6,63E-08	***
Contrainte forte:Pin sylvestre	77,7	9,9	7,9	6,11E-15	***
Pin sylvestre:NONE	-5,8	12,3	-0,5	0,639	
Pin sylvestre:RECTOT	58,5	12	4,9	1,21E-06	***

Parmi les facteurs utilisés dans le modèle, l'essence et la contrainte hydrique sont les deux facteurs qui expliquent le plus la variabilité de la conductance stomatique, ils ont une influence significative (Tableau 4, Figure 12). Ensuite, toujours selon le modèle, le facteur de compétition végétale influence la conductance mais de manière moins importante que les deux premiers. L'absence de compétition NONE, malgré son utilisation dans le modèle, joue un rôle très faible et insignifiant sur la conductance, alors que la compétition RECTOT a une influence significative sur celle-là (Tableau 4, Figure 12). L'interaction entre l'essence et la compétition montre que l'influence du sous-bois est différente selon l'essence. Même résultat pour la contrainte hydrique qui agit différemment selon l'essence des semis.

Tout d'abord, la conductance des semis de pins ne représente qu'un tiers de la conductance des semis de chêne (Tableau 4). Les deux essences n'ont pas le même niveau de conductance stomatique. Les périodes de contrainte hydrique forte entraînent en moyenne une diminution de 40% de la conductance stomatique de la régénération. En analysant ensuite une essence indépendamment de l'autre, il n'y a pas de différence claire dans la diminution de conductance face à la contrainte hydrique forte. Que ce soit pour le chêne ou le pin, la modalité MOLCAE affiche des valeurs équivalentes de conductance que la modalité NONE peu importe le niveau de contrainte hydrique. En revanche, il y a une différence de conductance entre la modalité NONE et RECTOT pour les deux essences.

Pour les semis de chêne, la modalité RECTOT (207.7 mmol/m²/s) affiche des valeurs plus faibles que la modalité NONE (245.2 mmol/m²/s) en période de contrainte hydrique faible. Même tendance pour la contrainte forte (118.2 mmol/m²/s contre 80.7 mmol/m²/s). Alors que les semis de pin, eux, ont des valeurs de conductance pour la modalité RECTOT (95.8 mmol/m²/s) plus fortes que la modalité NONE (74.2 mmol/m²/s) en contrainte faible. Même observation pour la contrainte forte (46.2 mmol/m²/s contre 19.7mmol/m²/s).

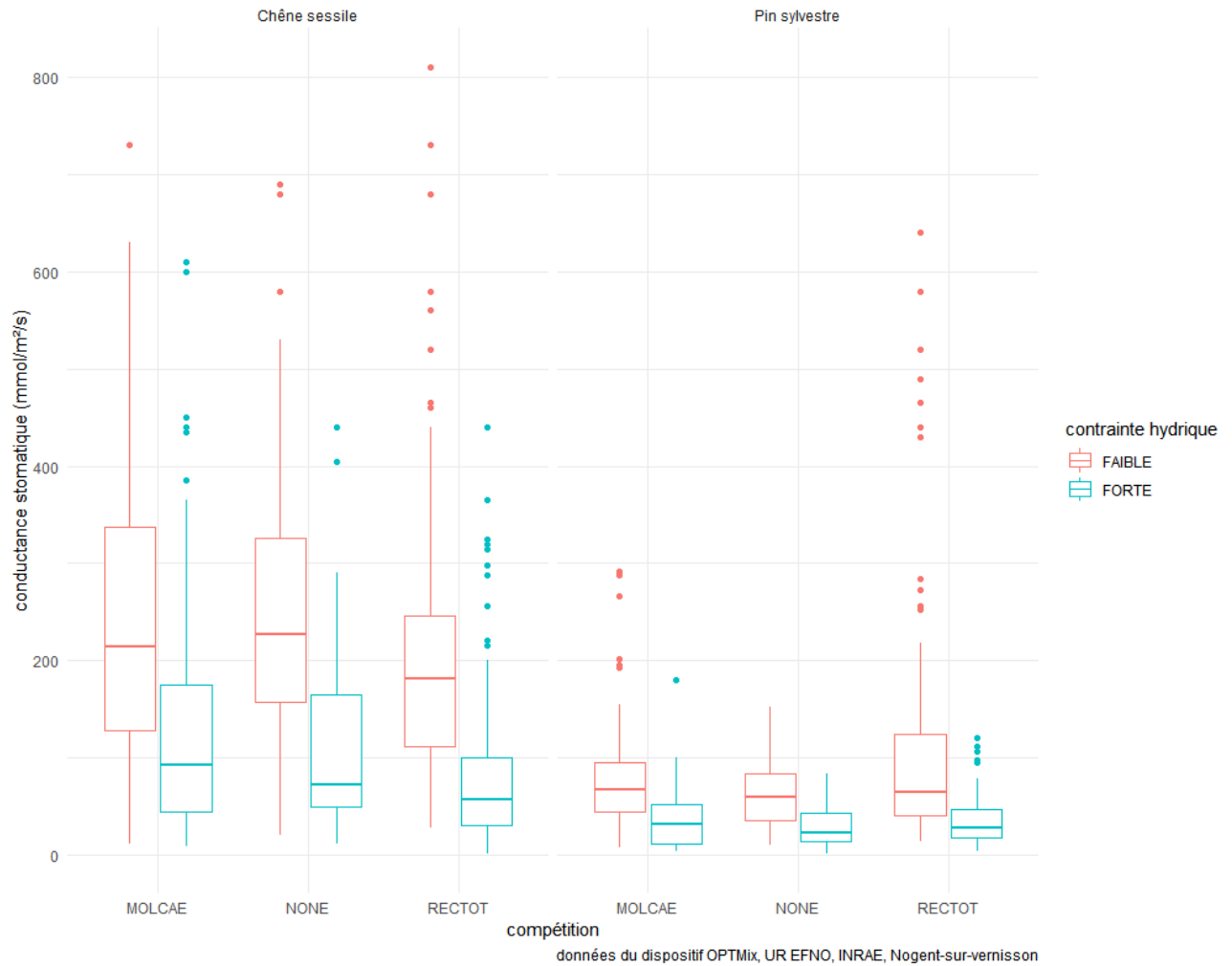


Figure 12: graphique présentant les valeurs de conductance selon les trois niveaux de compétition. Pour les semis de pin (à droite) et les semis de chêne (à gauche) selon le niveau de contrainte hydrique (rouge= faible contrainte, bleu= forte contrainte) et selon la compétition végétale avec le semis (MOLCAE = semis en compétition avec la molinie ; NONE = absence de compétition ; RECTOT = compétition avec d'autres espèces de sous-bois comme fougère ou callune) Les semis qui sont analysés ici ont un éclairage relatif fort (0.35-0.5).

Les modèles les plus parcimonieux et le modèle nul sont générés par l'AIC et nous permettent d'identifier l'importance des facteurs et les interactions entre facteurs.

Tableau 4 : liste des trois modèles du glm n°2 retenus par l'AIC $\Delta < 2$ et des facteurs qui composent le modèle. Int (intercept du modèle, ici il correspond à la valeur de conductance de chêne en contrainte faible en compétition avec la molinie (MOLCAE)). Cnt= contrainte hydrique, ESS= essence, VEG= compétition végétale, ER= éclairage relatif. Les colonnes 7 à 17 correspondent à aux interactions entre les quatre facteurs. df= degré de liberté, delta = $\Delta < 2$.

Cnt	ER	ESS	VEG	Cnt:ER	Cnt:ESS	Cnt:VEG	ER:ESS	ER:VEG	ESS:VEG
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+		+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+		+	+	+	+	+

Cnt:ER:ESS	Cnt:ER:VEG	Cnt:ESS:VEG	ER:ESS:VEG	Cnt:ER:ESS:VEG	df	logLik	AICc	delta
+	+	+	+	+	17	-12339,3	24713	0
			+		12	-12344,5	24713,2	0,2
			+		13	-12343,8	24713,8	0,8
		+	+		13	-12344,3	24714,8	1,9
					2	-12849,6	25703,2	990,2

Le modèle le plus parcimonieux inclut les facteurs de contrainte hydrique, d'essence, d'éclairement relatif et de compétition. Il comprend les interactions entre contrainte et essence, entre contrainte et compétition, entre ER et essence, entre ER et végétation, entre essence et compétition et une interaction triple entre l'essence, l'ER et la compétition. (Conduct \sim Cnt + ER + ESS + VEG + Cnt:ESS + Cnt:VEG + ER:ESS + ER:VEG + ESS:VEG + ER:ESS:VEG + 1)

Tableau 5 : résultats du modèle du glm n°2. N= 2091 mesures. Intercept donne la valeur de 190.6mmol/m²/s pour les chênes en compétition RECTOT ou NONE et sous contrainte hydrique faible et avec faible éclairement relatif. Pour avoir les valeurs des autres modalités il faut additionner les valeurs de 'Estimate' correspondant au facteur que l'on veut remplacer. Cependant il est nécessaire d'ajouter à ce calcul les valeurs 'Estimate' des possibles interactions (lignes 6 à 11).

	Estimate	Std, Error	t value	Pr(> t)
(Intercept) Chêne_contrainte faible_NONE_ ER faible	190,9	6,4	29,8	< 2e-16 ***
Contrainte forte	-120,7	6,7	-18	< 2e-16 ***
ER fort	51,2	7,7	6,6	4,90E-11 ***
Pin sylvestre	-131,6	8,7	-15,1	< 2e-16 ***
RECTOT	24,6	8,4	2,9	0,004 **
Contrainte forte:Pin sylvestre	83,9	7,8	10,7	< 2e-16 ***
Contrainte forte:RECTOT	-17,3	7,8	-2,2	0,027 *
ER fort:Pin sylvestre	-47,1	11,2	-4,2	2,78E-05 ***
ER fort:RECTOT	-52,6	10,6	-4,9	8,22E-07 ***
Pin sylvestre:RECTOT	-6,3	10,9	-0,6	0,564
ER fort:Pin sylvestre:RECTOT	69	15,7	4,4	1,08E-05 ***

Comme pour le premier modèle, les deux facteurs avec la plus forte influence significative sur la conductance stomatique sont l'essence et la contrainte hydrique (Tableau 5). L'éclairement relatif des semis influence significativement leur conductance mais moins que les deux premiers facteurs. Enfin, la compétition végétale joue également un rôle sur la conductance stomatique mais avec un rôle moins important (Tableau 5). Les interactions entre la contrainte hydrique et les autres facteurs montrent que l'influence de la contrainte hydrique varie selon l'essence et selon le niveau de compétition (Tableau 5, Figure 13). Les interactions entre les niveaux d'ER et la compétition montrent que l'éclairement relatif

influence significativement la conductance. L'interaction triple entre l'éclairement, l'essence et la compétition a une influence importante et significative sur le niveau de conductance des semis (Tableau 5). Il y a une différence entre les deux essences sur l'influence de la compétition en condition de fort éclairage. La conductance pour les semis de chêne en NONE est plus importante qu'en modalité RECTOT (différence de 25 % en moyenne). Alors que pour le pin, les semis en modalité RECTOT ont une conductance plus importante qu'en NONE (différence de 37 %).

Concernant les semis de pin, un éclairage relatif fort (0.35-0.5) fait diminuer la conductance stomatique (-43.5 %) lors des épisodes de contrainte hydrique forte par rapport à une diminution de 30 % sous un éclairage relatif faible. Pour le chêne, cette observation est moins évidente : - 39,5 % pour la conductance en ER fort contre - 36.5 % en ER faible.

La conductance pour les semis de chêne varie peu en modalité RECTOT lorsque l'ER augmente. En revanche, pour ceux en modalité NONE lorsque l'ER est fort, on observe une augmentation moyenne de 27,5 % de la conductance (Tableau 5, Figure 13). Pour les semis de pin c'est l'inverse qui se produit. La conductance varie peu en modalité NONE lorsque l'ER augmente alors qu'en modalité RECTOT la conductance des semis augmente en moyenne de 40 % en parallèle de l'augmentation de l'ER (Tableau 5, Figure 13).

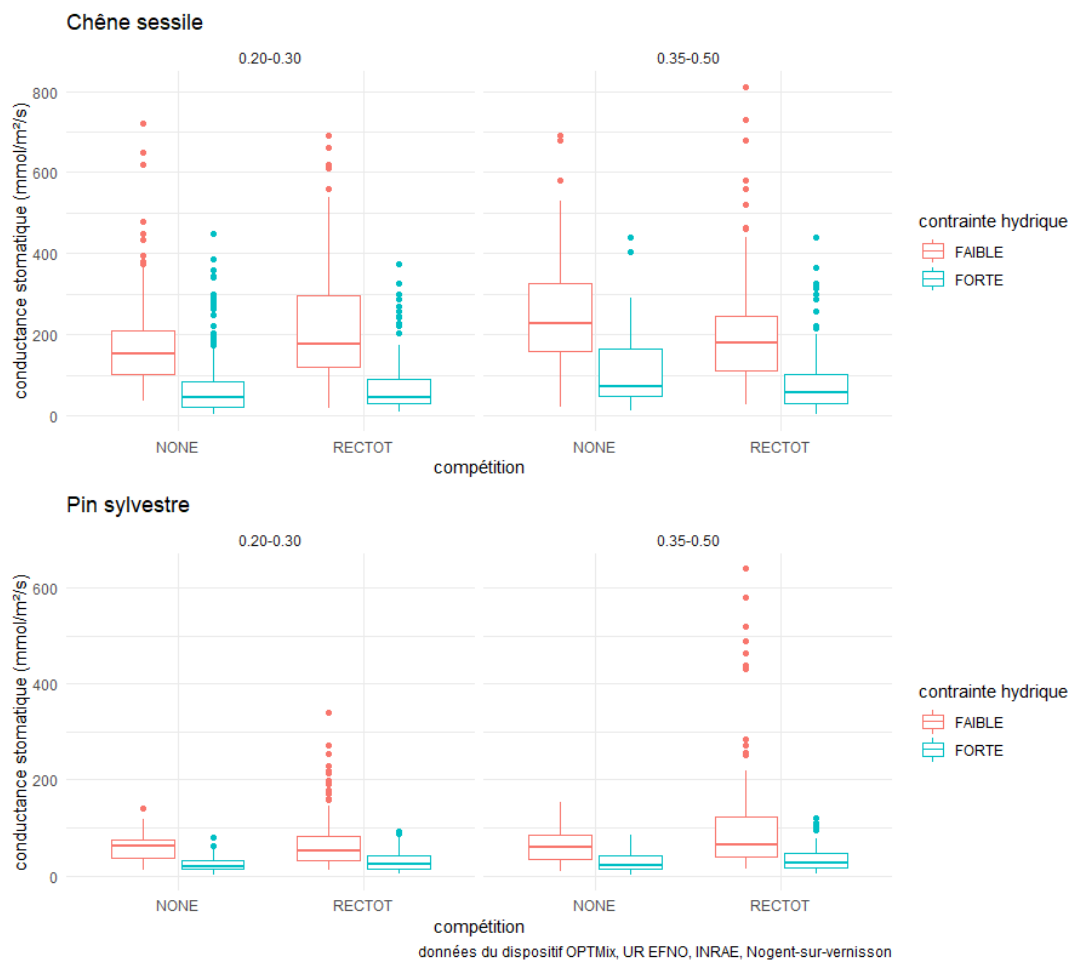


Figure 13 : graphique présentant les valeurs de conductance selon les modalités RECTOT et NONE. Pour les semis de pin (en bas) et les semis de chêne (en haut) selon le niveau de contrainte hydrique (rouge= faible contrainte, bleu= forte contrainte), selon la compétition végétale avec le semis (NONE = absence de compétition ; RECTOT = compétition avec d'autres espèces de sous-bois comme fougère ou callune) et selon l'éclairement relatif (faible = 0.2-0.3, fort = 0.35-0.5).

4. DISCUSSION

L'utilisation de la conductance stomatique comme indicateur du stress hydrique pour les semis est pertinente puisque la diminution de la conductance est en grande partie expliquée par des contraintes hydriques fortes. Les semis de pin comme les semis de chêne réagissent aux conditions atmosphériques et hydriques stressantes en fermant leurs stomates pour limiter les pertes d'eau, ce qui fait diminuer la conductance stomatique. Lorsque les conditions sont de nouveau favorables, les semis reprennent leur activité stomatique optimale. Ce phénomène observé est conforme à l'hypothèse n°1. Le mécanisme de réaction au stress est semblable pour les deux essences, mais l'intensité de réaction et les facteurs qui la déclenche divergent. C'est notamment dans l'efficacité de l'utilisation de l'eau que se distinguent deux comportements différents pour les deux essences. Le pin sylvestre va préserver ses ressources en eau, alors que le chêne lui continue de transpirer un minimum (Lin *et al.*, 2015). En se référant aux variabilités de conductance selon les contraintes pour les deux essences (3.1), la conductance stomatique des semis de pin est beaucoup plus impactée lors des changements de contrainte hydrique que celle des semis de chêne.

Les résultats de conductance pour les semis de pin montrent que la différence de variabilité entre la contrainte faible et forte est de facteur 3. Lorsque la situation est stressante le pin arrête totalement son activité stomatique, il met en place une régulation isohydrique. Au contraire, les semis de chêne ont une différence de variabilité de facteur 1,5. Leur activité stomatique est réduite face aux conditions stressantes. Ils maintiennent tout de même une marge de sécurité avec un seuil de conductance stomatique qui assure au semis une activité photosynthétique, le chêne adopte une stratégie anisohydrique. Ce résultat conforte notre hypothèse n°1 et se conforme aux travaux déjà réalisés sur ces deux stratégies de (Lin *et al.*, 2015 ; McDowell *et al.*, 2008) qui s'intéressaient aux différentes utilisations de l'eau entre gymnosperme et angiosperme.

Parmi les facteurs abiotiques qui ont été testés, la température et le VPD semblent être les deux facteurs qui influencent la conductance des semis de pin. Les semis diminuent très rapidement leur conductance avec l'augmentation de la température, ce qui peut se traduire par une stratégie de protection face aux trop fortes chaleurs qui accéléreraient les pertes d'eau. Pour le VPD, on observe la même tendance chez les semis de pin. Une légère augmentation des valeurs de VPD fait diminuer directement la conductance stomatique vers des valeurs nulles. Ces deux facteurs restent néanmoins fortement corrélés, il est difficile de distinguer leurs effets respectifs sur la conductance. Le pin possède une forte sensibilité à la sécheresse comme expliqué dans l'étude de Carnicer *et al.*, (2013) sur les conifères et par Poyatos *et al.*, (2013) qui relevait une hypersensibilité de la régulation stomatique du pin sylvestre face à des fluctuations de valeurs de VPD. Les conditions atmosphériques sont limitantes pour l'activité des semis de pin. Cela signifie que le pin réagit très vite à un stress atmosphérique et ferme rapidement ses stomates, ce qui rejoint notre hypothèse n°2. Les résultats de Perry *et al.*, (1994) sur le pin laricio, montrent aussi une relation entre la conductance et le VPD. La conductance des pins s'arrête face à l'augmentation du VPD.

Les semis de chêne vont, au contraire, maintenir leurs stomates ouverts bien que l'augmentation du VPD accentue le stress atmosphérique. C'est seulement à de forts niveaux de VPD que le chêne diminue sa conductance stomatique. Le comportement de ces deux essences face à un stress atmosphérique montre une nouvelle fois que toutes deux adoptent des stratégies différentes. Les semis de chêne développent un comportement différent face à la température. La conductance des semis de chêne semble s'activer à un

optimum de température (~25 °C) avec ensuite une diminution de la conductance une fois les 25 °C dépassés ; les semis de chêne continuent leur processus de transpiration et de photosynthèse dans des conditions atmosphériques stressantes. La forte variation des valeurs de conductance semble indiquer un pic à ces températures, mais les valeurs de faible conductance obtenues montrent que celle-ci ne dépend pas uniquement de la thermométrie et que d'autres facteurs entrent en jeu.

Pour le chêne comme pour le pin, on constate un manque de données pour des températures en dessous de 15°C puisque la période estivale n'a pas présenté de température basse. Cela aurait nécessité un travail en condition contrôlée pour pouvoir avoir des données de mesure à de faibles températures.

L'autre facteur abiotique testé, la REW_{20cm} , montre que la conductance augmente avec l'amélioration de la quantité d'eau dans le sol sur les vingt premiers centimètres. Le comportement des semis de chêne montre qu'ils atteignent leur pleine activité stomatique pour des valeurs plus faibles de REW_{20cm} en comparaison avec le pin, qui lui n'atteint ses valeurs maximales de conductance que lorsque le REW_{20cm} est maximum. Néanmoins, la forte variation de conductance pour une valeur de REW_{20cm} semble montrer que d'autres facteurs jouent sur la conductance et que le REW_{20cm} n'est pas si déterminant. Ou alors, le REW estimé à vingt centimètres n'est pas suffisant. De l'eau est encore disponible en profondeur (quarante et soixante centimètres par exemple), alors qu'il n'y en a plus dans les vingt premiers centimètres, évaporée plus tôt. Dans ce cas-là, les semis peuvent poursuivre leur activité et maintenir l'évapotranspiration. De plus, la réserve d'eau n'est pas nécessairement homogène dans le sol et les semis ne vivent pas la même situation à un instant donné en un point donné.

Nos observations pour les semis de chênes montrent que, lors d'épisodes de stress hydrique d'origine édaphique, la conductance stomatique diminue. Cette diminution atteint un seuil pour les périodes de stress les plus sévères. L'évolution de la conductance stomatique selon les approvisionnements en eau, observée chez les semis de chêne et la chute de cette conductance lors d'une période de stress hydrique, rejoignent les résultats de Bréda *et al.*, (1993) qui montrent que lorsque le déficit hydrique des feuilles de chênes chute avec la diminution de la réserve en eau, alors la conductance stomatique diminue graduellement également jusqu'à un seuil où le semis maintient un niveau minimum de transpiration. Nos résultats montrent bien que le chêne est une essence qui maintient une activité photosynthétique malgré les risques de perte d'eau créés par les périodes de sécheresse, ce qui correspond aux résultats trouvés dans la littérature (Bréda *et al.*, 1993 ; Cochard *et al.*, 1996) et à notre hypothèse n°3 qui peut être validée.

Les résultats de diminution de la conductance lors des épisodes de contrainte hydrique forte montrent qu'un fort ER entraîne une baisse plus importante de la conductance qu'un faible ER. Les conditions d'éclairement des semis vont donc jouer un rôle en période de stress sur la conductance des semis comme énoncé par l'hypothèse n°4.

Les résultats n'ont pas présenté de différences de conductance entre les semis en MOLCAE et en NONE. Pourtant la molinie, par ses densités importantes en sous-bois, pose problème à la régénération en créant une forte compétition pour les ressources (Fernandez, 2019). Ces résultats des semis en MOLCAE reposent sur une estimation du niveau de compétition. Les semis de cette modalité n'étaient peut-être pas réellement en compétition directe avec la molinie et les estimations de compétition visuelles ne sont pas assez précises. Pourtant, la conductance stomatique est influencée par le niveau de compétition végétale RECTOT comme avancé par l'hypothèse n°4, lorsque les semis sont plus exposés à la lumière. Les semis de pin disposent d'une conductance plus importante lorsqu'ils sont en

compétition avec la végétation de sous-bois que lorsqu'ils n'ont aucune concurrence. Au vu de la sensibilité du pin aux facteurs atmosphériques stressants, il est envisageable que les conditions de température et de déficit de pression en situation de compétition soient moins importantes en raison de l'ombre créée (Annexe 2). Cela explique que les semis de pin sans compétition seraient plus impactés par ces stress en étant directement exposés.

Pour les semis de chêne, c'est le schéma inverse. La conductance est plus importante en absence de compétition qu'en présence de végétation concurrente. La conductance du chêne dépend énormément de la contrainte hydrique et la compétition pour la ressource en eau réduit le niveau de conductance par rapport à une situation sans végétation concurrente. Cela rejoint les conclusions de (Lorimer *et al.*, 1994 ; Annighöfer *et al.*, 2015), la réussite de la régénération de chêne dépend de la densité de végétation de sous-bois et l'ombre générée par cette présence réduit l'activité du semis et sa croissance.

Pour les deux essences, le stress hydrique de la période estivale a ralenti les flux de vapeur d'eau et la photosynthèse. Il est facile d'imaginer que cette diminution de l'activité biologique des semis impacte leur croissance. La croissance en diamètre cet été, marquée par des épisodes de contrainte hydrique forte, était nulle entre les mois de juin et août (observation personnelle). Les mêmes remarques ont été faites sur des chênes adultes en région Centre Val-de-Loire où des déficits de précipitation et des records de chaleur entre 2018 et 2020 ont montré, dans les peuplements, des signes de dépérissement et des arrêts de croissance en diamètre (Balandier *et al.*, 2008).

5. CONCLUSION

L'utilisation de la conductance stomatique comme indicateur du niveau de stress de la régénération s'est avérée efficace et utile pour estimer l'influence des conditions environnementales locales sur le stress des semis de pin et de chêne. Ce projet de recherche a confirmé que ces deux essences adoptent bien un comportement différent pour faire face aux vagues de chaleur et à la sécheresse. Les semis de chêne diminuent leur conductance en maintenant un seuil minimum alors qu'au contraire, les semis de pin arrêtent totalement leur conductance une fois que les conditions ne sont plus optimales. Les déficits de précipitations et les fortes contraintes hydriques provoquent des conditions stressantes pour le chêne qui active ses mécanismes de protection. Le pin, lui, réagit aux contraintes stressantes atmosphériques - températures, déficit de pression de vapeur -. Dans le contexte de changement climatique et avec les récentes années chaudes que la France a traversé, la régénération de pin et de chêne va se retrouver confrontée à de plus en plus de conditions stressantes qui risquent de perturber la croissance des semis et leur survie. De plus, la régénération sous couvert forestier est en compétition avec la végétation de sous-bois qui va influencer la conductance stomatique lorsque les contraintes abiotiques seront importantes. Pour que les semis s'installent et poussent sous le couvert des arbres adultes, ils ont besoin de plus de lumière, mais l'augmentation de l'exposition à la lumière va amplifier l'effet des contraintes stressantes sur la conductance du semis. Le renouvellement naturel des forêts par l'ouverture du peuplement permet à la végétation de sous-bois de se développer et son installation va faire concurrence à la régénération issue du peuplement et affecter sa réponse au stress. Les semis de chênes vont être encore plus impactés par les contraintes hydriques fortes s'ils sont en situation de concurrence pour les ressources. Les semis de pin, étant une essence de lumière, nécessitent un fort éclaircissement. Dans ce cas, le stress va s'amplifier en milieu ouvert et faire chuter l'activité photosynthétique des semis de pin. Le pin sylvestre et le chêne sessile sont deux essences avec des stratégies leur

permettant de survivre à des perturbations climatiques épisodiques ce qui ne veut pas dire qu'elles résisteraient si ces perturbations venaient à s'intensifier. Cela affectera forcément leur croissance et la régénération.

Utiliser la conductance stomatique comme indicateur pourrait permettre d'identifier les périodes de stress pour les essences forestières. En utilisant un modèle d'estimation de la conductance selon des facteurs biotiques et abiotiques, il serait possible d'estimer, par des mesures météorologiques et pédologiques, la conductance stomatique des peuplements et d'identifier à l'échelle régionale, et même nationale, les niveaux de stress des peuplements forestiers.

6. REFERENCES

- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. (Ted), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A., et Cobb N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), p. 660-684. DOI : 10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Annighöfer P., Beckschäfer P., Vor T., et Ammer C. 2015. Regeneration Patterns of European Oak Species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in Dependence of Environment and Neighborhood. *PLOS ONE*, 10(8), p. e0134935. DOI : 10.1371/journal.pone.0134935
- Balandier P., Collet C., Miller J.H., Reynolds P.E., et Zedaker S.M. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 79(1), p. 3-27. DOI : 10.1093/forestry/cpi056
- Balandier P., Dumas Y., Philippe G., Gaudio N.N., et Ginisty C. 2008. Régénération naturelle du pin sylvestre en forêt mélangée chêne - pin de l'Orléanais. *Forêt Entreprise*, 183, p. 24-27.
- Balandier P., Mârell A., Korboulewsky N., et Pérot T. 2022. *Vulnérabilité des chênaies de la région Centre Val De Loire au changement de climat – C4*. Unité de Recherches sur les écosystèmes forestiers, EFNO, 45290 Nogent-Sur-Vernisson : INRAE, 43 p.
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., et Granier A. 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annales des Sciences Forestières*, 50(6), p. 571-582. DOI : 10.1051/forest:19930606
- Bréda N., Granier A., et Aussenac G. 2004. La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue forestière française*, 56(2), p. 109-131. DOI : 10.4267/2042/5081
- Breyse B., Améglio T., et Balandier P. 2019. Trop ou trop peu, le dépérissement du chêne est une histoire d'eau !
- Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., et Penuelas J. 2013. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale. *Frontiers in Plant Science*, 4. Disponible sur : <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2013.00409> (Consulté le 15 septembre 2022).
- Čater M. et Batič F. 2006. Groundwater and Light Conditions as Factors in the Survival of Pedunculate Oak (*Quercus Robur* L.) Seedlings. *European Journal of Forest Research*, 125(4), p. 419-426. DOI : 10.1007/s10342-006-0134-6

- Cochard H., Bréda N., et Granier A. 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annales des Sciences Forestières*, 53(2-3), p. 197-206. DOI : 10.1051/forest:19960203
- Collet C., Löf M., et Pagès L. 2006. Root System Development of Oak Seedlings Analysed using an Architectural Model. Effects of Competition with Grass. *Plant and Soil*, 279(1), p. 367-383. DOI : 10.1007/s11104-005-2419-9
- Dupouey J.-L. 2017. Gestion des forêts tempérées, changement climatique et biodiversité. Dans : *Adaptations des insectes au changement climatique.* , p. 139-142.
- Fernandez M. 2019. *Mécanismes écophysologiques impliqués dans les interactions antagonistes entre le jeune chêne sessile (quercus petraea (Matt.) Liebl.) et la molinie bleue (Molinia caerulea (Moench) L.) : rôles des transferts d'azote, des mycorhizes et des rhizodépôts allélochimiques.* (phdthesis). Université Clermont Auvergne [2017-2020] Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02513004> (Consulté le 12 avril 2022).
- Field C.B., Barros V.R., et Intergovernmental Panel on Climate Change, éd. 2014. *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability: Working Group II contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* New York, NY : Cambridge University Press, 1 p.
- Fuhrer J., Beniston M., Fischlin A., Frei Ch., Goyette S., Jasper K., et Pfister Ch. 2006. Climate risks and their impact on agriculture and forests in Switzerland. *Climatic Change*, 79(1-2), p. 79-102. DOI : 10.1007/s10584-006-9106-6
- Gaudio N. 2010. *Interactions pour la lumière entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois au sein d'un écosystème forestier : application à la régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile - pin sylvestre.* (phdthesis). Université d'Orléans Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00587487> (Consulté le 7 juin 2022).
- Gaudio N., Balandier P., Perret S., et Ginisty C. 2011. Growth of understory Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 84(2), p. 187-195. DOI : 10.1093/forestry/cpr005
- Grossiord C., Forner A., Gessler A., Granier A., Pollastrini M., Valladares F., et Bonal D. 2015. Influence of species interactions on transpiration of Mediterranean tree species during a summer drought. *European Journal of Forest Research*, 134(2), p. 365-376. DOI : 10.1007/s10342-014-0857-8
- Kanjevac B., Krstić M., Babić V., et Govedar Z. 2021. Regeneration Dynamics and Development of Seedlings in Sessile Oak Forests in Relation to the Light Availability and Competing Vegetation. *Forests*, 12(4), p. 384. DOI : 10.3390/f12040384
- Korboulewsky N. 2015. *Rendez-vous techniques de l'ONF - n° 47.* Disponible sur : <https://www.onf.fr/+142::rendez-vous-techniques-de-lonf-no-47.html> (Consulté le 14 mars 2022).

- Lin Y.-S., Medlyn B.E., Duursma R.A., Prentice I.C., Wang H., Baig S., Eamus D., de Dios V.R., Mitchell P., Ellsworth D.S., de Beeck M.O., Wallin G., Uddling J., Tarvainen L., Linderson M.-L., Cernusak L.A., Nippert J.B., Ocheltree T.W., Tissue D.T., Martin-StPaul N.K., Rogers A., Warren J.M., De Angelis P., Hikosaka K., Han Q., Onoda Y., Gimeno T.E., Barton C.V.M., Bennie J., Bonal D., Bosc A., Löw M., Macinins-Ng C., Rey A., Rowland L., Setterfield S.A., Tausz-Posch S., Zaragoza-Castells J., Broadmeadow M.S.J., Drake J.E., Freeman M., Ghannoum O., Hutley L.B., Kelly J.W., Kikuzawa K., Kolari P., Koyama K., Limousin J.-M., Meir P., Lola da Costa A.C., Mikkelsen T.N., Salinas N., Sun W., et Wingate L. 2015. Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*, 5(5), p. 459-464. DOI : 10.1038/nclimate2550
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer M.J., et Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), p. 698-709. DOI : 10.1016/j.foreco.2009.09.023
- Lorimer C.G., Chapman J.W., et Lambert W.D. 1994. Tall Understorey Vegetation as a Factor in the Poor Development of Oak Seedlings Beneath Mature Stands. *Journal of Ecology*, 82(2), p. 227-237. DOI : 10.2307/2261291
- Mallik A.U. 2008. Allelopathy in Forested Ecosystems. Dans : Zeng R.S., Mallik A.U., Luo S.M. (éd.). *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. New York, NY : Springer, p. 363-386. Disponible sur : https://doi.org/10.1007/978-0-387-77337-7_19 (Consulté le 14 septembre 2022).
- Margalef-Marrase J., Pérez-Navarro M.Á., et Lloret F. 2020. Relationship between heatwave-induced forest die-off and climatic suitability in multiple tree species. *Global Change Biology*, 26(5), p. 3134-3146. DOI : 10.1111/gcb.15042
- Masson G. 2005. *Autécologie des essences forestières - Comment installer chaque essence à sa place ?* Lavoisier. Paris : , 306 p. , 1)
- McCarthy N., Bentsen N.S., Willoughby I., et Balandier P. 2011. The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *European Journal of Forest Research*, 130(1), p. 7-16. DOI : 10.1007/s10342-010-0429-5
- McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G., et Yepez E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), p. 719-739. DOI : 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- Murray F.W. 1967. On the Computation of Saturation Vapor Pressure. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 6(1), p. 203-204. DOI : 10.1175/1520-0450(1967)006<0203:OTCOSV>2.0.CO;2
- Perot T., Mârell A., Korboulewsky N., Seigner V., et Balandier P. 2017. Modeling and predicting solar radiation transmittance in mixed forests at a within-stand scale from tree species basal area. *Forest Ecology and Management*, 390, p. 127-136. DOI : 10.1016/j.foreco.2017.01.023

- Perry M.A., Mitchell R.J., Zutter B.R., Glover G.R., et Gjerstad D.H. 1994. Seasonal variation in competitive effect on water stress and pine responses. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(7), p. 1440-1449. DOI : 10.1139/x94-186
- Poyatos R., Aguadé D., Galiano L., Mencuccini M., et Martínez-Vilalta J. 2013. Drought-induced defoliation and long periods of near-zero gas exchange play a key role in accentuating metabolic decline of Scots pine. *New Phytologist*, 200(2), p. 388-401. DOI : 10.1111/nph.12278
- Poyatos R., Llorens P., et Gallart F. 2005. Transpiration of montane *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. forest stands measured with sap flow sensors in NE Spain. *Hydrology and Earth System Sciences*, 9(5), p. 493-505. DOI : 10.5194/hess-9-493-2005
- Rameau J.-C., Mansion D., et Dumé G. 1989. *Flore forestière française: Plaines et collines*. Forêt privée française, 1800 p.
- Reichstein M., Bahn M., Ciais P., Frank D., Mahecha M.D., Seneviratne S.I., Zscheischler J., Beer C., Buchmann N., Frank D.C., Papale D., Rammig A., Smith P., Thonicke K., van der Velde M., Vicca S., Walz A., et Wattenbach M. 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500(7462), p. 287-295. DOI : 10.1038/nature12350
- Royo A.A. et Carson W.P. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), p. 1345-1362. DOI : 10.1139/x06-025
- Valladares F. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, , p. 15.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*.

7. LISTE DES ABREVIATIONS

OPTMix = Oak Pine Tree Mixtures

RDI = Relative Density Index

ER = Eclairage relatif

REW = Relative Extractable Water

EFNO = Ecosystèmes Forestiers de Nogent-sur-Vernisson

VPD = Vapor Pressure Deficit

AIC = Akaike Information Criterion

8. TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1: échantillonnage final avec les deux niveaux d'éclairage relatif et les 3 compétitions végétales 15

Tableau 2 : liste des 3 modèles du glm n°1 retenus par l'AIC $\Delta < 2$ et des facteurs qui composent le modèle. 22

Tableau 3 : résultats du modèle du glm n°1..... 23

Tableau 4 : liste des 3 modèles du glm n°2 retenus par l'AIC $\Delta < 2$ et des facteurs qui composent le modèle. 25

Tableau 5 : résultats du modèle du glm n°2..... 25

9. TABLE DES FIGURES

Figure 1: Schéma générale du fonctionnement de l'écosystème centré sur les semis et des facteurs qui influent leurs développements..	9
Figure 2 : Localisation des parcelles du dispositif OPTMix	11
Figure 3 : Ensemble des modalités par placettes du dispositif OPTMix	12
Figure 4: Diagrammes ombrothermiques du site d'étude..	12
Figure 5: photos de semis selon les différentes modalités de compétition..	14
Figure 6: mesure de terrain de la conductance stomatique à l'aide du poromètre.	16
Figure 7: graphique de l'évolution de la conductance lors de la campagne de mesure sur les semis de chêne et les semis de pin.	18
Figure 8: graphique de l'évolution de la conductance des semis de chêne et de pin selon l'augmentation de la température.....	19
Figure 9: graphiques par essences de l'évolution de la conductance selon le pourcentage de remplissage de la réserve en eau utile pour les plantes. ...	20
Figure 10: graphique représentant la réaction des semis de chêne et de pin à l'augmentation du VPD..	21
Figure 11: graphique représentant la réaction des semis de chêne et de pin à la lumière reçue	22
<i>Figure 12: graphique présentant les valeurs de conductance selon les 3 niveaux de compétition.</i>	24
Figure 13 : graphique présentant les valeurs de conductance selon les modalités RECTOT et NONE.....	26

TABLE DES ANNEXES

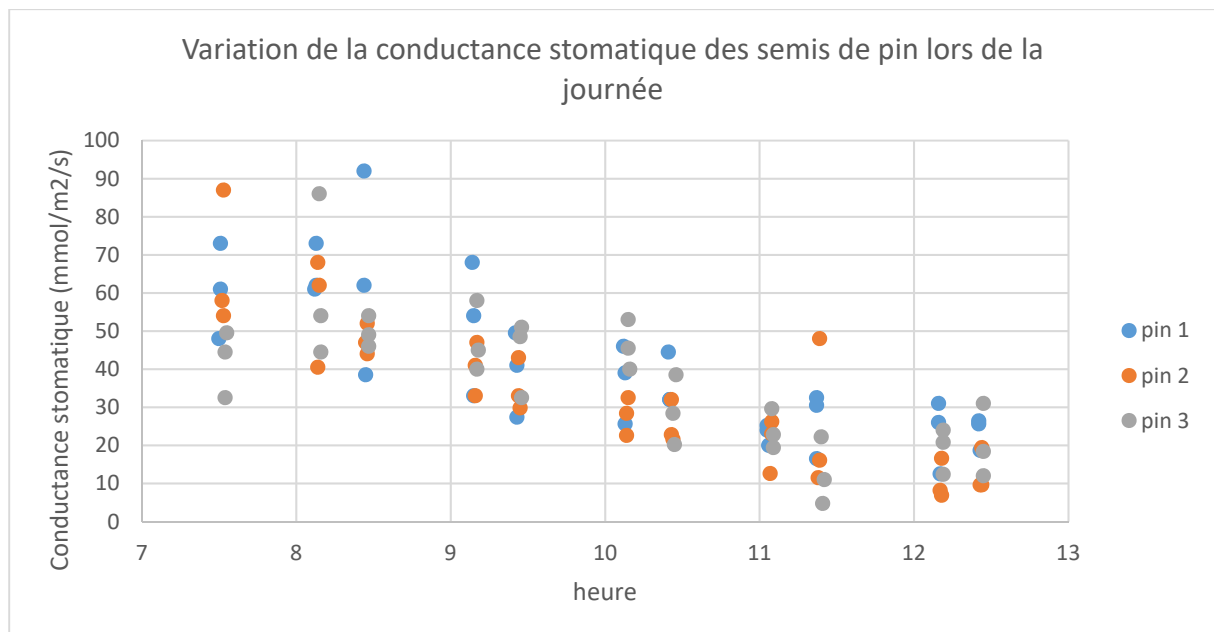
ANNEXE 1 : TEST DE MESURE AU POROMETRE	42
ANNEXE 2 : RESULTATS SUR L'EFFET DIRECT DE LA COMPETITION ET DE L'ECLAIREMENT RELATIF SUR LES PARAMETRES ABIOTIQUES.....	44
ANNEXE 3 : RESULTATS SUR L'EFFET DE LA TEMPERATURE A LA SURFACE DES FEUILLES SUR LA CONDUCTANCE STOMATIQUE	46

10. ANNEXES

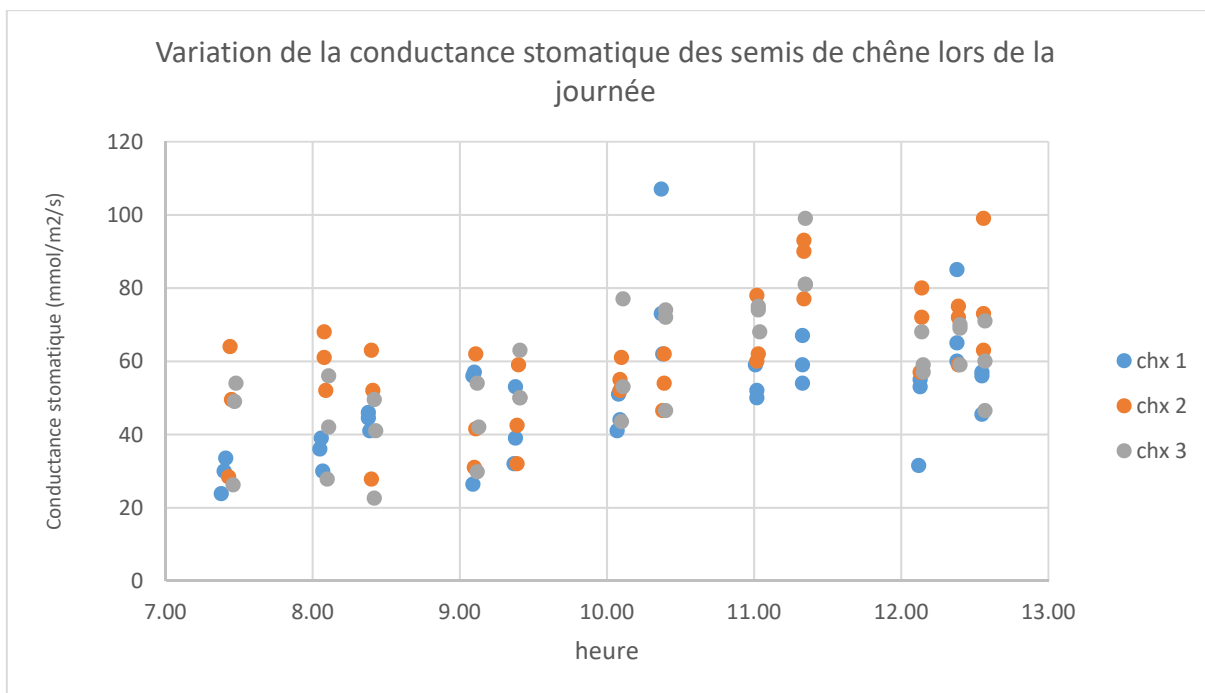
Annexe 1 : test de mesure au poromètre

Des tests de mesure sur des semis de chêne et de pin ont été réalisés sur les domaines des barres le 18 mai par une journée avec du soleil sans passage de nuage et une température matinale variant de 19°C à 26°C. Une première calibration a été faite à 7h15 et une deuxième à 11h30.

Les mesures ont été faites sur 3 semis de chênes et 3 semis de pins. Les chênes sont situés sous un couvert forestier dense avec relativement peu de lumière pénétrante. Absence totale de compétition. Les semis de pin sont eux, situés à la lisière de la forêt en bord de route mais orientés sud-ouest donc avec relativement peu de lumière directe sur la matinée également.



Pour le pin, on observe que les valeurs de conductance sont plus élevées en début de matinée avec des valeurs supérieures à 20 mmol/m²/s. Notamment entre 7h30 et 9h30 où elle est supérieure à 30 mmol/m²/s (voir ci-dessous). Les valeurs chutent ensuite et on considère donc que les semis sont en situation de stress vis-à-vis des conditions climatiques avec l'humidité de l'air qui diminue et la température qui augmente.



Au contraire, les semis de chêne ne semble pas encore actif en début de matinée. La conductance dépasse un seuil de 40 mmol/cm²/s à partir de 9h30 environ jusqu'à 13h (voir ci-dessous). Plus tard dans l'après-midi les valeurs vont forcément diminuer et l'activité photosynthétique se stoppera face aux températures lors de la campagne de mesures. Durant la période estivale l'activité pourrait même se terminer plus tôt.

Les mesures lors de la campagne de terrain ne pourront donc pas être faites à n'importe quelle heure de la journée. Pour pouvoir observer un effet de la sécheresse sur la conductance stomatique il faut que la campagne de mesure commence sur des créneaux, ici matinales, où la conductance est importante, témoignant d'une activité du semis. Ainsi, le maintien des mesures sur ces créneaux tout le long de la campagne permettra de voir si la conductance est impactée et si les semis sont en stress, avec par exemple des valeurs toujours plus faible de conductance sur les horaires de mesures et d'activités photosynthétiques habituels.

Annexe 2 : Résultats sur l'effet direct de la compétition et de l'éclairage relatif sur les paramètres abiotiques

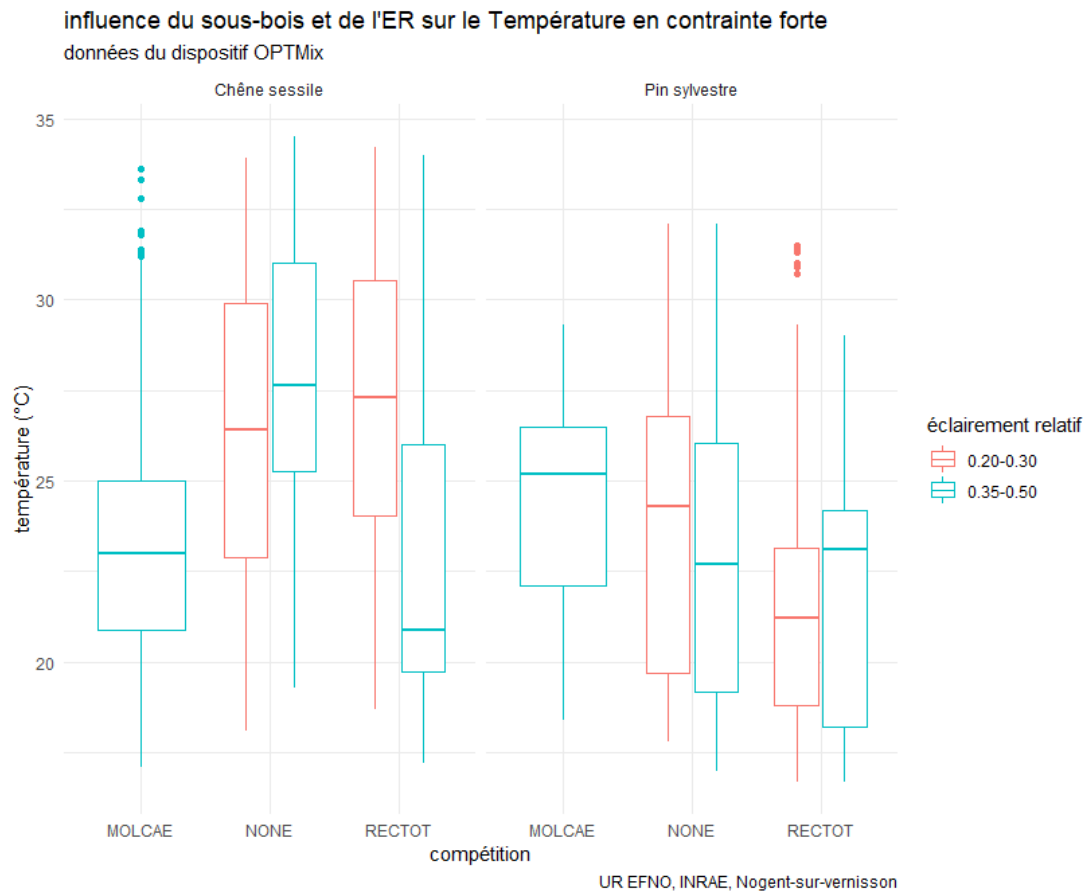


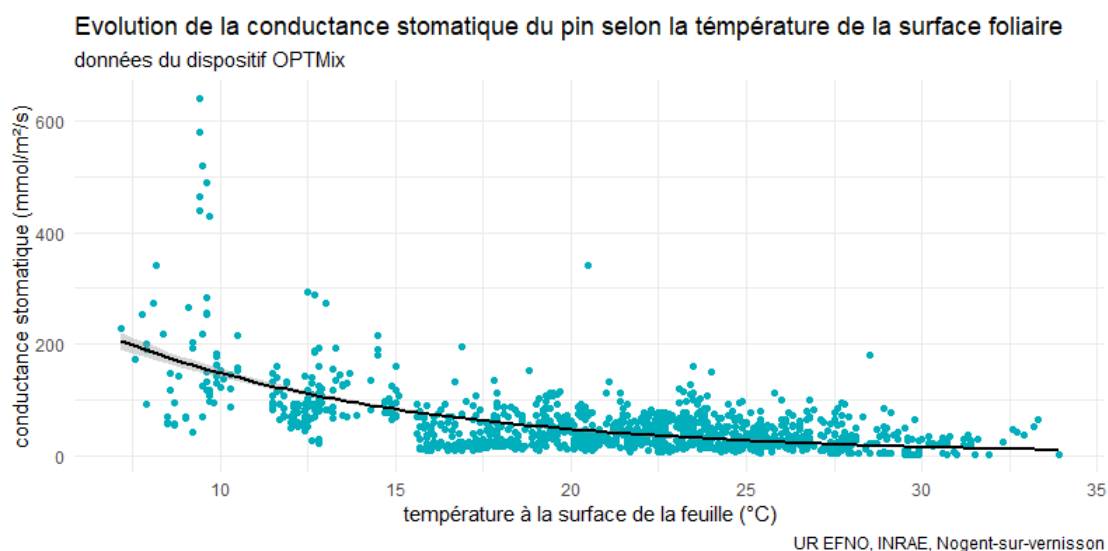
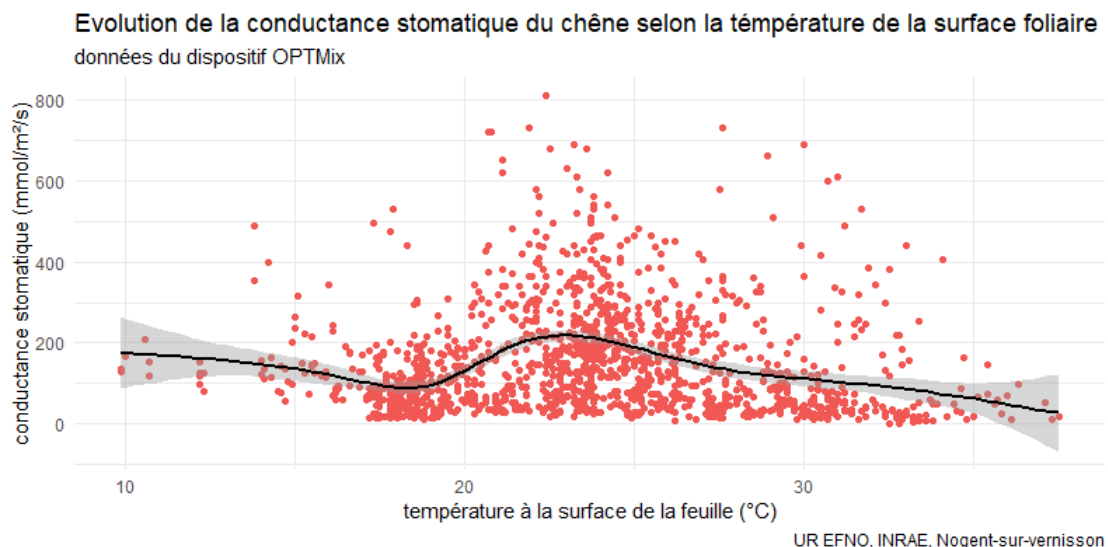
Figure annexe 2 : graphique présentant les valeurs de température (boxplot) pour les semis de chêne (à gauche) et de pin (à droite) selon le niveau d'éclairage relatif (rouge= faible, bleu= forte) et selon la compétition végétale avec le semis (MOLCAE = semis en compétition avec la molinie ; NONE = absence de compétition ; RECTOT = compétition avec d'autres espèces de sous-bois comme fougère ou callune).

La compétition du sous-bois et l'éclairage relatif vont jouer un rôle, plus ou moins mis en évidence, sur la conductance stomatique mais ils vont également influencer les conditions abiotiques du sous-bois comme la température ou l'humidité par exemple. La conductance est influencée par la température environnante. Dans un premier temps on remarque que le chêne en situation de fort éclairage voit sa température au bord des semis être beaucoup plus importante en l'absence de végétation de sous-bois (30°C) alors que avec la présence de molinie (22.5°C) ou d'autres espèces de sous-bois (20.5°C) la température est bien inférieure. Cela peut s'expliquer par le fait que la végétation de sous-bois crée de l'ombre et retient plus d'humidité ce qui fait diminuer la température au alentour du semis contrairement aux semis sans compétition qui se retrouvent exposés directement aux fortes chaleurs sans bénéficier des conditions plus fraîches de sous-bois. Pour les semis en situation d'éclairage relatif faible les résultats sont très différents puisque NONE et RECTOT sont à une même température moyenne. Le sous-bois ne semble plus jouer le rôle de protection qu'il offre lorsque les semis sont fortement éclairés.

Il se pourrait que cela soit dû au fait que en faible éclairage le recouvrement des semis par le sous-bois existe mais il est moins important qu'en éclairage fort. Il a donc moins d'impact sur les conditions locales de températures.

Pour le pin, les résultats sont différents que pour le chêne. En situation de fort éclaircissement la température proche du semis n'est pas différente pour RECTOT et NONE (22°C) alors que en présence de molinie la température moyenne est de 25°C. Pour les semis avec un faible éclaircissement relatif Il y a une forte différence de température entre ceux libre de toute compétition végétale (24°C) et ceux en compétition (21°C). Cette dernière observation rejoint l'hypothèse que la végétation interférente par son recouvrement et l'ombre qu'elle peut générer fait diminuer les températures au abords des semis de pin.

Annexe 3 : Résultats sur l'effet de la température à la surface des feuilles sur la conductance stomatique



Graphique de l'évolution de la conductance des semis de chêne et de pin selon l'augmentation de la température de la surface foliaire. Chaque point rouge pour le chêne correspond à 1 mesure de conductance stomatique pendant laquelle une mesure de température de surface foliaire est également enregistrée. Chaque point bleu pour le pin correspond à 1 mesure de conductance stomatique pendant laquelle une mesure de température de surface foliaire est également enregistrée. Les courbes de tendances en noir tentent de décrire le plus fidèlement possible l'évolution des données.