AMÉNAGEMENT ET GESTION

# Une sylviculture dynamique des chênaies sessiliflores favorise la résilience des arbres après une forte sécheresse

Anna Schmitt[1,2], Raphaël Trouvé[3], Sandrine Perret[4], Aurore Calas[5], Ingrid Seynave[1], François Lebourgeois[1*]

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva, F-54000, Nancy, France
2. Office national des forêts, Unité Territoriale de Vesoul, F-70000, Vesoul, France
3. School of Ecosystem and Forest Sciences, University of Melbourne, Richmond, VIC 3121, Australia
4. INRAE Val de Loire, Unité de Recherche « Écosystèmes forestiers », F-45290, Nogent-sur-Vernisson, France
5. Office national des forêts, Département RDI, pôle de Boigny, F-45760, Boigny-sur-Bionne, France

*Auteur correspondant : francois.lebourgeois@agroparistech.fr
ORCID : 0000-0002-2040-6150

**Une sylviculture dynamique des chênaies sessiliflores favorise la résilience des arbres après une forte sécheresse**

Les effets de la densité du peuplement, du statut social et des conditions locales de bilan hydrique estival ont été analysés sur la résistance (Rt), la récupération (Rc) et la résilience (Rs) à la sécheresse de 2003. La croissance radiale a été étudiée sur 269 jeunes chênes sessiles échantillonnés dans le réseau d'expérimentations sylvicoles du GIS Coop. Il apparaît une interaction forte entre les conditions locales de bilan hydrique et la densité : diminuer la densité augmente la résistance, la récupération et la résilience des arbres particulièrement sur les sites secs. Cet effet est indépendant du statut social.

**Dynamic silviculture of sessile oak stands favours tree resilience following severe drought**

We investigated the effects of stand density, social status and local summer water balance conditions on sessile oak (*Quercus petraea*) resistance (Rt), recovery (Rc) and resilience (Rs) to the 2003 drought. Basal area increments were collected by coring 269 young trees sampled from a French permanent network of silvicultural plots (GIS Coop). We showed a strong interaction between local water balance and stand density: decreasing stand density increased Rt, Rs, and Rc, particularly in dry sites. The effect was independent of the social position of the trees within the stand.

**Messages clés :**

- Les peuplements en situation hydrique favorable ont été les plus exposés à la sécheresse de 2003.
- Diminuer la densité a augmenté la résistance, la récupération et la résilience des chênes sessiles.
- L'effet a été particulièrement fort dans les conditions stationnelles les plus sèches.

**Mots clés :** Chêne sessile, sécheresse, croissance radiale, résistance, résilience, GIS Coop, sylviculture

**Highlights:**

- Stands with favourable water conditions were most exposed to the 2003 drought.
- Decreasing stand density increased *Quercus petraea* resistance, recovery and resilience.
- This effect was particularly marked under the driest stand conditions.

**Keywords:** Sessile oak, drought, radial increment, resistance, resilience, GIS Coop, silviculture

Citation de l'article : Schmitt, A., Trouvé, R., Perret, S., Calas, A., Seynave, I., & Lebourgeois, F. (2023).Une sylviculture dynamique des chênaies sessiliflores favorise la résilience des arbres après une forte sécheresse. *Revue forestière française*, 74(1), 29-44. https:doi.org/10.20870/revforfr.2023.7411

Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

Dans les décennies à venir, le réchauffement climatique pourrait se traduire par des vagues de chaleur et des sécheresses plus fréquentes, entraînant des changements dans la composition des écosystèmes (Jentsch & Beierkuhnlein, 2008) et des mortalités importantes des arbres (Neumann *et al*., 2017 ; Taccoen *et al*., 2019). La gestion de l'eau dans les peuplements forestiers est donc essentielle pour minimiser les risques de dysfonctionnement (Granier *et al*., 1999) et l'adaptation des itinéraires sylvicoles pour réduire les contraintes est une préoccupation importante des gestionnaires forestiers (Lebourgeois *et al*., 2017 ; Legay *et al*., 2007 ; Seynave *et al*., 2018).

La croissance radiale de l'arbre est souvent utilisée comme indicateur de vigueur (Cailleret *et al.*, 2016) et l'analyse des cernes permet de quantifier l'impact d'évènements climatiques sur les arbres. Leur réponse à un stress peut alors être analysée par différents indicateurs révélant les effets directs et différés : la résistance (Rt), la récupération (Rc) et la résilience (Rs) (Lloret *et al.*, 2011 ; Pretzsch *et al.*, 2013). Dans le cas de la croissance radiale, Rt décrit le degré de changement de la croissance pendant la perturbation et Rc et Rs traduisent la capacité de l'arbre à récupérer sa croissance annuelle après celle-ci.

L'effet des éclaircies sur la croissance des arbres a été étudié sur de nombreuses essences et sur des aires géographiques variées (Sohn *et al.*, 2016). Sur le court et le moyen terme (1~10 ans), l'éclaircie entraîne une augmentation de la croissance des arbres restants, augmentation généralement positivement corrélée à l'intensité d'éclaircie. Les mécanismes écophysiologiques sous-jacents sont variés et difficiles à analyser. En effet, diminuer la densité modifie le microclimat (lumière, température, eau, vent) à l'intérieur du peuplement (Aussenac, 2000), ce qui entraîne d'importants changements dans la photosynthèse et la transpiration des arbres. Ces mécanismes modifient l'allocation du carbone dans les différents compartiments et donc finalement la croissance, la forme et la taille des arbres restants (Trouvé *et al*., 2015). En fait, après une éclaircie, la disponibilité en eau du sol augmente significativement au moins à court et moyen termes, et ce avant la fermeture du couvert arboré ou arbustif (Aussenac *et al.*, 1995 ; Aussenac *et al.*, 1984).

La quantité d'eau à partager pour les arbres restants augmentant, les relations entre la croissance de leurs cernes et le climat peuvent changer, particulièrement en cas de sécheresse. Ces changements dans les relations varient selon la fréquence et l'intensité des éclaircies et donc plus globalement selon la densité du peuplement (Bréda *et al.*, 2006 ; Lebourgeois *et al.*, 2014 ; Sohn *et al.*, 2016). Finalement, la réduction de la compétition dans un peuplement a été mise en avant comme stratégie pour faire face aux changements climatiques (D'Amato *et al.*, 2011, 2013 ; Lebourgeois *et al.*, 2017 ; Legay *et al.*, 2007 ; Lindner *et al.*, 2010), pour améliorer à la fois la résistance et la résilience des arbres et des peuplements aux sécheresses prononcées. Cependant, il est encore difficile de tirer des conclusions définitives en raison de la complexité des interactions entre les différents facteurs : espèce, type de sécheresse considéré (sécheresses de printemps ou d'été par exemple), intensité et fréquence des éclaircies, délai entre l'éclaircie et la sécheresse, capacité de rétention en eau du sol sur le site, densité initiale du peuplement, position sociale de l'arbre dans le peuplement, taille ou âge de l'arbre… (Sohn *et al.*, 2016). Cette complexité provient également du fait que certaines analyses ont été menées sur des dispositifs expérimentaux ou des réseaux d'observation qui n'ont pas été pensés spécifiquement pour répondre à des questions de gestion forestière. Ainsi, face à ces nouveaux enjeux, les réseaux d'expérimentations sylvicoles à long terme sont devenus des outils essentiels pour tester et quantifier les effets d'itinéraires techniques contrastés sur la dynamique des arbres et des peuplements et la réponse au climat et à ses aléas (D'Amato *et al.*, 2011 ; Lebourgeois *et al.*, 2017 ; Pretzsch *et al.*, 2019 ; Seynave *et al.*, 2018 ; Trouvé *et al.*, 2019).

Dans cette étude, nous avons exploré les effets de la densité de peuplement, du statut social et des conditions hydriques du site sur la réponse de la croissance radiale au climat de peuplements de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.). Nous avons recherché comment ces facteurs ont influencé la croissance pendant et après la forte sécheresse (2003) grâce à l'analyse de la résistance, de la récupération et de la résilience trois années après cet évènement (Lloret *et al.*, 2011 ; Pretzsch *et al.*, 2013). Nous nous sommes concentrés sur la sécheresse de 2003 (associée à des chaleurs extrêmes), qui a été l'une des plus importantes des dernières décennies en Europe (Bréda *et al.*, 2004) et dont les climatologues laissent entendre que les conditions climatiques extrêmes de l'été 2003 pourraient être à l'avenir considérées comme « normales ». Les données de cernes ont été récoltées sur 269 arbres échantillonnés dans le réseau GIS Coop Chêne sessile (Seynave *et al*., 2018). Ce réseau se compose d'arbres jeunes (~ 10 à 40 ans) et couvre une gamme maximale de densités de peuplements, allant de l'auto-éclaircie (densité maximale) à l'absence de compétition entre les arbres (faible densité – croissance libre). Il couvre également une large gamme de conditions hydriques allant d'un niveau de sécheresse estivale modéré à élevé (voir partie Matériels et méthodes).

Notre étude fait suite aux travaux de Trouvé *et al.* (2017) menés à partir de données collectées dans un autre réseau expérimental de long terme dans des peuplements âgés (~ 100 ans) et réguliers. Ces précédents travaux ont clairement montré l'importance de diminuer la densité pour réduire les effets de la sécheresse extrême de 1976

sur la croissance des chênes sessiles ainsi que l'importance de bien prendre en compte les conditions écologiques locales pour raisonner la gestion (Lebourgeois *et al.*, 2017 ; Trouvé *et al.*, 2017). Si ces travaux ont apporté des éléments de réponse concrets, la gamme de densité étudiée est apparue limitée [indice de densité relative, RDI (Reineke, 1933), allant de 0,5 à 1] alors que les itinéraires techniques réfléchis par les forestiers pour faire face aux changements environnementaux correspondent à des peuplements beaucoup moins denses (valeurs de RDI inférieures à 0,5) (Lebourgeois *et al.*, 2017 ; Seynave *et al.*, 2018). Il est donc apparu nécessaire de vérifier si la diminution de la densité au-delà des seuils actuellement admis (RDI < 0,5) améliorerait encore la résistance et la résilience des arbres aux sécheresses.

L'étude précédente a considéré des chênes âgés d'environ 100 ans, correspondant à la phase de maturation des peuplements. Or, une meilleure compréhension de la réponse sur des arbres plus jeunes est également indispensable pour mieux juger de l'intérêt d'itinéraires techniques plus dynamiques à un stade de développement précoce pour atténuer l'impact de sécheresses intenses sur la croissance des arbres.

Ainsi, pour apporter un éclairage nouveau sur l'importance de diminuer nettement la densité de peuplement à un stade plus précoce de développement (jeunes arbres de moins de 40 ans aux stades perche et petit bois), nous avons réalisé une nouvelle analyse à partir du réseau GIS Coop couvrant trois conditions de densité contrastées (densités faible, moyenne et forte ; RDI ~ 0,2, 0,5 et 1, respectivement) et trois niveaux de sécheresse estivale (faible, moyenne et forte ; Bilan hydrique estival moyen (1997-2002) (BH) ~ – 100, – 130 et – 180 mm, respectivement) (voir partie "Matériel et méthodes" pour l'explication détaillée). En écho aux résultats obtenus par Trouvé *et al.* (2017), on s'attend à ce que les peuplements moins denses soient plus résistants et récupèrent mieux suite à une sécheresse extrême et que la résilience soit plus faible dans les meilleures conditions. On suppose également que, selon sa position sociale dans le peuplement (dominant, codominant et dominé), le comportement de l'arbre change.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Zone d'étude et dispositif expérimental

Les données proviennent de quatre sites expérimentaux du « réseau Chênes » de la coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers (GIS Coop, https://www6.inrae.fr/giscoop/) (Lebourgeois *et al.*, 2017 ; Seynave *et al.*, 2018 ; Trouvé *et al.*, 2017). Ce réseau expérimente l'effet de la compétition sur la croissance des arbres et des peuplements de Chêne sessile.

Pour cela, des sites expérimentaux sont installés sur l'ensemble de l'aire de répartition du Chêne sessile dans des jeunes peuplements et suivis sur le long terme. Sur chaque site, des placettes contiguës d'environ 1 ha sont installées. Sur ces placettes, des traitements sylvicoles différents sont appliqués afin de contrôler le niveau de densité. Ces traitements sont définis pour l'ensemble du réseau ; un même traitement est donc appliqué sur plusieurs sites. Ils permettent d'expérimenter des peuplements très denses (sans intervention sylvicole) jusqu'à des peuplements très clairs où les arbres sont en croissance libre (croissance hors compétition).

Les sites sélectionnés sont situés dans les plaines du Nord de la France (tableau 1, p. 32). Le site Parroy est soumis à un climat semi-continental. Il est défini comme le site « humide ». Les sites de Grosbois et Réno-Valdieu correspondent à un climat océanique altéré avec des conditions « mésophiles ». Montrichard est le site « sec ». Les conditions « humide », « mésophile » et « sèche » correspondent aux trois niveaux de bilan hydrique climatique estival moyen (BH) utilisés comme des éléments de stratification (voir partie "Données climatiques et modélisation du bilan hydrique"). Sur ces 4 sites, les peuplements sont issus de régénération naturelle et sont jeunes (26 ± 8 ans en 2003) (tableau 2, p. 33).

Sur chacun, 3 placettes (2 exceptionnellement) ont été retenues, correspondant à des conditions de compétition très contrastées. Les placettes sont inventoriées tous les 4 ans depuis leur installation (1995 à 1997 selon le site) et sont éclaircies dans le même hiver que l'inventaire dès lors que la densité de la placette dépassait les trajectoires prévues de couple densité-âge (Ginisty *et al.*, 2015). L'éclaircie a toujours été réalisée avant le début de la saison de végétation.

**Tableau 1** | Conditions climatiques des quatre sites expérimentaux du « réseau Chênes » du GIS Coop (longitude et latitude sous le nom du site)

Le tableau précise les valeurs moyenne, minimale et maximale (entre parenthèses) par site sur la période 1997-2012. Pour l'hiver, température moyenne (en °C) sur la période décembre-janvier-février. Pour l'été, cumuls des valeurs sur la période juin à août. La réserve utile maximale en eau du sol (RUM) a été calculée sur une profondeur de 100 cm. Les sites ont été classés par classe de bilan hydrique (humide, mésophile et sec). Voir le texte pour les explications détaillées.

| Variables climatiques | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Site | Moyennes annuelles | | | Hiver | | Été | | Classe de BH (BHc) | RUM (mm) |
| | T (°C) | P (mm) | VPD (hPa) | T (°C) | P (mm) | BH (mm) | DE (mm) | | |
| Parroy 6,6554-48,6701 | 10,4 (9,2-11,1) | 856 (579-1031) | 2,9 (2,6-4,3) | 2,6 (0-4,5) | 227 (122-410) | -96 (-218 et 91) | 48 (0 et 142) | Humide | 174 |
| Grosbois 2,9933-46,5022 | 11,3 (10-12,2) | 749 (633-881) | 3,4 (2,9-5,0) | 3,7 (1,2-6,4) | 224 (128-350) | -122 (-218 et 16) | 76 (4 et 159) | Mésophile | 120 |
| Réno-Valdieu 0,6757-48,5289 | 10,6 (9,5-11,4) | 827 (653-1071) | 2,7 (2-3,8) | 4 (1,0-6,2) | 185 (123-335) | -129 (-196 et 31) | 67 (2 et 111) | Mésophile | 150 |
| Montrichard 1,1789-47,3748 | 11,6 (10,4-12,3) | 698 (450-837) | 2,9 (2-4) | 4,6 (1,7-7,0) | 161 (89-253) | -182 (-254 et -80) | 109 (40 et 172) | Sec | 194 |

Dispositif en forêt domaniale de Reno-Valdieu (61) correspondant à l'itinéraire technique RDI = 0,5 (avril 2014)
Photo © Sandrine Perret

**Tableau 2** | Caractéristiques dendrométriques des quatre sites expérimentaux du « réseau Chênes » du GIS Coop (longitude et latitude sous le nom du site)

Les différents critères sont donnés pour l'année 2003 et pour les mesures issues du dernier inventaire réalisé avant l'éclaircie la plus récente (2009 pour Réno-Valdieu, 2011 pour Montrichard et 2012 pour Parroy et Grosbois). RDIc = Classe d'indice de densité relative (acronyme utilisé dans le texte). Ho (m) [c'est-à-dire hauteur dominante à 30 ans, voir Trouvé *et al.*, 2019] et Dg (cm) : diamètre quadratique moyen. N = Nombre de tiges à l'hectare. G = Surface terrière en m²/ha.

| Caractéristiques des sites | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Site | Traitement | RDIc | Âge en 2003 | RDI | | N (nb/ha) | | G (m²/ha) | |
| | | | | 2003 | Dernier invent. | 2003 | Dernier invent. | 2003 | Dernier invent. |
| Parroy 6,6554-48,6701 | Croissant | Faible | 24 | 0,29 | 0,25 | 494 | 128 | 8,8 | 8,7 |
| | 1 | Élevé | 25 | 0,96 | 1,11 | 3988 | 2318 | 25,1 | 33,8 |
| Grosbois 2,9933-46,5022 | 0 | Faible | 19 | 0,06 | 0,12 | 266 | 126 | 1,5 | 4,4 |
| | 0,5 | Moyen | 22 | 0,57 | 0,51 | 5660 | 1295 | 13 | 15 |
| | Décroissant | Élevé | 23 | 0,8 | 0,95 | 19689 | 3828 | 16,3 | 24,2 |
| Réno-Valdieu 0,6757-48,5289 | 0,25 | Faible | 37 | 0,25 | 0,39 | 378 | 374 | 7,6 | 13 |
| | 0,5 | Moyen | 37 | 0,56 | 0,52 | 1089 | 634 | 16,7 | 16,5 |
| | 1 | Élevé | 37 | 0,95 | 1,04 | 2759 | 1786 | 27,3 | 31,4 |
| Montrichard 1,1789-47,3748 | 0 | Faible | 20 | 0,04 | 0,11 | 159 | 138 | 1,1 | 3,7 |
| | 0,5 | Moyen | 20 | 0,35 | 0,6 | 3364 | 2142 | 7,8 | 16 |
| | 1 | Élevé | 18 | 1,08 | 1,04 | 17814 | 6413 | 21,9 | 25 |

| Caractéristiques des sites | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Site | Ho (m) | | Dg (cm) | | Dates des éclaircies |
| | 2003 | Dernier invent. | 2003 | Dernier invent. | |
| Parroy 6,6554-48,6701 | 11,7 | 14 | 15,1 | 29,4 | 1996, 2004, 2012 |
| | 14,2 | 18,5 | 9,2 | 13,6 | pas d'éclaircie |
| Grosbois 2,9933-46,5022 | 5,9 | 9,6 | 8,4 | 21,1 | 1996, 2000, 2004, 2008, 2012 |
| | 8,9 | 13,3 | 5,7 | 12,1 | 1996, 2000, 2004, 2008, 2012 |
| | 9,3 | 14,2 | 3,9 | 9 | 2008, 2012 |
| Réno-Valdieu 0,6757-48,5289 | 15,4 | 17,2 | 15 | 21 | 1997, 2001, 2009 |
| | 16 | 18,4 | 14 | 18,2 | 1997, 2005, 2009 |
| | 16,9 | 19,6 | 13,3 | 15 | pas d'éclaircie |
| Montrichard 1,1789-47,3748 | 6,4 | 8,8 | 9,5 | 18,5 | 1995, 1999, 2003, 2007, 2011 |
| | 7,9 | 11,3 | 5,4 | 9,8 | 1995, 1999, 2003, 2007, 2011 |
| | 8,6 | 12,7 | 4 | 7 | pas d'éclaircie |

Dispositif en forêt domaniale de Reno-Valdieu (61) correspondant à l'itinéraire technique RDI = 1 (témoin sans éclaircie) (avril 2014)
Photo © Sandrine Perret

## Données climatiques et modélisation du bilan hydrique

Les données climatiques proviennent du modèle climatique Safran (Vidal *et al.*, 2010). Nous avons extrait les données de précipitations (P) et de température (T) pour la période 1997-2012 (tableau 1, p. 32). À partir de celles-ci, nous avons calculé l'évapotranspiration potentielle (ETP) et le bilan hydrique « climatique » (BH) (Lebourgeois & Piedallu, 2005). L'ETP a été calculée selon la formule de Turc et le BH comme un indice de la quantité d'eau restant disponible pour les arbres une fois que l'évaporation et la transpiration ont retiré une partie de l'eau provenant des précipitations (BH = P – ETP). Nous avons également utilisé les méthodes de modélisation développées par Thornthwaite et Mather (1955) pour calculer le bilan hydrique du sol (Thornthwaite & Mather, 1955 ; Trouvé *et al.*, 2015). La capacité maximale de rétention d'eau du sol (RUM en mm) a été calculée pour chaque site à l'aide du package R EUPTF (Toth *et al.*, 2015) en se basant sur la texture, la profondeur et le pourcentage en éléments grossiers de chaque horizon jusqu'à une profondeur de 100 cm. La principale sortie de la modélisation du bilan hydrique est le déficit d'évaporation (DE = évapotranspiration potentielle – évapotranspiration réelle). Le déficit de pression de vapeur (VPD) a également été calculé (Trouvé *et al.*, 2015). Comme le climat est différent d'un site à l'autre, nous avons enfin calculé les anomalies de bilans hydriques pour comparer les sécheresses estivales (valeurs cumulées (mm) de BH ou DE pour la période de juin à août) entre sites (équations 1 et 2, ci-dessous).

## Variables de peuplement et des arbres

Nous avons utilisé l'indice de densité relative (RDI) comme indice de la densité du peuplement pour deux raisons principales. D'abord, il a été utilisé pour définir et appliquer les traitements dans les placettes du réseau GIS Coop (Seynave *et al.*, 2018). Ensuite, cet indice est relativement indépendant de l'âge du peuplement et de la fertilité du site (Reineke, 1933). Le RDI situe la densité (N, en nombre de tiges/ha) par rapport au seuil de densité d'auto-éclaircie (Nmax, en nombre de tiges/ha) pour le diamètre quadratique moyen actuel (Dg, en cm). Nous l'avons calculé à partir des formules de Dhôte & Hervé (2000) calibrées pour le Chêne sessile dans son aire de production en France (équation 3, ci-dessous). Les RDI actuels des placettes sélectionnées vont de ~ 0,1 à 1,1 (tableau 2, p. 32).

$$RDI = \frac{N \times Dg^{1,701}}{171582} \quad (3)$$

Sur le réseau Chênes du GIS Coop, six traitements sylvicoles, correspondant à des niveaux de compétition sont appliqués : quatre traitements avec un RDI constant au cours de la vie du peuplement (RDI ~ 0 ; 0,25 ; 0,5 et 1), un avec un RDI croissant et un avec un RDI décroissant. Dans le site mésophile de Grosbois, et conformément à la trajectoire définie par le protocole, la phase de décroissance du RDI n'a débuté qu'en 2008 (première éclaircie). En 2012, avant exploitation de la 2e éclaircie, le RDI valait 0,95

$$Anomalie\ BH_{année\ i} = \frac{\text{BH estival observé}_{année\ i} - \text{BH estival moyen}_{(1997\text{-}2012)}}{\text{Écart-type BH estival}_{(1997\text{-}2012)}} \quad (1)$$

$$Anomalie\ DE_{année\ i} = \frac{\text{DE estival observé}_{année\ i} - \text{DE estival moyen}_{(1997\text{-}2012)}}{\text{Écart-type DE estival}_{(1997\text{-}2012)}} \quad (2)$$

(tableau 2, p. 33). De même, le RDI dans le site humide Parroy soumis à un RDI croissant est resté faible (< 0,30 en 2012) (tableau 2, p. 33). Nous avons donc considéré les traitements à RDI croissant et décroissant comme des traitements à RDI constant sur la période considérée. Nous avons finalement défini trois classes de densité (RDIc) : faible (RDI moyen en 2003 de 0,16 et en 2012 de 0,22), moyenne (0,51 et 0,53) et forte (0,95 et 1,03) (tableau 2, p. 33).

Pour définir les statuts sociaux au sein des placettes, tous les arbres ont été classés par ordre de diamètre croissant et un rang leur a été attribué (Trouvé *et al.*, 2017). Ce rang a alors été divisé par le nombre d'arbres dans la placette. Il a ensuite été regroupé en trois catégories de statut social (SSc) : les arbres ayant un rang de diamètre inférieur à 0,3 en 2012 sont considérés comme « dominés » (dé) ; les arbres ayant un rang de diamètre entre 0,3 et 0,6 en 2012 sont considérés comme « codominants » (Co) ; et les arbres ayant un rang de diamètre supérieur à 0,6 en 2012 sont considérés comme « dominants » (D). L'introduction de ces seuils évite des biais de sélection subjective et découpe objectivement la population en trois. Cependant, il faut être très prudent lors de l'interprétation des résultats des différents statuts sociaux dans les différents traitements de densité. Avec notre définition, les arbres dans les peuplements à forte densité sont plus « dominés » que ceux dans les peuplements à densité intermédiaire ou faible. Dans ce dernier cas, il est difficile de parler d'arbres vraiment dominés. Dans notre analyse, nous aurions pu utiliser la terminologie « petit / moyen / gros » mais nous avons préféré conserver la terminologie usuelle même si cela peut prêter à confusion pour la densité la plus faible. Ainsi, pour éviter toute mauvaise interprétation, il apparaît plus important d'analyser l'interaction statut social et classes de densité et classe de bilan hydrique que le seul effet statut social.

## Indices de réponse à la sécheresse de 2003

Pour chaque traitement (RDI ~ 0,20, ~ 0,50 et ~ 1,0), les séries individuelles de croissance des arbres échantillonnés en 2012 (19 à 29 arbres par traitement répartis par statut social ; total = 269 arbres, une carotte par arbre) (tableau 3, p. 36) ont été mesurées avec une résolution de 0,01 mm puis interdatées progressivement en détectant des années de référence régionales (« années caractéristiques ») avec la macro POINTER (Mérian, 2012) développée sur le logiciel R (R Development Core Team, 2010). Les accroissements de surface terrière annuels individuels (BAI en $cm^2$/an) ont ensuite été calculés. Comme les BAI dépendent fortement de l'âge cambial (c'est-à-dire âge de l'arbre au moment de l'élaboration du cerne annuel), les 4 298 BAI bruts ont été standardisés en se basant sur la courbe de référence « âge-BAI » calculée pour les dispositifs échantillonnés (Schmitt *et al.*, 2020).

Chaque valeur de BAI a ainsi été divisée par la valeur moyenne attendue pour l'âge correspondant, supprimant ainsi le signal relatif à l'âge dans les variations observées (données de BAI exprimées alors en pourcentages). Pour chacun des 269 arbres, trois indices de réponse à la sécheresse de 2003 ont été calculés selon les équations suivantes (équations 4, 5, et 6) (Lloret *et al.*, 2011 ; Pretzsch *et al.*, 2013). « S » correspond au BAI standardisé ($BAI_s$) de l'année 2003. AvS est le $BAI_s$ moyen des trois années précédant la sécheresse (2000-2002). Cette période a été choisie pour ne pas inclure les arrière-effets de la sécheresse de 1998. ApS est le $BAI_s$ moyen des trois années suivant 2003 (2004-2006). Cette période a été choisie pour éviter l'année 2007 particulièrement humide à très forte croissance.

Pour la résistance « Rt », une valeur de 1 indique que la sécheresse n'a pas d'effet sur la croissance (résistance complète). Plus Rt diminue et plus la perte de croissance est forte correspondant à une moindre résistance. Pour la récupération « Rc », une valeur inférieure à 1 correspond à une absence de récupération dans les 3 années, c'est-à-dire que la croissance continue de baisser ou ne repart pas après l'évènement extrême. Seule une valeur supérieure à 1 indique une récupération, c'est-à-dire une croissance qui augmente de nouveau une fois la période de stress passée. Pour la résilience « Rs », les valeurs égales ou supérieures à 1 correspondent à un retour au niveau de croissance initial (c'est-à-dire niveau avant le stress) ou à une croissance supérieure. Des valeurs inférieures à 1 indiquent la persistance d'une croissance ralentie.

$$(4) \qquad Résistance\,(Rt) = \frac{S}{AvS} = \frac{BAI_{s2003}}{BAI_{s2000\text{-}2002}}$$

$$(5) \qquad Récupération\,(Rc) = \frac{ApS}{S} = \frac{BAI_{s2004\text{-}2006}}{BAI_{s2003}}$$

$$(6) \qquad Résilience\,(Rs) = \frac{Aps}{AvS} = \frac{BAI_{s2004\text{-}2006}}{BAI_{s2000\text{-}2002}}$$

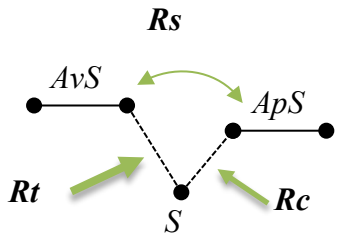


**Tableau 3** | Caractéristiques dendrométriques des 269 chênes échantillonnés dans les quatre sites expérimentaux du « réseau Chênes » du GIS Coop (voir tableau 2, p. 33)

N = Nombre d'arbres. Dia (std) = diamètre moyen en cm à 1,30 m et écart-type. LC (std) = largeur moyenne des cernes en mm et écart-type. Âge (std) = âge moyen à 1,30 m en 2012 et écart-type (ajouter environ 10 ans pour estimer l'âge total des arbres). Pour chaque site, les données ont été classées par classe de RDI (RDIc) et Statut Social (SSc) (Dominant, Codominant et dominé). Voir texte pour les explications détaillées.

| Site humide (Parroy) | | | | | Site mésophile (Grosbois) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| RDIc et SSc | N | Dia (std) | LC (std) | Âge (std) | N | Dia (std) | LC (std) | Âge (std) |
| **Élevé** | | | | | | | | |
| Do | 9 | 9,9 (1,6) | 3,1 (1,03) | 31 (1,8) | 9 | 10,3 (3,3) | 3,2 (1,37) | 24 (3,2) |
| Co | 10 | 6,3 (1,5) | 2,0 (0,81) | 31 (3,0) | 8 | 7,3 (1,6) | 2,3 (0,77) | 24 (1,8) |
| dé | 9 | 3,3 (0,61) | 1,0 (0,61) | 29 (2,7) | 9 | 4,1 (1,0) | 1,3 (0,66) | 23 (1,7) |
| **Moyen** | | | | | | | | |
| Do | - | | - | - | 10 | 11,1 (3,7) | 3,47 (1,45) | 23 (3,5) |
| Co | - | | - | - | 9 | 9,4 (1,8) | 2,94 (1,06) | 24 (1,7) |
| dé | - | | - | - | 10 | 5,1 (1,9) | 1,59 (0,7) | 24 (2,0) |
| **Faible** | | | | | | | | |
| Do | 6 | 21,2 (1,9) | 6,6 (2,64) | 32 (2,6) | 6 | 17,4 (1,5) | 5,4 (1,54) | 20 (1,9) |
| Co | 7 | 17,4 (0,9) | 5,4 (1,98) | 32 (1,6) | 7 | 16,1 (3,3) | 5,0 (2,11) | 22 (1,6) |
| dé | 6 | 16,7 (1,1) | 5,2 (2,03) | 30 (2,4) | 7 | 13 (3,4) | 4,1 (1,76) | 20 (0,7) |

| Site mésophile (Réno-Valdieu) | | | | | Site sec (Montrichard) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| RDIc et SSc | N | Dia (std) | LC (std) | Âge (std) | N | Dia (std) | LC (std) | Âge (std) |
| **Élevé** | | | | | | | | |
| Do | 9 | 10,6 (2,7) | 3,3 (1,05) | 40 (1,9) | 8 | 7,0 (0,9) | 2,2 (0,61) | 23 (1,4) |
| Co | 8 | 5,6 (1,4) | 1,7 (0,65) | 42 (2,1) | 8 | 5,4 (0,5) | 1,7 (0,46) | 22 (1,7) |
| dé | 9 | 3,6 (1,5) | 1,1 (0,68) | 37 (4,0) | 8 | 3,1 (0,9) | 1,0 (0,44) | 22 (0,7) |
| **Moyen** | | | | | | | | |
| Do | 8 | 10,6 (1,6) | 3,3 (1,05) | 39 (2,4) | 9 | 9,1 (3,8) | 2,9 (1,39) | 21 (2,7) |
| Co | 8 | 7,9 (1,1) | 2,5 (0,92) | 40 (2,3) | 10 | 8,1 (1,2) | 2,5 (0,79) | 22 (1,5) |
| dé | 8 | 3,3 (2,3) | 1,0 (0,8) | 40 (1,8) | 9 | 4,1 (0,9) | 1,4 (0,59) | 22 (2,8) |
| **Faible** | | | | | | | | |
| Do | 8 | 15 (2,3) | 4,7 (1,69) | 38 (2,3) | 7 | 16,9 (4,8) | 5,3 (2,28) | 23 (3,4) |
| Co | 9 | 12,7 (2,1) | 4,0 (1,51) | 37 (3,5) | 6 | 14,5 (1,4) | 4,6 (1,47) | 23 (1,4) |
| dé | 8 | 10,5 (1,5) | 3,3 (1,23) | 36 (2,7) | 7 | 11,1 (1,4) | 3,5 (1,51) | 21 (0,8) |

### Analyses statistiques

Pour analyser l'effet de la sécheresse de 2003 sur les trois indices de réponse (Rt, Rs et Rc) et tester les interactions entre les différentes modalités des variables qualitatives (RDIc : densités faible, moyenne et forte ; BHc : sites sec, mésophile et humide ; SSc : arbres dominés, codominants et dominants), nous avons réalisé une analyse de la variance (ANOVA) suivie par les tests de significativité de Tukey pour identifier les groupes qui différaient significativement les uns des autres. Les analyses ont été réalisées sur la version de R 3.4.4 ; avec les fonctions 'aov' et 'lm' incluses dans R et la fonction « lsmeans » du package « lsmeans » (Lenth, 2016).

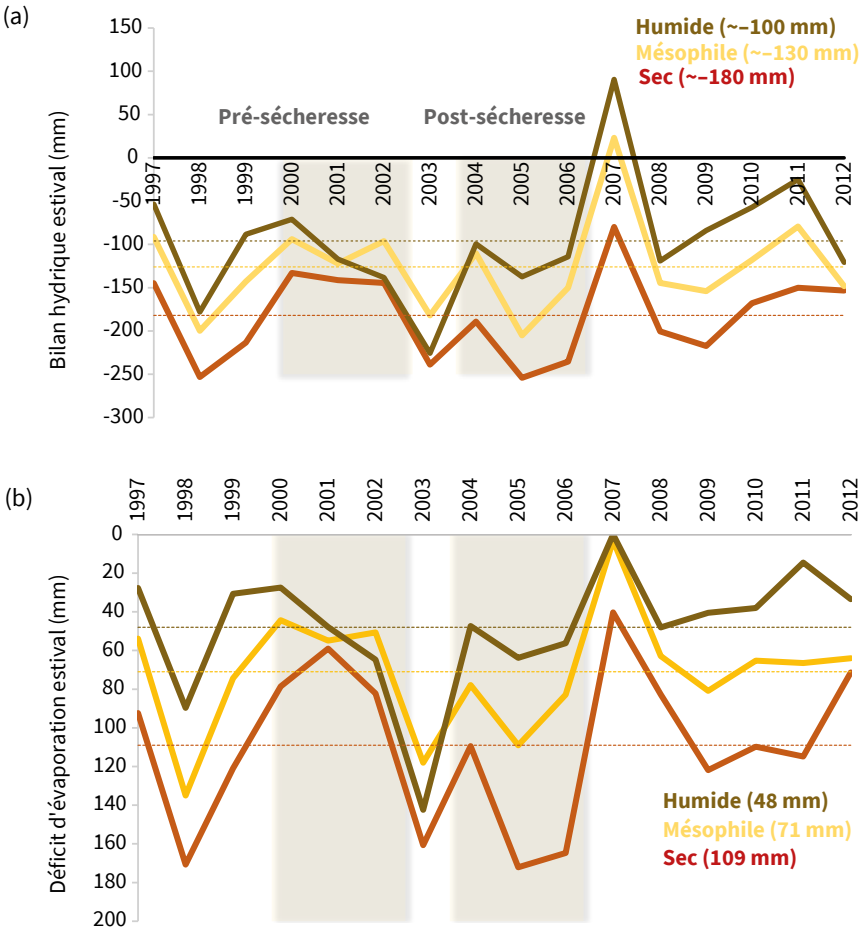
## RÉSULTATS

### Variabilité climatique pendant la période étudiée

De 1997 à 2012, le bilan hydrique estival (P – ETP) a été en moyenne égal à – 96 mm, – 126 mm et – 182 mm pour les sites humide, mésophile et sec (tableau 1, p. 32 et figure 1a, ci-dessous). Pour tous les sites, les années 2003 et 1998 ont été particulièrement sèches (moyennes respectivement de – 215 et – 210 mm). En revanche, l'année 2007 a été exceptionnellement humide (+ 11 mm). Le même classement est obtenu en considérant le déficit d'évaporation (DE = ETP – ETR) (tableau 1, p. 32 et figure 1b, ci-dessous).

**Figure 1** | Variation du bilan hydrique estival (juin à août) (BH = P – ETP) [a] et du déficit d'évaporation estival (DE = ETP – ETR) [b] entre 1997 et 2012 pour chaque classe de bilan hydrique (Sites humide, mésophile et sec ; valeurs de BH et DE estival moyens en mm entre parenthèses)

Site humide = Parroy ; Site mésophile = moyenne de Grosbois et Réno-Valdieu ; Site sec = Montrichard. Les lignes en pointillés correspondent aux moyennes sur toute la période. Les zones grisées correspondent aux périodes utilisées pour le calcul des indices de résistance, de récupération et de résilience autour de la sécheresse de 2003. Voir le texte pour les explications détaillées.



Les calculs des anomalies ont confirmé les conditions exceptionnelles en 1998, 2003 et 2007 (figure 2, ci-dessous). Les sécheresses en 1998 et 2003 ont été en moyenne ~ 1,3 fois plus intenses que les conditions normales. L'année 2007 a été ~ 2,5 fois plus humide que le climat moyen. Même si l'année 1998 a été sèche, nous l'avons exclue de l'analyse de Rt, Rs et Rc car elle était trop proche du début de l'application des traitements de RDI (entre 1995 et 1997, en fonction du site).

Les trois années (2000-2001-2002) précédant 2003 ont été proches de la moyenne voire plus humides (anomalies positives) (figure 2, ci-dessous). La seule exception est l'année 2002 pour le site humide qui a été légèrement plus sèche par rapport aux conditions climatiques moyennes (figure 2, ci-dessous). Après la sécheresse (2004-2005-2006), les conditions climatiques sont redevenues proches de la normale pour le site humide, mais sont restées sèches dans les sites sec et mésophile (anomalies négatives). Pour ces sites, 2004 a été une année assez normale mais 2005 et 2006 ont été plus sèches. Il est à noter que l'année 2005 a été plus sèche que l'année 2003.

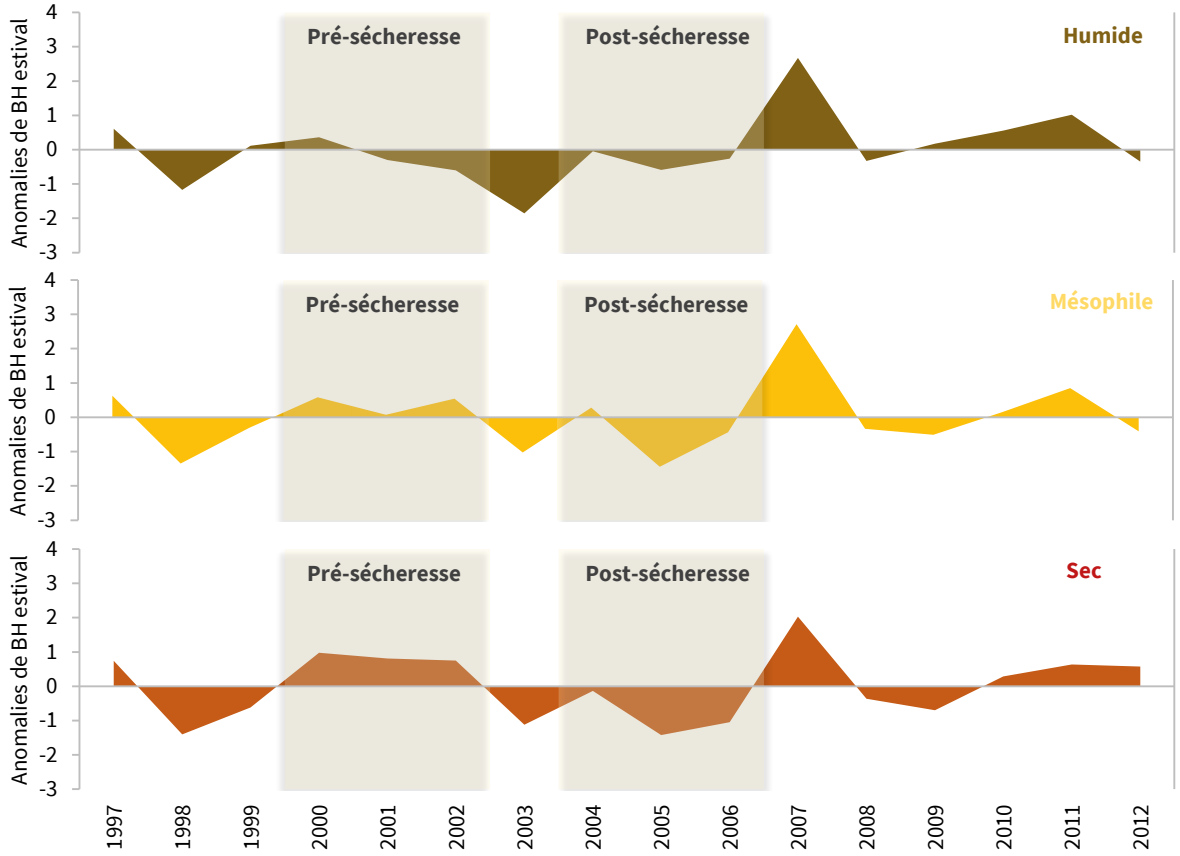
## Effets immédiats et retardés de la sécheresse de 2003

La densité du peuplement (à travers RDIc) et les conditions locales de sécheresse (à travers BHc) ont eu des effets significatifs sur les trois indices de réponse à la sécheresse (Rt, Rc et Rs) avec une interaction significative entre les deux facteurs (tableau 4, p. 40).

Dans les conditions humides, Rt, Rc et Rs ont été inférieures à 1 et inférieures aux valeurs observées dans les conditions mésophile et sèche (figure 3, p. 39). Les trois indices ont toujours été les plus faibles sous forte densité (moyenne : 0,65 *vs* 0,81). Dans cette configuration, l'effet de la sécheresse sur la croissance a été très marqué, la récupération incomplète et la résilience faible.

**Figure 2** | Anomalies du bilan hydrique estival (BH) entre 1997 et 2012 pour chaque classe de bilan hydrique (Sites humide, mésophile et sec) (voir équation 1 pour le calcul des anomalies)

Site humide = Parroy ; Site mésophile = moyenne de Grosbois et Réno-Valdieu ; Site sec = Montrichard. Les zones grisées correspondent aux périodes utilisées pour le calcul des indices de résistance, de récupération et de résilience autour de 2003. Les anomalies positives correspondent aux années plus humides que la normale (plus sèches sinon). Voir le texte pour les explications détaillées.



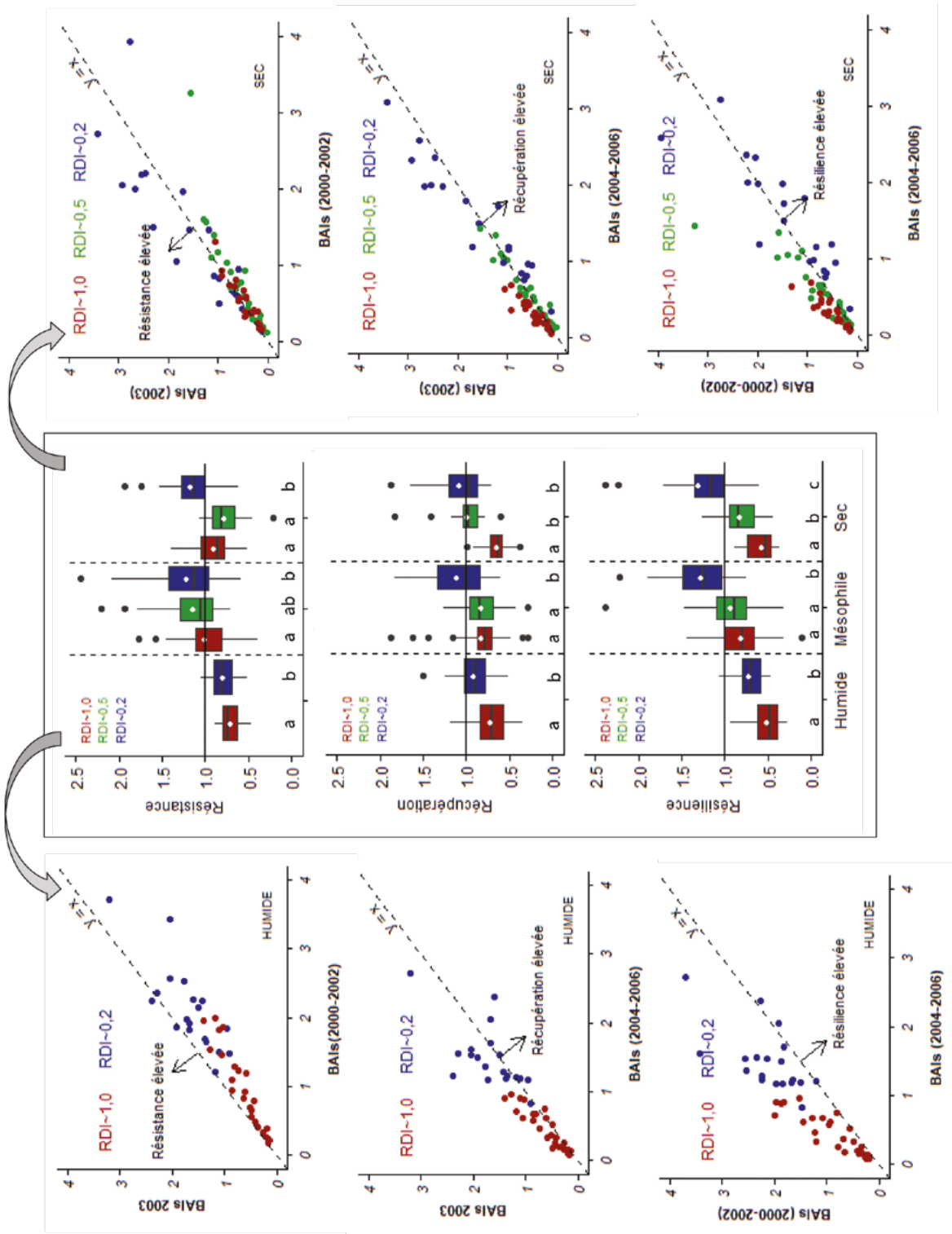



**Figure 3** | Résistance (Rt), récupération (Rc) et résilience (Rs) après la sécheresse de 2003 selon les conditions locales de sécheresse (sites humide, mésophile et sec : BHc estival = – 96, – 126 et – 182 mm) et la densité (plus la valeur de RDI est forte, plus la compétition est importante)

Les diagrammes en boîte (figure centrale) représentent pour le rectangle les premier (Q1) et troisième (Q3) quartiles et la médiane (ligne continue). Les segments verticaux sont calculés en utilisant 1,5 fois l'Espace Inter-Quartile (Q1 – 1,5*EIQ ; Q3 + 1,5*EIQ) et les ronds noirs les valeurs extrêmes. Les ronds blancs représentent la moyenne des indicateurs de réponse (Rt, Rc et Rs) pour chaque modalité. Les figures latérales présentent les données de chaque arbre pour Rt, Rc et Rs dans les conditions humide (à gauche) et sèche (à droite). Rt, Rc et Rs sont calculées sur les valeurs de BAI dégagées des effets de l'âge (BAIs) (voir texte et Schmitt *et al.* 2020 pour explications détaillées). Pour chaque condition d'humidité, des lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil de 5 %.

**Tableau 4** | Résultats de l'analyse de variance illustrant les effets directs des classes de RDI (RDIc), de bilan hydrique (BHc) et de statut social (SSc) et leurs interactions (X : Y) sur les trois indices de réponse (Rt, Rc et Rs) à la sécheresse de 2003

** et *** : effets significatifs au seuil de 1 % et 1 p. mille. DL = nombre de degré de liberté. SC = Somme des carrés. CM = Carré moyen. F = valeur de Fischer pour chaque variable. p = probabilité p associée à la valeur de F. Voir texte pour explications détaillées.

| | | DL | SC | CM | F | p | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Résistance (Rt) | RDIc | 2 | 2,0 | 1,00 | 12,3 | < 0,0000 | *** |
| | BHc | 2 | 5,17 | 2,58 | 31,8 | < 0,0000 | *** |
| | SSc | 2 | 0,13 | 0,07 | 0,82 | 0,442 | |
| | RDIc:BHc | 3 | 1,12 | 0,37 | 4,56 | 0,004 | ** |
| | RDIc:SSc | 4 | 0,13 | 0,03 | 0,40 | 0,809 | |
| | BHc:SSc | 4 | 0,08 | 0,02 | 0,24 | 0,916 | |
| | Résidus | 251 | 20,4 | 0,08 | | | |
| Récupération (Rc) | RDIc | 2 | 4,9 | 2,46 | 18,2 | < 0,0000 | *** |
| | BHc | 2 | 0,85 | 0,42 | 3,14 | < 0,0000 | *** |
| | SSc | 2 | 1,14 | 0,57 | 4,24 | 0,015 | ** |
| | RDIc:BHc | 3 | 2,85 | 0,95 | 7,05 | 0,0001 | *** |
| | RDIc:SSc | 4 | 0,84 | 0,21 | 1,55 | 0,188 | |
| | BHc:SSc | 4 | 0,72 | 0,18 | 1,34 | 0,254 | |
| | Résidus | 251 | 33,8 | 0,13 | | | |
| Résilience (Rs) | RDIc | 2 | 10,42 | 5,21 | 67,3 | < 0,0000 | *** |
| | BHc | 2 | 5,17 | 2,58 | 33,4 | < 0,0000 | *** |
| | SSc | 2 | 0,96 | 0,48 | 6,20 | 0,002 | ** |
| | RDIc:BHc | 3 | 1,50 | 0,50 | 6,50 | 0,0003 | *** |
| | RDIc:SSc | 4 | 0,69 | 0,17 | 2,23 | 0,066 | |
| | BHc:SSc | 4 | 0,64 | 0,16 | 2,07 | 0,085 | |
| | Résidus | 251 | 19,4 | 0,08 | | | |

Sur les sites mésophiles, Rt, Rc et Rs ont été d'autant plus élevées que les conditions de compétition étaient réduites (figure 3, p. 39). Ainsi, sous faible densité (RDI ~ 0,2), l'effet de la sécheresse a été très peu marqué voire absent (Rt > 1), la récupération complète et la résilience forte.

Dans les conditions les plus sèches, et comme pour les cas précédents, Rt, Rc et Rs ont été en moyenne supérieures pour les arbres poussant sous faible densité. Comme pour les conditions mésophiles, la sécheresse a été très peu marquée avec une récupération complète et une résilience élevée (figure 3, p. 39). Enfin, c'est sous ces conditions les plus contraignantes qu'ont été observées les plus grandes différences entre les densités. Ainsi, la récupération et la résilience des arbres a été en moyenne deux fois plus grande après la sécheresse sous faible densité que dans des conditions de compétition élevée (Rs et Rc ~ 1,20 *vs* 0,6) (figure 3, p. 39).

Concernant le statut social, et comme précisé dans la partie « Matériel et méthodes », ce sont les interactions avec la densité et le bilan hydrique qui sont importantes à analyser. L'analyse ne montre aucune interaction significative, c'est-à-dire qu'à travers les classes de densité et de bilan hydrique, les arbres présentent la même réponse quel que soit leur statut (tableau 3, p. 39).

## DISCUSSION

En futaie régulière, les recommandations sylvicoles pour un âge de 30-40 ans (soit une hauteur d'environ 14 à 16 m) sont de 1 000 à 1 100 tiges avant éclaircie par hectare en sylviculture dynamique (très bonne et bonne fertilité, respectivement) et entre 1 200 et 1 300 tiges par hectare en sylviculture classique (cas de la chênaie sessilifore continentale) (Sardin, 2008). Le RDI 0,5 appliqué dans le réseau du GIS Coop est du même ordre de grandeur que ces recommandations sylvicoles pour le scénario dynamique. Les analyses menées ici montrent que cet itinéraire technique améliore déjà la récupération après une forte sécheresse par rapport à des conditions plus denses (figure 3, p. 39). Cependant pour une résistance optimale et des résilience et récupération complètes, il apparaît que des itinéraires beaucoup plus dynamiques seraient à favoriser comme le RDI d'en moyenne 0,2 testé ici. Les nombres de tiges par hectare correspondant sont néanmoins très faibles (tableau 2, p. 33) d'environ 10 fois moins qu'en sylviculture classique recommandée. Ces densités sont généralement observées entre 70 et 100 ans en sylviculture dynamique (selon le niveau de fertilité de la station) et entre 105 et 130 ans en sylviculture classique (Sardin, 2008).

Ces scénarios de très faibles densités peuvent apparaître assez « extrêmes » et posent la question des pertes de productivité au niveau du peuplement (Trouvé *et al.*, 2019). D'un point de vue de la gestion, se pose également la question du nombre de semenciers restant en fin de vie pour la régénération du peuplement avec des densités très faibles ou encore de l'âge d'exploitabilité des arbres (diamètre d'exploitabilité atteint plus tôt car croissance plus soutenue). Si de tels scénarios posent question et apparaissent peu envisageables en gestion courante, on peut imaginer cependant des itinéraires techniques intermédiaires (RDI ~ 0,4) permettant d'optimiser à la fois la production au niveau du peuplement (croissances en hauteur et en diamètre) (Trouvé *et al.*, 2019) et la résistance à des sécheresses importantes.

Il est évident que la gestion va jouer sur la largeur des cernes produits. Pour les chênes, on distingue généralement les cernes fins (≤ 2,5 mm ; obtenus avec un itinéraire de sylviculture classique) et les cernes larges (> 2,5 mm ; sylvicultures dynamique ou de détourage). La qualité des grumes va dépendre en partie de cet accroissement radial mais il est également très important d'assurer la régularité des cernes et d'éviter les à-coups de croissance (Sardin, 2008). Ceci est le cas dans les placettes du GIS Coop inventoriées car les itinéraires de faibles densités ne changent pas au cours du temps. Ainsi, pour des arbres âgés d'environ 30 ans (à 1,30 m, soit environ 40 ans d'âge total), la largeur moyenne des cernes (1997-2002) est de 4,7 ± 2 mm pour les densités les plus faibles (tous les dispositifs et tous les statuts sociaux) soit le double de la préconisation en sylviculture classique. Cependant ce fort accroissement correspond aussi à la phase d'expansion alors que la préconisation de cernes fins correspond à la phase de maturation des arbres, c'est-à-dire à des arbres plus âgés. L'accroissement radial ayant tendance à diminuer avec l'âge biologique de l'arbre (Becker *et al.*, 1994), on peut s'attendre à une croissance un peu plus faible lors du vieillissement des arbres même dans ces conditions de plus faibles densités. Même si de faibles valeurs de RDI semblent constituer une bonne option pour adapter les forêts aux sécheresses, les gestionnaires devront faire face à des changements dans l'architecture de l'arbre (Trouvé *et al.*, 2015) voire à l'apparition de gourmands ou de défauts sur la grume qui pourraient affecter la qualité et donc la valeur économique du bois (Sardin, 2008). Il est évident que de tels itinéraires très peu denses correspondent à des conditions de croissance libre donnant une physionomie de la chênaie plutôt de type « verger » que de peuplement forestier. Comme dit précédemment, les itinéraires intermédiaires (RDI ~ 0,4) seraient sans doute davantage envisageables en gestion courante.

Nos résultats confirment donc qu'une forte compétition entre arbres limite la capacité des arbres à s'adapter à un climat extrême et que le contrôle de la densité du peuplement peut maintenir une croissance continue pendant un épisode de sécheresse et améliorer la récupération de croissance après celui-ci (Kohler *et al.*, 2010 ; Lloret *et al.*, 2011 ; Misson *et al.*, 2003 ; Sohn *et al.*, 2013 ; Sohn *et al.*, 2012 ; Sohn *et al.*, 2016). Ici, la capacité à faire face à une forte sécheresse est faible pour les arbres poussant dans les sites les plus « humides » et réduire la densité de peuplement ne diminue que peu l'effet négatif de la sécheresse sur la croissance. Dans les sites plus « secs », les arbres semblent avoir une meilleure capacité à résister à une forte sécheresse et réduire la densité de peuplement peut améliorer la capacité de l'arbre à récupérer après l'épisode de stress. Les résultats observés ici pour des arbres en phase d'expansion confirment donc l'étude menée précédemment sur des chênes sessiles en phase de maturation, avec une récupération après une sécheresse extrême plus faible dans les sites « humides » que dans les sites « secs » (Lebourgeois *et al.*, 2017 ; Trouvé *et al.*, 2017).

Les conclusions concernant le statut social varient selon les études publiées, d'effets peu clairs à absents (Merlin *et al.*, 2015) à effet fort (Trouvé *et al.*, 2017) avec des interactions selon la densité des peuplements (Lebourgeois *et al.*, 2014). La notion de statut social est délicate et reflète souvent un effet diamètre des arbres (Mérian & Lebourgeois, 2011). Ici, nous n'avons pas observé de réponse différenciée à la sécheresse entre les statuts sociaux selon les conditions de site et de densité. En complément de la

discussion sur notre définition du statut social (voir paragraphe “Variables de peuplement et des arbres”, p. 34), nous pouvons émettre l’hypothèse que la jeunesse des arbres pourrait en partie compenser l’effet de la position sociale ou encore que les gammes de statut constituées ne sont pas suffisamment tranchées pour s’exprimer par des fonctionnements différents.

Dans notre étude, tous les peuplements ont subi un déficit hydrique estival très élevé en 2003. Cependant, l’augmentation du déficit hydrique par rapport aux conditions locales étaient plus fortes dans les peuplements « humides » et 2002 a aussi été une année plutôt sèche (figure 1, p. 37 et figure 2, p. 38). Cela pourrait expliquer les plus faibles valeurs de Rt, Rc et Rs pour les arbres poussant dans les conditions les plus « humides ». Bien que le climat soit revenu à la normale dans ces conditions et soit resté assez sec dans les autres, les arbres du site humide n’ont pas complétement récupéré leur niveau de croissance présécheresse même après trois années. Tous ces résultats concordent avec les conclusions de Trouvé *et al.* (2017) : la réponse des arbres à un évènement extrême est probablement davantage fonction de l’augmentation relative de déficit hydrique estival (plus grande dans les sites « humides ») qu’aux conditions absolues en été ; et l’intensité de la sécheresse devrait être définie en relation avec les conditions climatiques moyennes et leur variabilité dans le temps. Dans ces conditions plus « humides », on ne peut toutefois pas exclure l’hypothèse que les arbres étaient déjà partiellement affaiblis par la relative sécheresse de 2002 et donc que la sécheresse de 2003 a eu davantage de conséquence par effet cumulatif. Ces résultats suggèrent également le rôle majeur de l’acclimatation et de l’adaptation des arbres au climat local (Bert *et al.*, 2020 ; Saenz-Romero *et al.*, 2017). Les sites secs ont plus de chance de favoriser l’acclimatation individuelle et la transmission de l’adaptation des arbres à la sécheresse (Bréda & Badeau, 2008). L’impact le plus important du changement climatique sur la croissance des arbres pourrait donc avoir lieu dans des zones où les chênes sont les moins adaptés ou acclimatés à des conditions sèches, et non pas en marge sud de distribution de l’espèce.

Pour maintenir des niveaux constants de densité, il est essentiel de réaliser des éclaircies dans les peuplements. Les dates des éclaircies précisées dans le tableau 2 montrent que les peuplements hors classe de RDI maximum ont tous bénéficié d’une éclaircie pendant la phase postsécheresse 2003 (tableau 2, p. 33), ce qui peut avoir des effets sur la résilience. Le site le plus sec de Montrichard a été éclairci à l’hiver 2003-2004, ce qui signifie que la période 2004-2006 prise en compte pour la résilience intègre trois années après éclaircie. Pour le site de Parroy, le plus humide éclairci en hiver 2004-2005, ce sont deux années qui ont été intégrées comme pour le site mésophile de Grosbois. Pour le dernier site mésophile de Réno-Valdieu, aucune éclaircie n’a été pratiquée pour la classe de RDI la plus faible alors que pour la classe moyenne, une éclaircie a eu lieu en hiver 2005-2006. Pour cette modalité, une année après l’éclaircie a donc été intégrée pour le calcul de la récupération. Même si les éclaircies ont été pratiquées de la même façon (Schmitt *et al.*, 2020), on ne peut pas exclure un effet de ces interventions pour expliquer les différences entre les sites et notamment la meilleure résilience sur site sec qui a bénéficié de davantage d’années après éclaircie que les autres. En revanche, au sein de ce site sec, cet effet ne semble pas être majeur car on observe bien une différence très nette de résilience entre les classes de densité (figure 3, p. 39). Les mêmes observations peuvent être faites sur les sites mésophiles et particulièrement pour le site de Grosbois. Si on considère seulement ce site mésophile pour lequel les dates des éclaircies sont cohérentes entre les classes de densité, on observe un effet très net de la densité sur la résilience (données non montrées). Enfin, pour les conditions les plus humides, la modalité faible densité qui intègre deux années après l’éclaircie améliore aussi la résilience mais sans atteindre des valeurs supérieures à zéro (figure 3, p. 39). Ainsi, si on émettait l’hypothèse que le nombre d’années après les éclaircies était le facteur explicatif majeur, on aurait pu s’attendre à une résilience complète dans ces conditions.

Pour conclure, il apparaît que la réponse du Chêne sessile à des fortes sécheresses semble d’abord dépendre du contexte pédoclimatique et que les actions de gestion pour réduire les effets du manque d’eau doivent se raisonner différemment selon ce dernier. Une gestion plus dynamique semble permettre de mieux résister à la sécheresse en améliorant la récupération des arbres après le stress, en particulier sur les sites plus secs. L’augmentation relative de déficit hydrique, qui est souvent plus faible dans les sites secs, semble être plus pertinente que le déficit hydrique absolu pour déterminer l’intensité et la sévérité d’une sécheresse. Réduire la densité de peuplement pourrait aider les arbres à faire face au changement climatique, mais des densités plus faibles que celles pratiquées habituellement doivent être préférées (RDI ~ 0,4) si nous voulons atteindre des résistances et des récupérations les plus élevées possibles tout en maintenant une qualité du bois suffisante. Les forestiers doivent ainsi trouver le meilleur compromis entre la résistance à la sécheresse, le maintien de la production et la diminution possible de la qualité de bois. Notre analyse a porté ici sur la réponse à la sécheresse édaphique mais des questionnements existent également sur les effets des températures extrêmes sur le fonctionnement des arbres et sur la capacité des modifications des actions de gestion pour limiter les stress thermiques. ■

**Remerciements**

Les auteurs remercient tous les membres du GIS Coop (AgroParisTech, le CNPF-IDF, le CPFA, le FCBA, INRAE et l'ONF) qui assurent la collecte des données, le maintien de la base de données et qui permettent le développement du réseau. Le GIS Coop bénéficie de l'appui financier du ministère de l'Agriculture et de la Forêt depuis 1994. Les auteurs tiennent à remercier chaleureusement tous les membres du groupe Chênes (AgroParisTech, INRAE et ONF). Le projet ADAREEX (17VN04, 2016-2018) financé par le RMT AFORCE, le ministère en charge des Forêts, France Bois Forêt et le Labex ARBRE CoopEco (2012–2017) ont également contribué à ce travail. Les carottages ont été réalisés dans le cadre d'une thèse cofinancée par le ministère en charge de la forêt et l'ONF.

## RÉFÉRENCES

Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, 57(3), 287-301. https://doi.org/10.1051/forest:2000119

Aussenac, G., Granier, A., & Bréda, N. (1995). Effets des modifications de la structure du couvert forestier sur le bilan hydrique, l'état hydrique des arbres et la croissance. *Revue forestière française*, 47(1), 54-62. https://hal-agroparistech.archives-ouvertes.fr/REVUE-FORESTIERE-FRANCAISE/hal-02701425v1

Aussenac, G., Granier, A., & Naud, R. (1984). Éclaircie systématique dans un jeune peuplement de Douglas. Modifications microclimatiques et influences sur la croissance. *Revue forestière française*, 36(4), 279-288. https://dx.doi.org/10.4267/2042/21738

Becker, M., Nieminen, T.M., & Geremia, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO2. *Annales des Sciences forestières*, 51(5), 477-492. https://doi.org/10.1051/forest:19940504

Bert, D., Lebourgeois, F., Ponton, S., Musch, B., & Ducousso, A. (2020). Which oak provenances for the 22nd century in Western Europe? Dendroclimatology in common gardens. *Plos One*, *15*(6), 1-26, Article e0234583. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234583

Bréda, N., & Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience*, 340(9-10), 651-662. <Go to ISI>://000260207700012

Bréda, N., Granier, A., & Aussenac, G. (2004). La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiologique et influence sur les arbres forestiers. *Revue forestière française*, 51(2), 109-131. https://hal-agroparistech.archives-ouvertes.fr/REVUE-FORESTIERE-FRANCAISE/hal-02669891v1

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625-644. https://doi.org/10.1051/forest:2006042

Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E.R., DeSoto, L., Aakala, T., Antos, J.A., & *al*. (2016). A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, 1-16. https://doi.org/10.1111/gcb.13535

D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Fraver, S., & Palik, B.J. (2011). Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments. *Forest Ecology and Management*, 262(5), 803-816. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.014

D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Fraver, S., & Palik, B.J. (2013). Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecological Applications*, *23*(8), 1735-1742. https://doi.org/10.1890/13-0677.1

Dhôte, J.F., & Hervé, C. (2000). Changements de productivité dans quatre forêts de chênes sessiles depuis 1930 : une approche au niveau du peuplement *Annals of Forest Science*, *57*(7), 651-680. https://doi.org/10.1051/forest:2000148

Ginisty, C., Richter, C., Girard, Q., Cailly, P., Meredieu, C., Perret, S., … & Bailly, A. (2015). Coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers. Programme 2014 : Groupes Chênes, Douglas, Pin maritime, Pin laricio et Forêts hétérogènes. *Rapport final (2014-2015)*, *Cellule technique, groupe CoopEco et Présidence du conseil du GIS* (IRSTEA), 1-28.

Granier, A., Bréda, N., Biron, P., & Villette, S. (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, (116), 269-283.

Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2008). Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus Geoscience*, 340(9-10), 621-628. https://doi.org/10.1016/j.crte.2008.07.002

Kohler, M., Sohn, J., Nagele, G., & Bauhus, J. (2010). Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning ?. *European Journal of Forest Research*, 129(6), 1109-1118. https://doi.org/10.1007/s10342-010-0397-9

Lebourgeois, F., Eberlé, P., Mérian, P., & Seynave, I. (2014). Social status-mediated tree-ring responses to climate of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* shift in importance with increasing stand basal area. *Forest Ecology and Management*, 328, 209-2018. https://doi.org/10.4267/2042/5055

Lebourgeois, F., Trouvé, R., Bontemps, J.D., Collet, C., Daviller, S., Spicher, F., …, & Seynave, I. (2017). Adapter les itinéraires sylvicoles pour atténuer les effets du changement climatiques : Résultats pour la chênaie sessiliflore française à partir des réseaux d'expérimentations sylvicoles. *Revue forestière française*, 69(1), 11-32. https://doi.org/ 10.4267/2042/62970

Legay, M., Mortier, F., Mengin-Lecreux, P., & Cordonnier, T. (2007). La Forêt face au changement climatique : adapter la gestion forestière. *Compte rendu des séances de l'Académie d'agriculture de France*, séance du 30 mai 2007, 1-11.

Lenth, R.V. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1-33.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., …, & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of Eu-

ropean forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698-709. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023

Lloret, F., Keeling, E.G., & Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120(12), 1909-1920. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x

Mérian, P. (2012). POINTER et DENDRO : deux applications sous R pour l'analyse de la réponse des arbres au climat par approche dendroécologique. *Revue forestière française*, 64(6), 789-798. https://dx.doi.org/10.4267/2042/51116

Mérian, P., & Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate–growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *Forest Ecology and Management*, 261(8), 1382-1391. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.019

Merlin, M., Pérot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., & Vallet, P. (2015). Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 339, 22-33. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032

Misson, L., Nicault, A., & Guiot, J. (2003). Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Ecology and Management*, 183(1-3), 47-60. https://doi.org/10.1016/s0378-1127(03)00098-7

Neumann, M., Mues, V., Moreno, A., Hasenauer, H., & Seidl, R. (2017). Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology*, 23(11), 4788-4797. https://doi.org/10.1111/gcb.13724

Pretzsch, H., del Río, M., Biber, P., Arcangeli, C., Bielak, K., Brang, P., … & Sycheva, E. (2019). Maintenance of long-term experiments for unique insights into forest growth dynamics and trends: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 138(1), 165-185. https://doi.org/10.1007/s10342-018-1151-y

Pretzsch, H., Schutze, G., & Uhl, E. (2013). Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, 15(3), 483-495. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Reineke, L.H. (1933). Perfecting a Stand-density Index for Even-aged Forests. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627-638.

Saenz-Romero, C., Lamy, J.B., Ducousso, A., Musch, B., Ehrenmann, F., Delzon, S., …, Kremer, A. (2017). Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to climate across Europe. *Global Change Biology*, 23(7), 2831-2847. https://doi.org/10.1111/gcb.13576

Sardin, T. (2008). *Chênaies continentales. Guide des sylvicultures*. Office national des forêts (eds). 455 p.

Schmitt, A., Trouvé, R., Seynave, I., & Lebourgeois, F. (2020). Decreasing stand density favors resistance, resilience, and recovery of *Quercus petraea* trees to a severe drought, particularly on dry sites. *Annals of Forest Science*, 77(2), article 52. https://doi.org/10.1007/s13595-020-00959-9

Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D., Cailly, P., Cordonnier, T., … & Meredieu, C. (2018). GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. *Annals of Forest Science*, 75(48), 1-20, article 48. https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z

Sohn, J.A., Gebhardt, T., Ammer, C., Bauhus, J., Haberle, K. H., Matyssek, R., & Grams, T.E.E. (2013). Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 308, 188-197. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.048

Sohn, J.A., Kohler, M., Gessler, A., & Bauhus, J. (2012). Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 32(10), 1199-1213. https://doi.org/10.1093/treephys/tps077

Sohn, J.A., Saha, S., & Bauhus, J. (2016). Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380, 261-273. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.046

Taccoen, A., Piedallu, C., Seynave, I., Perez, V., Gégout-Petit, A., Nageleisen, L.M., Bontemps, J.D., & Gégout, J.C. (2019). Background mortality drivers of European tree species: climate change matters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 286, https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0386.

Thornthwaite, C.W., & Mather, J.R. (1955). The water balance. *Drexel Institute of Climatology Laboratory, Climatology publication*, 8, 1-104.

Toth, B., Weynants, M., Nemes, A., Mako, A., Bilas, G., & Toth, G. (2015). New generation of hydraulic pedotransfer functions for Europe. *European Journal of Soil Science*, 66(1), 226-238. https://doi.org/10.1111/ejss.12192

Trouvé, R., Bontemps, J.D., Collet, C., Seynave, I., & Lebourgeois, F. (2017). Radial growth resilience of sessile oak after drought is affected by site water status, stand density, and social status. *Trees*, 31, 517-529.

Trouvé, R., Bontemps, J.D., Collet, C., Seynave, I., & Lebourgeois, F. (2019). When do dendrometric rules fail? Insights from 20 years of experimental thinnings on sessile oak in the GIS Coop network. *Forest Ecology and Management*, 433, 276-286. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.007

Trouvé, R., Bontemps, J.D., Seynave, I., Collet, C., & Lebourgeois, F. (2015). Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.). *Tree Physiology*, 35(10), 1035-1046. https://doi.org/doi:10.1093/treephys/tpv067

Vidal, J.-P., Martin, E., Franchisteguy, L., Baillon, M., & Soubeyroux, J.-M. (2010). A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, 30(11), 1627-1644. https://doi.org/10.1002/joc.2003