



RÉPUBLIQUE  
FRANÇAISE

*Liberté  
Égalité  
Fraternité*



Office National des Forêts

#76

# RenDez-Vous techniques

**Peuplements mélangés :**  
que dit la science ?

Automne 2022

03

## AVANT-PROPOS

Défendre la vitalité des forêts, encore et toujours

04

## CONNAISSANCES

Synthèse des résultats de la littérature scientifique sur les peuplements mélangés

Par Jordan Bello, Loïc Nicolas, Thierry Sardin

18

## PRATIQUES

Chêne sessile et chêne pédonculé face au changement climatique : quels choix sylvicoles ?

Par Thierry Sardin, Christine Micheneau, Loïc Nicolas, Stéphane Claude, Didier François

26

## MÉTHODES

Comparaison et sélection de provenances forestières de chêne sessile, grâce à une approche de génétique quantitative

Par Quentin Girard et Clothilde Boubée de Gramont



Cliquer sur un titre pour aller directement à l'article souhaité



En fin d'article, cliquer sur ce bouton pour revenir au sommaire

# Défendre la vitalité des forêts, encore et toujours

La résilience est l'un des grands mots du moment, incertitudes obligent. Pour ce qui concerne les forêts, la résilience est évidemment liée à la diversité biologique. Et on en vient donc inévitablement à la diversité des essences qui composent les forêts, au mélange des essences... À le dire comme ça, on sent bien que les expressions ne sont pas équivalentes, qu'il y a en arrière-plan des contextes de pensée, de perception, de points de vue différents. Et qu'il faut donc se garder de toute interprétation simpliste.

Dans ce numéro, nous nous intéressons aux « peuplements mélangés » du point de vue des forestiers soucieux de gestion durable et conscients de ce que le changement climatique et tout le cortège d'aléas qui en découle fragilise l'ensemble des fonctionnalités forestières. Voilà pour l'origine de la question, des besoins de connaissance. Et pour asseoir solidement nos réflexions, quoi de mieux qu'un examen rigoureux des informations disponibles dans la littérature scientifique ? L'exercice est en soi assez ardu et la synthèse qu'en fait Jordan Bello ne cherche pas de simplifications illusoire (voire dangereuses) ; mais elle permet d'avancer, de poser clairement les termes du propos, de comprendre les mécanismes, d'éviter peut-être des erreurs...

L'autre grand sujet dont il est question ici concerne les chênaies, qui constituent une part importante -et emblématique- des forêts publiques et qui bien sûr n'échappent pas aux affres du changement climatique, comme en témoignent des dépérissements désormais chroniques dans certains massifs. Les chênaies ne sont pas condamnées pour autant, et l'adaptation peut passer dans l'immédiat par deux types d'action (entre autres) : des options sylvicoles bien raisonnées pour les peuplements mélangés de chêne sessile et pédonculé, et des recommandations pertinentes pour le choix des provenances (de chêne sessile, en l'occurrence), en ce qui concerne les plantations. Des actions qui n'ont rien de très original dans le principe, mais qui résultent de travaux de recherche considérables.

# Synthèse des résultats de la littérature scientifique sur les peuplements mélangés

De l'avis général, les peuplements mélangés ont de nombreux avantages. On les dit plus productifs que les peuplements purs, plus résistants ou plus résilients face aux attaques des ravageurs ou aux événements climatiques sévères, etc. Mais par quels processus et que sait-on vraiment ? Jordan Bello a épluché la littérature scientifique disponible pour en faire la synthèse.

Les peuplements mélangés sont, depuis des années, favorisés par de nombreux sylviculteurs en raison de plusieurs avantages apparents par rapport aux monocultures. La diversité d'essences dans le peuplement serait à l'origine d'une résistance et ou d'une résilience accrue face aux aléas biotiques (pathogènes...) et abiotiques (sécheresse, feux, tempêtes). On lit aussi souvent que le mélange induit une augmentation de la productivité, ce qui pourrait devenir un atout également intéressant. Autre argument de poids en faveur des peuplements mélangés, ils sont mieux acceptés par la société qui les considère souvent comme plus « naturels », comme le reflet d'une sylviculture plus responsable et respectueuse de l'environnement, et plus riche en biodiversité.

La présente synthèse traite des **résultats de la recherche académique** sur les peuplements mélangés, et n'abordera pas les aspects de gestion (la gestion fait l'objet d'un guide de sylviculture en cours d'élaboration). Le but est ici d'apporter des éléments de compréhension du comportement de ces peuplements et des mécanismes sous-jacents afin d'éclairer les gestionnaires sur la mise en place et la conduite de mélanges adaptés selon le contexte. On ne trouvera pas ici d'itinéraire technique pour une situation donnée mais des résultats issus de la Recherche concernant les aspects dendrométriques, écologiques ou éco-physiologiques donnant des clés de compréhension et d'interprétation du comportement des arbres en peuplements mélangés.

Dans cette synthèse nous allons d'abord tenter de définir la notion de peuplements mélangés et décrire les différents types de mélange en intégrant notamment la notion d'échelle spatiale. Nous évaluerons ensuite la part que représentent ces peuplements en forêt française métropolitaine. Enfin nous aborderons les résultats de la communauté scientifique concernant l'effet du mélange des peuplements sur la biodiversité, la résistance aux aléas biotiques et abiotiques ainsi que sur la productivité, sans chercher l'exhaustivité mais en essayant d'être le plus représentatif possible de la littérature scientifique actuelle.

## Sommaire de la synthèse

- 05 CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS
- 06 LES DIFFÉRENTS TYPES DE MÉLANGES  
Mélanges à l'échelle de l'unité de gestion  
Mélanges à l'échelle de la forêt  
Composition du mélange
- 07 IMPORTANCE DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS EN FRANCE MÉTROPOLITAINE
- 08 HYPOTHÈSES SOUS-JACENTES AUX AVANTAGES DES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS
- 09 EFFET DU MÉLANGE SUR LA BIODIVERSITÉ
- 09 MÉLANGE ET RÉSISTANCE AUX ATTAQUES BIOTIQUES
- 10 MÉLANGE ET RÉSISTANCE AUX CONTRAINTES ABIOTIQUES  
Accès à l'eau  
Accès à la lumière  
Accès aux nutriments
- 13 MÉLANGE ET PRODUCTIVITÉ
- 15 CONCLUSION

## Caractérisation des peuplements mélangés

L'expression « peuplement mélangé » est utilisée par les forestiers pour décrire des situations assez disparates qui vont de la présence de quelques « divers » à un mélange de deux essences à parts égales. En pratique, le forestier a besoin de critères descriptifs de son peuplement pour pouvoir prendre les meilleures décisions possibles pour la conduite de celui-ci. Il existe quatre paramètres majeurs pour la description des peuplements (Bock et Richter, 2002) :

- Inéquienneté : dispersion des âges des individus du peuplement
- Composition : nombre d'espèces d'arbres (à l'exclusion des arbustes)
- Irrégularité : structure du peuplement (horizontale et/ou verticale)
- Capital (ou accroissement) : biomasse

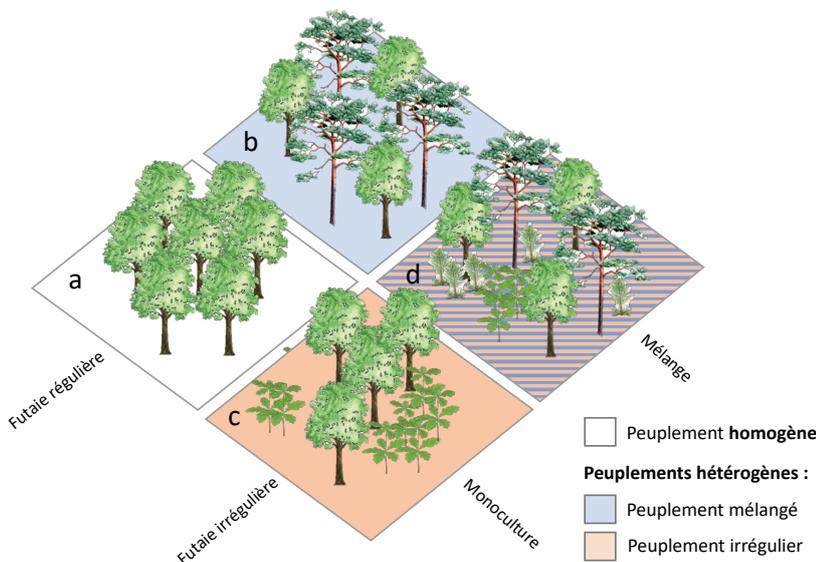
Deux de ces paramètres sont particulièrement pertinents pour définir un peuplement mélangé : la **composition** et l'**irrégularité**. Les deux autres servent surtout à la description ou qualification de l'état du peuplement (capital et inéquienneté).

Concernant la **composition**, il arrive qu'on parle de « mélange » dans une parcelle dès lors qu'une autre essence que l'essence principale est présente, quelle que soit la proportion qu'elle représente. Or il y a une grande différence entre un peuplement mélangé avec une faible proportion d'essences diverses (ou d'une essence d'accompagnement à but cultural mais sans rôle de production) et un peuplement mélangé composé de plusieurs essences principales (2, 3, 4 essences voire plus). On voit bien ici que les objectifs, et donc la gestion qui va s'appliquer à ces deux « extrêmes », ne seront pas comparables.

L'institut national de l'information géographique et forestière (IGN) utilise pour l'Inventaire forestier une définition plutôt statistique et qualifie un peuplement mélangé à partir du **nombre d'essences nécessaire pour obtenir un taux de couvert libre relatif de 75 % du peuplement**. Le taux de couvert libre relatif correspond à la projection verticale sur le sol des houppiers ayant un accès direct à la lumière de chaque essence, rapporté au taux de couvert libre du peuplement. Cette définition a le mérite de placer un cadre objectif autour de ces termes. Cependant, elle présente l'inconvénient de ne pas tenir compte de la structure et exclut les peuplements mélangés par strate, où une essence dominée n'a pas directement accès à la lumière.

Pour la **structure** du peuplement, on différencie la **structure horizontale** de la **structure verticale**. La première concerne l'organisation spatiale des individus de chaque essence dans le peuplement. On va ainsi distinguer des mélanges intimes (pied à pied ou par bouquets/placeaux) et des mélanges dits par « parquets » ou à l'échelle de la forêt ; voir ci-après la définition des types de mélanges. La structure verticale correspond à l'organisation des arbres dans les différentes strates qui composent le peuplement (étage principal + autres strates). Ainsi, un peuplement régulier composé d'une essence dans son étage principal et d'une autre en sous-étage (ex : taillis sous futaie) est un peuplement mélangé.

**Attention :** Ne pas confondre peuplement hétérogène, peuplement irrégulier et peuplement mélangé. Un peuplement monospécifique irrégulier est hétérogène par la structure (âges différents, distribution des classes de diamètre) mais non mélangé. En revanche les peuplements mélangés sont hétérogènes par leur composition, que leur structure soit irrégulière ou non (Fig. 1).



← **Figure 1.** Représentation schématique des notions d'irrégularité, mélange et hétérogénéité. Par opposition à un peuplement homogène en monoculture régulière (a), on distingue différents types de peuplements hétérogènes : futaie régulière mélangée (b), futaie irrégulière en monoculture (c), et futaie irrégulière mélangée (d).

## Les différents types de mélanges

L'échelle à laquelle on considère la notion de peuplement va conditionner différents types de mélanges avec des conséquences importantes sur les interactions observées. La diversification des essences peut se produire à différentes échelles spatiales et peut donc s'analyser en différents niveaux de diversité (alpha, beta et gamma) (Fig. 2).

L'effet de l'échelle de considération de la diversité d'essences sur les aptitudes écosystémiques ne donne pas toujours des résultats univoques. Il y a des études qui montrent que le mélange le plus favorable est celui qui favorise les interactions interspécifiques (entre essences différentes) et donc il faudrait augmenter la diversité dans la parcelle (c.a.d. la diversité alpha). D'autres montrent un effet au moins aussi bénéfique du mélange entre les parcelles (diversité bêta), qui diminue par exemple l'impact des perturbations climatiques sur la production de biomasse (Sebald et al., 2021).

### ■ Mélanges à l'échelle de l'unité de gestion

À l'échelle de la parcelle forestière, plusieurs types de mélanges peuvent être distingués qu'ils soient naturels ou installés de main d'homme. La diversité qu'on observe à cette échelle correspond à la diversité « alpha ». La métrique pour cette échelle est l'hectare.

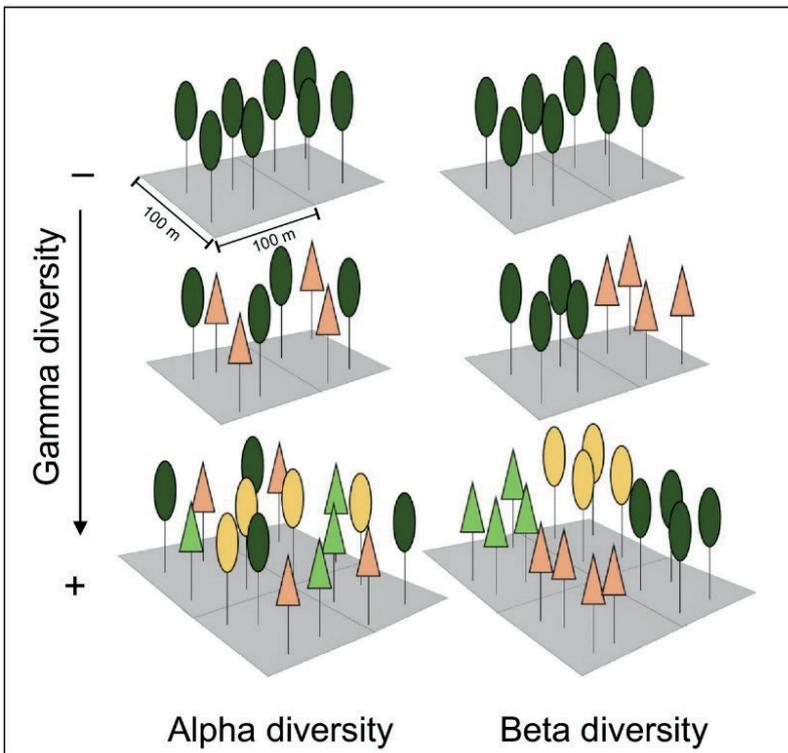
→ Le mélange « pied à pied » (ou mélange « intime » au sens le plus étroit)

**En plantation**, ce type de mélange correspond à l'alternance d'un plant (ou quelques plants) d'essences différentes sur la même ligne de plantation. Ainsi, pour chaque individu son voisin sera de l'essence différente. **En régénération naturelle** la caractérisation est plus délicate. On parlera de mélange intime « pied à pied » lorsque le peuplement est constitué d'au moins deux essences réparties de façon aléatoire sur la parcelle, sans que les essences forment des regroupements distincts ou un motif particulier. Noter que ce qui apparaît comme un regroupement sur un ou quelques ares au stade semis peut correspondre à l'état d'adulte à un seul individu. C'est dans ce type de mélange que les interactions **interspécifiques** sont maximisées car le voisinage direct d'individus de même essence est très limité (voire inexistant en plantation).

→ Le mélange par ligne

Ce cas est possible **uniquement en plantation**.

Le mélange se fait généralement en alternant des lignes dont l'essence est différente : alternance d'une ligne à l'autre ou par séries de 2-3 lignes (au-delà, c'est un motif de mélange par bande). Néanmoins, il peut également s'agir de plantation dans un peuplement déjà existant (enrichissement, accompagnement...). En comparaison du mélange pied à pied, ce type de mélange augmente les interactions intraspécifiques (entre deux individus de même essence) au détriment des interactions interspécifiques, qui peuvent cependant rester conséquentes.



← **Figure 2.** Schématisation des différentes échelles d'étude de la diversité.  
Diversité alpha = diversité à l'échelle de la parcelle, beta = diversité à l'échelle du massif et diversité gamma = nombre d'essences différentes (d'après Sebald et al., 2021).

→ Le mélange en placeaux (jusqu'à un are) ou bouquets (max 50 ares)

Le mélange en placeaux consiste en l'introduction d'une ou plusieurs essences nouvelles au sein d'une matrice existante, en procédant par petites surfaces allant jusqu'à un are, réparties souvent de façon systématique. Les interactions intraspécifiques augmentent quelque peu dans cette configuration et à l'inverse, la part des interactions entre espèces diminue. On parle de mélange en « bouquets » lorsque les essences se distribuent par plages de surface comprise entre 5 et 50 ares, réparties de façon systématique ou non dans la parcelle.

→ Le mélange par parquets (mini 50 ares)

Les mélanges par parquets correspondent au même principe que les bouquets mais avec des surfaces unitaires de plus d'un demi-hectare. À partir de cette échelle, on sort des schémas de mélange intime et les interactions interspécifiques sont majoritairement réduites aux effets de bordures entre les parquets mis en place.

→ La possibilité de mélange vertical

En plus des types de mélanges selon la structure horizontale, on peut avoir des mélanges par strates, et ils peuvent même se combiner (ex : taillis-sous-futaie par parquets).

## Mélanges à l'échelle de la forêt

Si l'on se place à une échelle plus large, la juxtaposition de plusieurs parcelles en monoculture d'essences différentes constitue un massif forestier qui peut être vu comme un mélange de plusieurs entités elles-mêmes monospécifiques, mais on n'est plus à proprement parler dans le cas des peuplements mélangés. La diversité observée entre les parcelles forestières est dite diversité « bêta » et la métrique à cette échelle est l'unité de gestion (ou la propriété forestière).

Les interactions interspécifiques sont presque absentes à cette échelle car chaque parcelle est constituée d'une seule essence. Mais certaines peuvent quand même se produire (masquage de la ressource pour des ravageurs, protection contre le vent...) et les caractéristiques inhérentes aux différentes essences présentes dans le massif permettent d'obtenir une diversité de ces interactions à plus large échelle.

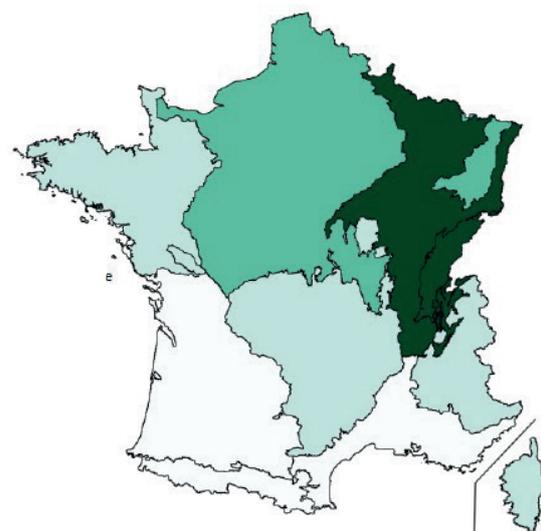
## Composition du mélange

La composition en essences implique également plusieurs variantes possibles aux types de peuplements mélangés cités précédemment. En effet, le mélange peut se composer de deux essences simplement ou d'une infinité, avec des conséquences différentes sur le fonctionnement du peuplement. Le nombre d'essences différentes dans le système observé qualifie la diversité dite « gamma ». De plus, au sein d'un mélange, la proportion des essences peut également varier et donner plusieurs schémas possibles (par exemple un mélange bispécifique peut être équilibré entre les deux essences, ou alors l'une des deux peut être largement majoritaire).

## Importance des peuplements mélangés en France métropolitaine

Au sens de la définition de l'IGN, les peuplements mélangés avec au moins deux essences représentent 7,2 Mha, soit 50 % des surfaces boisées métropolitaines (forêts publiques et privées). Cela concerne les mélanges réguliers et irréguliers et seulement les mélanges intimes ou par bouquets, en raison du fait que le protocole de l'Inventaire forestier utilise des placettes circulaires de 25 m de rayon (Morneau et al., 2016). Il ne peut donc pas y avoir de représentation des mélanges par parquets (voire à l'échelle du massif) : ils sont par construction inclus dans les 50 % de monocultures du territoire, sans qu'on puisse estimer leur part réelle à partir de ces données. Ce constat d'une majorité de peuplements mélangés n'est pas une surprise : on sait que sous nos latitudes les forêts sont naturellement mélangées (Landeau et al., 2008), avec néanmoins une richesse de la composition des mélanges très variable selon les régions (SER et GRECO).

Cependant la répartition des peuplements mélangés n'est pas homogène sur l'ensemble du territoire métropolitain (Fig. 3). La proportion est plus importante dans les forêts du quart nord-est de la France (Morneau et al., 2016). Par ailleurs on trouve en majorité des mélanges bispécifiques (67 % contre 25 % à trois essences et seulement 8 % avec 4 essences ou plus). Les essences dont la plus grande part du volume se trouve en peuplement mélangé (volume mélange vs volume monoculture) sont les essences dites « d'accompagnement » et à l'inverse les essences dites « de production » ont une part de volume en mélange plus faible. Parmi ces peuplements mélangés, 66 % sont composés uniquement de feuillus, 6 % de résineux et les mélanges mixtes feuillus-résineux représentent 27 %.



Pourcentage de mélange

- < 40 %
- 40 - 50 %
- 50 - 60 %
- 60 - 70 %
- > 70 %

↑ **Figure 3.** Proportion de forêts mélangées en surface par grande région écologique (Source : Morneau et al., 2016).

Malgré une représentation au moins équivalente à celle des peuplements purs, les peuplements mélangés sont encore mal connus et les questions les concernant restent nombreuses. Elles subsistent notamment à propos de l'effet du mélange sur la résistance aux stress biotiques et abiotiques, sur la productivité des peuplements ou encore la qualité des bois. Cela n'empêche pas que ces peuplements bénéficient d'une perception positive de la part de la grande majorité des acteurs forestiers et de la société, sur chacun de ces aspects.

## Hypothèses sous-jacentes aux avantages des peuplements mélangés

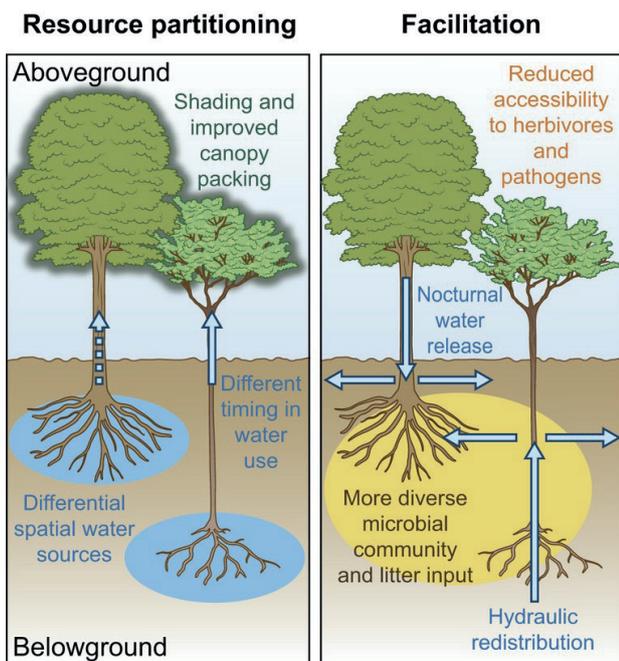
Les hypothèses d'un effet bénéfique du mélange reposent en grande partie sur la potentialité de complémentarité entre les essences qui composent le peuplement. Plusieurs processus influencent les interactions entre les individus et pour l'accès aux ressources.

Les interactions entre les individus peuvent se limiter à un **partage de la ressource** (*resource partitioning*) sous plusieurs aspects, notamment s'ils ont des besoins physiologiques ou un accès aux ressources différents dans l'espace ou le temps. Il en résulte une diminution de la compétition dans le peuplement. Par exemple, une essence ayant des capacités d'enracinement plus profond qu'une autre, pourrait permettre un prélèvement de l'une et de l'autre dans des horizons de sol distincts et améliorer ainsi l'accès à la ressource pour chaque individu ; ou bien deux essences peuvent avoir des tolérances à l'ombrage complémentaires et utiliser une qualité de lumière différente (Fig. 4).

Les interactions entre les individus peuvent cependant avoir un effet plus direct et améliorer l'accès aux ressources ou leur utilisation. Il s'agit de la **facilitation**. Le comportement particulier d'une essence pourrait ainsi augmenter la ressource utilisable par une autre, par exemple grâce à un mécanisme de redistribution plus en surface de l'eau prélevée en profondeur (Fig. 4). Les associations symbiotiques d'une essence avec des champignons ou bactéries peuvent aussi faciliter la nutrition d'une autre, en permettant par exemple de fixer l'azote atmosphérique et de le diffuser dans le sol, sous forme assimilable.

Ces phénomènes de partage de la ressource ou de facilitation dépendent ainsi des essences qui composent le mélange. Les interactions sont au cœur des effets observés et les résultats, très liés au contexte étudié, sont difficiles à extrapoler.

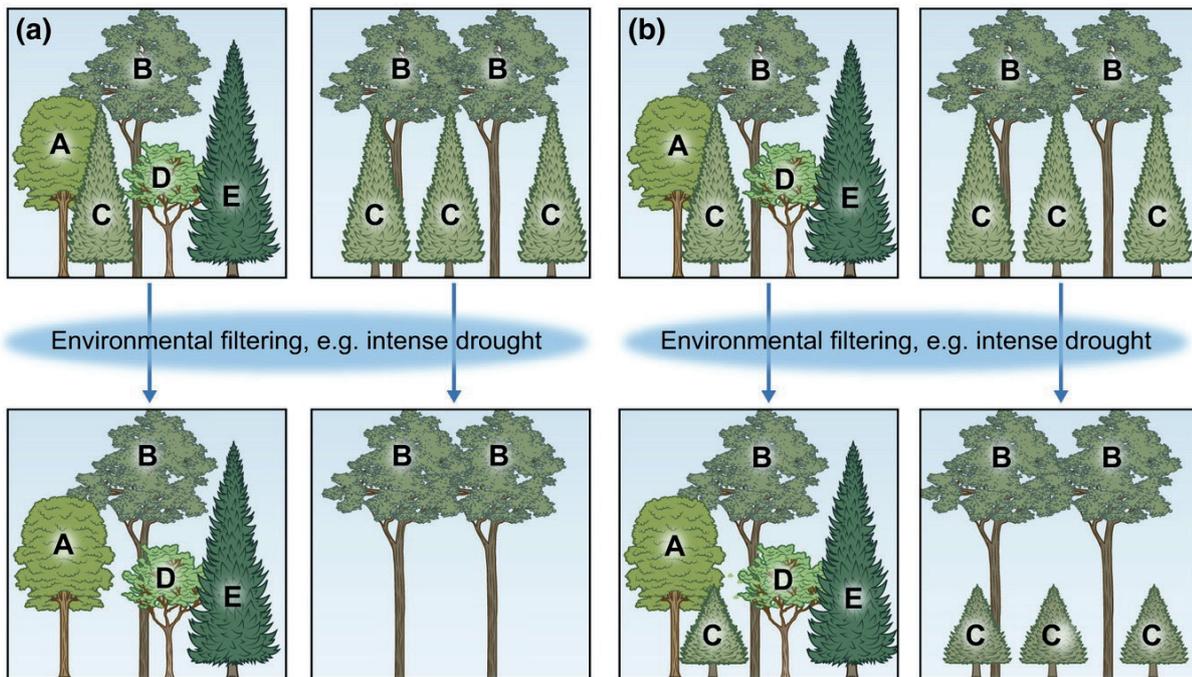
Un autre processus associé aux peuplements mélangés s'avère moins dépendant du contexte et de la nature des essences associées dans le peuplement : **l'effet de sélection**. Il s'explique par la simple présence d'individus d'essences différentes et qui ont donc des réactions différentes à un stress environnemental ou biologique. Ainsi, plus le nombre d'essences est important, plus la probabilité que des individus subsistent dans le peuplement à la suite d'une contrainte sévère est élevée. Cet effet de sélection joue également sur la productivité du peuplement. Si une essence est sensible à une contrainte mais que d'autres essences l'accompagnent, alors il y a une plus grande probabilité de limiter la baisse de productivité du peuplement (Fig. 5). Cet effet repose sur la présence physique des essences et non sur les interactions entre les individus et leur environnement.



← **Figure 4.** Représentation conceptuelle des mécanismes de partage des ressources (Resource partitioning) et de facilitation entre des individus d'essences différentes (d'après Grossiord, 2020).

Les deux essences ont des caractéristiques contrastées pour l'acquisition et l'utilisation de l'eau et des nutriments (structure du couvert, phénologie, hauteur des arbres, profondeur d'enracinement et association mycorhiziennes), soulignant les mécanismes physiques et biologiques d'interactions en forêt mélangée. De ces interactions peut résulter une simple utilisation complémentaire de la ressource (= partage des ressources, partie gauche) ou bien une augmentation des ressources pour au moins l'une des essences (= facilitation, partie droite).

Effet de sélection



↑ **Figure 5.** Illustration de l'effet de sélection en peuplement mélangé par l'impact d'une sécheresse intense en termes de mortalité (a) ou de productivité (b) (d'après Grossiord, 2020). L'essence « C », particulièrement vulnérable, meurt (a) ou réduit fortement sa croissance (b), avec impact sur le peuplement d'autant plus fort qu'elle s'y trouve en proportion importante. Parallèlement, un peuplement très diversifié (essences A, B, C, D, E) a plus de chances d'avoir une forte proportion d'essences et donc d'individus tolérants à la sécheresse.

Effet du mélange sur la biodiversité

Les peuplements mélangés sont par définition composés de plusieurs essences, et cette présence d'arbres d'essences différentes augmente la biodiversité par rapport aux monocultures. L'étude de la diversité locale en peuplements mélangés révèle des effets variables selon les groupes taxonomiques étudiés et l'identité des essences qui composent le mélange (Cavard *et al.*, 2011). On peut néanmoins noter que généralement l'introduction d'une essence feuillue dans un peuplement résineux a un effet positif sur la diversité (Korboulewsky *et al.*, 2015; Sebald *et al.*, 2021). L'étude de la richesse spécifique dans les peuplements mélangés de chêne sessile et pin sylvestre en région Centre a d'ailleurs mis en évidence une diversité plutôt intermédiaire de ces mélanges par rapport à celle observée dans les monocultures respectives (Fig. 6). Il y a des résultats qui montrent également que certaines communautés sont spécialistes des conditions que l'on rencontre uniquement en peuplement pur alors qu'aucune communauté présente dans les peuplements mélangés n'était absente dans les monocultures correspondantes (Korboulewsky *et al.*, 2021).

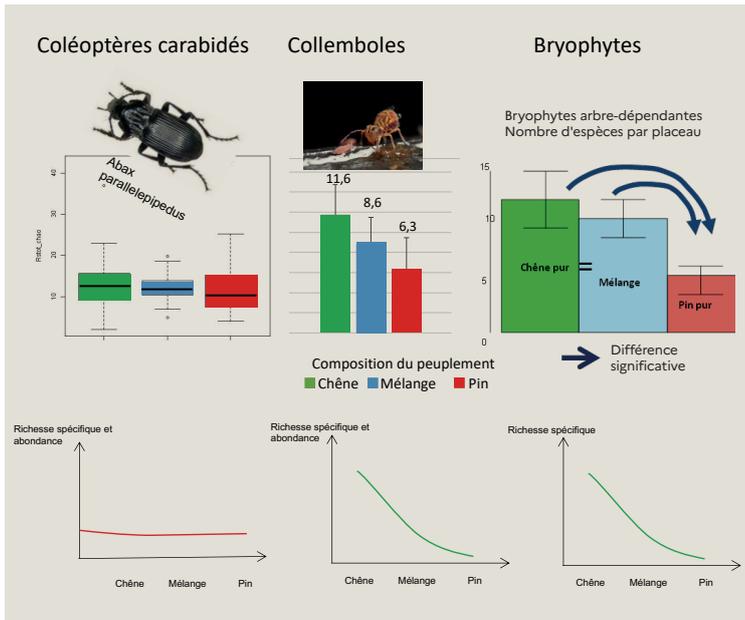
Ces résultats mettent en évidence l'intérêt d'avoir des peuplements mélangés mais en gardant aussi une certaine représentation des peuplements purs afin d'éviter la disparition de taxons inféodés à ces types de peuplements.

Mélange et résistance aux attaques biotiques

Les peuplements mélangés peuvent avoir à subir l'attaque d'un pathogène<sup>1</sup> qui va provoquer une réaction de stress chez les individus atteints, diminuant leur croissance ou entraînant même la mort dans les cas les plus contraignants. Les résultats des études scientifiques concernant l'effet des peuplements mélangés sur la résistance aux attaques biotiques sont assez positifs. Le mélange améliore souvent la résistance du peuplement à la contrainte biotique.

En effet, l'ajout d'une ou plusieurs essences au peuplement permet plusieurs mécanismes pour lutter contre les dégâts causés par les pathogènes (Fig. 7). Il est possible d'utiliser une essence non-hôte pour diminuer l'accessibilité du pathogène à l'essence hôte en l'introduisant par bandes alternées ou sous forme de lisière autour du peuplement (Dulaurent *et al.*, 2012). En diluant ainsi la ressource dans le peuplement, le pathogène aura plus de difficultés à rencontrer l'essence hôte nécessaire à son développement. De plus, certaines essences non-hôtes permettent de réduire l'attractivité (ou appétence) de l'essence hôte grâce à la sécrétion de composés volatils qui agissent sur le pathogène, comme répulsif par exemple (Jactel *et al.*, 2011). Les arbres touchés sont donc moins nombreux car, d'une part,

1 • Ici le terme pathogène s'entend dans un sens très global, incluant non seulement les champignons, bactéries et autres micro-organismes, mais aussi les insectes ravageurs



↑ **Figure 6.** Effet du mélange chêne sessile – pin sylvestre sur la richesse spécifique de différents groupes taxonomiques par rapport aux peuplements purs (Korboulewsky et al., 2021). La richesse spécifique n'est pas forcément maximale en peuplement mélangé, mais plutôt intermédiaire entre celles des peuplements purs.

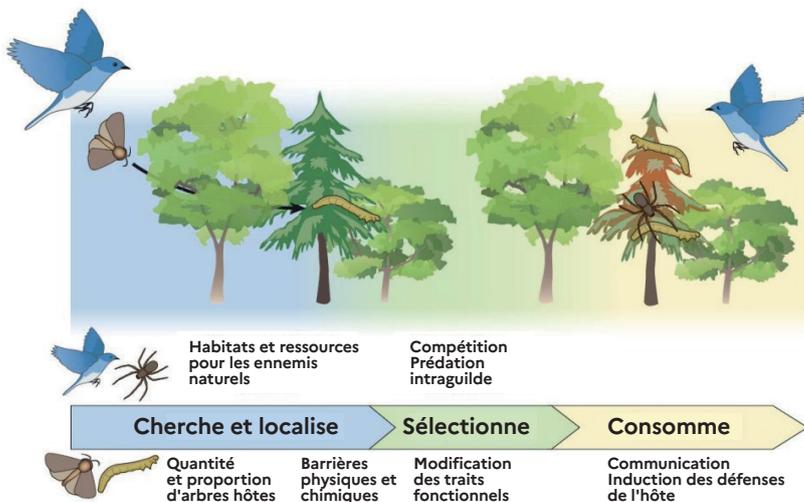
les arbres sensibles à l'attaque du pathogène sont moins représentés et, d'autre part, le développement du pathogène est ralenti. La diversification du peuplement permet également d'augmenter la présence des prédateurs naturels de l'agent pathogène (Kaitaniemi et al., 2007), ce qui contribue aussi à limiter son développement et les dégâts occasionnés.

Cependant, ces résultats dépendent du niveau de spécialisation du pathogène (Jactel et al., 2021). Plus le pathogène est spécifique d'une essence hôte, plus il est dépendant de sa présence dans le peuplement. Ainsi lorsque le pathogène est très spécialiste (monophage ou oligophage), l'effet du mélange est particulièrement bénéfique. À l'inverse, lorsque le pathogène est généraliste (ou polyphage) et peut attaquer une plus grande diversité d'essences, alors l'effet du mélange sur la résistance du peuplement à ses attaques peut devenir nul voire défavorable. C'est potentiellement le cas lorsqu'une essence plus appétente est associée au peuplement initial (Jactel et al., 2008).

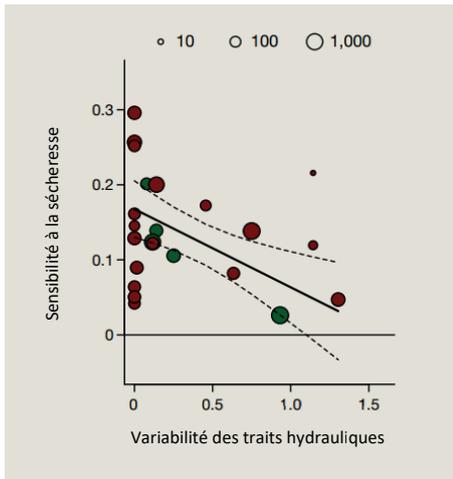
## Mélange et résistance aux contraintes abiotiques

Les contraintes abiotiques sont essentiellement liées aux événements climatiques. Plusieurs projections du changement climatique laissent penser que ces contraintes se manifesteront davantage dans les années à venir (GIEC). Ainsi, les monocultures où le niveau de compétition entre les individus est souvent considéré comme supérieur, seraient moins adaptées que les peuplements mélangés aux futures conditions climatiques dans nos régions. Mais, malgré l'intérêt de la Recherche sur le sujet depuis de nombreuses années, les résultats parus dans la littérature peinent à montrer un sens uniquement positif à l'effet du mélange sur la résistance des peuplements.

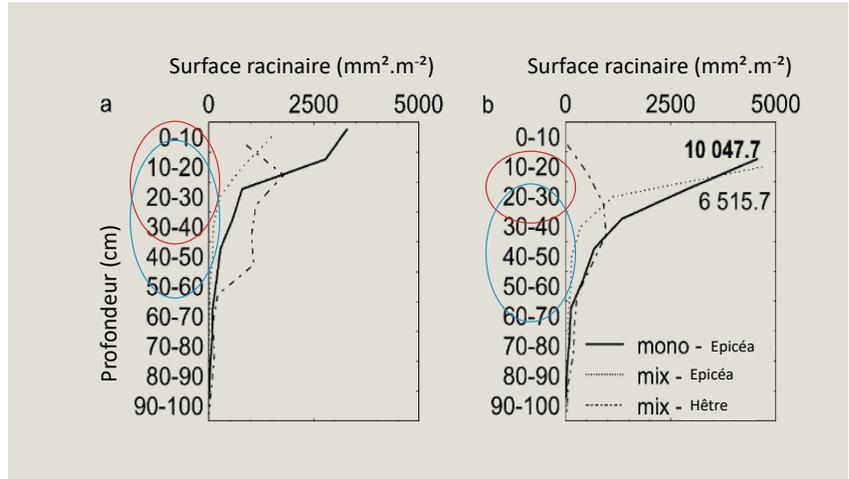
L'hypothèse d'une meilleure résistance à ces contraintes est basée principalement sur les interactions fonctionnelles entre les individus.



↑ **Figure 7.** Représentation schématique des mécanismes de résistance aux pathogènes (ici, insecte phytophage) mis en place dans un peuplement mélangé (Jactel et al., 2021).



↑ **Figure 8.** Sensibilité à la sécheresse de l'écosystème en fonction de la diversité des traits hydrauliques des essences (caractères spécifiques liés à l'utilisation de l'eau), selon l'analyse de 23 peuplements mélangés à l'échelle mondiale (Anderegg et al., 2018). Les points rouges représentent des sites avec des peuplements résineux et les verts des feuillus. La taille des points est proportionnelle à la durée du suivi de la sensibilité en nombre de jours.



↑ **Figure 9.** Distribution des racines de diamètre > 2 mm selon la profondeur en peuplement pur et mélangés de hêtres et d'épicéa sur un sol brun riche en éléments nutritifs et à engorgement temporaire (cambisol stagnant) (a) et un sol bien aéré et pauvre en éléments nutritifs (cambisol podsolique) (b) (d'après Schmid et Kazda, 2002). Il s'agit de la surface des sections transversales des racines qui apparaît sur front de fosse. Les ellipses colorées indiquent les profondeurs où l'on trouve la majorité des racines d'épicéa (rouge) et de hêtre (bleu). On remarque alors que les distributions racinaires sont davantage complémentaires sur sol aéré (b) que sur sol à engorgement temporaire, très contraignant les racines fines (a).

## Accès à l'eau

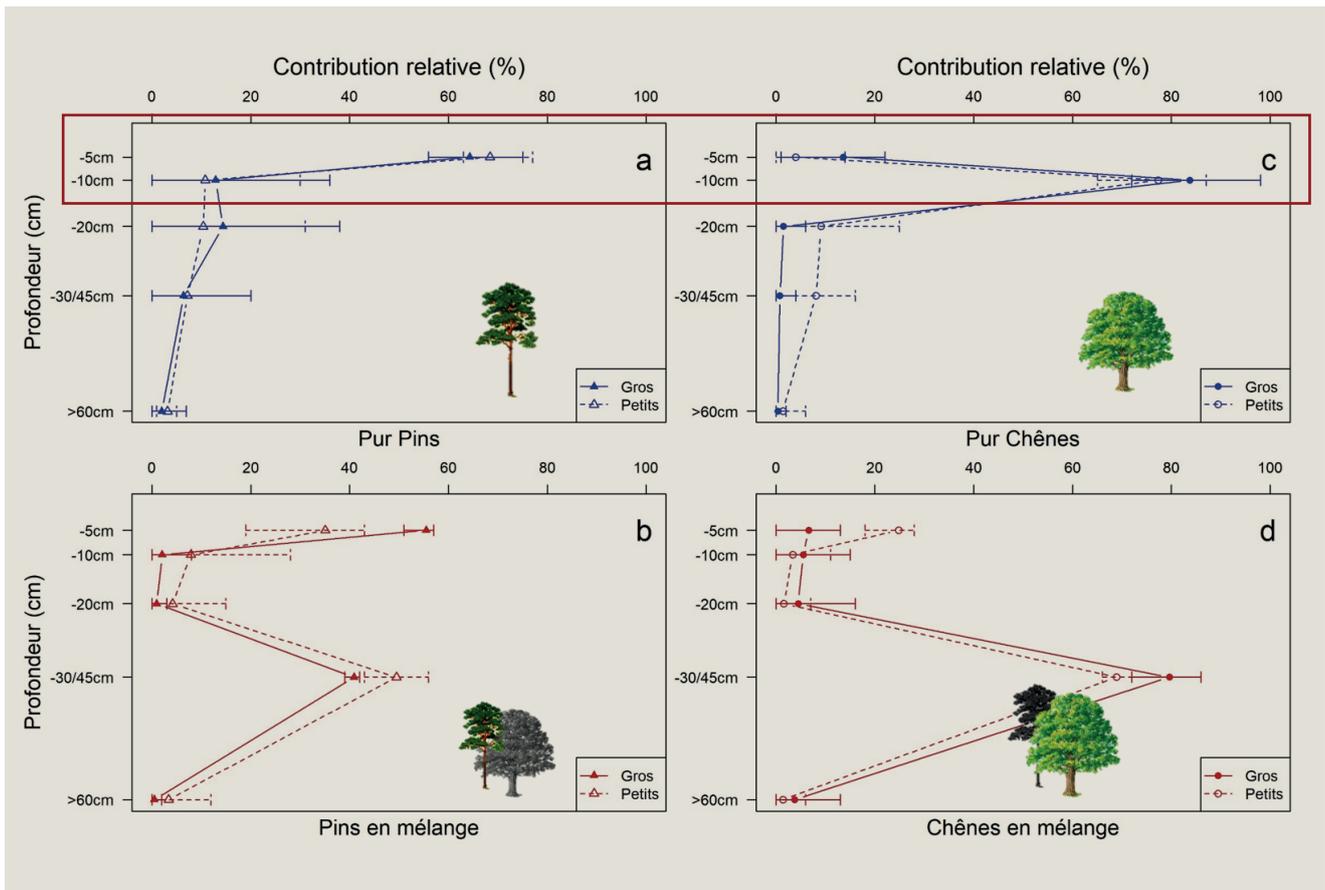
L'eau est une des premières ressources éventuellement limitantes pour la croissance et la survie des arbres. Les arbres ont besoin de prélever de l'eau du sol à plusieurs titres. En particulier, l'eau prélevée (ainsi que les minéraux) par les racines est directement acheminée vers les feuilles, siège de la photosynthèse. Or les échanges gazeux foliaires nécessaires à cette photosynthèse exigent que de l'eau (et du dioxygène) soit évacuée par les stomates (= transpiration) pour permettre de fixer du CO<sub>2</sub> en retour grâce à l'énergie lumineuse (Cycle de Calvin), c'est le moteur de la photosynthèse. De plus, cette transpiration permet également la diminution de la température à la surface de la feuille afin d'éviter une surchauffe qui lui serait fatale.

Il est donc important de chercher à maximiser l'accès du peuplement à cette ressource pour sa survie, le maintien de sa croissance ou encore pour augmenter ses performances. À l'échelle mondiale, l'association d'essences présentant des différences dans les caractères liés à l'utilisation de l'eau (résistance à la cavitation, régulation stomatiques...) diminue la sensibilité à la sécheresse (Fig. 8).

Cependant, la possibilité d'augmentation de l'accès à l'eau en associant des essences aux traits spécifiques complémentaires se révèle très dépendante du contexte dans lequel se trouve le peuplement. Par exemple, il peut se produire une complémentarité spatiale (verticale) de la distribution racinaire mais lorsque le peuplement se heurte à une contrainte physique pour le développement racinaire, cette complémentarité disparaît (Fig. 9). De plus, s'il est certain que les arbres prélèvent à des profondeurs différentes

lorsque leurs distributions racinaires sont complémentaires, il n'est pas évident qu'ils prélèvent à la même profondeur lorsque l'on n'observe pas de complémentarité physique entre les essences. Il est possible que les racines des individus ne soient pas toutes actives au même endroit dans le sol et que persiste une complémentarité dite « fonctionnelle ».

Cette complémentarité fonctionnelle est supposée se produire davantage en mélanges mixtes (feuillus – résineux) qui présentent, a priori, des besoins physiologiques plus distincts (quantitativement, spatialement ou encore temporellement) que des feuillus entre eux ou des résineux entre eux. Une complémentarité fonctionnelle partielle a été mise en évidence entre la profondeur de prélèvement de l'eau du chêne sessile et celle du pin sylvestre lors d'un épisode de sécheresse marqué en forêt d'Orléans (Fig. 10). À cette date, les arbres des deux essences en monoculture prélèvent majoritairement l'eau dans les horizons très superficiels, tandis qu'en peuplement mélangé les chênes ont un prélèvement majoritairement plus profond et les pins, même s'ils augmentent aussi leur prélèvement dans cet horizon, conservent une part non négligeable (environ 50 %) de prélèvement très superficiel. Cette manifestation partielle de complémentarité s'explique en partie par la présence d'un plancher argileux limitant la prospection racinaire plus en profondeur. Par ailleurs, **d'autres études portant sur essences différentes n'ont pas mis en évidence une telle complémentarité fonctionnelle.** Le contexte pédoclimatique ainsi que les caractéristiques dendrométriques (composition, structure...) du peuplement semblent influencer sur ces phénomènes de complémentarité fonctionnelle au niveau des racines.



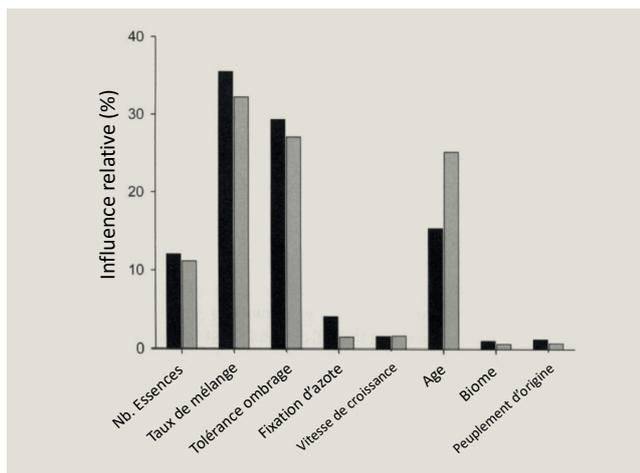
↑ **Figure 10.** Contribution relative (%) des différentes profondeurs au prélèvement d'eau par les pins (a) et les chênes (c) en monoculture et par les pins (b) et les chênes (d) en mélange, lors d'un épisode de forte sécheresse (d'après Bello et al., 2019). Pour cet événement de sécheresse : en monoculture, les deux essences puisent essentiellement dans l'horizon de surface, tandis qu'en mélange, la profondeur de prélèvement se modifie, avec un phénomène de complémentarité partielle.

Quoi qu'il en soit, observer une complémentarité n'assure pas d'obtenir un peuplement plus résistant à la sécheresse... En effet, la nature des interactions diffère en fonction de l'intensité de la contrainte. Des résultats récents montrent l'évolution des interactions dans le peuplement selon que la contrainte est faible, moyenne ou forte. Il en ressort que l'association d'essences ayant des traits complémentaires sur l'utilisation de l'eau a un effet plutôt bénéfique lorsque le stress est faible, plutôt neutre en cas de stress moyen et souvent négatif lorsque le stress est intense (Haberstroh et Werner, 2022). Ce résultat s'explique en partie par la quantité de ressource exploitée. Si la complémentarité permet d'augmenter la quantité d'eau accessible alors le réservoir peut se vider plus vite et le retour à un état non contraignant peut-être plus long car il faudra plus d'eau pour le remplir à nouveau. Cela a donc pour effet d'augmenter le stress pour les individus du peuplement lorsque la contrainte s'intensifie.

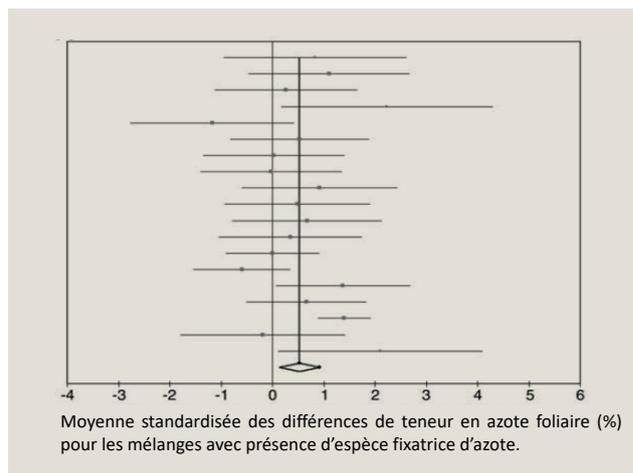
### Accès à la lumière

Le facteur lumière est connu pour être au cœur des interactions dans les peuplements de structure irrégulière. Mais il semble aussi qu'il soit plus impliqué que ce que l'on pensait dans la résistance aux contraintes abiotiques en peuplements mélangés ; les résultats de la littérature évoquent de plus en plus un pilotage de la réponse de ces peuplements par les interactions entre les différentes essences vis-à-vis de leur utilisation de la lumière.

L'association d'essences ayant des traits spécifiques de tolérance à l'ombrage complémentaires est un facteur majeur de l'effet du mélange sur la résistance aux contraintes abiotiques. La tolérance contrastée à l'ombrage est un des facteurs les plus déterminants de cet effet, avec le taux de mélange et l'âge du peuplement (Fig. 11). Cela veut donc dire que l'association d'essences avec des tolérances contrastées est de première importance pour maximiser les bénéfices du mélange, vis-à-vis notamment de la résistance à la sécheresse.



↑ **Figure 11.** Importance relative de différents facteurs sur l'effet observé du mélange (d'après Zhang et al., 2012). Les histogrammes noir et gris correspondent à des modélisations différentes, qui importent peu ici. Les facteurs les plus influents sont le taux de mélange, les différences de tolérance à l'ombrage (entre les essences) et l'âge du peuplement.



↑ **Figure 12.** Résultat d'une méta-analyse comparant des peuplements d'essence pure ou en mélange à 2 espèces ou plus : différence moyenne standardisée de la teneur en azote foliaire des arbres dans les cas où le mélange comprend une espèce fixatrice d'azote atmosphérique (d'après Richards et al., 2010). On observe une nette tendance à une plus forte teneur en azote foliaire pour les arbres ayant grandi dans des mélanges incluant une espèce fixatrice d'azote atmosphérique.

## Accès aux nutriments

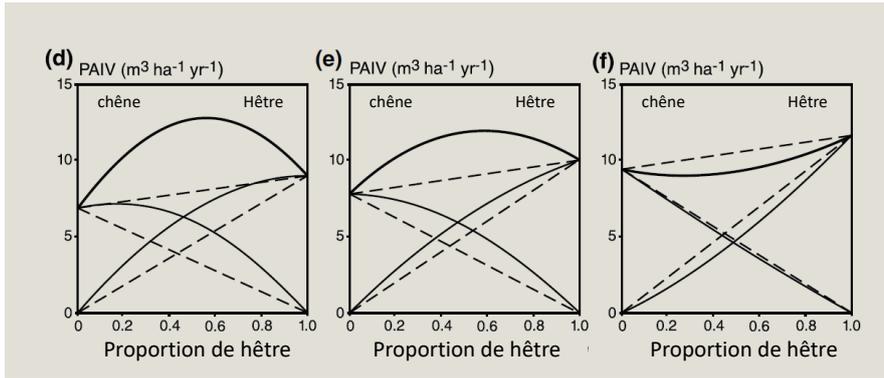
Une des contraintes majeures pour les arbres est la disponibilité en nutriments dans le sol. Il peut donc paraître judicieux, pour atténuer cette contrainte, d'associer deux essences avec des besoins physiologiques différents ou encore d'ajouter une essence capable d'augmenter la disponibilité d'une ressource limitée. C'est le cas des essences fixatrices d'azote atmosphérique par exemple.

L'azote est un élément majeur dans la nutrition des plantes notamment du fait de son implication dans la synthèse des protéines, des enzymes (coenzymes), des nucléotides ou encore des chlorophylles. Il est présent en grande quantité dans les sols mais majoritairement sous forme organique, or les plantes ne peuvent pas l'assimiler directement sous cette forme. Une transformation en azote minéral (nitrification) par des bactéries du sol est nécessaire pour que les plantes puissent l'assimiler. Il existe cependant des plantes « fixatrices » qui forment des symbioses (nodosités) avec certaines bactéries capables de capter l'azote atmosphérique et de le restituer sous une forme assimilable, permettant ainsi un échange d'azote de la bactérie vers la plante et, en retour, des sucres de la plante vers la bactérie. Cet apport supplémentaire d'azote assimilable bénéficie aussi à l'essence non fixatrice, dont la quantité d'azote foliaire augmente (Fig. 12). Ce surcroît d'azote peut être utilisé dans la synthèse de composés impliqués dans la photosynthèse (chlorophylles, RubisCO...) et servir pour augmenter la croissance ou encore la résistance aux contraintes. Le transfert d'azote entre les plantes fixatrices et non fixatrices peut se faire grâce à la **décomposition des plantes et des micro-organismes**, ou via les exsudats racinaires, ou par **transfert direct via les réseaux de mycorhizes**. Le processus de décomposition serait cependant la voie principale de transfert (Richards et al., 2010).

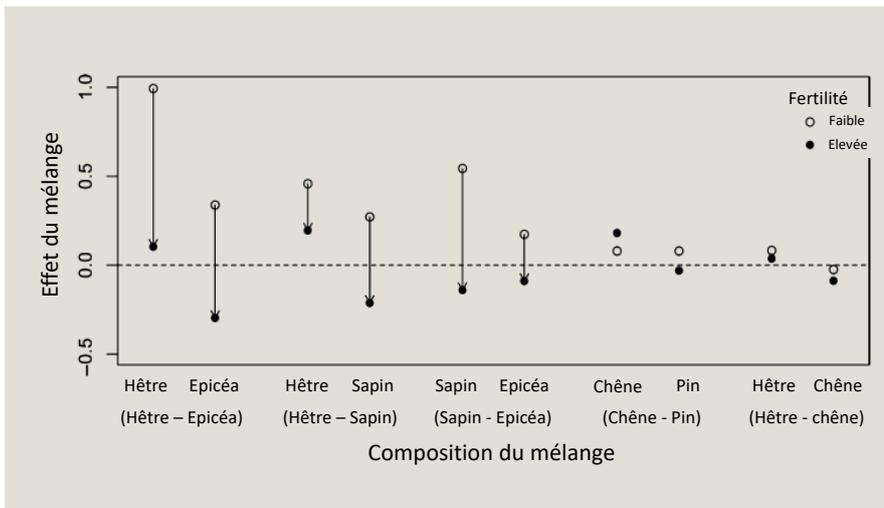
## Mélange et productivité

Le terme *overyielding* est utilisé dans la littérature scientifique pour qualifier une meilleure productivité des peuplements mélangés que celle des peuplements purs. Toutefois, il est important de bien définir cette productivité. Il peut s'agir en réalité de plusieurs phénomènes : une augmentation, par le mélange, de la productivité des deux essences, ou seulement de l'essence la plus productive avec effet nul voire négatif sur la productivité de l'essence associée, ou inversement une augmentation de la productivité de l'essence la moins productive avec effet nul voire négatif sur celle de l'essence la plus productive. Selon le cas, le bilan sur la productivité du peuplement ne sera pas équivalent. Il convient donc le plus souvent d'utiliser l'indice *transgressive overyielding* qui correspond à une meilleure productivité du peuplement mélangé comparée à la plus grande productivité des deux monocultures. Selon les situations, on peut observer une productivité augmentée ou réduite des peuplements mélangés avec présence d'un optimum qui peut être, par exemple, une certaine proportion des essences ou encore en fonction de la fertilité de la station (Fig. 13).

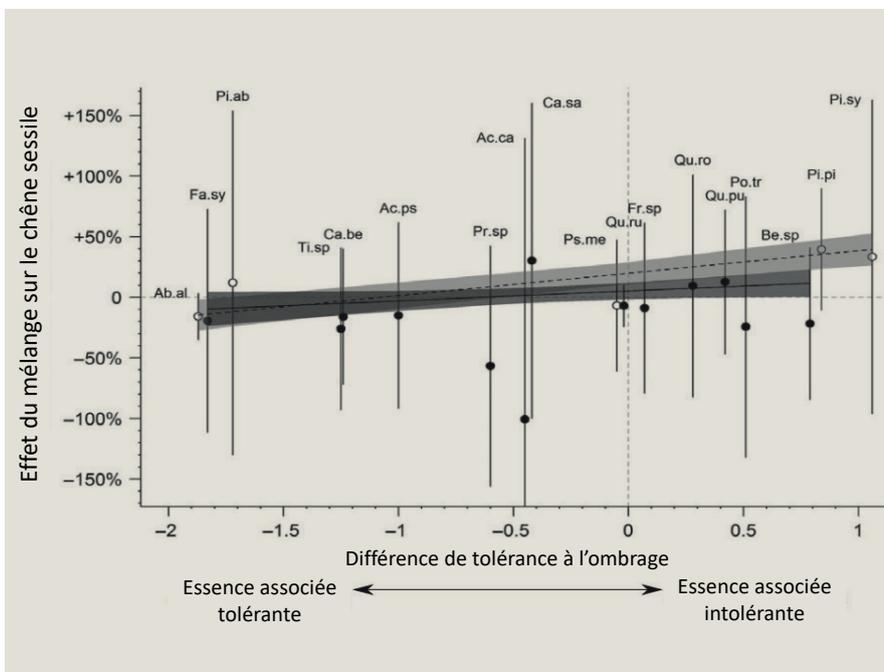
Globalement, les résultats dans la littérature montrent un effet souvent positif du mélange sur la productivité du peuplement. Cependant, la productivité étant intégratrice de l'ensemble des interactions qui se produisent dans le peuplement, cet effet du mélange est dépendant de plusieurs facteurs, à commencer par la fertilité du site. Moins le site sera fertile et plus l'effet du mélange sera important (Fig. 14). La faiblesse des ressources dans les sites peu fertiles entraîne une augmentation de l'importance des interactions entre les individus. Si la ressource devient limitante, alors les interactions qui en améliorent l'accès auront plus d'importance... de même que celles qui augmentent la compétition sur cette ressource (effets antagonistes). L'effet du mélange est donc plus net, qu'il soit positif ou négatif.



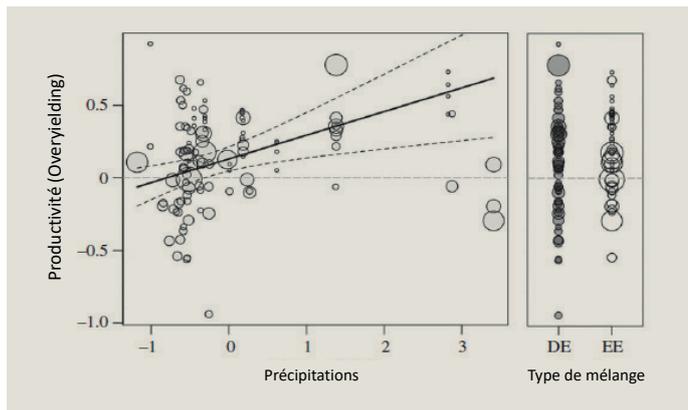
← **Figure 13.** Productivité absolue (PAIV) du mélange chêne-hêtre en fonction de la proportion des essences dans le peuplement, et pour des situations de fertilité faible (d), intermédiaire (e) ou forte (f) (d'après Pretzsch et al., 2013).  
Les lignes en tirets représentent la productivité attendue du peuplement (au prorata de la productivité des essences pures) et les lignes pleines la productivité observée.



← **Figure 14.** Variation de l'effet du mélange sur la productivité en fonction de la fertilité du site et du couple d'essences associées (d'après Toïgo et al., 2015).  
Les sites les moins productifs sont représentés par des points blancs, les plus productifs par des points noirs. L'absence de flèche entre l'un et l'autre indique un effet non significatif. Le seul cas de cette étude qui rapporte un effet supérieur du mélange sur des sites de bonne fertilité par rapport aux sites ingrats n'est pas significatif (effet du mélange sur le chêne pour le couple chêne-pin).



← **Figure 15.** Effet du mélange sur la productivité du chêne sessile (*Quercus petraea*) en fonction de la tolérance à l'ombrage de l'essence associée, feuillue (points noirs, courbe pleine) ou résineuse (points blancs, courbe pointillée), pour un mélange à 50% de chaque (d'après Toïgo et al., 2017).  
La productivité est calculée à partir de l'accroissement en surface terrière, ainsi l'effet du mélange sur le chêne correspond à la valeur de cet accroissement du chêne en mélange par rapport à l'accroissement du chêne en monoculture. Un effet du mélange sur le chêne de +10% veut donc dire que l'accroissement en surface terrière du chêne en mélange dépasse de 10% son accroissement en monoculture. Abies alba (Ab.al), Acer campestre (Ac.ca), Acer pseudoplatanus (Ac.ps), Betula sp (Be.sp), Carpinus betulus (Ca.be), Castanea sativa (Ca.sa), Fagus sylvatica (Fa.sy), Fraxinus sp (Fr.sp), Picea abies (Pi.ab), Pinus pinaster (Pi.pi), Pinus sylvestris (Pi.sy), Populus tremula (Po.tr), Prunus sp (Pr.sp), Pseudotsuga menziesii (Ps.me), Quercus pubescens (Qu.pu), Quercus robur (Qu.ro), Quercus rubra (Qu.ru), Tilia sp (Ti.sp).



← **Figure 16.** Effet des précipitations et du type de mélange (DE = feuillus/résineux, EE = résineux) sur l'overyielding (Jactel et al., 2018).

Résultat d'une méta-analyse sur des études permettant de comparer la productivité de peuplements mélangés à celle des monocultures correspondantes en lien avec les facteurs climatiques sur 60 sites à travers le monde. La ligne pleine correspond au modèle ajusté sur ces données et les lignes pointillées à l'intervalle de confiance du modèle. La taille des points représente le poids de la valeur (inverse de la variance). On voit (à gauche) que lorsqu'on a un déficit de précipitation, le bénéfice du mélange est contrasté alors que plus il y a de précipitation, plus la productivité du mélange augmente (cf. tendance de la courbe).

Comme la fertilité du site, la différence de tolérance à l'ombrage entre deux essences permet d'observer un plus grand effet du mélange sur la productivité. La productivité d'une essence comme le chêne sessile, par exemple, sera améliorée lorsqu'elle sera associée à une essence plus héliophile (Fig. 15). Cela peut être lié à une complémentarité entre leurs physiologies. Une essence intolérante à l'ombre utilise de l'énergie pour mettre en place un houppier ayant un accès à la lumière directe et laisse passer (la majorité du temps) en retour une quantité importante de lumière. Ainsi, une essence moins dépendante de la lumière directe peut se développer à ses côtés et bénéficier d'un éclairage suffisant. Cependant, les essences tolérantes à l'ombre tendent à mettre en place un houppier capable de récupérer un maximum de lumière et ne laissent donc passer que peu de lumière en retour. Il devient alors très compliqué pour une autre essence de bénéficier d'une lumière suffisante pour se développer.

L'effet du mélange sur la productivité est dépendant des interactions entre les individus et donc des essences qui composent le peuplement mais aussi du type de répartition. Ainsi, pour obtenir un effet maximum du mélange, il faut privilégier les interactions interspécifiques et le mélange pied à pied est le type de mélange qui apporte cet effet maximum (Van de Peer et al., 2018).

D'une façon générale, la productivité et les interactions qui se produisent dans le peuplement sont soumises aux conditions environnementales. Un modèle général conceptuel a vu le jour depuis les années 1990, le *stress gradient hypothesis* (SGH) (Bertness et Callaway, 1994). Ce modèle fait évoluer les interactions de compétition et de facilitation le long d'un gradient de disponibilité des ressources, l'idée principale étant que les interactions de complémentarité et facilitation sont plus présentes lorsque la ressource diminue. Ce phénomène est largement observé dans la littérature avec un effet du mélange sur la croissance des peuplements plus important dans les environnements propices aux sécheresses, par exemple (Grossiord et al., 2014). Mais comme nous l'avons vu précédemment, en fonction de l'intensité et de la durée de la contrainte, les interactions antagonistes peuvent devenir prépondérantes. Il y a aussi des résultats qui infirment ce SGH en montrant un effet positif des précipitations sur l'overyielding (Fig. 16).

Il est vrai que les précipitations à elles seules ne représentent pas un bilan hydrique du peuplement mais elles sont l'entrée majeure d'eau dans le système et, d'après le SGH, on ne devrait pas avoir un meilleur effet du mélange dans des environnements plus arrosés donc plutôt moins propices aux sécheresses. Les interactions complexes et multidirectionnelles qui se produisent dans un peuplement évoluent en fonction de la disponibilité de la ressource pour laquelle elles sont directement impliquées (Forrester et Bausch, 2016) mais aussi en fonction de celle des autres ressources. En effet, lorsque les interactions permettent d'augmenter l'accès à une ressource qui était ou serait limitante, d'autres ressources peuvent devenir limitantes à leur tour (exemple : on augmente l'accès des individus à la lumière par une complémentarité dans la canopée - les individus ne sont plus en compétition pour la lumière, qui n'est donc plus limitante - mais la richesse du sol ne permet pas de synthétiser assez de protéines pour assimiler toute cette ressource - les nutriments sont devenus l'élément limitant). La contrainte s'aggravant dans le temps, car les ressources continuent de diminuer, les interactions positives deviennent dangereuses pour chaque individu et elles laissent place à une augmentation de la compétition et donc induisent un effet négatif du mélange (Maestre et al., 2009).

## Conclusion

L'intérêt porté aux peuplements mélangés remonte à plusieurs décennies. En dépit de leur existence immémoriale et d'une représentation au moins équivalente à celle des monocultures en France métropolitaine, beaucoup de questions persistent à leur sujet. Les mélanges d'essences sont présents dans des contextes extrêmement variés, ce qui implique des résultats souvent mitigés quant au sens et à la magnitude de leur effet par rapport aux monocultures. Un des rares résultats indépendants du contexte, sinon le seul, est que face aux perturbations l'effet de sélection permet d'augmenter les probabilités de maintenir une survie supérieure en peuplement mélangé.

Les mélanges ont un **effet positif sur la biodiversité** des peuplements dans la majorité des cas mais certaines communautés spécifiques des peuplements purs nécessitent le maintien de monocultures pour ne pas disparaître. Leurs **effets sur la sensibilité aux attaques de pathogènes sont généralement bénéfiques**, à l'exception des pathogènes généralistes (polyphages) : les mélanges sont peu efficaces vis-à-vis de ces pathogènes et peuvent même avoir un effet aggravant.

Concernant **les contraintes abiotiques, les résultats sont moins nets et dépendent davantage du contexte**. Des interactions complexes s'établissent et les liens avec la lumière se dégagent comme un facteur important dans la mise en place de l'effet du mélange. Ainsi, c'est le choix d'une **association d'essences différentes dans leur tolérance à l'ombrage qui donne un meilleur effet sur la productivité**, et la complémentarité sur l'utilisation de l'eau est favorable plutôt lorsque la sécheresse est modérée. Le bénéfice du mélange dépend également de la fertilité du site et sera ainsi **plus important sur un sol peu fertile**. Le type de mélange influe lui aussi sur la productivité avec généralement un effet positif du mélange intime favorisant les interactions interspécifiques ; pour autant, **un mélange par parquets peut avoir un effet positif sur la productivité à l'échelle du massif**. Toutefois, il faut noter que toutes ces interactions évoluent dans le temps et en fonction de la disponibilité des ressources (du contexte).

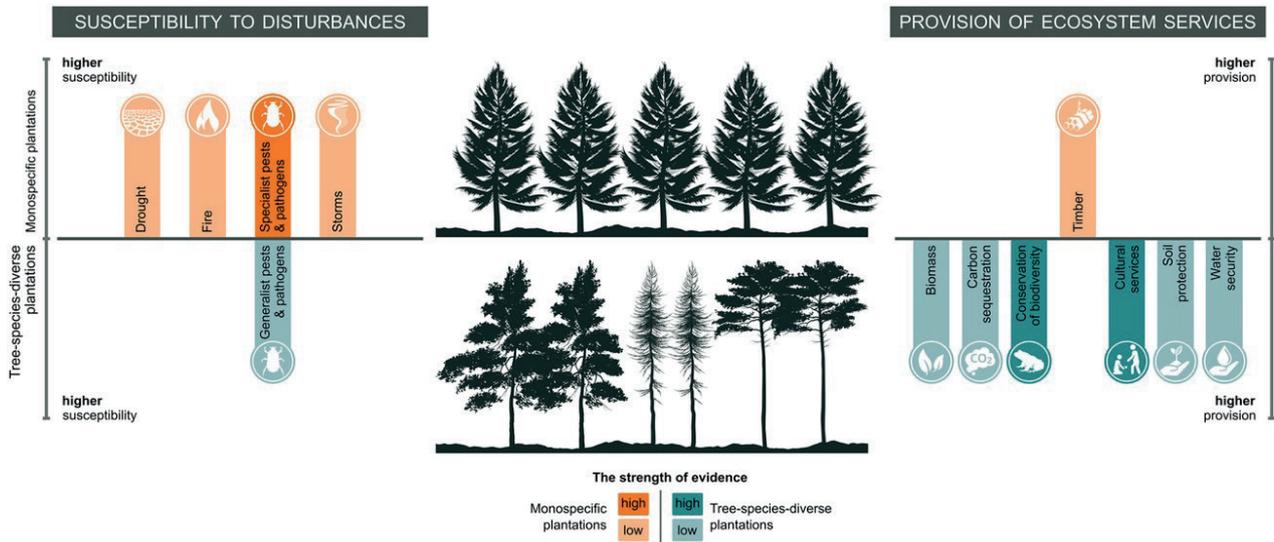
En d'autres termes, les mélanges ont généralement des effets positifs, mais pas univoques. **Il est donc important que les guides de sylvicultures favorisent la diversification des peuplements** en offrant notamment une aide au choix de la composition et de la structuration spatiale **en fonction des contextes locaux, mais sans exclure une part de monocultures**, y compris pour le maintien de la biodiversité. Cela fait écho au principe de la **forêt mosaïque** qui propose la juxtaposition de tous ces types de peuplements.

Les éléments abordés dans cette synthèse sur les avantages (ou non) des peuplements mélangés ne sont pas exhaustifs. La gestion à y appliquer, notamment, qui dépend forcément de chaque contexte, reste une question ouverte. D'un point de vue général, Messier et al. (2022) proposent un résumé visuel des connaissances actuelles sur la comparaison entre peuplements purs et mélangés, en ce qui concerne les principaux aspects de sensibilité aux perturbations, d'une part, et services écosystémiques d'autre part (Fig. 17).

Mais au-delà de ce type de représentation, le message important est bien que : **plus que le nombre d'essences dans le peuplement, c'est la composition du mélange qui importe, en lien avec son contexte**.

Jordan Bello<sup>1</sup>, Loïc Nicolas<sup>1</sup>, Thierry Sardin<sup>2</sup>

1. ONF, DT-Centre-Ouest-Aquitaine, pôle RDI Boigny  
2. ONF, DT-Midi-Méditerranée, expert national sylvicultures



↑ **Figure 17.** Résumé de la comparaison de la sensibilité aux principales contraintes forestières (à gauche) et de l'offre de services écosystémiques clés (à droite) entre les monocultures (en haut) et les peuplements mélangés (en bas) (Messier et al., 2022). La direction des barres indique la plus grande sensibilité (partie gauche) ou la plus grande offre (partie droite) entre les deux catégories de peuplements. L'intensité de la coloration représente le niveau de confiance pour chaque résultat : plus c'est intense, plus le résultat est fréquent dans la littérature.

## RÉFÉRENCES

- Andregg W.R.L., Konings A.G., Trugman A.T., Yu K., Bowling D.R., Gabbitas R., Karp D.S., Pacala S., Sperry J.S., Sulman B.N., Zenes N., 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature* 561, 538–541. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0539-7>
- Bello J., Hasselquist N.J., Vallet P., Kahmen A., Perot T., Korboulewsky N., 2019. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought. *Plant Soil* 437, 93–115. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03951-z>
- Bertness M.D., Callaway R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Cavard X., Macdonald S.E., Bergeron Y., Chen H.Y.H., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environ. Rev.* 19, 142–161. <https://doi.org/10.1139/a11-004>
- Dulaurent A.-M., Porté A.J., van Halder I., Vétillard F., Menassieu P., Jactel H., 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology* 14, 19–27. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x>
- Forrester D.I., Bauhus J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Curr Forestry Rep* 2, 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Grossiord C., 2020. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist* 228, 42–49. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Grossiord C., Granier A., Ratcliffe S., Bouriaud O., Bruelheide H., Češko E., Forrester D.I., Dawud S.M., Finér L., Pollastrini M., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 14812–14815
- Haberstroh, S., Werner, C., 2022. The role of species interactions for forest resilience to drought. *Plant Biology* n/a. <https://doi.org/10.1111/plb.13415>
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., Schlyter, F., 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia* 166, 703–711. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1918-z>
- Jactel H., Brockerhoff E., Piou D., 2008. Disease risk in mixed forests [WWW Document]. URL <https://doi.org/10.4267/2042/18141>
- Jactel H., Gritti E.S., Drössler L., Forrester D.I., Mason W.L., Morin X., Pretzsch H., Castagneyrol B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: Climate matters. *Biology Letters* 14, undefined-undefined. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>
- Jactel H., Moreira X., Castagneyrol B., 2021. Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms, and Prospects. *Annual Review of Entomology* 66, 277–296. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041720-075234>
- Kaitaniemi P., Riihimäki J., Koricheva J., Vehviläinen H., 2007. Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fenn.* 41. <https://doi.org/10.14214/sf.295>
- Korboulewsky N., Balandier P., Dumas Y., Gosselin M., Mârell A., Pérot T., 2021. Quels intérêts et limites du mélange d'essences face aux changements globaux ? Les apports du dispositif OPTMix. *Rendez-vous techniques de l'ONF* n° 71-72, pp. 51–57
- Korboulewsky N., Pérot T., Balandier P., Ballon P., Barrier R., Boscardin Y., Richard E.D., Dumas Y., Ginisty C., Gosselin M., 2015. OPTMix-Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-vous techniques de l'ONF* n° 47, pp. 60–70
- Landeau S., Dreyer E., Landmann G., Deleuze C., Becquey J., Bailly M., Cozic A., 2008. Le forum d'échange des ateliers Regefor 2007 : une diversité d'activités dédiées aux forêts hétérogènes. *Revue forestière française* 60, 269. <https://doi.org/10.4267/2042/18151>
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- Messier C., Bauhus J., Sousa-Silva R., Auge H., Baeten L., Barsoum N., Bruelheide H., Caldwell B., Cavender-Bares J., Dhiedt E., Eisenhauer N., Ganade G., Gravel D., Guillemot J., Hall J.S., Hector A., Hérault B., Jactel H., Koricheva J., Kreft H., Mereu S., Muys B., Nock C.A., Paquette A., Parker J.D., Perring M.P., Ponette Q., Potvin C., Reich P.B., Scherer-Lorenzen M., Schnabel F., Verheyen K., Weih M., Wollni M., Zemp D.C., 2022. For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! *Conservation Letters* 15, e12829. <https://doi.org/10.1111/conl.12829>
- Morneau F., Vallet P., Toigo M., Dalmasso Marine, 2016. Les forêts mélangées. *IGN : L'inventaire forestier*.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A., 2013. Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *Eur J Forest Res* 132, 263–280. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0673-y>
- Richards A.E., Forrester D.I., Bauhus J., Scherer-Lorenzen M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiol* 30, 1192–1208. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq035>
- Schmid I., Kazda M., 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. *Forest Ecology and Management* 159(1), 37–47. DOI: 10.1016/S0378-1127(01)00708-3
- Sebald J., Thrippleton T., Rammer W., Bugmann H., Seidl R., 2021. Mixing tree species at different spatial scales: The effect of alpha, beta and gamma diversity on disturbance impacts under climate change. *J Appl Ecol* 58, 1749–1763. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13912>
- Toigo M., Perot T., Courbaud B., Castagneyrol B., Gégout J.-C., Longuetaud F., Jactel H., Vallet P., 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology* 106, 1073–1082.
- Toigo M., Vallet P., Perot T., Bontemps J.-D., Piedallu C., Courbaud B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J Ecol* 103, 502–512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353>
- Van de Peer T., Verheyen K., Ponette Q., Setiawan N.N., Muys B., 2018. Overyielding in young tree plantations is driven by local complementarity and selection effects related to shade tolerance. *Journal of Ecology* 106, 1096–1105. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12839>
- Zhang Y., Chen H.Y.H., Reich P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis: Diversity and productivity relationships. *Journal of Ecology* 100, 742–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>



# Chêne sessile et chêne pédonculé face au changement climatique : quels choix sylvicoles ?

**Les effets du changement climatique se font durement ressentir dans certaines chênaies, en particulier pour le chêne pédonculé mais pas seulement. Pour autant « le chêne » reste une essence majeure de production et, si proches soient-ils, les deux grands chênes - sessile et pédonculé - ne sont pas égaux devant les sécheresses ou chaleurs intenses. D'où la nécessité, notamment pour les peuplements où ils sont mélangés, de stratégies sylvicoles nuancées et bien comprises.**

Les deux grands chênes que sont le chêne sessile et le chêne pédonculé couvrent plus d'un million d'hectares en forêt publique française, soit près de 30% de la forêt publique métropolitaine. Le chêne pédonculé, réputé plus sensible aux sécheresses, connaît des dépérissements récurrents depuis plusieurs décennies alors qu'il représenterait près de 40 % de ces chênaies.

Les connaissances sur l'écologie des chênes proviennent des travaux d'écophysiologie, de l'analyse des aires de répartition actuelle, des connaissances en phyto-écologie et phytosociologie ainsi que des retours d'expérience des crises sanitaires passées.

Cet article fait le point des connaissances sur les aptitudes des deux chênes à résister au changement climatique, discute sur les interprétations qui ont pu être parfois un peu rapides ou simplistes selon la nature des travaux scientifiques d'où elles sont tirées, et donne des grandes recommandations en termes de choix de l'essence objectif.

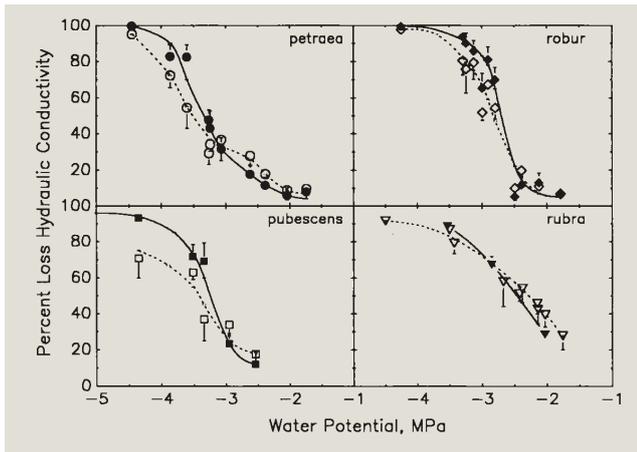
Remarque : ne sont pas évoqués ici les récents travaux du projet de recherche Treepeace (2014-2020) sur l'évolution génétique des chênes européens (dont les apports restent encore très académiques), sauf à la marge pour ce qui concerne les aspects écophysiologiques qui y ont été approfondis.

## Point sur l'écologie de chênes, certitudes et incertitudes

### Les travaux d'écophysiologie

Les travaux d'écophysiologie qui se penchent sur le fonctionnement des deux chênes en conditions contrôlées montrent que les différences sont ténues. Le plus connu est celui qui a mis en évidence une meilleure résistance du chêne sessile à la cavitation (Bréda *et al.*, 1993), phénomène assimilable à une embolie chez les végétaux, mais avec un écart jugé faible par rapport au pédonculé. Cependant des travaux similaires incluant aussi le chêne pubescent (Cochard *et al.*, 1992) montrent que ce dernier est légèrement plus résistant que le chêne sessile avec un écart encore moindre : le potentiel hydrique auquel l'essence voit 50% de perte de conductivité hydraulique est de -2,7 MPa pour le chêne pédonculé et proche de -3,3 MPa pour les deux autres chênes (Fig. 1).

Pourtant la supériorité du chêne pubescent pour résister à la sécheresse par rapport au chêne sessile ne fait aucun doute et n'est jamais remise en cause. Ces résultats écophysiologiques méritent donc d'être interprétés avec prudence, en parallèle avec d'autres critères, et probablement en distinguant la résistance à la canicule et la résistance à la sécheresse. Les travaux d'écophysiologie évolutive réalisés dans le cadre du projet Treepeace (2016-20) ont confirmé le peu de différence pour la résistance à la cavitation entre le chêne sessile et le chêne pédonculé. Pour répondre à la question de la moindre résistance du chêne pédonculé au stress hydrique, les chercheurs émettent l'hypothèse qu'elle serait la conséquence d'une transpiration cuticulaire supérieure (transpiration toujours active une fois les stomates fermés).



↑ **Figure 1.** Vulnérabilité à la cavitation des pétioles (symboles pleins) et rameaux d'un an (symboles creux) des chênes sessile (petraea), pédonculé (robur), pubescent (pubescens) et du chêne rouge d'Amérique (rubra). (Extrait de Cochard et al. 1992).

L'embolie est estimée au travers de son effet sur la conductivité hydraulique (l'axe vertical donne le pourcentage évalué d'axes présentant une perte de conductivité en fonction du potentiel hydrique appliqué donné sur l'axe horizontal).

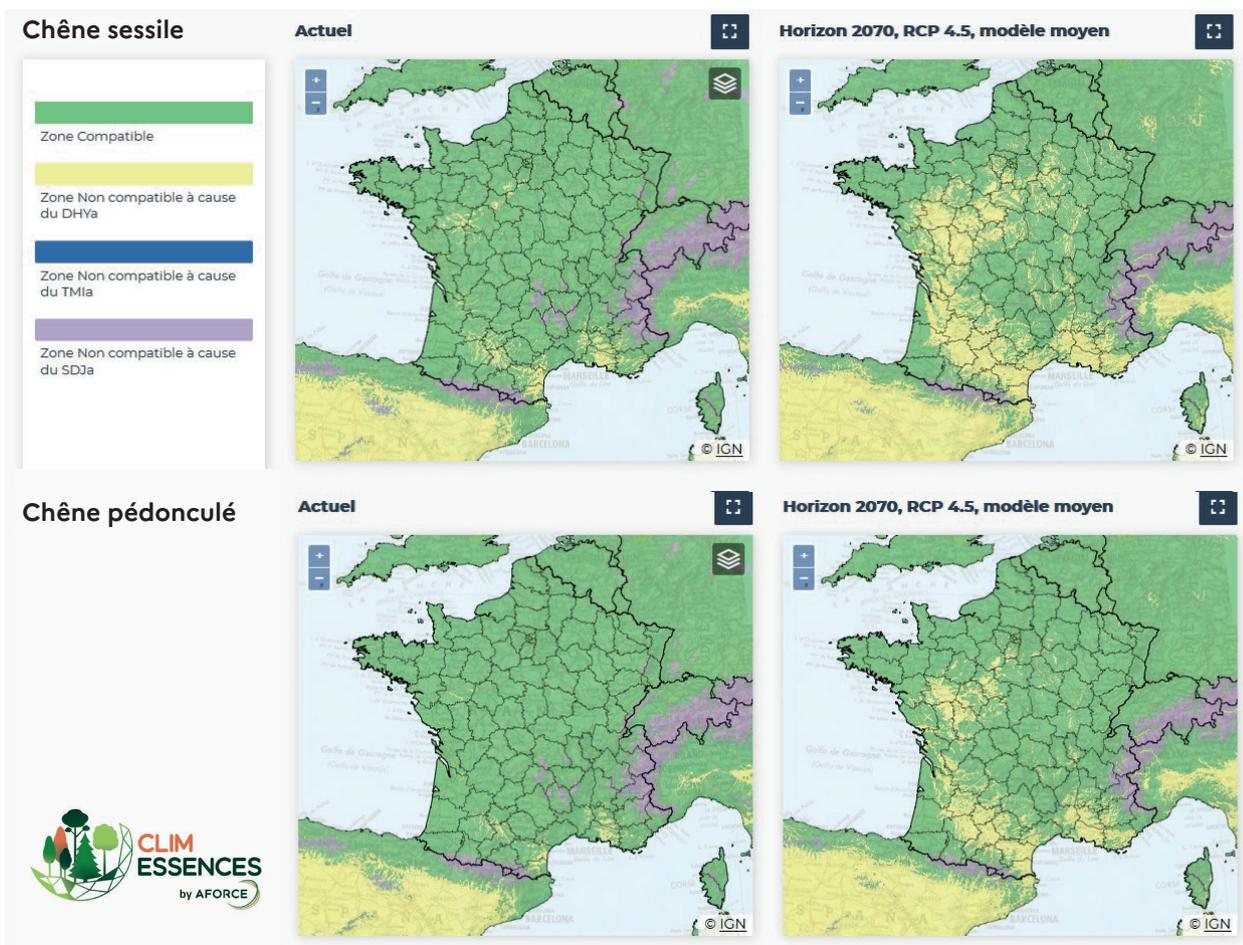
## L'analyse des aires de répartition

Une autre façon d'évaluer la résistance des espèces à la sécheresse est d'analyser leur extension géographique selon des critères climatiques. Cette analyse est proposée par l'outil ClimEssences, via le modèle IKS qui est le « cœur » de cet outil.

IKS est un modèle de **compatibilité climatique**, c'est à dire une représentation simplifiée des liens entre une espèce et le climat, qui permet, connaissant le climat d'un lieu pour une période de référence, d'évaluer si ce lieu est climatiquement favorable à l'espèce pour cette même période. En pratique, IKS décrit le climat selon trois critères (variables climatiques) qui correspondent à des **facteurs limitants** pour les arbres :

- le déficit hydrique annuel (limitation par la sécheresse) ;
- la température minimale annuelle (limitation par le froid hivernal) ;
- la somme des degrés jours annuelle (limitation par le manque de chaleur/énergie).

Puis il utilise la distribution actuelle des espèces pour calculer sur ces 3 critères (période climatique de référence 1961-1990) les seuils limites qui caractérisent leur **enveloppe de compatibilité climatique**. Ces seuils peuvent ensuite être appliqués aux simulations du climat futur.



↑ **Figure 2.** Cartes de compatibilité climatiques fournies par l'outil ClimEssences (mode expert) pour les chênes sessile et pédonculé, pour la période « actuelle » et à l'horizon 2070.

L'aire de compatibilité climatique du chêne sessile apparaît plus réduite que celle du chêne pédonculé sur le critère du déficit hydrique (DHYa). Le chêne pédonculé aurait donc une limite de déficit hydrique annuel légèrement supérieure à celle du chêne sessile ? Une information à relativiser ! (voir le texte)

Ainsi, ClimEssences permet de comparer les cartes de compatibilité climatique des chênes sessile et pédonculé (Fig. 2). Or selon cette analyse, le chêne pédonculé serait légèrement plus tolérant au déficit hydrique annuel que le chêne sessile !

Mais là encore il convient d'être prudent car, si puissant soit-il, le modèle IKS a des limites (dûment explicitées sur le [site ClimEssences](#)). En particulier, les seuils d'IKS caractérisent l'aire de présence effective des espèces selon une approche par quantile englobant 97,5% de la distribution de l'espèce considérée (de façon à écarter les points extrêmes, possiblement non fiables). Or c'est un fait avéré que le chêne pédonculé a été très largement favorisé par l'homme (privilegié pour ses fructifications abondantes, semé et planté au 19<sup>e</sup> siècle à partir d'individus isolés ou des haies de bocage, favorisé par la sylviculture très claire du taillis-sous-futaie...). Et ce d'autant plus facilement que, du fait de son caractère pionnier, il peut s'installer bien au-delà des marges où il est écologiquement à l'aise (quitte à dépérir ensuite). Dans la mesure où cela s'est massivement produit, même dans des secteurs (comme le bassin ligérien) à faible pluviométrie et net déficit hydrique estival, ce phénomène a pu augmenter artificiellement le seuil de déficit hydrique calculé pour le chêne pédonculé.

D'autre part, le modèle IKS se base, pour le critère de déficit hydrique annuel, sur un modèle de réserve utile maximale du sol à l'échelle du km, qui tient donc assez mal compte du potentiel local des stations. Or c'est un critère essentiel pour les exigences autécologiques respectives des deux chênes.

### Les connaissances en éco phytosociologie

D'un point de vue phyto-écologique et phyto-sociologique, les associations naturelles du chêne pédonculé sont au moins mésophiles (Chênaies pédonculées à Stellaire holostée), souvent sur sol à engorgement temporaire (Chênaies pédonculées à Molinie) et dans leur optimum sur des stations hygroclines (comme les Chênaies pédonculées à Primevère), voire franchement hygrophiles (Chênaie-Frênaie-Ormaie). La répartition souhaitable des deux chênes obéit donc à une logique stationnelle fondamentale que le changement climatique va certes accuser, mais pas remettre en cause.

D'un point de vue phyto-écologique, il est significatif que les peuplements de chêne pédonculé les plus performants (hauteur dominante à un âge donné, accroissement) se trouvent toujours dans des stations bien alimentées en eau, ce qui est traduit par des groupes phyto-écologiques bien connus, avec des espèces hygroclines ou hygrophiles.

De plus, il faut aussi tenir compte de l'objectif de production : les chênes pédonculés hors de leurs stations optimales poussent moins vite que les chênes sessiles dans ces conditions et présentent une forte hétérogénéité de leur qualité.

Par ailleurs des travaux déjà anciens et non remis en cause (Thèse de Becker, 1969 en forêt de Charmes (88), et études de 1970 en forêt de Mondon (54)) montrent notamment que sur les sols à engorgement temporaire de l'Est de la France, donc avec un déficit hydrique estival et un excès d'eau hivernal, les performances du chêne pédonculé (couple Ho, âge) sont nettement inférieures à celles du chêne sessile dans les mêmes conditions édaphiques.



↑ Chêne pédonculé en forme en FD de Longchamp (Côte d'Or)

© Didier François / ONF

## Les retours d'expérience

Les retours d'expérience de gestion montrent une supériorité sans équivoque du chêne sessile à la compétition. Dans les peuplements mélangés, la concurrence entre les deux espèces désavantage nettement le chêne pédonculé et, dans les peuplements purs, ce dernier supporte mal la concurrence intraspécifique (la densité naturelle y est plus faible que pour le chêne sessile), surtout lorsque l'alimentation en eau se réduit.

Par ailleurs, les dépérissements de chêne de grande ampleur observés dans le secteur ligérien et bien documentés sont assez éloquentes.

Sur le massif de Tronçais par exemple, une première vague de dépérissement a eu lieu à la fin des années 70 suite à la sécheresse de 1976. L'étude de ce dépérissement assez localisé, déclenché par le stress hydrique, a montré que le chêne pédonculé était bien plus touché que le sessile et que la station était aussi un facteur prédisposant. Cependant, après des sécheresses et périodes caniculaires répétées de 2018 à 2020, on observe un dépérissement plus généralisé sur le massif et qui affecte aussi assez largement le chêne sessile, même si le pédonculé reste plus sensible. Le chêne pédonculé apparaît donc particulièrement sensible à la sécheresse dans des conditions de stations contraignantes mais, en conditions extrêmes de déficit hydrique, il a une réaction et une fragilité partagées avec le sessile (voir encadré 1).

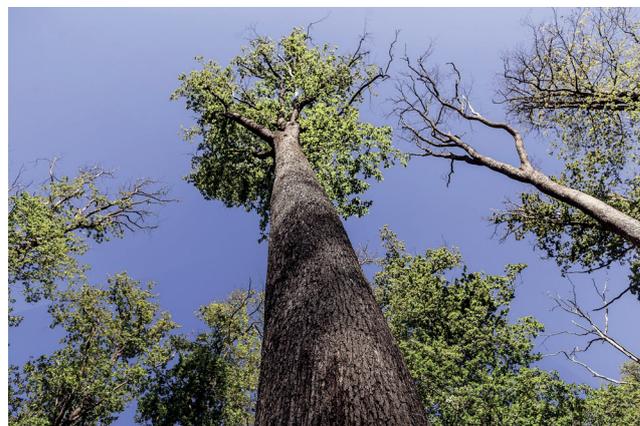
Le massif de Vierzon a lui aussi connu des dépérissements répétés. Comme d'autres (dont Tronçais), il a fait l'objet au 19<sup>e</sup> siècle d'un gros effort de reconstitution en chêne, sessile et pédonculé indistinctement, jusque sur des stations inadaptées. Au début du 20<sup>e</sup> siècle, une première vague de dépérissement du chêne pédonculé a mis en évidence sa fragilité sur les stations difficiles (où on renonce alors au chêne). Après une nouvelle vague de graves dépérissements du chêne pédonculé dans les années 1980, liée aux sécheresses mais aussi en partie à une sylviculture inadaptée (peuplements trop denses pour le pédonculé), on cherche à le remplacer par le chêne sessile, avec de nombreux échecs.

À partir de 2000, les dépérissements de Vierzon sont chroniques et s'intensifient avec les sécheresses de 2018 à 2020, entraînant aussi des dégâts sur le chêne sessile. Comme pour le massif de Tronçais, le sessile garde un petit avantage en conditions climatiques « normales » mais, face à des situations vraiment dégradées de déficit hydrique (qui pourraient devenir « la norme »), les deux espèces souffrent et ne peuvent être considérées comme essence objectif que transitoirement (voir encadré 2).



© Rémi Rouvière / ONF

↑ Chêne pédonculé remarquable dépérissant en Tronçais (2019)



© Giada Conestanti

↑ Chêne sessile en difficulté (en 2018) en FD de Vierzon



© Olivier Baubet / DSF

↑ Mortalité dans la chênaie (en 2021) en Tronçais

## 1 - Le dépérissement du chêne à Tronçais

Le massif domanial de Tronçais réputé pour ses futaies de chênes sessile à grain fin, est aussi emblématique de l'histoire des chênaies du bassin ligérien. Il est issu des efforts des forestiers du 19<sup>e</sup> siècle qui ont reconstitué en grande partie ces massifs surexploités et appauvris par l'industrie consommatrice de charbon de bois. La stratégie de l'époque était simple : favoriser le chêne où cela était possible et combler les vides, c'est-à-dire à leurs yeux la majorité des surfaces. Pour les situations trop défavorables, l'idée était d'implanter des résineux pour recréer « un climat forestier » et pouvoir plus tard transformer ces peuplements en chênaie. En 1914, plus de 70% des peuplements de chênes du massif étaient âgés de moins de 100 ans, ce sont ces mêmes futaies régulières qui arrivent aujourd'hui à maturité.

La présence du chêne pédonculé est connue depuis longtemps dans ce massif à dominante sessile, mais les forestiers n'ont, pendant longtemps, pas cherché à le distinguer systématiquement dans les aménagements et moins encore à préconiser pour lui une sylviculture adaptée. C'est dans l'aménagement de 1869 que figure pour la première fois la mention « chêne pédonculé et chêne sessile », attribuée à 8% des parcelles tandis que, pour les autres, il n'est question que de « chêne ». Mais la place du pédonculé était sûrement plus prégnante, compte-tenu des usages pastoraux du massif et du bocage voisin. L'aménagement actuel indique une proportion de chêne pédonculé, en mélange avec le sessile, de 5 à 10%. Ce qui est encore probablement sous-estimé, car les inventaires DEPERIS de 2020 donnent plutôt une valeur de l'ordre de 15%.

L'origine des chênes en Tronçais n'a pas été précisément tracée, mais les divers documents disponibles (description de parcelles dans les aménagements successifs, livrets journaliers des préposés des Eaux & Forêts), montrent l'utilisation des ressources locales : régénération naturelle pour les peuplements les plus vieux dans la partie centrale du massif, récoltes de graines in situ pour des semis assistés et pour la production de plants dans les pépinières fixes ou volantes. Ainsi, la répartition entre sessile et pédonculé est anthropique ; il s'agissait de profiter du matériel sur pied fructifère sans distinction d'espèce, pour planter et semer du chêne dès que possible sur une gamme de sols très large, y compris des sols défavorables.

C'est à la suite de la grande sécheresse de 1976 que le chêne pédonculé a montré ses limites sur sols hydromorphes et acides. Le dépérissement a été constaté à partir de l'été 1978 (houppiers clairs au feuillage étioilé) puis s'est amplifié de 1979 à 1981 : médiocrité ou absence de débourrement, suivie de mortalité. Un dépérissement localisé au cœur du massif, dans une zone basse mal drainée du plateau autour du Rond de la Cave, avec des sols acides à forte hydromorphie assez superficielle (pseudogleys podzoliques).

Les peuplements touchés étaient des jeunes futaies de 90 à 110 ans, issues du reboisement d'anciens vides (landes acides pâturées) au 19<sup>e</sup> siècle mais aussi, probablement, de régénération naturelle des peuplements décrits en 1869 comme mélange de sessile et de pédonculé. Sur les 600 ha fragilisés dans ce secteur, 250 environ ont été parcourus en coupe rase pour une récolte de l'ordre de 70 000 m<sup>3</sup>, mais il est probable que le stress hydrique ait aussi affecté de façon plus diffuse des arbres installés sur les stations analogues dispersées dans le massif.

Les études conduites à l'époque par l'INRA-CNRF (Becker et Levy, 1982) sur le dépérissement sévère et localisé de Tronçais, ont mis en évidence le facteur déclenchant, le stress hydrique, les facteurs prédisposants, essence (chêne pédonculé) et station (pseudogley podzolique), et les facteurs aggravants (Armillaire, Collybie). En conséquence, les surfaces rasées ont été reboisées essentiellement en pin sylvestre, et certaines zones sont restées hors sylviculture (Lande humide à *Erica tétralix*).

Mais dernièrement, les peuplements issus des phases de renouvellement du 19<sup>e</sup> siècle ont cruellement souffert des sécheresses et périodes caniculaires répétées de 2018 à 2020. Contrairement à l'épisode de 1976, les dégâts ont été très rapides (apparition des symptômes, mortalités) et répartis sur l'ensemble du massif. La place du hêtre, principale essence accompagnatrice, est remise en question. Et quant aux chênes, les résultats des diagnostics Dépéris de 2020 et du martelage en feuilles (repérage des sujets dépérissants) montrent que le chêne sessile est aussi affecté, même si le pédonculé reste plus sensible.

## 2 - Le dépérissement du chêne à Vierzon

Comme Tronçais, la forêt de Vierzon a été reconstituée au 19<sup>e</sup> siècle, très probablement à partir des ressources en graines locales de chênes sessile et pédonculé, avec pour le second des récoltes de glands dans le bocage environnant. À grand renfort de moyens humains et financiers, l'administration des Eaux & Forêts a planté et semé de vastes surfaces de landes humides autrefois pâturées, dont probablement plus de 20% ne convenaient pourtant pas aux chênes, sessile ou pédonculé.

Ensuite, la sylviculture n'a pas distingué les deux espèces et, jusque dans les années 1990, le chêne pédonculé a été géré comme du sessile en dépit de leurs autécologies très différentes. Forte densité de semis, dégagements drastiques vis-à-vis de l'accompagnement, interventions trop tardives en dépressage et première éclaircie, prélèvements trop timides... autant de contraintes supplémentaires pour les peuplements lorsqu'ils sont exposés au déficit hydrique marqué !

Les chênes sessile et pédonculé sont tous deux présents sur le massif, mais le pédonculé occupe dans la plupart des cas les zones les moins bien drainées, avec des sols hydromorphes acides à nappe temporaire proche de la surface. Dans ces stations, la molinie recouvre très largement les sols et bloque les régénérations naturelles. Cependant le boisement des vides n'est plus un objectif en soi, et surtout pas à n'importe quel prix.

Le dépérissement récurrent des chênes, les échecs répétés de régénérations et de boisements, une meilleure réflexion des choix d'essence en fonction des stations et des milieux à protéger ont ébranlé la volonté du « tout chêne ». Et la longue série d'épisodes délétères dont ont souffert les peuplements depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle a conduit les aménagistes à réduire non seulement la place du chêne pédonculé mais aussi celle du sessile : une situation à envisager désormais sous le prisme du changement climatique.

Suite aux premières vagues de dépérissement du pédonculé dans les années 1920 et 1940, l'aménagement de 1948 préconise des enrésinements partiels avec le renouvellement des peuplements dépérissants par plantation en parquets de pin laricio de Corse, pin sylvestre et chêne sessile. La révision du document en 1963 renforce cette politique d'enrésinement, avec plantation de sapin grandis, sapin de Nordmann et Douglas en plus des pins sylvestre et laricio et un recours significatif au semis de pin maritime. Mais, face au risque d'incendies printaniers et au coût des travaux, l'aménagement de 1978 amorce l'abandon des enrésinements au profit d'un boisement par le chêne sessile en substitution du chêne pédonculé et du pin sylvestre. Cependant les sécheresses de 1976, 1982, 1985 déclenchent une nouvelle vague de grave dépérissement du pédonculé, et les efforts de reboisements en chêne sessile sont pour la plupart des échecs...

À partir de 2000 on constate une recrudescence du dépérissement consécutive à de fortes attaques d'oïdium en 1998 et 1999 sur le pédonculé, avec des mortalités massives. Une gestion de crise inédite se met en place : blocage des ouvertures nouvelles en régénération dans les chênaies, appui du DSF pour former les gestionnaires au diagnostic fin des peuplements impactés, priorité à la récolte des bois dépérissants de qualité merrain. Il en résulte en 2003 l'exploitation de 75 000 m<sup>3</sup>, soit 3 fois la possibilité annuelle du massif. Mais la crise devient chronique : les phases d'insolation et de sécheresse subies en 2003 puis de 2018 à 2020 (forts déficits hydriques couplés aux températures extrêmes) ont encore provoqué des récoltes massives de chênes dépérissants, des pédonculés mais aussi des chênes sessiles !

L'inadaptation du chêne pédonculé sur les sols les plus contraignants de Vierzon n'est plus à démontrer. Les conditions qui ont autrefois permis son installation (régularité des précipitations, notamment) sont derrière nous. En conditions climatiques « normales » actuelles, le sessile garde un petit avantage, mais face à des situations vraiment dégradées de déficit hydrique, les deux espèces ont un comportement comparable. Pour les peuplements en place, fragilisés mais en capacité de réagir il faut poursuivre la sylviculture selon les recommandations des guides, en veillant bien à ce que le capital sur pied soit modéré. Mais vis-à-vis du changement climatique, c'est probablement une situation de transition.

## Recommandations sylvicoles pour l'adaptation des chênaies au changement climatique

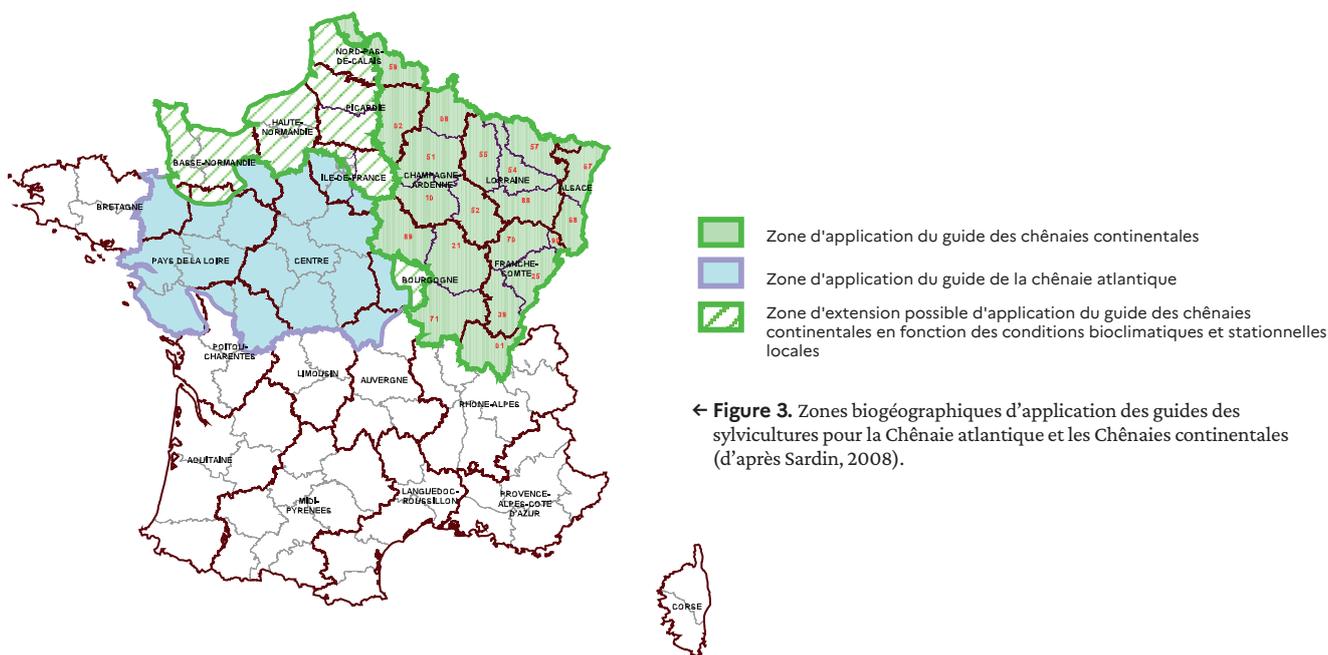
Vers le début des années 2000 une recommandation générale au niveau national était d'inciter, pour les chênaies pédonculées sur stations considérées comme limite, à la transformation (raisonnée) en chêne sessile. Cette préconisation un peu abrupte a d'ores et déjà été corrigée dans les derniers cadrages de l'ONF relatifs aux sylvicultures des chênaies : Directive d'Application Territoriale n° 8300-20-DIA-EAM-011 de 2020 pour la chênaie atlantique et plus précisément le bassin ligérien ; *Mémento pratique - Travaux* paru en 2019 pour les chênaies continentales.

**Pour la chênaie atlantique** (cf. carte Fig. 3), une autre considération importante est intervenue dans la nécessaire modification des recommandations initiales : c'est que le chêne sessile se trouve dans le bassin ligérien en zone la plus sèche de son aire de répartition. C'est pourquoi les deux exemples de dépérissement évoqués ont montré que, face aux conditions extrêmes de déficit hydrique qui s'y produisent désormais, le chêne sessile est également très fragile sur le bassin ligérien. Aussi, si l'on doit transformer des peuplements de chêne pédonculé (ou autre), le recours à une essence tierce, mieux adaptée que le chêne sessile, est souvent préférable.

C'est ainsi qu'en chênaie atlantique (où le chêne pédonculé est en station sur 3% des surfaces et présent sur 15% du bassin ligérien), de nouvelles dispositions peuvent remettre en question les choix d'essences objectif réalisés lors des révisions d'aménagement pour les parcelles à régénérer. L'état sanitaire, le type de station, la proportion de chaque essence doivent guider les choix d'itinéraires lors de l'enclenchement de la régénération. Une clé d'appui à la décision, désormais intégrée à la directive territoriale, aide le gestionnaire dans ces choix depuis 2018 pour les chênaies du secteur ligérien.

**Pour les chênaies continentales** (cf. carte Fig. 3), l'élaboration du *Mémento* de 2019 a été l'occasion de revoir à la hausse le nombre de stations où le chêne pédonculé pouvait être choisi comme essence objectif en tenant compte des effets du changement climatique. C'est ainsi qu'en chênaie continentale on estime à 20% la part des chênaies qui mérite d'être conservée en pédonculé. Mais il reste des peuplements de chêne pédonculé sur des stations où il souffrira plus tôt et plus vite de sécheresse que le chêne sessile, sauf peut-être à viser des peuplements très clairs comme le permettait le taillis-sous-futaie (7-10 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière après coupe), traitement qui l'a favorisé bien au-delà de son optimum écologique.

La transformation des peuplements de pédonculé en sessile reste une option nécessaire mais certainement pas systématique. Le chêne pédonculé sur une station riche et bien alimentée en eau est même plus performant que le chêne sessile avec son âge d'exploitabilité moindre, atout important en climat changeant. L'introduction de chêne sessile doit être considérée comme possible pour diversifier un massif où le pédonculé couvre de grandes surfaces d'un seul tenant et pour remplacer le chêne pédonculé quand il est hors station (chêne continentale acidophile). Dans ce cas, le recours à la plantation de chêne sessile par placeaux dans une matrice de chêne pédonculé est une solution à tester (pour concentrer la maîtrise de la dynamique des recrus de chêne pédonculé sur une surface limitée) et une alternative à la plantation en plein, toujours possible. Néanmoins il faut garder à l'esprit que cette solution revient à installer une chênaie mixte et qu'il conviendra de suivre avec assiduité les chênes sessiles pour leur assurer de bonnes conditions de développement, l'idée étant que les futurs arbres-objectifs seront à recruter dans ces placeaux (en vérifiant soigneusement l'espèce).



← **Figure 3.** Zones biogéographiques d'application des guides des sylvicultures pour la Chêne atlantique et les Chênaies continentales (d'après Sardin, 2008).

**Quel que soit le contexte biogéographique**, la conduite des peuplements mélangés sessile/pédonculé, doit continuer de privilégier le chêne sessile dans la plupart des cas. Au-delà du choix de l'espèce et de la transformation des peuplements, il est capital pour assurer la plus grande longévité des peuplements en place et leur résilience aux sécheresses et canicules d'y appliquer les sylvicultures adaptées à l'essence objectif, notamment en phase juvénile. Il est en effet fondamental d'engager les chênaies pédonculées sur la bonne trajectoire sylvicole, plus claire en termes de densité que celle du chêne sessile, via le dépressage et les premières éclaircies.

Dans ces peuplements mixtes, les sylviculteurs devront donc s'attacher à bien identifier les deux espèces afin de pouvoir faire leurs choix en conséquence, ceci en s'appuyant sur l'identification une bonne fois pour toutes des arbres objectif en choisissant des chênes sessiles (ONF, 2008).

## Conclusion

Le chêne sessile résiste mieux que le chêne pédonculé aux épisodes de sécheresses, il doit donc avoir la préférence des sylviculteurs dans les peuplements mélangés installés. Pour autant le chêne pédonculé n'est pas exclu des essences objectif sur le territoire métropolitain. Sur les stations considérées aujourd'hui comme optimales pour lui, il peut être reconduit pour une nouvelle révolution, sa croissance très rapide étant un avantage indéniable face au changement climatique. À condition toutefois de lui appliquer la sylviculture qui lui est dédiée, notamment en phase juvénile (dépressage et premières éclaircies dynamiques). Ces stations optimales se rencontrent principalement dans les quarts nord-est et sud-ouest de la France.

Cependant, face au changement climatique, le choix des deux chênes comme essence objectif doit être réétudié par rapport aux pratiques antérieures, comme d'ailleurs pour l'ensemble des essences. Le chêne pédonculé ayant la particularité d'avoir été installé ou favorisé très largement grâce à son caractère pionnier, bien au-delà de son optimum écologique, la recommandation a été dans un premier temps de le remplacer par le chêne sessile lors des phases de renouvellement. Cette idée doit être abandonnée partout où le chêne sessile est d'ores et déjà en limite de son aire actuelle, ce qui est le cas pour une grande part de la chênaie ligérienne. L'adaptation des peuplements de chêne pédonculé au changement climatique dans ce contexte doit consister à les enrichir ou les transformer avec d'autres essences, encore plus résistantes aux sécheresses que le chêne sessile.

La transformation (totale ou par enrichissement) d'une chênaie pédonculée en chênaie sessiliflore reste cependant envisageable dans les situations où les outils sylvo-climatiques indiquent la compatibilité climatique probable du chêne sessile à la fin du siècle.

**Thierry Sardin<sup>1</sup>, Christine Micheneau<sup>2</sup>, Loïc Nicolas<sup>3</sup>, Claude Stéphane<sup>4</sup>, Didier François<sup>5</sup>**

1. ONF, DT-Midi-Méditerranée, expert national sylvicultures

2. ONF, Département Recherche-Développement-Innovation

3. ONF, DT-Centre-Ouest-Aquitaine, pôle RDI Boigny

4. ONF, Agence Bourgogne-Est, service forêt

5. ONF, DT Bourgogne-Franche-Comté, pôle RDI Dole

## RÉFÉRENCES

- Becker M., Lévy G., 1982. Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais Les causes écologiques. Annales des sciences forestières, vol. 39 (4), pp.439-444
- Breda N. Cochard H., Dreyer E., Granier A., 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. Ann Sci For vol. 50(6) pp. 571-582
- Cochard H., Granier A., Bréda N., 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L). Ann Sci For 49(3), pp. 225-233
- ONF, 2008. Chêne sessile ou chêne pédonculé : faire la différence. Document interne. 12 p.

- ONF, 2019. Chênaies continentales : mémento pratique de travaux sylvicoles. Document interne. 101 p.
- Sardin T., 2008. Guide des sylvicultures : chênaies continentales. Paris : ONF. 455 p.
- ONF DT COA, 2020. Clé d'aide à la décision pour les peuplements mélangés chêne pédonculé/chêne sessile ou chêne/hêtre – bassin ligérien. Directive d'application territoriale, 8300-20-DIA-EAM-011



# Comparaison et sélection de provenances françaises de chêne sessile, grâce à une approche de génétique quantitative

**En dépit des évolutions climatiques, le chêne demeure une essence emblématique de la forêt française et les questions d'adaptation font de la plantation -avec le choix des provenances- un enjeu plus crucial que jamais. L'ONF et INRAE suivent depuis plus de 30 ans un impressionnant réseau de tests de provenances qui permet aujourd'hui d'affiner les recommandations pour le chêne sessile.**

Les chênes occupent une place importante dans la forêt française. Qu'elles soient dominées par des sessiles, des pédonculés ou des pubescents, les chênaies représentent 32 % de la surface forestière métropolitaine. Avec une richesse écosystémique associée élevée, une dimension patrimoniale forte ou une valorisation économique et d'usage qui place son bois parmi les plus recherchés, le chêne fait l'objet depuis plusieurs décennies d'investissements importants. La plantation de chênes est depuis longtemps un enjeu essentiel, qu'il s'agisse de reconstituer des peuplements ruinés ou encore de pallier des échecs de régénération naturelle. Sa maîtrise est donc primordiale pour les forestiers.

Au-delà de la technique culturale ou encore de l'adéquation avec la station, la sélection des provenances a une place importante. Basée sur la comparaison de leur phénotype (expression visible des caractères génétiques telle que la phénologie, la croissance ou encore la rectitude), cette sélection permet d'augmenter les chances d'obtenir un peuplement de tiges qui donne satisfaction au forestier, notamment au stade d'installation du jeune peuplement (adaptation au risque de gelée tardive, affranchissement rapide de la concurrence de la végétation accompagnatrice et de la pression du gibier ou obtention de tiges d'avenir de meilleure qualité). Cette sélection revêt aujourd'hui une dimension supplémentaire dans le cadre du changement climatique : la sélection de provenance adaptée au climat actuel et futur étant également un critère de plus en plus important (débourrement tardif ou précoce, sensibilité à la sécheresse...).

Dans cette optique de sélection génétique et phénotypique, un réseau de comparaison de provenances de chêne a été installé par un partenariat entre l'ONF et l'INRA à la fin des années 1980 : un réseau gigantesque et sans pareil : 160 000 plants de plus de 120 provenances de chênes sessile et pédonculé venus de l'Europe entière, plantés sur 4 sites au cours de 4 années différentes. Une aventure scientifique et humaine qui commence aujourd'hui à porter ses résultats.

L'étude présentée ici s'intéresse à la comparaison des nombreuses provenances françaises de cette expérimentation, dans le bassin de production sous les conditions climatiques actuelles. Cette comparaison a pour objectif d'identifier les provenances présentant les meilleures caractéristiques de vigueur, survie, phénologie et qualité et de les regrouper sur la base de la similitude de ces traits, avec comme optique de fournir au gestionnaire et au ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté Alimentaire des références pour le choix des matériels forestiers de reproduction. Cette étude est d'autant plus intéressante que nombre des provenances françaises étudiées dans le cadre de ce réseau sont issues des peuplements porte-graines référencés par le ministère de l'Agriculture et déjà utilisés pour la fourniture de graines (à l'exception de ceux qui ont été exploités depuis l'installation du réseau). La plupart des provenances étudiées ici sont donc « sélectionnées » mais n'avait jusqu'ici jamais été testées. Le détail de ces résultats a fait l'objet d'une publication dans *Annals of Forest Science* (Girard *et al.*, 2022), dont cet article se veut être un résumé.

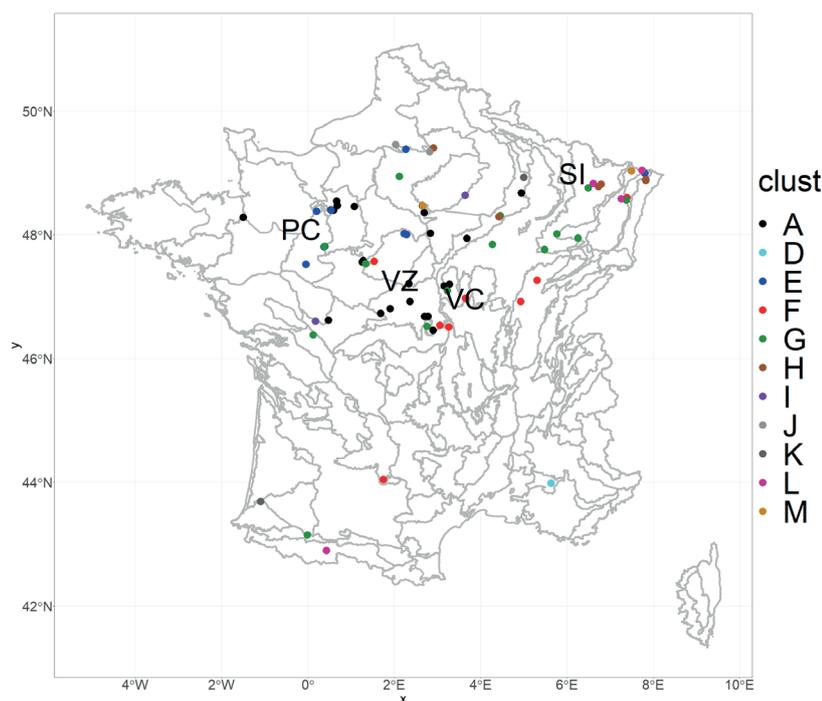
## Le réseau génétique Chêne

Le réseau génétique des chênes blancs est un ensemble de tests de provenances lancés par l'ONF et l'INRA en 1986. Il regroupe des provenances de chêne sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) dont les glands ont été récoltés dans plusieurs pays d'Europe allant du sud de la France jusqu'au sud de la Scandinavie, et de l'Irlande jusqu'à la Géorgie. Les peuplements ayant servi à ces récoltes ont été choisis parmi des peuplements sélectionnés et des peuplements à l'identité spécifique bien établie (uniquement des sessiles ou uniquement des pédonculés). Les récoltes ont été réalisées au cours de 4 années (1986, 1987, 1989 et 1992) qui correspondent par la suite à 4 tranches de plantation. La tranche contient ainsi les effets de l'année de récolte, de l'année de plantation et du climat au cours des premières années de croissance. Au total, 126 provenances ont été récoltées, dont 110 de sessile et 16 de pédonculé ; 74 sont des provenances françaises, dont 3 de chêne pédonculé. Les plants obtenus ont ensuite été plantés au sein de l'aire de production française, plus précisément sur 4 sites du bassin de production dont 3 sur des stations adaptées à la sylviculture du chêne selon un gradient Est-Ouest : le site de Petite Charnie (PC, climat océanique), Vincence (VC, climat océanique altéré), Sillegny (SI, climat semi-continentale). Le 4<sup>e</sup> est le site de Vierzon (VZ), défavorable à l'installation du chêne (sol podzol et climat océanique altéré, testé pour comparer les provenances en contexte difficile) (Fig. A). Au total, ce sont donc 16 dispositifs (4 sites, 4 tranches) qui ont été installés et suivis depuis 20 ans (Encadré).

## Campagnes de mesures au cours des 20 premières années

Pour chaque tige, plusieurs mesures ont été réalisées à différents moments de la croissance des plants, de façon homogène pour chaque site :

- la hauteur (HT) à 4 et 10 ans, qui est un indicateur de la vigueur et de la capacité d'une tige à s'affranchir de la compétition herbacée et de la pression du gibier,
- la circonférence à 1m 30 (CIR) à 10 et 20 ans, une indication sur la dynamique de croissance de la tige,
- le stade du débourrement à 3 ans (DEB3), estimé selon une échelle allant de 0 à 5 (0 = bourgeon dormant, 1 = bourgeon gonflé, 2 = bourgeon éclatant, 3 = début de l'expansion d'une feuille, 4 = feuille libre, 5 = les entre-nœuds s'allongent). Cette notation est associée à la date de passage sur le dispositif, laquelle n'est pas comparable entre les dispositifs. Elle constitue un indice sur la précocité de la provenance et donc son exposition potentielle aux gelées tardives.
- le taux de survie à 10 ans (SURV10) en notation binaire (0 si la tige est morte et 1 sinon).
- la forme à 10 et 20 ans (SHP10/20), déterminée en suivant une échelle allant de 0 (plus mauvaise forme) à 10 (forme idéale). C'est une indication de la qualité qui laisse supposer que l'arbre mature aura un tronc droit, sans fourche et peu de branchaison.



← **Figure A.** Localisation des sites du test de provenance (PC, SI, VC, VZ) et des provenances françaises testées (points) par rapport aux sylvo-eco-région de l'IFN.  
 PC = Petite Charnie ; SI = Sillegny ; VC = Vincence ; VZ = Vierzon  
 La couleur des points renvoie aux résultats de l'étude détaillée par la suite (Fig. B et annexe)

Chaque dispositif est divisé en macro-blocs (contrôle des variations locales de fertilité), eux-mêmes divisés en micro-blocs (contrôle de l'effet mesureur) de 8 placettes composées de 24 tiges issues de la même provenance (4 colonnes x 6 lignes). Dans un macro-bloc, les provenances sont représentées par 2 à 3 placettes, soit environ 120 à 384 tiges par dispositif selon le nombre de macro-blocs.

La densité de plantation est de 1905 tiges par hectares espacées de 3 x 1,75 m. (data paper Ducouso et al., 2022). Le test de provenance contient au final près de 160 000 arbres et regroupe près de 2 millions de données.

## Les indices de performance

Sur la base de ces campagnes de mesures, l'objectif de l'étude est de déterminer les meilleures provenances de chêne pour la plantation, sur les critères de vigueur, de phénologie (débourrement) et de forme, pour les sites favorables à l'installation du chêne. Nous ne nous intéressons qu'aux provenances françaises. Les deux espèces de chênes, sessile et pédonculés, seront analysées.

Les caractères de forme, de croissance et de phénologie de chaque tige ont donc été analysés en contrôlant au maximum les effets mesureurs, les variations de fertilité intra dispositif ou encore la compétition entre tiges. Le site de Vierzon a été exclu de l'analyse car ne représentant pas un site favorable au chêne. Cette analyse s'est faite grâce au logiciel R et à la librairie *breedR* (modèles statistiques) de l'UMR BioForA. Au total, il a fallu près de 168 modèles de toutes sortes (sur variables continues ou qualitatives, certains nécessitant près de 8 heures de calcul !) pour pouvoir obtenir un indice de performance pour chaque provenance et chaque variable phénotypique valable pour l'ensemble des sites et des tranches (Encadré).

Le calcul de ces modèles a permis d'estimer pour chaque provenance et chaque trait (variables), un coefficient de régression que l'on peut assimiler à un indice de performance de cette provenance lorsqu'elle est plantée dans une station favorable du bassin de production du chêne (moitié Nord de la France).

## Analyses statistiques des performances des provenances

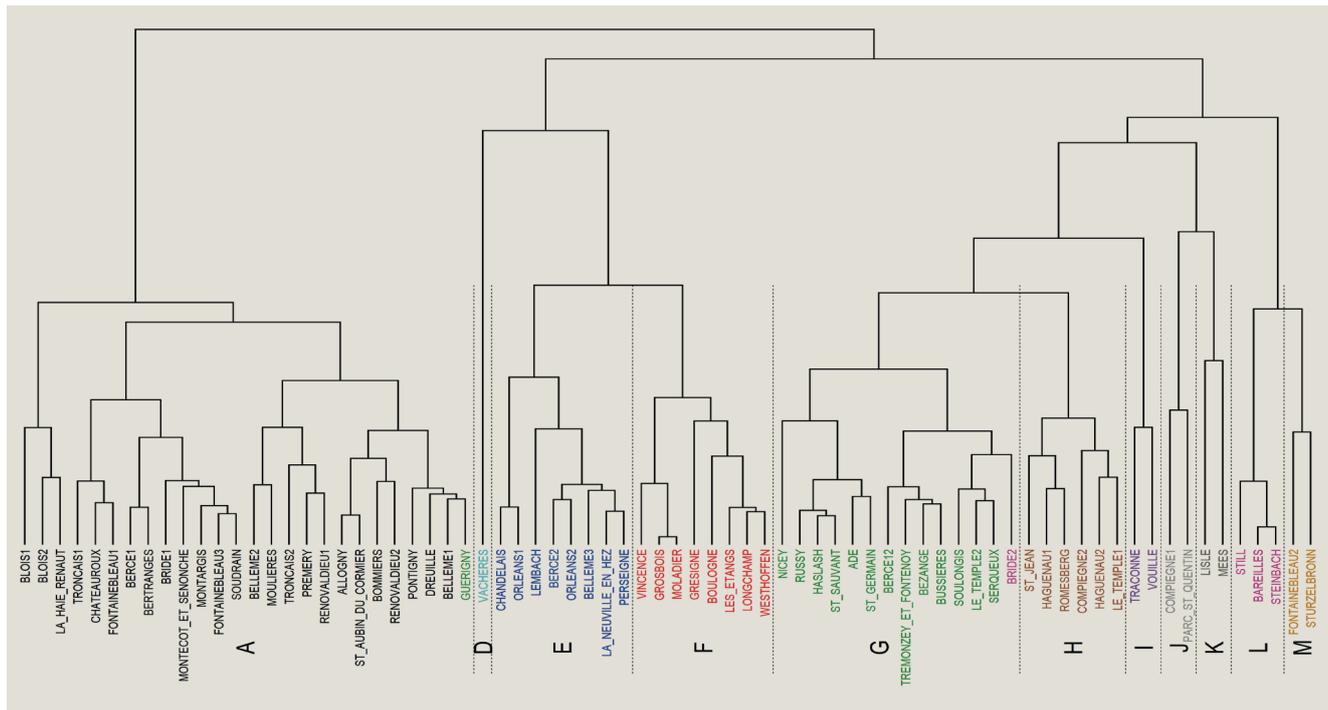
Les modèles appliqués pour comparer les caractéristiques phénotypiques des provenances dépendent de la nature (continue, binomiale, factorielle) de la variable considérée (Tab. 1). L'analyse prend toujours en variable fixe le paramètre « provenance » qui est la variable à expliquer. Afin de contrôler les effets des autres composants du dispositif, ont été ajoutés en variables aléatoires des paramètres tels que le macro-bloc, le micro-bloc, la placette.

Les variables continues (HT et CIR) ont été corrigées de l'effet de la station sur la croissance des tiges par une modélisation spatiale des résidus (HTcor, CIRcor). De plus, pour intégrer la compétition qui apparaît entre 10 et 20 ans entre une tige et ses voisins les plus proches, l'accroissement de la circonférence entre 10 et 20 ans (aCIR10\_20) a été privilégié en l'associant à des indices de compétition calculés à partir de la surface terrière des voisins de chaque tige. Les modèles obtenus ont été appliqués de façon progressive aux différentes échelles pour chaque variable : 12 modèles monosite et monotranche, 4 modèles multisite et monotranche et enfin un modèle multisite et multitranché pour obtenir 1 indice par provenance et par variable, utilisé ensuite pour la classification.

Les coefficients de régression finalement obtenus à partir de ces modèles sont donc équivalents à des indices de performance : plus ils sont élevés, meilleure est la provenance dans son potentiel d'installation d'un peuplement d'avenir (Tab. 1). Il y a toutefois une exception dans cette interprétation : l'indice de débourrement. Si un débourrement tardif (indice faible) est peu souhaitable (croissance plus faible et exposition aux sécheresses de printemps), un débourrement précoce (indice élevé) rend les plants très sensibles aux gelées tardives.

Variable	Type de variable	Modèle utilisé	Signification d'un coefficient élevé
Hauteur	Continue	Modèle linéaire	Hauteur plus élevée, vigueur juvénile
Circonférence	Continue	Modèle linéaire avec co-variable traduisant la compétition	Croissance plus forte, vigueur juvénile
Survie	Binomiale	Logistique	Probabilité de survie élevée
Débourrement	Factorielle ordinale	Polytomique ordinal	Débourrement précoce
Note de forme	Factorielle ordinale	Polytomique ordinal	Tige bien conformée

↑ **Tableau 1.** Variables étudiées et modèles associés



↑ **Figure B.** Résultat de la CAH : dendrogramme des provenances françaises.

La discontinuité alphabétique vient de ce que le groupe A est la fusion de trois groupes initiaux (A, B, C) finalement très proches.

## Classification des provenances

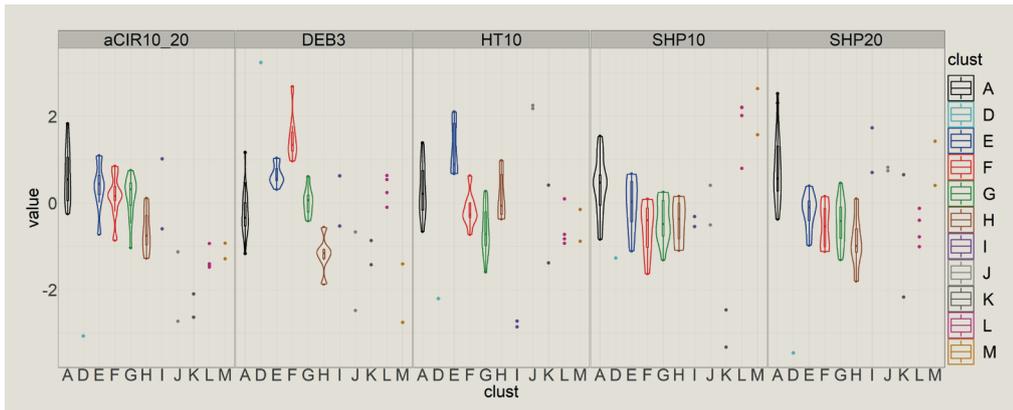
Dans le but de mieux identifier les tiges aux traits avantageux et de regrouper les provenances ayant des caractéristiques similaires, une classification de ces provenances a été faite, sur la base de ces indicateurs (centrés et réduits). Auparavant, une sélection a été faite parmi ces indicateurs : le taux de survie n'a ainsi pas été retenu (avec un niveau supérieur à 90% pour chaque provenance, il ne permettait pas de discriminer les provenances), ainsi que les mesures de hauteur à 4 ans et de circonférence à 10 ans, celles-ci étant fortement corrélées à HT10 et répétant cette information.

La méthode utilisée pour la cette classification est donc une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) : sur la base de « la distance » entre provenances (écart de leurs valeurs de coefficients), les provenances les plus « proches » (aux valeurs de coefficients similaires) sont progressivement réunies jusqu'à obtenir des groupes suffisamment « distants » entre eux pour considérer qu'ils sont différents. Cette démarche est validée par la méthode des k-means qui peut amener à un réajustement de l'appartenance à un groupe de certaines provenances. Les groupes de provenances (clusters) obtenus ont ensuite été expertisés pour s'assurer de leur pertinence et de l'homogénéité intra-cluster des caractères des provenances. On obtient ainsi 11 groupes, les clusters, de provenances aux caractéristiques homogènes et représentés par des lettres : A, D, E, F, G, H, I, J, K, L et M (Fig. B). Il est possible de caractériser chaque groupe de provenances par leurs espèces et leurs caractères phénotypiques (Fig. C).

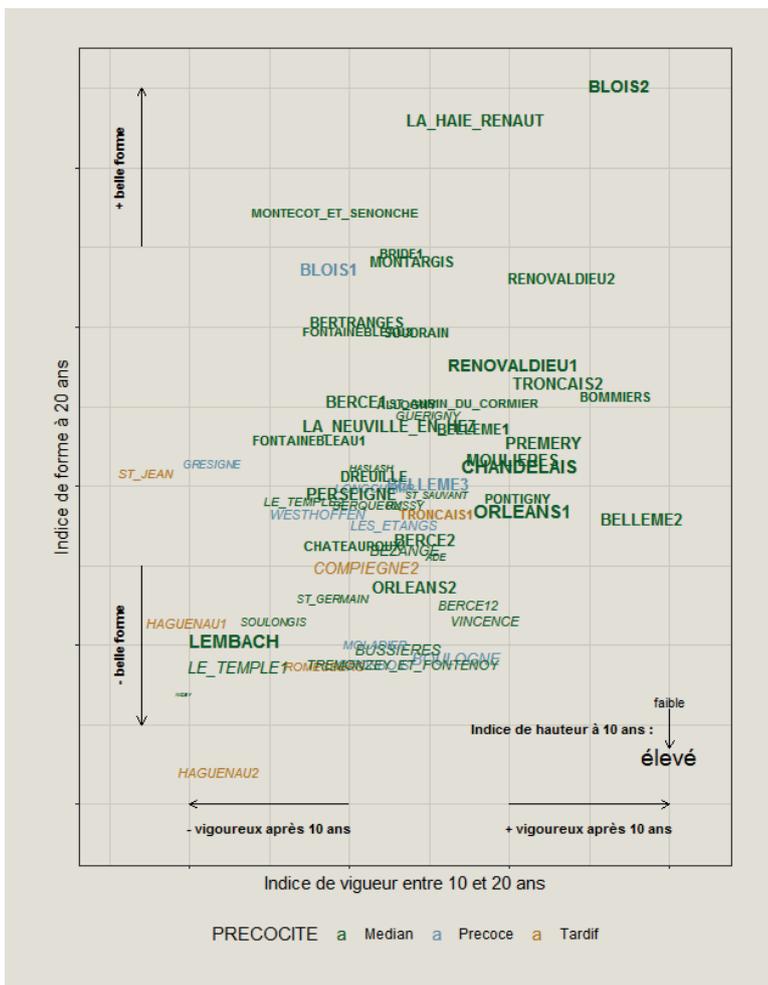
Les clusters A, E, F, G et H constituent un continuum des provenances aux meilleurs potentiels de forme et de croissance. La séparation en 5 clusters est liée principalement à la phénologie et à la vigueur au cours des 10 premières années, mais aussi à un gradient de l'accroissement au cours des 10 années suivantes et un gradient de la forme, même si ces deux derniers ne sont pas clairement tranchés entre clusters. Les provenances du cluster A ont en moyenne une plus belle forme et une bonne dynamique de croissance.

Le cluster E regroupe les provenances avec les meilleures hauteurs à 10 ans. Le cluster F est composé de provenances précoces alors que le cluster G rassemble des provenances à plus faible croissance initiale tandis que le H est caractérisé par les peuplements les plus tardifs. Les clusters G et H ont des potentiels de croissance moyens voire plus faibles que le reste des clusters du continuum. Ils sont considérés comme la queue de peloton du continuum.

Les clusters L et M regroupent les provenances avec les plus belles formes à 10 ans, cependant cette caractéristique ne permet pas de compenser leur faible potentiel de croissance. Le cluster M est également composé de provenances au débournement très tardif qui les expose aux sécheresses printanières : la réserve en eau du sol a déjà en partie utilisée par les espèces concurrentes lors de leur débournement. Par ailleurs, ce débournement tardif peut également expliquer la faible croissance de ces provenances dont la saison de croissance commence plus tard.



← **Figure C.** Distribution des provenances selon les indices de performance sélectionnés (coefficients du modèle centrés et réduits).  
 aCIR10\_20 = accroissement en circonférence entre 10 et 20 ans ; DEB3 = précocité du débourrement ; HT10 = hauteur à 10 ans ; SHP10 et SHP20 = forme à 10 et 20 ans



↑ **Figure D.** Distribution des provenances du continuum des clusters AEF GH

**Les clusters J et K** sont composés des provenances de chêne pédonculé (à l'exception de PARC ST QUENTIN) aux caractères physiologiques très différents du reste et plus caractéristiques d'un comportement post-pionnier : hauteur correcte à 10 ans mais faible accroissement ensuite, mauvaises formes, débourrement tardif.

**Les provenances du cluster I** ont les valeurs de hauteur les plus faibles et risquent d'être plus sensibles à la végétation concurrentielle lors de leur installation.

**Le « cluster » D** correspond uniquement à la provenance de Vachères qui s'écarte du reste des provenances du fait de son phénotype singulier (très précoce, très faible accroissement en circonférence et hauteur, forme moyenne).

On étudie plus en détail le continuum AEF GH qui contient les provenances aux caractères les plus prometteurs pour la plantation.

## Le continuum AEF GH

Au sein de ce continuum qui représente les meilleures provenances potentielles (Fig. D), on peut identifier des provenances aux caractères avantageux pour la forme, la dynamique et la hauteur (BLOIS2, LA HAIE\_RENAUT). En outre, les provenances de CHANDELAIS, ORLEANS 1 et 2, RENOVALDIEU, BELLEME 2 se démarquent par leur forte hauteur. On peut identifier également des provenances telles que LEMBACH ayant une dynamique moins forte et une plus mauvaise forme que les autres provenances mais qui présente une bonne hauteur à 10 ans. Enfin, on peut noter des provenances telles que BLOIS1 ayant une bonne vigueur et une bonne dynamique de croissance mais avec une date de débourrement précoce.

Indice de performance	Amplitude moyenne de l'intervalle de confiance
aCIR10_20	4.49
HT10	5.01
SHP20	3.67
DEB3	1.20

↑ **Tableau 2.** L'amplitude moyenne des intervalles de confiance à 95% des indices de performance centré réduit.

Il y a donc possibilité de hiérarchiser les provenances du continuum. Cependant, les différences ne sont pas forcément significatives, au vu de l'amplitude moyenne des intervalles de confiance de chaque provenance (Tab. 2, à comparer avec les ordonnées de la Fig. C). En effet, la différence en indice de performance d'accroissement en circonférence entre les extrêmes (BLOIS2 et LEMBACH) est de 2,5, quand l'amplitude d'un intervalle de confiance à 95% est de 4,5 pour cette variable. La supériorité de BLOIS2, par rapport à LEMBACH n'est donc pas garantie, même si elle est réelle. Cette conclusion s'applique également aux caractères de forme et de hauteur. En revanche, on peut significativement différencier les provenances du continuum en fonction de leur débournement, ce qui a un intérêt quand il s'agit de planter une provenance dans une région sujette aux gelées tardives.

## Zone de validité de la classification

En parallèle de cette classification, ces analyses à l'échelle multisite et multitranche ont permis d'observer l'effet des autres paramètres (site, tranche, croisement des deux, placette, bloc...) ainsi que de l'effet de leur interaction avec la provenance. Or, il s'avère que l'effet de ces interactions sur la variabilité des caractères est négligeable, comparé aux effets des autres paramètres (Fig. E): le classement des provenances selon leur performance ne change pas significativement d'un site à l'autre. Ce résultat indique qu'une provenance performante dans une région de provenance donnée le sera également dans d'autres régions du bassin de production.

Ce résultat permet d'étendre la zone de validité de la classification obtenue au bassin de production du chêne, situé dans la moitié nord de la France et représenté par nos 3 sites de test. Plus précisément, les groupements obtenus sont validés sur les sites favorables à l'installation du chêne sessile présentant en particulier les caractères suivants :

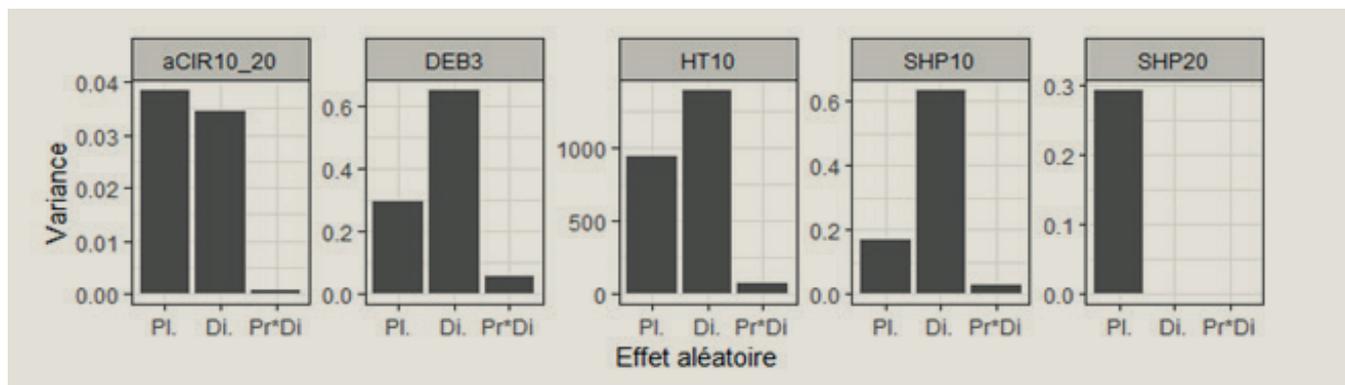
- des zones avec peu de relief,
- caractérisées par un sol brun acide ou lessivé,
- climat océanique à semi-continentale ( $T_{moy} = 10-13^{\circ}C$ , précipitation = 700-900mm),
- sans engorgement important du sol ni de présence marquée de podzol.

De plus, alors que les [Conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières](#) du ministère de l'Agriculture privilégient la plantation de provenances locales, supposées plus adaptées, l'absence d'interaction entre la provenance et son lieu de plantation sur son potentiel d'avenir (toujours dans la zone de validité de l'expérimentation) indique que cette précaution ne se justifie pas d'un point de vue phénotypique.



© Eric Facon / FBF

↑ Chêne sessile de Bercé



↑ **Figure E.** Variance (« quantité de variation ») des indicateurs étudiés portée par les placettes (Pl.), les dispositifs (Di., croisement du site et de la tranche) et l'interaction provenance\*Dispositif (Pr\*Di)

### Quelles provenances pour la plantation ?

Les provenances privilégiées pour la plantation dans la zone de validité de l'étude (bassin de production) sont donc les **provenances des clusters A et E**. Elles représentent un pool de 33 provenances aux caractères phénotypiques plus avantageux que le reste des provenances du test tout en assurant une bonne diversité génétique. Les provenances du cluster G ne sont pas à négliger pour autant puisque malgré leurs performances moyennes, on ne peut certifier qu'elles sont moins avantageuses que les provenances des clusters A et E. En revanche les provenances du cluster H sont à éviter en raison de leur débourrement tardif qui les expose aux sécheresses printanières. Enfin, les provenances du cluster F peuvent être envisagées dans des régions moins sujettes aux gelées tardives.

Les provenances des clusters en dehors du continuum AEF GH sont déconseillées pour la plantation car elles présentent des caractères contraires aux exigences sylvicoles dans la zone de validité (exposition aux sécheresses printanières, sensibilité à la compétition, mauvaise forme et faible croissance).

La plupart des provenances testées proviennent des peuplements classés ou anciennement classés sous l'égide du ministère de l'Agriculture (voir liste en annexe p. 34). Ainsi :

- parmi les 33 provenances de ces clusters A et E, 16 sont issues de peuplements classés actuels,
- tandis que 20 provenances testées sont issues de peuplements classés mais n'appartiennent pas aux clusters A et E.

– De plus, il existe d'autres peuplements classés qui n'ont pas été évalués dans le réseau. Leur absence dans le classement ne signifie pas qu'ils ne sont pas performants.

Enfin, l'analyse des provenances « jumelles » (provenances issues de la même forêt mais récoltées sur des parcelles différentes) a montré que les descendants de ces peuplements présentaient les mêmes expressions phénotypiques pour les caractères étudiés. Ce résultat implique que l'on pourrait étendre la sélection des peuplements conseillés pour la plantation à l'ensemble des parcelles de chênaies de la même forêt, en âge de produire des glands et présentant une station semblable à celle testée dans l'expérimentation.

### Provenances françaises vs européennes

Pour finir, l'étude a permis de comparer succinctement les provenances françaises des clusters A et E avec des provenances étrangères. Ces provenances françaises retenues précédemment pour être conseillées en plantation se révèlent plus performantes en croissance que les provenances européennes avec une dynamique et une vigueur plus fortes. En termes de forme, on ne peut pas identifier de différences entre provenances françaises et étrangères. Quant au débourrement, la précocité est liée au gradient latitudinal, un effet bien connu avec des provenances sud plus précoces. L'étude révèle cependant certaines provenances européennes aux caractères exceptionnels, notamment les provenances britanniques pour la forme à 20 ans, la dynamique et la vigueur (BLAKENEY, COOLGREANY).



↑ Chêne sessile de Blois

© Manon Genin / ONF

## En conclusion

La particularité de cette étude est d'avoir réalisé, pour la première fois, la comparaison et l'évaluation de performance de nombreuses provenances de chêne sessile, dont certaines sont issues de peuplements classés (ou sélectionnés) dans le cadre de la politique de production de matériels forestiers de reproduction. De cette démarche, il ressort qu'un pool d'une trentaine de provenances de chêne sessile (les clusters A et E) peut être recommandé pour la plantation dans la zone du bassin de production de l'espèce. Pour ces provenances dont on a prouvé la supériorité pour un ou plusieurs caractères phénotypiques, il pourra être envisagé une démarche d'identification de matériel forestier de reproduction plus poussée à travers la labellisation « **étiquette bleue** », c'est-à-dire une reconnaissance comme provenance « **testée** ».

Par ailleurs, parmi ces provenances à fort potentiel, se trouve nombre de forêts réputées et gérées en futaie régulière depuis plusieurs siècles et générations de peuplements et qui donne ce que certains appelle « les grands crus » (Blois, Tronçais, Bellême, Rénovaldieu...). Le travail des générations de forestiers qui se sont succédé pour l'amélioration des peuplements (éclaircies, sélections des tiges, régénération) semble aboutir aujourd'hui à un gain génétique de leurs semences, donnant des chênes aux phénotypes supérieurs : une fierté pour ces forestiers.

Pour finir, il s'avère tout à fait possible de planter des peuplements en dehors de leur région de provenance sans craindre d'affecter leur potentiel productif (à condition de rester dans un contexte stationnel du bassin de production adapté au chêne). La possibilité de planter des provenances de régions plus sèches donne donc la perspective d'anticiper les effets du changement climatique tout en gardant de bon potentiel de croissance et de qualité (Doucerain, 2020). Mais dans la perspective d'un changement climatique important, il serait intéressant de développer un dispositif (à plus petite échelle) dans une zone du sud de la France qui présente actuellement les conditions climatiques futures du bassin de production afin de tester la pérennité de notre classification.

## REMERCIEMENTS

Le réseau génétique chêne a bénéficié des financements d'INRAE et de l'ONF. Un grand merci à tous les ouvriers, agents et techniciens ayant participé aux suivis des dispositifs.

Les auteurs tiennent à remercier particulièrement Alexis Ducouso et Antoine Kremer qui sont à l'origine du réseau et qui ont assuré sa pérennité mais également Brigitte Musch pour son soutien tout au long de ce projet.

**Quentin Girard<sup>1</sup>, Clothilde Boubée de Gramont<sup>2</sup>**

1. ONF – Département Gestion Durable et Multifonctionnelle des Forêts

2. UMR INRAE-ONF BioForA, Orléans (jusqu'en 2020)

## RÉFÉRENCES

- Ducouso A., Ehrenmann F., Girard Q., Lamy J.B., Louvet J.M., Reynet P., Musch B., Kremer A., 2022. Long-term and large-scale Quercus petraea population survey conducted in provenance tests installed in France. [Data paper], Annals of Forest Science
- Ducouso A., Louvet J.M., Fauchet M., Legroux P., Jarret P., Kremer A., 2004. Révisions des régions de provenance et peuplements sélectionnés: le cas des chênes pédonculé et sessile, Rendez-vous technique, Hors-série 1, p.33-42, ONF
- Girard Q., Ducouso A., Boubée de Gramont C., Louvet J.-M., Reynet P., Musch B., Kremer A., 2022. Provenance variation and seed sourcing for sessile oak (Quercus petraea (Matt.) Liebl.) in France, Annals of Forest Science
- Doucerain M., 2020. Chêne sessile, quelles provenances pour l'avenir ? Mémoire de fin d'études, AgroParisTech. Nancy : AgroParisTech. 55p.
- Ministère de l'Agriculture et de la souveraineté alimentaire, consultation 2022. Graines et plants forestiers : conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières, fiches Chêne sessile (Quercus petraea Liebl.) et chêne pédonculé (Quercus robur L.) <en ligne : <https://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers-conseils-dutilisation-des-ressources-genetiques-forestieres> >



## ANNEXE

## Liste des provenances françaises testées dans le "réseau génétique chêne", associées aux peuplements classés.

La colonne « Provenances » désigne (nom de forêt) les provenances testées, qui appartiennent à la « région de provenance » indiquée et dont les glands ont été récoltés dans la « parcelle testée », parfois incluse complètement ou en partie dans un « peuplement classé en 2018 » (selon la liste en vigueur moment des analyses). Le « type » de provenance correspond à la codification suivante :

- 0 = la provenance testée ne fait pas partie des peuplements classés de la forêt ni lors de la récolte des glands, ni en 2018.
- 1 = la provenance testée fait partie des peuplements classés en 2018
- 2 = la provenance testée était classée lors de la récolte mais ne l'est plus en 2018 (en régénération, amélioration...)
- 3 = la provenance testée a été récoltée sur plusieurs parcelles dont seulement quelques-unes sont classées en 2018.

Provenances	Détail de provenance				
	Région de provenance	Peuplements sélectionnés 2018	Ident_select	Parcelle testée	clust
ALLOGNY	QPE107	QPE107-004	2	118	A
BELLEME2	QPE104	QPE104-002	2	67	A
BERCE1	QPE106	QPE106-001	2	113	A
FONTAINEBLEAU1	QPE105	QPE105-002	2	544	A
FONTAINEBLEAU3	QPE105	QPE105-002	2	854	A
LA_HAIE_RENAUT	QPE212	QPE212-002	2	31, 32	A
MONTECOT_ET_SENONCHE	QPE104	QPE104-005	3	39 Montecot, 161 Senonche	A
PONTIGNY	QPE212	QPE212-006	2	108, 109	A
PREMERY	QPE422	QPE422-003	3	61, 62, 63	A
TRONCAIS1	QPE411	QPE411-002	1	89	A
BERTRANGES	QPE422	QPE422-002	1	253	A
DREUILLE	QPE411	QPE411-003	1	37, 41	A
SOUDRAIN	QPE107	QPE107-003	1	115	A
MOULIERES	QPE311	QPE311-003	1	251	A
MONTARGIS	QPE105	QPE105-001	1	211	A
BELLEME1	QPE104	QPE104-002	1	3	A
RENOVALDIEU2	QPE104	QPE104-002	2	118, 119	A
BLOIS1	QPE106	QPE106-003	2	33	A
BLOIS2	QPE106	QPE106-003	1	136	A
CHATEAUROUX	QPE107	QPE107-007	1	217, 218, 221	A
ST_AUBIN_DU_CORMIER	QPE103	QPE103-001	1	34, 36, 38, 40, 42, 44, 46, 48, 50, 80, 81, 82, 83, 84	A
RENOVALDIEU1	QPE104	QPE104-001	1	4, 5	A
BRIDE1	QPE203	QPE203-001	1	116, 117	A
BOMMIERS	QPE107	QPE411-001	2	126	A
TRONCAIS2	QPE411	QPE411-002	1	132	A
BERCE2	QPE106	QPE106-001	2	119	E
LEMBACH	QPE204	QPE204-003	2	51, 52	E
ORLEANS1	QPE105	QPE105-006	2	868	E
ORLEANS2	QPE107	QPE105-006	0	807, 808	E
CHANDELAIS	QPE106	QPE106-002	1	14	E
BELLEME3	QPE104	QPE104-002	2	68	E
LA_NEUVILLE_EN_HEZ	QPE102	QPE102-002	2	237	E
PERSEIGNE	QPE104	QPE104-003	2	168	E
GROSBOIS	QPE411	QPE411-009	2	421, 422	F
LES_ETANGS	QPE205		2	5, 6, 7	F
MOLADIER	QPE411	QPE411-007	3	117, 119	F
VINCENCE	QPE422	QPE422-008	3	89 - 92	F
WESTHOFFEN	QPE204	QPE204-011	1	63	F

Détail de provenance					
Provenances	Région de provenance	Peuplements sélectionnés 2018	Ident_select	Parcelle testée	clust
LONGCHAMP	QPE205	QPE205-002	1	54	F
BOULOGNE	QPE106	QPE107-001	1	120-121	F
GRESIGNE	QPE403	QPE362-001	2	75	F
BEZANGE	QPE203	QPE203-008	2	26, 27	G
HASLASH	QPE204		2	33	G
NICEY	QPE212		0	22, 23, 24, 25	G
SERQUEUX	QPE203		2	52, 54, 69	G
ST_SAUVANT	QPE311	QPE311-001	2	35	G
TREMONZEY_ET_FONTENOY	QPE203	QPE203-015	3	35, 36	G
ADE	QPE362	QPE362-003	1	7	G
BERCE12	QPE106	QPE106-001	2	113, 119	G
ST_GERMAIN	QPE105	QPE105-007	2	141	G
GUERIGNY	QPE422	QPE422-001	1	39	G
RUSSY	QPE106	QPE106-004	1	37	G
SOULONGIS	QPE411	QPE411-005	1	22, 23	G
LE_TEMPLÉ2	QPE212	QPE212-003	1	50, 51	G
BUSSIÉRES	QPE203	QPE203-003	1	58, 59, 60	G
HAGUENAU1	QPE204		0	1230	H
HAGUENAU2	QPE204		0	1259	H
ROMESBERG	QPE203	QPE203-029	0	13, 14	H
ST_JEAN	QPE203	QPE203-002	2	155	H
LE_TEMPLÉ1	QRO100		2	35, 36, 37, 38, 40	H
COMPIEGNE2	QPE102	QPE102-003	1	4040	H
VOUILLE	QPE311	QPE311-002	1	34	I
TRACONNE	QPE212		2	164, 165	I
PARC_ST_QUENTIN	QPE102	QPE102-001	3	23	J
COMPIEGNE1	QRO100	QRO100-006	1	21	J
LISLE	QRO100	QRO100-002	1	15,16	K
MEES	QRO361	QRO361-030	1	43, 44, 45, 46, 47, 48	K
BAREILLES	QPE601	QPE601-001	0	33, 34, 35, 37	L
STEINBACH	QPE204		0	102	L
STILL	QPE204		0	28, 29	L
BRIDE2	QPE203	QPE203-001	1	95, 96, 97, 99, 100, 101, 116, 117, 119, 120, 121, 123	L
FONTAINEBLEAU2	QPE105	QPE105-002	2	853	M
STURZELBRONN	QPE204	QPE204-006	1	151, 152	M
VACHERES	QPE500		0	1	D
VACHERES		0	1	1	D



## OURS

La revue *RenDez-Vous techniques* est destinée au personnel technique de l'ONF, quoique ouverte à tous les lecteurs (étudiants, établissements de recherche et autres instances forestières et environnementales, notamment). Revue R&D et de progrès technique, elle vise à étoffer la culture technique au-delà des outils ordinaires de la gestion (guides sylvicoles, outils de diagnostic, etc.). Son esprit est celui de la gestion durable et « multifonctionnelle » qui, face aux défis des changements globaux, doit aussi s'adapter en contexte d'incertitudes. Son contenu : état de l'art et résultats de la recherche dans les domaines de R&D prioritaires, mais aussi porté à connaissance de méthodes et savoir-faire, émergents ou éprouvés, clairement situés vis-à-vis des enjeux de l'établissement ; le progrès technique concerne toutes les activités de l'ONF en milieu naturel et forestier, en relation avec le cadre juridique et les questionnements de la société.

### Directeur de publication

Albert Maillet

### Rédactrice en chef

Christine Micheneau

### Comité éditorial

Olivier Rousset, Albert Maillet, Xavier Bartet, Éric Dubois, Didier Pischedda, Stéphanie Prieur

### Conception graphique

Pollen Studio

### Réalisation

Pollen Studio

### Crédit photographique page de couverture

Paul Spanu / ONF

—

### Périodicité

4 numéros ordinaires par an

### Accès en ligne

[www.onf.fr](http://www.onf.fr)

Accès à l'ensemble de la collection : via la notice d'un numéro quelconque (Détails/collection)

### Renseignements

ONF - documentation technique et générale, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau  
Contact :

[documentalistes@onf.fr](mailto:documentalistes@onf.fr)

### Pour soumettre un article

Contactez la rédaction : [rdvt@onf.fr](mailto:rdvt@onf.fr)

### Dépôt légal

Janvier 2023

