



**HAL**  
open science

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

Nathalie Korboulevsky, Philippe Balandier, Yann Dumas, Marion Gosselin, Anders Mårell, Thomas Perot

### ► To cite this version:

Nathalie Korboulevsky, Philippe Balandier, Yann Dumas, Marion Gosselin, Anders Mårell, et al.. Quels intérêts et limites du mélange d'essences face aux changements globaux ? Les apports du dispositif OPTMix. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2021, 71-72, pp.51-57. hal-03965895

**HAL Id: hal-03965895**

**<https://hal.science/hal-03965895v1>**

Submitted on 31 Jan 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

# Quels intérêts et limites du mélange d'essences face aux changements globaux ?

## Les apports du dispositif OPTMix

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

### Résumé

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

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

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

## Présentation succincte du dispositif OPTMix

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

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

La plupart des placettes sont équipées d'appareils de mesure du microclimat et des ressources, en particulier pour le bilan hydrique : capteurs de température, d'humidité relative de l'air, de rayonnement ; pluviomètres, sondes d'humidité du sol à trois profondeurs ; piézomètres (photo 1). Des dendromètres automatiques ont été installés sur un échantillon d'arbres afin de suivre leur croissance en continu. Ainsi, plus de deux millions de données sont enregistrées par an. En parallèle, des mesures régulières sont réalisées pour évaluer la dynamique de populations d'herbivores (ongulés sauvages et micromammifères), la diversité des communautés du sous-bois (flore vasculaire, bryophytes, lichens, mésofaune<sup>2</sup>), la croissance de la végétation et de la régénération forestière, et l'état sanitaire et physiologique des arbres (ex. stress hydrique, nutrition minérale). L'installation et les équipements d'OPTMix sont détaillés dans le un précédent article de RDVT (Korboulewsky *et al.* 2015). Ce dispositif permet d'aborder des questions capitales pour la gestion forestière future :

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

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

## La croissance : réduire la vulnérabilité face aux contraintes hydriques

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



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

Grégoire Maisonneuve / INRAE

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

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

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

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

## Contraintes thermique et hydrique s'additionnent au détriment des arbres

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

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

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



Nathalie Korboulewsky / INRAE

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

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



Grégoire Maisonneuve / INRAE

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

## Les nutriments : améliorer la nutrition minérale

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

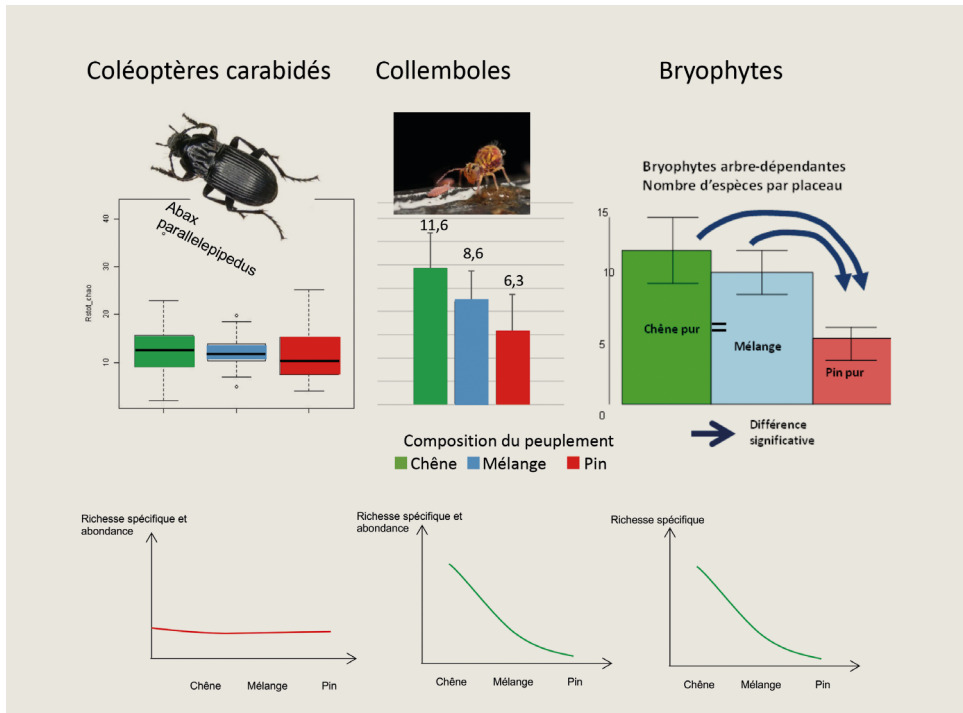
Sur OPTMix, les chutes de litière représentent de 2 à 3 t/ha/an, avec 1/3 d'aiguilles et 2/3 de feuilles dans les mélanges. Le mélange a un effet net sur les retours au sol en termes de biomasse et de nutriments : on observe une augmentation de 40% de la biomasse de litière de chêne par unité de surface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

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

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

## Comment renouveler le mélange ?

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



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

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

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

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

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

## La biodiversité : comment la préserver et l'améliorer ?

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

Dans notre cas, la richesse des communautés de certains groupes (flore vasculaire, insectes carabidés<sup>3</sup>) diffère peu entre les trois types de peuplement d'OPTMix, alors que pour d'autres (bryophytes corticoles<sup>4</sup>, collembolés<sup>5</sup>), le mélange et les chênaies pures ont des communautés nettement plus riches et abondantes que les pineraies pures

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

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

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

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

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

## Les ongulés sauvages : acteurs majeurs de l’écosystème ?

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

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

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

## Conclusion

Le dispositif OPTMix a été mis en place par INRAE pour étudier les effets du climat, de la gestion sylvicole (mélange et densité des arbres) et de la présence des grands herbivores (cerfs, chevreuils et sangliers), et leurs interactions sur le fonctionnement des forêts tempérées chêne – pin de plaine. Les premiers résultats ont révélé certains intérêts du mélange chêne-pin vis-à-vis de l’acquisition des ressources, mais aussi certaines précautions et limites à prendre en compte. Par ailleurs, certains objectifs de sylviculture comme la biodiversité sont apparus plus pertinents à être raisonnés à l’échelle du massif, plutôt qu’au niveau de la parcelle forestière.

La poursuite de ces travaux, renforcés par de nouvelles collaborations, va permettre de mieux comprendre le fonctionnement de ces forêts dans la durée, afin de préciser les intérêts, les limites et les solutions techniques pour une gestion durable des forêts. La finalité est de mieux comprendre aujourd’hui pour mieux préparer la gestion de demain.

Nathalie Korboulewsky, Philippe Balandier, Yann Dumas, Marion Gosselin, Anders Mârell, Thomas Pérot

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

## RÉFÉRENCES

- Aussenac G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* vol. 57 pp. 287-301
- Barbier S., Gosselin F., Balandier P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 254(1) pp. 1-15
- Bernard M., Boulanger V., Dupouey J.-L., Laurent L., Montpied P., Morin X., Picard J.-F., Saïd S., 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management* vol. 400, pp. 269-277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040>
- Bello, J., P. Vallet, T. Perot, P. Balandier, V. Seigner, S. Perret, C. Couteau and N. Korboulewsky (2019). "How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events?" *Forest Ecology and Management*, vol pp. 432: 436-445. doi: 10.1016/j.foreco.2018.09.044
- Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J.-F., Saïd, S., 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, vol. 400 pp. 269-277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040>
- Bertness M. D., Callaway R., 1994. Positive Interactions in Communities. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 9(5) pp. 191-193. doi: 10.1016/0169-5347(94)90088-4
- Boulanger V., Dupouey J.-L., Archaux F., Badeau V., Baltzinger C., Chevalier R., Corcket E., Dumas Y., Forgeard F., Mârell A., Montpied P., Paillet Y., Picard J.-F., Saïd S., Ulrich E., 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology* vol. 24(2), e485-e495. <https://doi.org/10.1111/gcb.13899>
- Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y., Chen H., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, vol. 19 pp.141-161
- Felton A., M. Lindblad J. Brunet, Fritz Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, vol. 260 pp.939-947
- Gartner T., Cardon Z., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* vol. 104 pp. 230-246
- Gaudio N., Balandier P., Dumas Y., Ginisty C. 2011. Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert : contrainte de la végétation monopoliste de sous-bois en milieu acide. *Rendez-Vous Techniques ONF* n° 33-24 pp. 18-24.
- Gosselin M., Fourcin D., Dumas Y., Gosselin F., Korboulewsky N., Toïgo M., Vallet P., 2017. Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands. *Forest Ecology and Management* vol. 406(Supplement C) pp. 318-329. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.067
- Grossiord, C. et al., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 111(41) pp. 14812-14815
- Grossiord C., Gessler A., Granier A., Bonal D., 2015. Les forêts tempérées face aux conséquences du changement climatique : est-il primordial de favoriser une plus forte diversité d'arbres dans les peuplements forestiers ? *Revue Forestière Française* vol. LXVII(2) pp. 99-110. doi: 10.4267/2042/57901
- Korboulewsky N., Heining C., De Danielli S., Brun J.J., 2021. Effect of tree mixture on Collembola diversity and community structure in temperate broadleaf and coniferous forests. *Forest Ecology and Management* vol. 482 pp. 118876
- Korboulewsky N., Perot T., Balandier P., Ballon P., Barrier R., Boscardin Y., Dauffy-Richard E., Dumas Y., Ginisty C., Gosselin M., Hamard J.-P., Laurent L., Mârell A., NDiaye A., Perret S., Rocquencourt A., Seigner V., Vallet P., 2015. OPTMix – Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-Vous Techniques ONF* n° 47 pp. 60-70
- Korboulewsky N., Perez G., Chauvat M., 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. *Soil Biology and Biochemistry* vol. 94 pp. 94-106. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.11.024
- Laurent L., Mârell A., Korboulewsky N., Saïd S., Balandier P., 2017. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *Forest Ecology and Management* vol. 391 pp. 239-245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.003>
- Lö, M., Ammer C., Coll L., Drössler L., Huth F., Madsen P., Wagner S., 2018. Regeneration Patterns in Mixed-Species Stands. in: Bravo-Oviedo A., Pretzsch H., del Río M. (Eds.), *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*. Springer International Publishing, Cham, pp. 103-130.
- Maillard D., Gaillard J.-M., Hewison A.J.M., Ballon P., Duncan P., Loison A., Toïgo C., Baubet E., Bonenfant C., Gare, M., Saint-Andrieux C., 2010. Ungulates and their management in France. In: Appolonio M., Andersen R., Putman R. (Eds.), *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 441-474.
- Mârell A., Baltzinger C., 2013. L'herbivorie et la dynamique des milieux naturels. Dans: Pont B., Meunier F., van Appelghem C., Lecomte T., Duncan P., Gilg, O. (Eds.), *Herbivorie et dynamique des milieux*. Cahiers RNF, Auxi-le-Château, France, pp. 17-30.
- Mârell A., Hamard J.-P., Pérot T., Perret S., Korboulewsky N., 2018. The effect of deer browsing and understory light availability on stump mortality and sprout growth capacity in sessile oak. *Forest Ecology and Management* vol. 430 pp.134-142. doi: 10.1016/j.foreco.2018.08.015
- Perot T., Vallet P., Archaux F., 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management* vol. 295 pp. 155-161.
- Pretzsch H., M. Steckel M., Heym M., Biber P., Ammer C., Ehbrecht M., Bielak K., Bravo F., Ordóñez C., Collet C., Vast F., Droessler L., Brazaitis G., Jansons A., Coll L., Löf M., Aldea J., Korboulewsky N., Reventlow D.O.J., Nothdurft A., Engel M., Pach M., Skrzyszewski J., Pardos M., Ponette Q., Sitko R., Fabrika M., Svoboda M., Černý J., Wolff B., Ruiz-Peinado R., del Río M. 2019. Stand growth and structure of monospecific and mixed-species stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research* vol.139 pp. 349-367
- Reimoser F., Putman R., 2011. Impacts of wild ungulates on vegetation: Costs and benefits. In: Putman R., Appolonio M., Andersen R., (Eds.), *Ungulate Mangement in Europe - Problems and Practices*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 144-191
- Richards A., Forrester D., Bauhus J., Scherer-Lorenzen M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* vol. 30(9) pp. 1192-1208
- Toïgo M., Vallet P., Tuilleras V., Lebourgeois F., Rozenberg P., Perret S., Courbaud B., Perot T., 2015. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea*-*Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management* vol. 345 pp. 73-82. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.019
- Vallet P., Barbeito I., Potiron E., Seigner V., Couteau C., Bello J., Pérot T. 2017. Morphologie des houppiers de chêne. Lidar Terrestre - Projet ScanComp. Séminaire annuel OPTMix, 12 janv 2017, Nogent-sur-Vernisson.
- Vernay A., Malagoli P., Fernandez M., Ameglio T., Balandier P. 2019. Régénération du chêne en compétition avec la molinie : un délicat dosage des ressources en eau et en lumière. *Rendez-Vous Techniques ONF* n° 61-62 pp. 3-10.