

ÉCOLE DOCTORALE
SANTÉ, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE DU VIVANT

Unité de Recherche Ecosystèmes Forestiers - IRSTEA

THÈSE présentée par :
Jordan Bello

soutenue le : **21 mars 2019**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : Biologie Forestière

**Réactions à la contrainte hydrique des
chênes sessiles et pins sylvestres en
fonction de la sylviculture : étude de la
croissance secondaire et de l'utilisation de
l'eau**

THÈSE dirigée par :

Nathalie KORBOULEWSKY

Chargée de Recherche, Irstea

Patrick VALLET

Chargé de Recherche, Irstea

RAPPORTEURS :

Eric DUFRENE

Directeur de Recherche, CNRS

Catherine PICON-COCHARD

Directrice de Recherche, INRA

JURY :

Franck BRIGNOLAS

Professeur, Université d'Orléans (Président)

Eric DUFRENE

Directeur de Recherche, CNRS (Rapporteur)

Catherine PICON-COCHARD

Directrice de Recherche, INRA (Rapporteur)

Xavier MORIN

Chargé de Recherche, CNRS (Examineur)

Nathalie KORBOULEWSKY

Chargée de Recherche, Irstea (Directrice de thèse)

Remerciements:

Un projet de thèse demande un investissement complet tant au niveau professionnel que personnel. Je n'aurais pas pu accomplir ce travail sans l'aide et l'investissement de chacune des personnes ayant contribuées de près ou de loin à ce projet. Je tiens sincèrement à les remercier pour m'avoir épaulé lors de toutes ces étapes.

Un sujet de thèse est généralement rédigé par les encadrants. Il évolue ensuite dans des directions plus ou moins fidèles à ce qu'ils avaient imaginé. Je tiens donc à remercier particulièrement mes encadrants de thèse qui m'ont laissé suffisamment de libertés pour mener ce projet dans les directions que je souhaitais tout en veillant bien sûr à ce que je ne m'éloigne pas trop du droit chemin.

Je remercie donc ma directrice de thèse Nathalie Korboulewsky avec qui j'ai pu aborder les sujets professionnels mais également personnels en étant certain de bénéficier de sa disponibilité et de ses conseils. Je la remercie pour nos discussions de fond sur des sujets et des points où l'on tombait d'accord à l'instant où l'on se comprenait, ce qui cependant, pouvait prendre parfois plusieurs années. Je la remercie de m'avoir conseillé dans mes choix et de m'avoir ensuite soutenu mais également aidé à les valoriser quelle que soit ma décision. Merci pour sa réactivité assez impressionnante tant dans son implication dans mes différentes expérimentations, allant jusqu'à interrompre ses vacances pour aller prélever des carottes de sol en forêt, que dans les innombrables relectures de ces derniers jours. J'espère que nos chemins se croiseront prochainement que ce soit pour débattre de concepts écologiques, de comment changer les couches de bébé ou pourquoi pas te vaincre au badminton ?

Naturellement, je remercie Patrick Vallet pour sa participation à l'encadrement de ma thèse. J'ai rencontré une personne qui ne se satisfait pas seulement d'encadrer son thésard. Cela va au-delà de simples conseils et discussions, ce qui rend les échanges professionnels et personnels vraiment appréciables. Je le remercie également pour l'apprentissage et le perfectionnement sur les aspects modélisation de ma thèse, ainsi que pour le « marquage à la culotte » lors des moments où les deadlines approchaient, sans quoi la défense aurait été certainement moins efficace. Sa fuite vers les montagnes suite à de nombreuses défaites lors des « combats de coqs » sur le terrain, n'a gêné en rien son implication dans mon travail et je lui en suis très reconnaissant. J'espère que nos projets futurs se rejoindront d'une façon ou d'une autre pour continuer notre collaboration.

Je remercie les membres de mon jury Catherine Picon-Cochard, Eric Dufrêne, Xavier Morin et Franck Brignolas, d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Merci également aux membres de mon comité de pilotage de thèse Damien Bonal, Cécile Vincent-Barbaroux, Laurent Augusto, Nicolas Delpierre et Myriam Buitrago, pour m'avoir guidé dans mes choix. Je tiens à remercier personnellement Damien Bonal qui m'a accueilli quelques jours à l'INRA de Nancy pour me guider sur le traitement et l'interprétation des données flux de sève.

Je remercie la région Centre-Val de Loire et l'ADEME pour le co-financement de cette thèse ainsi que l'ONF pour son implication dans le financement du site OPTMix et son fonctionnement sans qui ce travail n'aurait pu se réaliser.

Je remercie toute l'équipe ForHet du département EFNO pour m'avoir si chaleureusement accueilli parmi vous pendant ces trois ans et quelques. Merci à Thomas Perot pour son aide lorsque mes ambitions dépassaient mes compétences sur le logiciel R ou sur la course à pied. Merci à Philippe Balandier pour ses discussions toujours pertinentes et pointues sur le fonctionnement des plantes. Merci à Sandrine pour sa sympathie quotidienne et de subvenir aux besoins des buveurs de café des Pommiers. Merci à Yann et Isabelle qui partagent également leur temps avec ForHet. Un grand merci aux personnes de cette équipe qui m'ont accompagné sur le terrain et au laboratoire. J'ai énormément de reconnaissance envers Vincent Seigner sans qui les mesures de cette thèse ne seraient certainement pas de cette qualité et dont l'absence sur le domaine se fait ressentir. Merci à Camille Couteau pour ses compétences précieuses sur la forêt et surtout de grimpeur sans qui le prélèvement de rameaux et de feuilles à 4h du matin aurait été moins évident. Merci à Catherine Menuet d'avoir eu la patience de trier toutes ces racines et ces feuilles. Enfin je remercie Philippe Croizier et Loïc Cotel pour tous ces moments sympas pendant et hors du travail.

Les expérimentations de ma thèse m'ont amené à voyager dans quelques pays d'Europe. D'abord en Suisse où j'ai pu effectuer l'extraction de l'eau de mes échantillons au laboratoire « *Basel Stable Isotope Ecology Laboratory* » à l'Université de Bâle et pour qui je remercie le professeur Ansgar Kahmen d'avoir accepté cette collaboration ainsi que Victor Evrard et Svenja Förster pour leur aide au laboratoire.

Puis en Suède où Niles Hasselquist m'a accueilli un mois dans le département « *Forest Ecology and Management* » à l'Université des sciences agronomiques (SLU) à Umeå. Je lui suis très reconnaissant de m'avoir aidé sur l'analyse et l'interprétation des données mais également pour son accueil plus que généreux. Je tiens également à signaler l'accueil chaleureux de l'ensemble des personnes du laboratoire lors de mon séjour ce séjour, le rendant réellement sympathique.

Je tiens à remercier les personnes du service d'appui à la recherche de Nogent, sans qui notre travail serait moins confortable. Mention spéciale au responsable informatique Philippe Guillemard qui ne se contente pas de nous fournir un matériel de pointe mais qui s'investit dans la vie du domaine d'une façon remarquable et cela nous est tous profitable. Merci à vous, Sylvie Le Roux pour m'avoir épaulé dans la gestion des missions et à Franck Stocchero d'avoir soigneusement préparé les véhicules avant chaque départ en mission.

J'ai eu l'occasion de participer à l'encadrement de deux stagiaires de master 2 durant cette thèse. Je suis très fier d'avoir participé à l'encadrement du stage de Marine Fernandez pour qui la bonne humeur communicative et les moments partagés sont venus parfaire un travail de qualité. Je suis également reconnaissant des échanges et du travail de Anna-Karine Jean lors de son stage.

Merci à toutes les personnes des Pommiers pour les conversations toujours très diverses et variées lors des pauses cafés, à Vincent Bourlon pour m'avoir « loué le bureau peupliers » pendant 1 an et demi et à l'équipe Geedaaf pour m'avoir supporté dans les couloirs des Pommiers. Je remercie également tout le centre irstea de Nogent-sur-Vernisson pour l'ambiance chaleureuse qui règne sur le domaine.

Une thèse sur le Domaine des Barres, c'est aussi la rencontre de personnes qu'on est fiers de côtoyer. Merci à Yoan, Cécile, Philippe, Hilaire, Anne, Lisa, Rémy pour ces soirées vraiment cool, à la team FoodyT pour ces moments inoubliables, à tous mes braves amis sportifs avec qui nous avons parcourus

quelques 10 km de jour comme de nuit et même ce maudit semi-marathon. Merci à Ugoline et Ushma pour ces moments qui rendent la vie d'un thésard encore plus sympa. Mention particulière pour Tiffani Pozzi, alias « ma voisine d'en face », alias « la fouine » pour sa suprême gentillesse et son aide sur ce manuscrit.

Merci également à tous mes partenaires de la BARIC pour les midis sportifs, les après-midi déguisés et les soirées toujours plus joyeuses.

Une thèse c'est aussi des moments de doutes et de sacrifices familiaux. Je n'aurais jamais pu accomplir tout ce chemin sans le soutien complet de ma famille. Je les remercie tous très chaleureusement. Il y a une personne en particulier qui aurait probablement méritée d'être citée en première position sur cette liste, merci à Marine ma compagne et la maman de notre joli petit garçon venu au monde lors de cette aventure. Votre présence à mes côtés suffit à me redonner la confiance dans les moments de doutes et le sourire dans les moments difficiles, merci d'avoir accepté et suivi mes choix qui n'ont pas toujours rendu la vie plus simple et surtout merci d'accepter un caractère pas facile à vivre quelques jours avant la remise d'un manuscrit de thèse.

Table des matières

1. Introduction générale	- 1 -
1.1. Changements climatiques	- 1 -
1.2. Enjeux pour la sylviculture	- 1 -
1.3. Les stratégies sylvicoles	- 3 -
1.3.1. La diminution de la densité de peuplement	- 3 -
1.3.2. Le mélange des essences	- 4 -
1.3.3. La diminution de la densité en peuplement mélangé	- 5 -
1.4. Choix des essences	- 5 -
1.5. Ressources hydriques	- 6 -
1.6. Compétition et complémentarité	- 7 -
1.6.1. La compétition	- 8 -
1.6.2. La complémentarité	- 9 -
1.7. Objectifs	- 11 -
2. Matériel et méthode	- 12 -
2.1. Matériel	- 12 -
2.1.1. La forêt d'Orléans	- 12 -
2.1.2. Le site expérimental OPTMix	- 13 -
2.2. Méthode	- 16 -
2.2.1. Ressources hydriques	- 16 -
2.2.2. Croissance radiale	- 16 -
2.2.3. Profondeur d'acquisition de l'eau	- 17 -
2.2.4. Densité de flux de sève	- 17 -
3. Disponibilité des ressources hydriques et effets des peuplements	- 19 -
3.1. Humidité du sol	- 21 -
3.1.1. Résultats	- 21 -
3.1.2. Discussion	- 23 -
3.2. Nappe perchée temporaire	- 24 -
3.2.1. Résultats	- 25 -
3.2.2. Discussion	- 28 -
3.3. Bilan sur les ressources	- 28 -
4. Conséquences de la sylviculture choisie sur la croissance secondaire des individus dans une forêt mature équienne lors de sécheresses.	- 31 -
4.1. Croissance annuelle	- 32 -

4.2.	<i>Discussion</i>	- 35 -
4.3.	<i>Croissance saisonnière : « How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events ? » - Bello et al. For Eco Manage (2019)</i>	- 37 -
4.4.	<i>Conclusion</i>	55
5.	<i>Complémentarité de niche: le mélange modifie-t-il le prélèvement de l'eau par les racines des arbres ?</i>	57
5.1.	<i>Identification racinaire</i>	58
5.2.	<i>conclusion</i>	Erreur ! Signet non défini.
5.3.	<i>Utilisation de l'eau : « Tree water uptake in mixed and pure temperate forest stands during an extreme drought event .» - Bello et al. (accepté dans le journal « Plant and Soil »)</i>	61
5.4.	<i>Difficultés rencontrées</i>	- 91 -
5.5.	<i>Discussion</i>	- 92 -
5.6.	<i>Conclusion</i>	- 93 -
6.	<i>Le mélange est-il efficace pour diminuer la contrainte hydrique?</i>	- 95 -
6.1.	<i>Matériel et méthode</i>	- 96 -
6.2.	<i>Résultats</i>	- 101 -
6.3.	<i>Discussion</i>	- 105 -
6.4.	<i>Conclusion</i>	- 107 -
6.5.	<i>Annexes</i>	- 108 -
7.	<i>Discussion générale</i>	- 109 -
7.1.	<i>Synthèse des résultats majeurs</i>	- 109 -
7.1.1.	<i>Les ressources hydriques des peuplements</i>	- 109 -
7.1.2.	<i>La croissance radiale</i>	- 109 -
7.1.3.	<i>Complémentarité de niche spatiale</i>	- 110 -
7.1.4.	<i>Efficacité de la stratégie du mélange sur la diminution de la contrainte hydrique.</i> -	110 -
7.2.	<i>Les effets des différentes stratégies fonctionnelles</i>	- 110 -
7.3.	<i>La complémentarité de niche</i>	- 111 -
7.4.	<i>Importance des autres paramètres physiologiques</i>	- 112 -
7.5.	<i>Importance de la gestion des peuplements</i>	- 113 -
7.5.1.	<i>Proportion des espèces</i>	- 113 -
7.5.2.	<i>Densité du peuplement</i>	- 113 -
	<i>Conclusion générale</i>	- 115 -
	<i>Références</i>	- 117 -

1. Introduction générale

1.1. Changements climatiques

Les gaz à effet de serre présents naturellement dans la couche atmosphérique permettent de retenir les rayons infrarouges réfléchis à la surface de la Terre et de préserver une partie de la chaleur reçue du soleil. Sans ces gaz de l'atmosphère, la température moyenne à la surface de la Terre serait très négative (-18°C au lieu de 15°C actuellement) (Kasting, 1993). La concentration de ces gaz à effet de serre dans l'atmosphère est donc essentielle au maintien de la vie sur Terre. Il y a naturellement des variations des teneurs en gaz à effet de serre dans l'atmosphère, ce qui entraîne des augmentations (concentrations plus fortes) ou des diminutions (concentrations plus faibles) des températures (Kasting, 1993). Cependant, l'activité humaine a une influence considérable et alarmante sur ces teneurs en gaz à effet de serre dans l'atmosphère. En effet, la surconsommation d'énergie et l'utilisation d'énergie fossile ont eu pour conséquence une augmentation de +2,2 % des émissions de GES dans l'atmosphère sur dix ans (2000-2010) alors que sur les 30 années précédentes, l'augmentation était de +1,3 % (IPCC, 2014). Le groupe d'experts international sur le climat prévoit plusieurs scénarios de ce réchauffement climatique et les conséquences que cela implique sur les écosystèmes tels que nous les connaissons aujourd'hui (IPCC, 2014). Les différents scénarios sont plus ou moins pessimistes face à la hausse des températures prédites. Les conséquences de ce changement climatique ne sont pas identiques sur toutes les régions du globe. Concernant les régions tempérées, le changement notable en plus de l'augmentation de la température, est un changement de la répartition des précipitations au cours de l'année. Ce changement entraîne une augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses estivales.

Ce changement sur le régime des précipitations a des conséquences directes sur les écosystèmes. En effet, l'écosystème forestier représente 50 à 70% de l'évapotranspiration terrestre (Schlesinger and Jasechko, 2014), qui est constituée de l'eau évaporée et de celle transpirée par les plantes. Or cette évapotranspiration est dépendante de l'eau disponible pour les plantes et de la demande climatique (Penman, 1948; Monteith, 1981). La prédiction sur la demande climatique est une augmentation (température), ce qui induit une augmentation de l'évapotranspiration potentielle (Penman, 1948; Monteith, 1981). Si les précipitations diminuent durant la période estivale alors le niveau d'eau disponible pour alimenter la transpiration des plantes ne sera plus suffisant et les risques de mortalité pour les plantes augmenteront (Bigler *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2010; IPCC, 2014).

1.2. Enjeux pour la sylviculture

La surface forestière couvre 16,9 millions d'hectares en France métropolitaine et constitue donc la deuxième plus grande surface d'occupation derrière l'agriculture (IGN, 2017). La part de la forêt privée s'élève à 12,6 millions d'hectares et représente donc 75 % de la surface forestière en France métropolitaine. La répartition des forêts privées et publiques n'est cependant pas équivalente suivant les régions où 90 % des forêts sont privées dans l'ouest de la France alors que la région Grand Est comporte 56 % de forêts publiques (IGN, 2017). Les 25 % de forêts publiques se répartissent en 9 % de forêts domaniales (appartenant à l'état) et 16 % d'autres forêts publiques (appartenant aux communes, collectivités locales).

Au sein des forêts publiques, on observe une majorité d'essences feuillues à 64 % contre 36 % de conifères (IGN, 2017). Les monocultures représentent 51 % des forêts métropolitaines alors que les peuplements bispécifiques en représentent 33% (IGN, 2017). Les mélanges d'essences feuillues et

résineux représentent 27 % des forêts mélangées, dans lesquels le mélange chêne – pin occupe une surface de 498 000 ha (IGN, 2017). Les chênes sont les essences feuillues les plus représentées en métropole et le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) est le plus représenté à égalité avec le chêne pédonculé (*Quercus robur*) avec 11 % du volume de bois sur pied total. Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) est le 3^{ème} conifère en matière de volume de bois vivant sur pied avec 6% du volume total (Figure 1) (IGN, 2017).

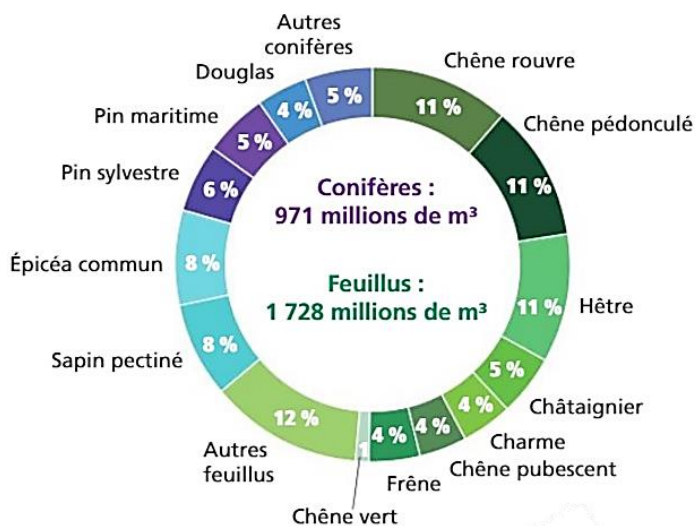


Figure 1. Répartition du volume de bois vivant sur pied par essence en France métropolitaine (Memento_2017_IGN).

La sylviculture peut participer à la stratégie d'atténuation du changement climatique puisque les forêts constituent le deuxième puit de carbone (stockage de carbone) derrière les océans et devant les tourbières (IPCC, 2014). En effet, la croissance des arbres permet une fixation de carbone grâce à la photosynthèse (Farquhar *et al.*, 1980). Ainsi, le rejet de ce gaz à effet de serre dans l'atmosphère est atténué par la croissance des forêts (IPCC, 2014). De plus l'utilisation de l'énergie issue du bois en substitution d'une énergie fossile permet non seulement un stockage de CO₂ de façon directe lors de la croissance du peuplement mais également une atténuation des rejets par la diminution de l'utilisation d'énergies au bilan carbone très négatif (IPCC, 2014). Et puis finalement l'utilisation du matériau bois dans les ouvrages de construction permet la séquestration de ce carbone.

Pour cela, la sylviculture d'aujourd'hui et de demain doit permettre d'assurer la survie et la croissance des peuplements. Or, les aires de répartition des essences, c'est-à-dire l'ensemble des situations géographiques où les essences s'établissent, évoluent avec le climat et notamment la hausse des températures (Thuiller *et al.*, 2008). Il y a des essences pour qui cette évolution sera profitable avec un agrandissement de leur aire de répartition (Higgins *et al.*, 2003). Mais il y a d'autres essences pour lesquelles il ne sera plus possible de se développer dans une partie de leur aire de répartition actuelle et d'autres pour lesquelles il semblerait même compliquer de garder des conditions nécessaires à leur installation sur la surface du globe (Higgins *et al.*, 2003). Plusieurs solutions sont envisageables pour la gestion forestière avec notamment la migration assistée d'essences qui seraient adaptées à ces futures conditions et qui sont également capables de se développer dans les conditions actuelles de ces environnements (Aitken and Whitlock, 2013). Seulement, cette solution entraîne souvent un changement important dans l'économie locale. D'autres solutions sylvicoles qui conservent les essences en place sont également envisageables, spécialement lorsque ces essences se trouvent dans la zone ou en limite de leur future aire de répartition. Dans ces solutions envisagées, il y a notamment la diminution de la densité du peuplement et le mélange des essences qui visent toutes les deux à

augmenter la disponibilité en eau des individus dans les peuplements (Pape, 1999; Puettmann, 2011; Forrester and Bauhus, 2016; Coll *et al.*, 2018) et qui sont l'objet d'étude de mon travail de thèse.

La gestion forestière doit ainsi mettre en place des solutions pour garantir une adéquation entre les peuplements mis en place et le climat futur. Au-delà du bénéfice potentiel du mélange des essences et de la diminution de la densité dans le peuplement, la gestion du peuplement est une difficulté à laquelle doivent faire face les forestiers. Il est plus simple de gérer un peuplement avec la même essence pour plusieurs raisons. D'abord, les travaux nécessaires tout au long du cycle sylvicole se programment en fonction de l'âge et de l'état d'avancement du peuplement. Ensuite, les individus sont a priori dans les mêmes stades de développement. Or, lorsque deux essences constituent le peuplement, les travaux à effectuer ne coïncident pas forcément et l'âge d'exploitation des essences ne sont pas toujours équivalents. Il se pose alors la question du renouvellement du peuplement. Sera-t-il constitué à nouveau du mélange ou alors la régénération ne se développe pas suffisamment et le peuplement se transforme en monoculture ?

1.3. Les stratégies sylvicoles

Parmi les solutions envisageables, la diminution de la densité de peuplement et le mélange des essences font partis des solutions privilégiées.

1.3.1. La diminution de la densité de peuplement

Un enjeu majeur face aux futures conditions climatiques est de réduire le besoin en eau du peuplement car les prévisions annoncent des augmentations des sécheresses estivales dans les régions tempérées. Ainsi, il a été montré que la diminution du nombre d'arbres à l'hectare diminue la consommation de l'eau par le peuplement (Bréda *et al.*, 1995a). Or si le peuplement consomme moins d'eau, alors l'impact sur la ressource est plus faible et la disponibilité de cette ressource maintenue à un niveau plus élevé (Giuggiola *et al.*, 2013). De cette façon, lors de l'absence de précipitation, l'apparition de la sécheresse édaphique sera donc plus tardive que sous un peuplement plus dense. De plus, lorsque la sécheresse édaphique est présente et que la disponibilité de la ressource atteint un niveau donné, le volume d'eau nécessaire pour retourner à un niveau non stressé est donc plus faible que pour un peuplement plus dense. Néanmoins, la diminution de la densité de la strate arborée du peuplement permet une pénétration plus forte de la lumière jusqu'au niveau du sol. Cela permet un développement plus grand de la végétation du sous-bois (Gaudio *et al.*, 2011) qui compense en partie la diminution de la transpiration du peuplement (Gobin *et al.*, 2015). En effet, il a été montré que la réaction de certaines plantes du sous-bois à la demande climatique avait un effet non négligeable sur l'évapotranspiration du peuplement, notamment en début de saison de végétation lorsque le développement foliaire de la strate arborée (décidus) n'est pas complet (Gobin *et al.*, 2015). Ainsi, la contribution de la végétation du sous-bois ne semble pas négligeable et pourrait avoir un effet à long terme sur la disponibilité en eau des arbres. Cependant, cet effet intervient à des niveaux de surface foliaire inférieurs ($LAI < 2$) à ceux que l'on a dans notre étude (Gobin *et al.*, 2015). C'est parce que le niveau de surface foliaire de nos peuplements est supérieur à ce niveau en-dessous duquel la transpiration de la végétation du sous-bois a une influence, que l'on estime un niveau de transpiration de cette strate qui influence peu la disponibilité en eau des arbres de nos peuplements. Cela souligne en revanche l'importance de la prise en compte de l'intensité de la diminution de la densité des peuplements afin de limiter les pertes en eau par la végétation du sous-bois.

1.3.2. Le mélange des essences

La théorie permettant d'envisager le mélange des essences comme une solution face au changement climatique repose, en grande partie, sur le principe de complémentarité, c'est-à-dire sur le partage de la ressource entre les individus.

Le peuplement mélangé bénéficierait d'une augmentation de la disponibilité en eau en période de stress comparé à la disponibilité en eau des peuplements purs grâce au partage de la ressource. Cette complémentarité entre les essences serait à l'origine d'une augmentation de la croissance des individus ou de la productivité des peuplements (Loreau and Hector, 2001; Forrester and Bauhus, 2016; Page *et al.*, 2016). Cependant, cette augmentation de la consommation de la ressource peut amener à une diminution plus rapide de la disponibilité en eau et à un retour à des conditions non contraignantes plus long. C'est pourquoi les résultats que l'on retrouve dans la littérature sont contrastés (Richards *et al.*, 2010; Pretzsch *et al.*, 2013; Grossiord *et al.*, 2014c; Forrester and Bauhus, 2016).

La majorité des études sur les communautés prairiales montrent un effet positif du mélange sur croissance (Tilman *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2012). Ce n'est pas forcément le cas pour les écosystèmes forestiers. Le mélange d'essences arborées peut avoir un effet positif, souvent observé notamment lors de l'introduction d'une espèce fixatrice d'azote atmosphérique dans un peuplement (Forrester *et al.*, 2006). Cette essence va alors relâcher un pool d'azote supplémentaire dont ses voisins peuvent bénéficier. Néanmoins, certaines études révèlent des résultats négatifs du mélange des essences avec une augmentation des ressources consommées par rapport à la monoculture. Cela se produit notamment sur l'accès aux nutriments où des essences diminuent leur efficacité d'utilisation de certaines ressources en mélange tout en ayant une meilleure productivité (Richards *et al.*, 2010). Cela met en évidence que c'est la disponibilité de l'ensemble des ressources limitantes qui détermine la productivité et non une seule ressource (Richards *et al.*, 2010). De plus, le prolongement de la contrainte réduit les rendements des peuplements mélangés, notamment par l'augmentation de l'épuisement des ressources (Richards *et al.*, 2010; Forrester and Bauhus, 2016). Plusieurs facteurs sont en interactions (Forrester, 2015) et donc une forte variabilité est observée en fonction de la variable d'étude considérée mais également des conditions environnementales et édaphiques des peuplements. En effet, il a été montré que l'effet du mélange est dépendant de la richesse des ressources de la station forestière, plus la station est pauvre et plus l'effet du mélange est bénéfique (Condés *et al.*, 2013; Toïgo *et al.*, 2015a). Il est aussi bénéfique lorsque les essences poussent dans des environnements sujets aux sécheresses (Grossiord *et al.*, 2014c) ou encore en associant des essences avec des tolérances à l'ombrage différentes (Lu *et al.*, 2016; Toïgo *et al.*, 2017). Ces différents résultats correspondent à la prédiction de l'effet obtenu suivant la « stress gradient hypothesis », qui prédit des interactions positives particulièrement dans des environnements stressants (Bertness and Callaway, 1994).

En plus des effets directs du mélange des essences sur les interactions entre les individus, il a été montré que le mélange apporte un bénéfice indirect sur les essences. Cela est notamment illustré par l'augmentation de la résistance aux attaques biotiques des peuplements mélangés (Jactel and Brockerhoff, 2007), par exemple grâce à la barrière naturelle à la propagation d'un pathogène grâce à la présence de l'autre essence. En effet, l'effet de masse diminue les chances pour le pathogène de trouver son hôte par rapport aux chances qu'il possède dans un peuplement pur.

La mise en évidence de cette variabilité de l'effet du mélange en fonction des caractéristiques du peuplement induit la nécessité de comprendre les liens entre les mécanismes et la productivité des peuplements.

1.3.3. La diminution de la densité en peuplement mélangé

Si l'on possède des informations sur les effets des facteurs sylvicoles précédemment cités (diminution de la densité du peuplement et mélange des essences), leur interaction reste peu étudiée et encore moins sur des forêts adultes tempérées. Des études ont montré un effet positif du mélange sur la croissance dans des densités plus élevées (Boyden *et al.*, 2005; Condés *et al.*, 2013) alors que d'autres ont révélé un effet pas toujours présent et dépendant de la composition en essences des peuplements (Garber and Maguire, 2004; del Río and Sterba, 2009). Cela est lié à l'augmentation des interactions entre les individus dans des densités plus élevées à cause de l'augmentation de la proximité entre les individus dans ces peuplements (Balandier, 2005; Baribault and Kobe, 2011; Forrester, 2015).

Cependant, Forrester (2015), met en évidence que si le mélange des essences est plus productif, il reste trop simpliste d'affirmer que ce type de peuplement est donc plus sensible aux sécheresses dû à sa consommation en eau plus élevée. Plusieurs facteurs interagissent dans les mêmes directions ou dans des sens opposés et les informations qui ne concernent qu'un aspect ou une variable ne reflètent pas de façon certaine le bilan hydrique de ces peuplements (Forrester and Bauhus, 2016). Plusieurs processus interviennent sur la disponibilité en eau du peuplement. Un des processus principaux est la transpiration du peuplement qui va donc jouer sur l'évapotranspiration. Il a été montré que si aucun effet du mélange n'était révélé sur la croissance alors, généralement aucun effet de complémentarité n'est trouvé sur les paramètres du bilan hydrique (Forrester, 2015). Ainsi, si le mélange des essences révèle des différences sur la croissance, il semble donc nécessaire d'étudier les variables liées au fonctionnement hydrique des individus, si l'on souhaite connaître les réactions des peuplements en contexte de contrainte hydrique et pas seulement la productivité de ceux-ci.

1.4. Choix des essences

Le chêne sessile n'est pas l'essence feuillue la plus vulnérable à la sécheresse mais il a cependant été mis en évidence que les sécheresses estivales devraient diminuer la croissance et le taux de survie de ces arbres y compris pour les populations de chêne sessile en France (Saenz-Romero *et al.*, 2017). Le pin sylvestre est une essence qui est réputée moins tolérante à la sécheresse, c'est-à-dire qu'il diminue ses performances lors de l'épisode de contrainte hydrique, du fait d'une acclimatation plus précoce à la sécheresse édaphique (Poyatos *et al.*, 2008). En effet, les deux essences ont des stratégies différentes pour faire face à la sécheresse. Le chêne sessile est une essence qualifiée d'espèce anisohydrique, ce qui correspond à un faible contrôle stomatique (Epron and Dreyer, 1990; Grossiord *et al.*, 2014b). Le chêne va donc réduire son ouverture stomatique à partir de conditions climatiques et édaphiques plus défavorables que le pin sylvestre. Ce dernier est une essence dite isohydrique (Farquhar *et al.*, 1980; Buckley, 2005). Son comportement lui permet une acclimatation plus rapide à des conditions devenant contraignantes au détriment de sa croissance. Les deux stratégies n'ont pas les mêmes conséquences sur le court et le long terme. Tandis que les essences isohydriques perdent de la résistance sur le court terme en diminuant la fixation de carbone, ils préservent leurs tissus et la résistance à la sécheresse sur le long terme (Hopkins, 1999). Les essences anisohydriques augmentent leur résistance à la sécheresse sur le court terme mais augmentent le risque de dégâts irréversibles (par exemple l'embolie, c'est-à-dire la perte de la conductance hydraulique des vaisseaux par l'entrée

d'air) et donc de mortalité en cas de sécheresse prolongées (Buckley, 2005). Comptes tenus de leur importance dans le visage forestier français et de leurs diversités physiologiques, je me suis concentré sur ces deux essences (*Quercus petraea* (Matt) Liebl. et *Pinus sylvestris*) tout au long de ma thèse. Les stratégies fonctionnelles mentionnées précédemment pour lutter contre la sécheresse dépendent indirectement des interactions présentes entre les individus. En effet, si les interactions entre les individus sont négatives ou positives alors les effets sur les ressources du peuplement ne seront pas les mêmes.

1.5. Ressources hydriques

Une des ressources indispensables au développement des plantes avec la lumière et les nutriments est l'eau du sol. L'eau contenue dans le sol permet la circulation de la sève au sein de la plante, initiée par le flux de transpiration dû à la demande climatique (Penman, 1948). Sans ce flux, les échanges des différents composés entre les différents organes de la plante seraient impossibles ou très ralentis (Hopkins, 1999). De plus, l'absence de refroidissement des organes foliaires pourrait engendrer la mort de l'individu (Farquhar and Lloyd, 1993).

Cependant, toute l'eau du sol n'est pas utilisable par les plantes (Hopkins, 1999). L'eau gravitaire qui se situe dans les macroporosités du sol est trop faiblement liée au sol pour éviter d'être déplacée par la gravité. Ainsi cette fraction de l'eau va s'infiltrer dans le sol jusqu'à rencontrer une roche beaucoup moins perméable et donc constituer la réserve hydrologique des sols (nappe phréatique) (Figure 2). Il y a ensuite une partie de l'eau qui se situe dans les microporosités du sol et qui est cette fois suffisamment liée à celui-ci pour ne pas être lessivée par la gravité. Cette fraction de l'eau que l'on qualifie de réserve utile du sol est disponible pour les plantes qui possèdent une capacité de succion suffisante pour en bénéficier (Bréda *et al.*, 1995b). Une autre fraction de l'eau contenue dans le sol est trop fortement liée pour que les plantes puissent y accéder, on la qualifie d'eau de constitution (ou non extractible) (Figure 2). En finalité, l'eau disponible pour la plante se situe entre un état dit de capacité au champ où l'eau gravitaire a été lessivée par la gravité mais avec un maximum d'eau dans les microporosités du sol (réserves hydriques au maximum) et un état dit de point de flétrissement permanent où la seule fraction de l'eau restante est l'eau de constitution (réserve hydrique nulle). Le réservoir d'eau compris entre la capacité au champ (CC) et le point de flétrissement permanent (pF) constitue ainsi la réserve utile, exprimée en mm d'épaisseur de sol (RU) (Figure 2). La taille de ce réservoir est directement liée à la profondeur d'enracinement des essences et ne peut pas excéder cette profondeur (Bréda *et al.*, 2002). La RU dépend également de la texture et de la densité apparente du sol car la force de liaison de l'eau avec le sol en dépend (Al Majou *et al.*, 2008). La réserve en eau disponible pour les plantes à un instant t par rapport à la réserve à CC et au pF, est qualifiée de « réserve relative en eau extractible » ou « Relative Extractible Water » (REW) en anglais (Bréda *et al.*, 1995a). De cette façon à $REW = 0$, le réservoir est vide et $REW = 1$ le réservoir est plein (Figure 2).

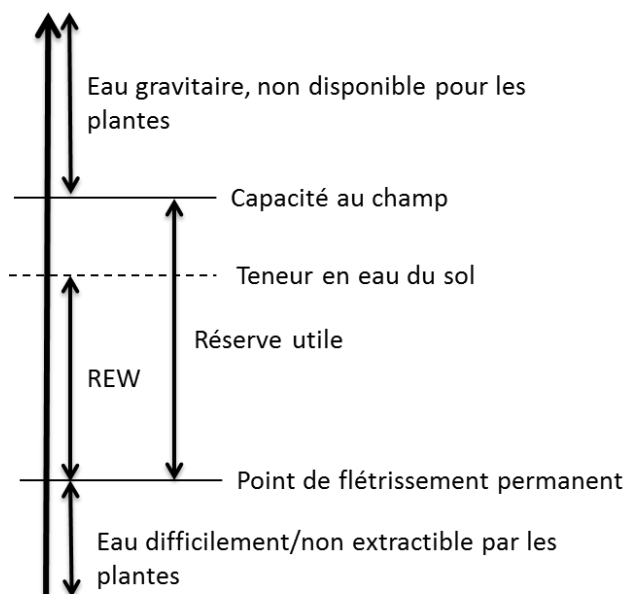


Figure 2. Schéma représentant les différentes fractions de l'eau du sol.

Un seuil théorique de $REW = 0,4$ a été mis en évidence de façon expérimentale, à partir duquel les plantes réagissent à une plus faible disponibilité en eau en diminuant leur transpiration (Granier *et al.*, 1999). Cette acclimatation est nécessaire pour le maintien de la colonne d'eau dans les tissus conducteurs de la plante (Hopkins, 1999). Cela diminue l'assimilation de carbone de la plante mais évite toutefois des effets irréversibles comme l'embolie. L'embolie est la rupture de la colonne d'eau dans les tissus de l'arbre. Elle est provoquée par l'apparition d'une bulle d'air dans les cellules conductrices (trachéides ou vaisseaux) et peut se propager dans les cellules voisines si la tension est trop forte (Hopkins, 1999). La diminution du flux de transpiration limite ainsi cette propagation. Cependant, cette réaction à la diminution de la REW n'est pas identique à chaque essence (Epron and Dreyer, 1990; Irvine *et al.*, 1998; Buckley, 2005).

1.6. Compétition et complémentarité

Les termes de compétition et complémentarité sont couramment utilisés pour décrire les interactions entre les individus d'un peuplement. Ils font appel à des concepts écologiques dont les définitions peuvent varier selon les scientifiques. Ces concepts sont utilisés afin de définir les structures des communautés ou encore les relations entre les différentes populations dans un même écosystème. Basée sur une approche par traits des plantes, deux principales théories ont été développées à la fin des années 70 afin de définir le terme « compétition ». La première est la théorie de Tilman (1977), basée sur une approche mécanistique sur la capacité des plantes à utiliser les ressources dont elles disposent dans leur environnement. Ainsi, la compétitivité des essences sera relative à la concentration de la ressource dans le milieu (Tilman, 1977). Ensuite, Tilman a ajouté des modules à son modèle pour prendre en compte la diversité spécifique du peuplement et également la réponse spécifique des individus (Tilman, 1982; Tilman, 1985), puis finalement une prise en compte des traits spécifiques et des effets du stress (Tilman, 1988).

Ensuite, la deuxième théorie est celle de Grime (1979), basée cette fois-ci sur les traits spécifiques des individus afin de les caractériser en trois catégories distinctes : « rudérales », « tolérantes aux stress »

ou « compétitrices ». Les essences sont classées rudérales lorsque la fitness (c'est-à-dire sur la transmission des gènes à la génération suivante) ou la reproductivité est élevée avec un fort taux de croissance (c'est-à-dire un cycle de vie court avec une forte production de graines). Elles sont classées tolérantes aux stress lorsqu'elles ont un faible taux de reproductivité et un faible de taux de croissance. Finalement, elles sont classées compétitrices lorsqu'elles ont un faible taux de reproductivité mais un taux élevé de croissance (Grime, 1979). Ces différentes approches amènent à des utilisations du terme compétition qui peuvent *a priori* être contradictoires entre les auteurs. Grace (1991) a mis en évidence les points de divergence majeurs entre les auteurs et leurs définitions de la compétition. Il conclue finalement qu'une grande partie des divergences était d'origine sémantique et qu'une fois cet aspect pris en compte, il était nécessaire de décrire les circonstances dans lesquelles on utilise un concept afin de caractériser clairement les interactions (Grace, 1991).

Pour illustrer les contradictions ou divergences entre les deux définitions, j'utilise ci-dessous l'exemple du mélange chêne sessile – pin sylvestre.

1.6.1. La compétition

Un des points de contradiction entre les deux définitions est la notion d'espèce compétitive. La théorie de Tilman définit une espèce compétitive comme étant une espèce avec un faible besoin d'équilibre des ressources. En d'autres termes, il s'agit donc d'une espèce capable de supporter des contraintes limitantes pour une ou plusieurs ressources, elle est ainsi tolérante au stress. De ce point de vue, l'espèce compétitive dans le mélange chêne-pin serait donc le pin sylvestre, capable de s'acclimater rapidement au stress hydrique.

La théorie de Grime définit une espèce compétitive comme une espèce ayant une grande capacité de prélèvement pour la ressource considérée. Ici, l'espèce compétitive est donc considérée en fonction de sa résistance au stress, c'est-à-dire du taux de croissance pendant l'épisode de contrainte. De ce point de vue, l'espèce compétitive dans notre mélange chêne-pin serait le chêne sessile puisqu'il maintient davantage sa fixation de carbone et sa croissance en période de stress hydrique.

De plus, le deuxième point de divergence entre les auteurs est notamment le bilan des interactions pour l'accès aux différentes ressources. En effet, Tilman fait le postulat de l'existence d'un compromis pour l'utilisation des différentes ressources qui dépend de l'environnement dans lequel évolue la plante. Alors que Grime met en avant une corrélation positive entre les individus et donc pose le concept de « compétiteur absolu ». Encore une fois, ce point de divergence met en évidence une utilisation qui amène à classer le pin sylvestre en tant que compétiteur selon Tilman et le chêne sessile selon Grime.

Cela illustre l'importance de bien définir la notion de compétition dans le travail que l'on effectue afin de ne pas laisser place à une mauvaise interprétation des résultats obtenus. Si l'on place les définitions dans un contexte plus précis, par exemple avec la disponibilité d'une ressource ce qui correspond au contexte de ma thèse, alors les définitions ne sont pas totalement en désaccord. Ainsi, l'espèce dominante en cas de ressources abondantes sera l'espèce avec la capacité d'absorption la plus forte alors que si les ressources deviennent limitantes alors l'espèce la plus tolérante aura une compétitivité plus grande et ceci avec les deux définitions (Grace, 1991). Avec ce contexte précis, alors le chêne est l'espèce tolérante car il maintient sa transpiration dans des conditions moins favorables que le pin, il est donc plus compétitif dans ces conditions.

1.6.2. La complémentarité

La notion de complémentarité est également communément utilisée pour décrire les interactions entre les individus, souvent d'espèces différentes, dans un peuplement. Cependant, là encore la définition est très importante car la sémantique a une place prépondérante dans l'utilisation de ce terme. Certains auteurs donnent une définition très précise et ciblée de la complémentarité, basée sur les traits des espèces indépendamment les uns des autres. Cette définition repose alors sur le principe de niche écologique fondamentale qui est définie par l'ensemble des composants nécessaires à l'existence de l'organisme (Hutchinson, 1961). Par exemple, les auteurs définissent la complémentarité de niche souterraine pour des essences qui possèdent des développements racinaires plutôt superficiels pour une essence et plus en profondeur pour la seconde lorsqu'ils sont en monoculture. De cette manière, le peuplement constitué des deux essences accède à une niche écologique plus importante que les monocultures de ces deux essences. D'autres auteurs utilisent une définition plus large de la complémentarité de niche et si deux essences ne possèdent pas des traits d'espèces différents dans leur monoculture mais que la plasticité phénotypique permet une apparition de traits complémentaires en peuplement mélangé, alors il y a la présence d'une complémentarité de niche grâce à cette plasticité. Le point commun de ces deux approches est une diminution de la compétition lorsque la complémentarité augmente dans le peuplement. D'autres auteurs ont ensuite été plus loin dans la définition de la complémentarité en séparant d'abord les notions de « sélection » et de « complémentarité » (Loreau and Hector, 2001) ou plus récemment les notions de complémentarité de « processus » ou « architecturales » (Forrester and Bauhus, 2016).

De plus, il est important de noter que des essences peuvent être complémentaires pour une ressource considérée alors qu'elles ne le sont pas pour d'autres ressources (Richards *et al.*, 2010; Forrester, 2015). Il s'agit en réalité de plusieurs interactions qui évoluent en fonction de la disponibilité des ressources dans le milieu. Une review récente portant sur les études visant à quantifier la complémentarité ayant été réalisée révèle un schéma simple entre la complémentarité et l'évolution de la contrainte sur des mélanges comportant deux essences forestières (Forrester and Bauhus, 2016) (Figure 3). Ainsi, nous pouvons observer un niveau de complémentarité d'autant plus élevé que la ressource est limitante si les interactions entre les essences augmentent la disponibilité de la ressource (Figure 3a). Si les interactions entre les essences sont trop faibles ou qu'elles portent sur une ressource non limitante alors le niveau de complémentarité reste à la même valeur (possiblement nul) (Figure 3a). De plus, lorsque les interactions entre les essences sont favorables pour l'accès à une ressource qui entraîne une augmentation des performances de l'individu alors la complémentarité augmente, même si les interactions sont indirectement liées à cette ressource (Figure 3b).

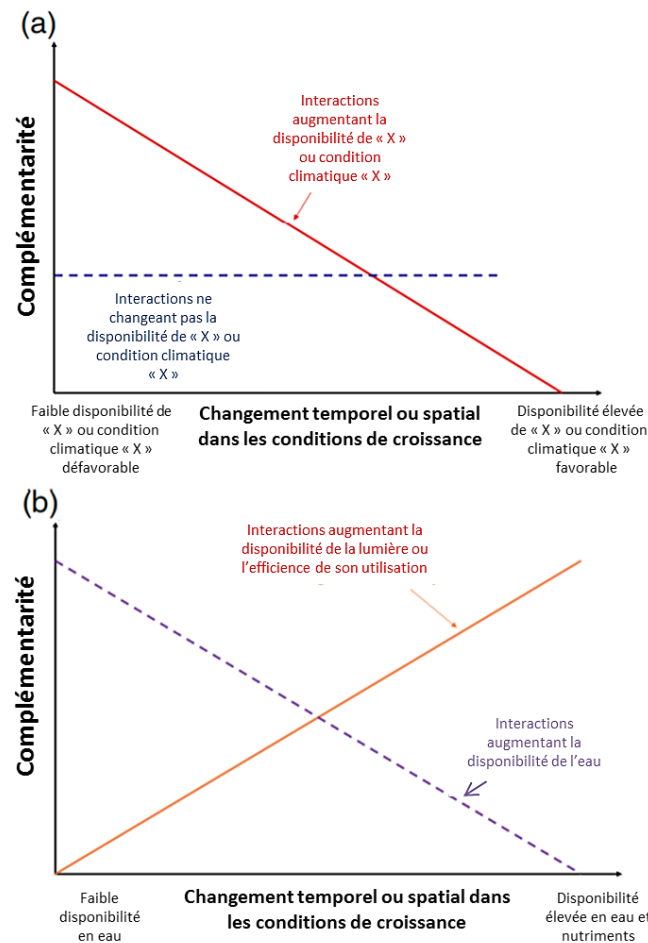


Figure 3. Illustration de l'évolution de la complémentarité relativement à un gradient de la disponibilité d'une ressource ou des conditions climatiques, en fonction des changements temporels ou spatiaux, d'après Forrester and Bauhus (2016). *Combinations of species change along temporal or spatial gradients in resource availability or climatic conditions. The solid red line in a shows a general pattern where complementarity increases as the availability of resource "X" declines (or climatic condition X becomes harsher) because the species interactions improve the availability, uptake, or use efficiency of resource X (or interactions improve climatic condition X). For example, if X is light, then complementarity might increase as light availability per tree declines (e.g., along a gradient of increasing stand leaf area index) and species interactions improve light absorption or light-use efficiency. The blue dashed line in a is a case where the species interactions do not lead to any change in complementarity along the gradient because complementarity does not result from interactions that influence X or there is no complementarity for this species combination. Part b shows how different types of interactions could lead to contrasting complementarity patterns along a single gradient. The dashed purple line in b is an example of a community where the species interactions improve water availability, uptake, or use efficiency. These types of interactions result in larger complementarity effects as water becomes more limiting. The solid orange line in b is an example of a community where the species interactions improve light absorption or light-use efficiency and therefore complementarity increases with soil resource availability; as water and nutrient availabilities increase, stands can develop large leaf areas but competition for light will also increase, so any interactions that improve light absorption or use efficiency will become increasingly useful. Linear relationships are shown, but while many similar relationships reviewed by Forrester [34••] were approximately linear, there is currently not enough empirical information to determine what the shapes of these relationships might be. Modified from Forrester and Bauhus (2016).*

J'utilise dans ce travail la définition de la complémentarité qui comprend les aspects structuraux et de processus. Ainsi, l'évolution des interactions menant à la diminution de la compétition dans le peuplement par les aspects de plasticité phénotypique ou d'autres processus physiologiques sont comprises dans cette notion de complémentarité.

1.7. Objectifs

Le travail effectué durant l'ensemble de cette thèse vise à identifier les différentes réactions aux événements extrêmes, notamment aux sécheresses estivales, des peuplements mélangés de chênes sessiles et de pins sylvestres en forêt d'Orléans. Les objectifs de ce travail de thèse sont donc de caractériser le type d'interactions entre les individus et les mécanismes qui en sont à l'origine. J'utilise pour cela deux méthodes de sylviculture qui sont la diminution de la densité et le mélange des essences dans des peuplements de chênes sessiles et de pins sylvestres.

La caractérisation de la contrainte hydrique dans les différents peuplements et l'effet des peuplements sur la ressource a été effectuée grâce à des mesures de suivi de l'eau du sol pendant plusieurs années. Cela nous permet d'estimer la possibilité de comparaison de la réaction des individus dans les différents peuplements sans la confondre avec une quantité d'eau potentiellement différente entre les peuplements. De plus, cela nous permet d'estimer les effets des interactions entre les individus en mélange par rapport à la monoculture sur la disponibilité en eau. Cela nous renseigne notamment sur les effets à plus long terme des événements de sécheresse sur la disponibilité en eau en fonction des peuplements.

Les aspects phénoménologiques de la réaction des chênes sessiles et des pins sylvestres dans un contexte de contrainte hydrique ont été effectués à partir de mesures de la croissance radiale annuelle et saisonnière des individus. Ce travail permet de caractériser la réaction des individus dans les peuplements purs et mélangés lors de sécheresse et d'identifier les éléments déterminants sur cette réaction. En effet, l'intensité ou encore la date à laquelle apparaît la sécheresse ont une influence différente sur la réaction des essences et ce travail met en avant la divergence de cette réponse en fonction des peuplements.

Ensuite, les mécanismes impliqués dans ces différences observées sur la croissance ont été identifiés. Dans un premier temps, j'ai réalisé une comparaison de la profondeur d'acquisition de l'eau des individus dans les peuplements purs et mélangés. Cela met en évidence la différence de stratégie des essences et l'influence de cette sylviculture sur ce comportement lors d'un épisode de sécheresse estivale. Dans un second temps, j'ai utilisé la mesure de la densité de flux sève pour caractériser la réponse des individus à la sécheresse dans les peuplements mélangés par rapport à la monoculture. Cette réaction des individus est probablement liée à l'intensité des sécheresses et ce travail met en évidence l'influence de cette intensité sur les deux essences.

De cette manière j'ai relié des processus phénoménologiques (les réactions observées sur la croissance des individus) à des processus écophysologiques (mécanismes d'acquisition de l'eau) en fonction de l'essence et du peuplement dans lequel se trouvent les individus.

2. Matériel et méthode

Il existe deux schémas expérimentaux couramment utilisés pour étudier les effets du mélange sur les essences. Le premier est appelé « schéma additif » et dans ce cas la densité d'une essence reste fixe entre la monoculture et le mélange alors que la densité de la seconde varie (Forrester *et al.*, 2006). Ainsi la densité du peuplement mélangé dépasse la densité des monocultures. Ce schéma est très utile pour étudier les effets de compétition d'une plante sur une autre, comme par exemple la présence d'une herbacée sur la régénération d'une essence forestière ou encore des effets de facilitation avec l'introduction d'espèces fixatrices d'azote avec une essence d'intérêt (Forrester *et al.*, 2006). Le deuxième schéma expérimental est appelé « schéma de substitution » où les densités entre les monocultures et le mélange sont les mêmes et la proportion d'une essence remplace celle de l'autre dans le mélange (Forrester *et al.*, 2006). Ce schéma est donc très intéressant pour évaluer les niveaux d'interactions intra- et inter-spécifiques. C'est un schéma couramment utilisé pour évaluer la productivité des essences en mélange lorsqu'elles sont toutes les deux des essences d'intérêts (Forrester *et al.*, 2006). C'est donc ce deuxième schéma que j'ai utilisé pour mon travail de thèse. Le travail de thèse a entièrement été effectué sur le même site d'étude, de sorte à optimiser l'homogénéité des observations. L'objectif étant de pouvoir apprécier des différences sur des variables synthétiques comme la croissance des arbres et ensuite de pouvoir identifier les processus mécanistiques et physiologiques, responsables de ces différences.

2.1. Matériel

2.1.1. La forêt d'Orléans

Le site expérimental se situe en forêt domaniale d'Orléans en région Centre-Val de Loire. Il s'agit de la plus grande forêt domaniale de France métropolitaine gérée par l'Office Nationale des Forêts et représente plus de 35 000 hectares. Les deux essences majoritaires sont le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) mais on y trouve également des peuplements de pin laricio de Corse et de pin maritime. La forêt est composée de quatre massifs forestiers (Orléans, Ingrannes, Lorris-Châteauneuf et Lorris-Les Bordes) dont les proportions d'espèces varient mais dont les deux essences majoritaires restent le chêne sessile et le pin sylvestre.

Le relief de la forêt d'Orléans est qualifié de très plat car l'altitude dans cette forêt est comprise entre 107 mètres et 174 mètres. Le climat est un climat continental tempéré avec influence océanique, sur la période 1981-2010 la température annuelle moyenne est de 10.8°C et les précipitations annuelles sont en moyenne de 729 mm (données SAFRAN et de la plateforme analytique ISBA, Météo-France (Durand *et al.*, 1993)). Les sols sont de type planosols (IUSS Working Group WRB, 2014), ils sont définis par une morphologie différenciée et la présence d'un engorgement temporaire, dû à la présence d'un « plancher » argileux peu perméable (Baize, 1995). Les conditions d'hydromorphies entraînent un appauvrissement des sols et une augmentation de l'acidité (Baize, 1995). Plus d'informations sur la description du sol (textures, C/N, pH,... ; Tableau 2, Tableau 3) sont données avec la description du dispositif OPTMix ci-après.

2.1.2. Le site expérimental OPTMix

Le dispositif expérimental OPTMix (<https://optmix.irstea.fr/>) est un réseau de placettes expérimentales situé sur le massif de Lorris-Les Bordes de la forêt d'Orléans (Figure 4).

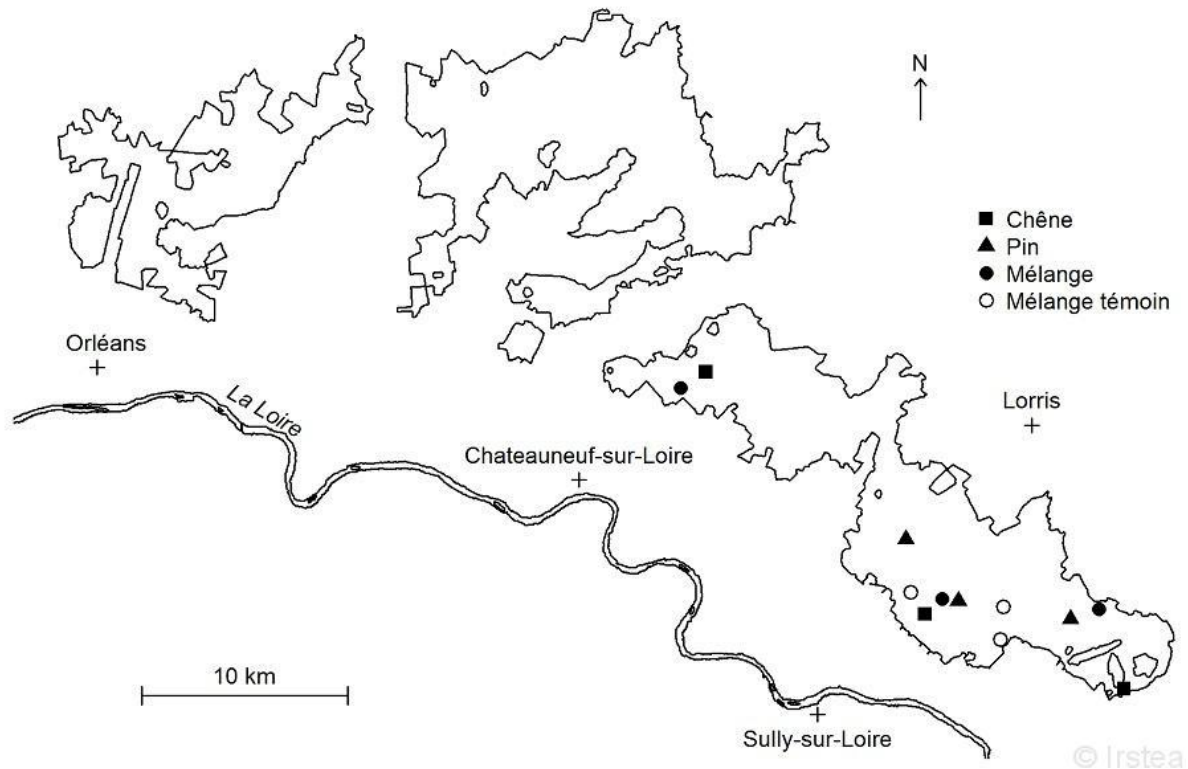


Figure 4. Localisation du dispositif OPTMix au sein de la forêt domaniale d'Orléans – Massif de Lorris-Les Bordes. (■) pur chêne, (▲) pur pin, (●) mélange chêne/pin, (○) témoins.

Les chênes sessiles et les pins sylvestres présents dans des parcelles pures et mélangées sont des arbres âgés de 60 à 80 ans et forment des forêts équiennes. Trois répétitions de triplets pur pin, pur chêne et mélange sont ainsi gérés avec deux modalités de densités différentes basées sur l'indice de densité relative (RDI) (Reineke, 1933). Il y a également une modalité liée à l'herbivorie (enclos/exclos) présente sur le dispositif pour un total de 33 placettes expérimentales qui définissent le réseau expérimental. Je n'ai utilisé que les placettes ouvertes (sans modalité herbivorie), ce qui représente 21 placettes expérimentales (Figure 5). D'autres indices de densité existent, notamment des indices de quantité absolue se rapportant au nombre de tiges par hectare ou de surface terrière. Cet indice relatif (RDI) a été choisi afin de refléter la compétition au sein des modalités car il est relatif au nombre d'arbre maximal théorique qu'un peuplement peut présenter. En effet, l'indice est calculé en tant que le nombre présent à l'hectare divisé par le nombre d'arbres maximal théorique à l'hectare. Cette dernière valeur correspond ainsi à l'apparition de la mortalité naturelle dans le peuplement due à une compétition trop intense pour un diamètre quadratique donné. En effet, pour chaque essence, le nombre de tiges maximal que l'on peut observer dans un peuplement est négativement corrélé à la taille de ces arbres, on parle alors de droite d'auto-éclaircie lorsque ces valeurs sont représentées sur une échelle logarithmique.

Ainsi, une modalité dite « dynamique » ou « faible » est mise en place avec un RDI de 0.425, puis une modalité dite « conservatrice » ou « moyenne » avec un RDI objectif de 0.7 (Figure 5). Les RDI des placettes en mélange correspondent à la somme des RDI des deux essences (= RDI partiels). Il est à

noter qu'il n'est pas rare d'observer des densités en mélange dépassant 1 de RDI, contrairement à ce que prévoit la théorie. C'est pourquoi une densité supplémentaire est présente uniquement pour la composition mélange, correspondant à une modalité sans intervention sylvicole et donc avec un RDI proche de 1. De cette manière le dispositif permet d'avoir les informations également sur ces types de peuplements. Il existe d'autres modalités dans le dispositif expérimental, pour étudier notamment la pression d'herbivorie, mais qui ne sont pas utilisées pour ce travail de thèse.

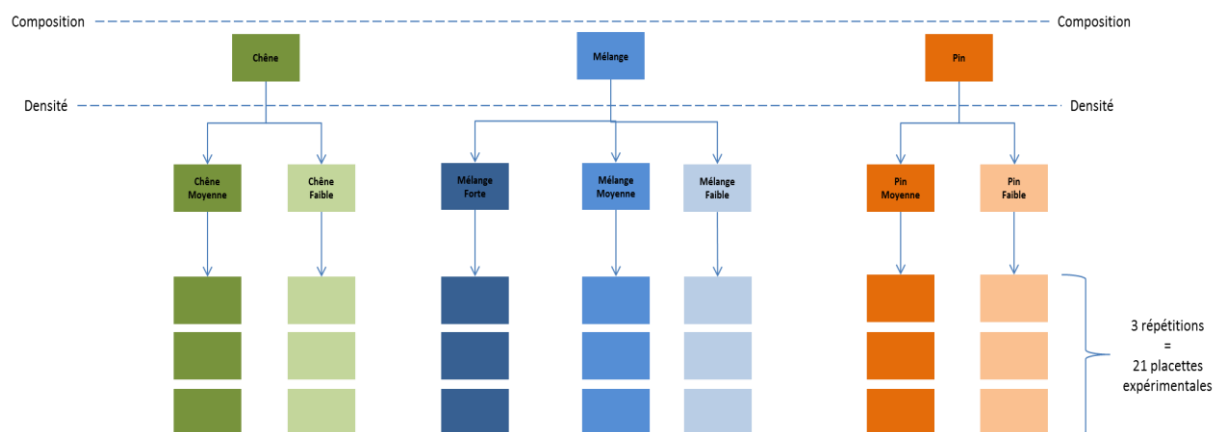


Figure 5. Schéma expérimental OPTMix représentant les placettes utilisées dans la thèse.

Chaque parcelle du dispositif a été choisie en fonction de plusieurs critères prédéfinis afin de limiter l'hétérogénéité dans le dispositif, avant le démarrage de la thèse. Les placettes ont d'abord été présélectionnées sous Système d'Information Géographique (SIG). Cette méthode a permis d'explorer l'ensemble des 14 500 ha des massifs de Lorriss-Les Bordes et de Lorriss-Châteauneuf. Ensuite, une validation terrain a été effectuée en fonction de la composition du peuplement, le stade de développement (Dg), la densité du peuplement et également la composition de la végétation du sous-bois. Des travaux d'exploitations ont ensuite été réalisés de sorte à obtenir les densités cibles dans chaque placette et pour supprimer également le sous-étage.

Les caractéristiques dendrométriques de chaque peuplement sont décrites dans la Tableau 1.

Tableau 1. Caractéristiques dendrométriques en 2015, des 21 placettes utilisées, moyennées en fonction du type de peuplement et de la densité. Les valeurs diamètre quadrique moyen (Dg) de la surface terrière, du nombre de tiges et du RDI sont données par essence. La valeur totale de RDI, de surface terrière et du nombre de tiges par placette correspond à la somme des valeurs partielles par essence. La déviation standard est donnée entre parenthèses.

Densité	Composition	Essence	Dg (cm)	S. terrière (m ² /ha)	Nb. Tiges (/ha)	RDI
Faible	Pur chêne	<i>Qp</i>	23.5 (2.5)	14.8 (0.4)	347 (60)	0.41 (0.01)
	Mélange	<i>Qp</i>	23.5 (2.1)	8.9 (0.9)	209 (38)	0.24 (0.03)
		<i>Ps</i>	35.9 (3.6)	10.7 (1.5)	106 (19)	0.24 (0.03)
	Pur pin	<i>Ps</i>	33.8 (1.2)	21.7 (3.2)	242 (45)	0.48 (0.07)
Moyenne	Pur chêne	<i>Qp</i>	22.5 (2.4)	20.8 (1.6)	530 (75)	0.57 (0.05)
	Mélange	<i>Qp</i>	23.6 (1.9)	10.4 (1.1)	245 (60)	0.29 (0.03)
		<i>Ps</i>	36.0 (3.3)	15.7 (2.8)	154 (19)	0.35 (0.06)
	Pur pin	<i>Ps</i>	33.6 (1.7)	30.7 (1.7)	348 (23)	0.68 (0.04)

Dans chaque placette ouverte du dispositif, un suivi du microclimat est effectué grâce à l'installation de capteurs de rayonnement global à 2 m de hauteur (SP1110 Campbell Scientific®, Inc ; (n=3), de

thermo-hygromètres (CS215 Campbell Scientific®, Inc ; n=2) et de pluviomètres (ARG100 Campbell Scientific®, Inc; mm ; n=2) à 1,65 m de hauteur. Nous suivons également la teneur en eau du sol grâce à des sondes insérées à 20, 40 et 60 cm de profondeur (CS616 Campbell Scientific®, Inc ; n=3 pour chaque profondeur) et la température du sol à 20 cm de profondeur grâce à des thermocouples (constantan-cuivre) (n=3). Nous suivons également le niveau de la nappe perchée grâce à tubes piézométriques équipés des capteurs automatiques (CS450 Campbell Scientific®, Inc ; n=3) et des tubes piézométriques relevés manuellement (n=9). L'ensemble de ces capteurs sont reliés à des centrales d'acquisition de type CR800 et CR1000 (Campbell Scientific®, Inc).

La description du profil de sol a été réalisée lors de l'installation du dispositif à l'ouverture des fosses. Une description des textures pour chaque horizon (Tableau 2) et des prélèvements pour des analyses physico-chimiques (Tableau 3) a donc été réalisée sur les trois fosses de chacune des 21 placettes utilisées.

Tableau 2. Description de l'épaisseur, de la profondeur et de la teneur en sable, limons et argile de chaque horizon, dans les trois compositions. La profondeur d'apparition moyenne du plancher argileux dans chaque composition est indiquée dans la dernière colonne. Les valeurs indiquées sont les moyennes $\pm$ déviations standard pour chaque composition (n = 9).

Composition	Horizon	Epaisseur (cm)	Profondeur (cm)	Sable (%)	Limons (%)	Argile (%)	Plancher (cm)
Chêne	H1	10.7 $\pm$ 2.1	10.7 $\pm$ 2.1	72.2 $\pm$.	14.4 $\pm$.	7.5 $\pm$.	
	H2	23.6 $\pm$ 6.8	34.2 $\pm$ 8.2	72.8 $\pm$ 6.1	18.3 $\pm$ 4.2	7.4 $\pm$ 1.6	
	H3	15.2 $\pm$ 6.1	49.4 $\pm$ 11.7	68.6 $\pm$ 4.3	19.6 $\pm$ 2.1	11.1 $\pm$ 2.8	46.4 $\pm$ 10.2
	H4	22.8 $\pm$ 11.1	72.2 $\pm$ 21.7	58.0 $\pm$ 8.2	9.4 $\pm$ 4.2	31.9 $\pm$ 11.7	
	H5	36.7 $\pm$ 9.3	95.0 $\pm$ 5.5	58.4 $\pm$ 4.3	8.4 $\pm$ 5.4	32.5 $\pm$ 1.1	
Mélange	H1	10.6 $\pm$ 6.5	10.6 $\pm$ 6.5	.	.	.	
	H2	22.1 $\pm$ 6.0	32.7 $\pm$ 5.4	69.2 $\pm$ 8.5	21.7 $\pm$ 6.0	7.6 $\pm$ 2.4	
	H3	20.4 $\pm$ 13.2	53.1 $\pm$ 13.0	65.8 $\pm$ 11.3	17.9 $\pm$ 4.8	15.4 $\pm$ 6.4	45.8 $\pm$ 11.1
	H4	36.9 $\pm$ 21.8	90.0 $\pm$ 21.1	54.5 $\pm$ 10	11.5 $\pm$ 5.1	33.3 $\pm$ 8.8	
	H5	26.5 $\pm$ 17.3	98.3 $\pm$ 3.5	72.6 $\pm$.	5.5 $\pm$.	21.2 $\pm$.	
Pin	H1	7.0 $\pm$ 1.8	7.0 $\pm$ 1.8	64.3 $\pm$.	20.4 $\pm$.	9.5 $\pm$.	
	H2	29.3 $\pm$ 14.7	36.3 $\pm$ 13.5	76.2 $\pm$ 7.8	15.9 $\pm$ 6.8	6.9 $\pm$ 0.7	
	H3	14.7 $\pm$ 7.3	51.0 $\pm$ 14.7	70.8 $\pm$ 18.3	15.5 $\pm$ 9.0	12.8 $\pm$ 13.5	53.2 $\pm$ 15.9
	H4	34.2 $\pm$ 18.3	85.2 $\pm$ 18.6	56.5 $\pm$ 17.7	9.9 $\pm$ 2.3	32.8 $\pm$ 15.6	
	H5	32.7 $\pm$ 10.0	106.7 $\pm$ 5.2	9.3 $\pm$.	26.5 $\pm$.	63.5 $\pm$.	

Tableau 3. Teneur en carbone organique, azote totale, rapport carbone/azote, potentiel hydrogène (pH eau) et concentration en hydrogène (pH KCl) ainsi que la capacité d'échange cationique (CEC) des sols dans les différentes compositions.

Composition	C-org (%)	N-tot (mg/g)	C/N	pH-eau	pH-KCl	CEC (méq/100g)
Chêne	0,92 ± 0,34	0,47 ± 0,12	19,2 ± 3,3	4,96 ± 0,15	4,46 ± 0,15	5,21 ± 2,83
Mélange	0,90 ± 0,17	0,44 ± 0,08	20,4 ± 2,2	4,91 ± 0,13	4,41 ± 0,13	3,48 ± 2,41
Pin	0,94 ± 0,27	0,49 ± 0,09	19,1 ± 3,4	4,93 ± 0,21	4,43 ± 0,21	4,19 ± 2,50
Total	0,92 ± 0,25	0,46 ± 0,10	19,6 ± 2,9	4,93 ± 0,16	4,43 ± 0,16	4,21 ± 2,58

2.2. Méthode

2.2.1. Ressources hydriques

J'ai utilisé les sondes de teneur en eau du sol (CS616 Campbell Scientific®, Inc) présentes dans les trois fosses de chaque placette à 20, 40 et 60 cm de profondeur. Ces sondes mesurent une teneur en eau volumique dans le sol qui l'entoure sur un rayon d'environ 10 cm. L'ensemble de cette eau n'étant pas disponible pour les plantes, j'ai ensuite calculé la part disponible (REW). Pour ce faire, j'ai utilisé la description des fosses et les analyses physico-chimiques effectuées lors de l'installation du dispositif pour avoir la texture et la densité apparente de chaque horizon. J'ai utilisé la valeur de la teneur en eau à capacité au champ et au point de flétrissement permanent d'après ceux trouvés par Al Majou *et al.* (2008) pour les sols de la forêt d'Orléans. J'ai ensuite utilisé l'équation 2 pour calculer la valeur de la REW à chaque profondeur :

$$REW_i = \frac{VWC_i - VWC_{wp1500}}{RU} \quad (2),$$

Où REW_i est la teneur relative en eau extractible, VWC_i est la teneur en eau volumique (%), VWC_{wp1500} est la teneur en eau volumique au point de flétrissement permanent (%) et RU la réserve utile (%) (c'est-à-dire l'épaisseur en 2D de la lame d'eau entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent sur l'ensemble de la profondeur d'enracinement, en mm). Il est important de noter qu'il ne s'agit pas réellement de la réserve utile vu que l'on se place à une profondeur donnée.

Cet indice de teneur en eau du sol reflète davantage la contrainte hydrique dans les sols et il est couramment utilisé dans la littérature.

2.2.2. Croissance radiale

La croissance radiale a été suivie sur 9 individus dans chaque placette pour chaque essence, grâce à des dendromètres à bande manuels (DB20, Environmental Measuring Systems, Brno, Czech Republic). La circonférence à 1,30 m de tous les arbres de la placette a permis de classer les arbres selon leur taille à partir des quantiles de distribution en petits, moyens et gros. La proportion des essences et la densité locale étaient vérifiées dans un rayon de 10 m autour de l'arbre cible. Un arbre en mélange était sélectionné dans un peuplement mélangé lorsque le voisinage était compris entre 40 et 80 % de l'autre essence. La densité locale devait être comprise entre un RDI de 0,25 et 0,40 en densité faible et un RDI de 0,5 et 0,75 pour que l'arbre soit sélectionné. Nous avons ainsi échantillonné 216 individus :

2 essences x 2 compositions x 2 densités x 3 tailles x 3 individus x 3 placettes = **216 individus**

Les dendromètres étaient mesurés tous les 15 jours en période de végétation et mensuellement hors période de végétation pour un total de 15,617 observations sur les trois années utilisées (2014, 2015 et 2016).

2.2.3. Profondeur d'acquisition de l'eau

Le prélèvement racinaire de l'eau dans le sol ne procure aucun fractionnement isotopique de l'eau. Or l'évaporation de l'eau du sol dû au réchauffement de celui-ci par le rayonnement crée un fractionnement contenu dans le sol. En effet, l'isotope ^{18}O ou le deutérium sont plus lourds que les isotopes les plus abondants naturellement de l'eau (^{16}O et ^1H), ainsi l'évaporation de molécules d'eau composées de ces isotopes lourds sera plus difficile et donc la concentration de l'eau non évaporée dans le sol s'enrichit de ces isotopes. Le réchauffement du sol se fait d'autant plus que l'on est proche de la surface, ce qui crée un gradient de température et donc d'évaporation dans le sol. Ce gradient de température est à l'origine de l'apparition d'un gradient isotopique en fonction de la profondeur de sol. Ce gradient isotopique combiné au prélèvement racinaire qui ne crée pas de fractionnement isotopique nous permet de relier l'eau contenu dans le xylème des arbres à la profondeur d'acquisition des individus.

La technique couramment utilisée consiste à échantillonner le sol et les arbres grâce à un carottage à 1,30 m. Cependant, nous suivons la croissance radiale de ces individus et une blessure dû au carottage pourrait biaiser la mesure. C'est pourquoi nous avons utilisé un système de cordage placé dans le houppier des individus avec un cueilleur métallique (mis au point au laboratoire) nous permettant de prélever des rameaux feuillés de chaque individu. Nous avons utilisé les feuilles pour les potentiels hydriques foliaires de base et les rameaux pour l'analyse isotopique de l'eau du xylème. On a ainsi pu échantillonner des individus classés dans la classe de taille gros et petits. Nous avons échantillonné deux individus de chaque essence pour chaque groupe de taille dans chaque placette. Nous avons utilisé uniquement les placettes avec un RDI moyens de sorte à utiliser les peuplements où les interactions entre les individus sont favorisées ($n = 9$). Cela nous donne un total de 48 arbres échantillonnés ($2 \text{ arbres} \times 2 \text{ tailles} \times 2 \text{ essences} \times 2 \text{ compositions} \times 3 \text{ répétitions} = \mathbf{48 \text{ arbres}}$). Nous avons utilisé une carotte de sol par placette et par campagne avec un échantillon prélevé à 5, 10, 20, 30, 40, 60 et 80 cm de profondeur pour analyser le rapport isotopique de l'eau du sol. Ce qui nous donne un total de 63 échantillon de sol ($7 \text{ profondeurs} \times 9 \text{ placettes} = \mathbf{63 \text{ échantillons}}$).

Les conditions météorologiques de l'année 2016 nous ont permis de réaliser 3 campagnes de prélèvements dans un contexte de sécheresse édaphique, la première le 17 août 2016, la deuxième le 7 septembre 2016 et la dernière le 13 septembre 2016).

2.2.4. Densité de flux de sève

J'ai utilisé la méthode Granier (Granier, 1985) pour mesurer la densité de flux de sève des individus dans les placettes à densité moyenne. Cette méthode repose sur la dissipation de chaleur du au flux de sève brute dans les arbres. J'ai ainsi suivi la densité de flux de quatre arbres de chaque essence dans chaque placette, ce qui nous donne un total de 48 individus ($4 \text{ arbres} \times 2 \text{ essences} \times 2 \text{ compositions} \times 3 \text{ répétitions} = 48 \text{ individus}$). Cependant, le chauffage de la sonde supérieur du capteur (Sapflow-Sensor Type SFS2 M-M12, UP-GmbH, Germany) nécessite une régulation précise de l'intensité, de sorte à obtenir un signal exploitable. Cette régulation est effectuée grâce à des boîtiers spécifiques (CCS2, UP-GmbH, Germany) sur lesquels on vient brancher un nombre limité à trois capteurs. Il nous manquait un de ces boîtiers pour pouvoir réaliser l'ensemble de l'échantillonnage, c'est pourquoi j'ai choisi de

suivre un chêne en monoculture en moins. Finalement, on a pu suivre un total de **47 individus**, en continu sur l'ensemble de la saison de végétation 2017.

3. Disponibilité des ressources hydriques et effets des peuplements

Nous avons mesuré la teneur en eau du sol afin de pouvoir estimer le niveau des ressources en eau dans les différents peuplements mais également les effets de ces différents peuplements sur la disponibilité.

Pour pouvoir quantifier la quantité d'eau présente dans un sol, il convient d'exprimer le réservoir d'eau en hauteur (en mm) sur un profil de sol en deux dimensions. Cependant, seule une fraction de l'eau dans le sol est disponible pour les plantes. Elle est calculée à partir de la réserve utile qui correspond au réservoir d'eau maximal disponible pour les plantes : valeur de la teneur en eau à la capacité au champ (teneur en eau maximale après ressuyage du sol) moins la teneur en eau au point de flétrissement permanent.

Cette réserve d'eau pour les plantes est dépendante des propriétés physico-chimique des sols, de la granulométrie, de la texture et de la densité apparente des sols (Baize and Jabiol, 1995; Bruand *et al.*, 2003; Al Majou *et al.*, 2008). Cependant, les caractéristiques pédologiques ne sont pas les seuls déterminants de la taille du réservoir, la profondeur d'enracinement va également la déterminer (Baize and Jabiol, 1995; Granier *et al.*, 1999; Bréda *et al.*, 2002). En effet, l'eau est considérée disponible pour les plantes seulement à des profondeurs où les racines sont présentes, or la prospection racinaire évolue au cours du temps et est difficilement quantifiable (Granier *et al.*, 1999; Berges and Balandier, 2010). Cet élément constitue un réel handicap pour le calcul des bilans hydriques forestiers. La couche d'argile présente dans les sols de la forêt d'Orléans influence de deux façons différentes la profondeur d'enracinement des arbres. Premièrement, elle constitue une barrière physique dans laquelle les racines ont du mal à s'établir (Al Majou *et al.*, 2008).

Ensuite, la couche d'argile dans le sol induit également la formation de nappes perchées temporaires (Baize, 1995). Une nappe perchée est définie comme une nappe libre, généralement temporaire, formée dans un aquifère, au-dessus d'une zone non saturée, généralement un plancher imperméable. Le volume de la nappe perchée correspond au volume de sol saturé en eau, au-dessus de la couche imperméable (Figure 6). Une nappe perchée est qualifiée de temporaire si elle disparaît en période estivale (Baize and Jabiol, 1995). Cette nappe est donc distincte du volume d'eau appelé nappe phréatique et laisse apparaître des signes d'hydromorphie dans le sol causée par la réduction du fer dans cet horizon.

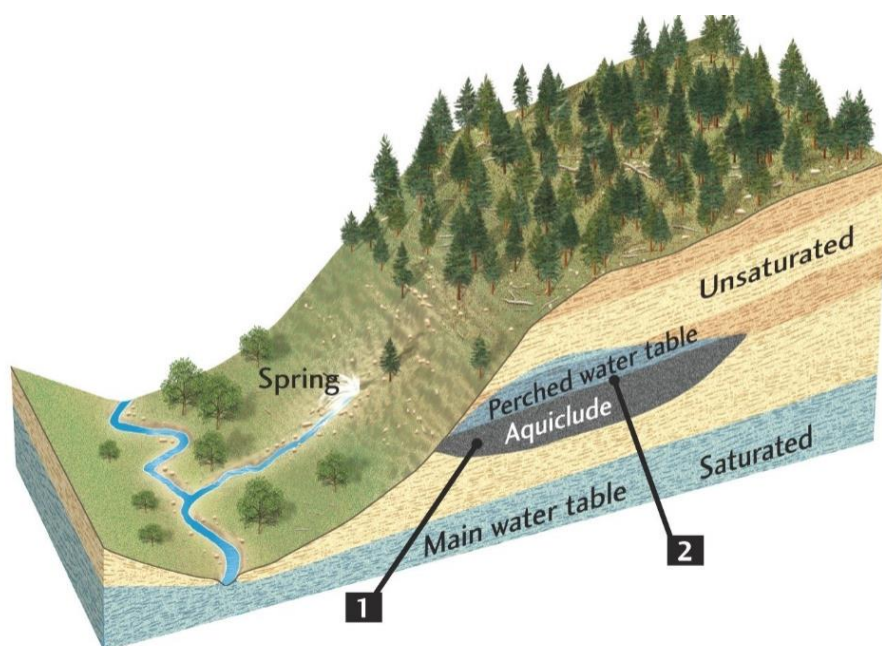


Figure 6. Représentation des nappes d'eau souterraines. (1) Aquiclude est une couche de très faible perméabilité dans laquelle l'eau pénètre difficilement ; (2) aquifère saturé en eau = nappe perchée temporaire.

Deux sources d'alimentations sont identifiées pour la création de la nappe perchée temporaire : pluviale ou alluviale (Baize and Jabiol, 1995). Dans le cas de l'origine pluviale, les précipitations apportent un flux d'eau qui descend dans les couches successives du sol par infiltration (ce qui est certainement le cas dans les sols de notre étude (Baize, 1995)). À la rencontre d'une texture de sol peu perméable, un ruissellement se forme en suivant la topographie des sols. Si l'eau arrive dans une formation où le ruissellement est impossible (*i.e.* cuvette) alors une lentille d'eau se forme au-dessus de la couche imperméable, mais dans ce cas la nappe perchée est souvent permanente. Pour observer une nappe perchée temporaire, une pente même très légère est nécessaire (Baize, 1995).

La nappe d'eau perchée est donc dépendante du régime des précipitations, de la topographie et de la composition du sol. Un paramètre en particulier joue un rôle important sur l'apparition de la nappe perchée temporaire, il s'agit de la profondeur à laquelle la couche imperméable apparaît. Comme il s'agit souvent d'un plancher argileux, on parle alors de profondeur de plancher. Cette profondeur est connue pour définir le niveau le plus bas de la nappe perchée temporaire et plus ce niveau est proche de la surface, moins le niveau de précipitation requis est important pour que la nappe perchée soit présente jusqu'à la surface du sol (Baize and Jabiol, 1995).

La présence de ces types de nappes est souvent vue comme une forme de contrainte pour la végétation vivant sur ces sols car les racines présentes dans cet horizon se trouvent alors dans des conditions d'hypoxie voire même d'anoxie (manque d'oxygène). Ces racines meurent alors par le manque d'oxygène et les conditions rédoxiques de cette couche appauvrissent le sol. Le volume de prospection racinaire est alors dépendant du régime de la nappe perchée dans ces types de sol (Dreyer *et al.*, 1991).

Cependant, la nappe perchée temporaire peut également participer à l'augmentation de l'eau disponible pour la végétation. En effet, si les racines n'ont pas été en condition d'anoxie suffisamment pour observer une mortalité ou si le retrait de la nappe se réalise dans une période propice au développement racinaire, alors l'eau de cette nappe peut profiter aux horizons supérieurs par capillarité. Dans l'Allier, lors de travaux dirigés par Philippe Balandier, le suivi du développement

racinaire dans des fosses pédologiques révèle que l'élongation des racines a été suffisamment rapide pour suivre la dynamique de retrait de la nappe (Balandier, commentaire personnel).

Les deux points de vues (contrainte et augmentation) sont possibles et non contradictoires car il se peut que la végétation trouve un bénéfice en fonction des caractéristiques de la nappe et du peuplement en place dans ce milieu malgré les contraintes imposées sur les racines.

Cependant, il est difficile d'évaluer le niveau d'interaction de cette nappe avec le milieu car la contrainte (ou l'apport) dépend de plusieurs paramètres de cette nappe. Nous avons mentionné précédemment l'importance de la profondeur du plancher argileux sur la profondeur de la nappe perchée dans le sol. Cette profondeur indique s'il y a une possible contrainte sur les racines des arbres car si la nappe n'atteint pas la profondeur maximale de prospection racinaire des arbres alors la contrainte est nulle (Baize and Jabiol, 1995; Bréda *et al.*, 2002). Ensuite, si la nappe ne fait qu'apparaître ponctuellement, la contrainte est moindre que si la nappe reste présente en surface pendant une longue durée (Baize, 1995). Cela met en évidence que le simple fait de mentionner la présence d'une nappe perchée temporaire ne suffit pas à rendre compte des conditions imposées par celle-ci sur la végétation. Cependant, aucun guide ou système de qualification, à partir de variables plus ou moins facilement mesurables, n'est connu pour caractériser et décrire une nappe perchée temporaire et sa dynamique.

C'est sur cette problématique que j'ai co-encadré un stage de master 2 en 2017, réalisé par Anna-Karine Jean de l'Université Jean-Monnet à Saint-Etienne. Le but de ce stage était de proposer une méthodologie de description d'une nappe perchée temporaire à l'aide de variables déclinables sur d'autres sites. Cela permettrait de pouvoir effectuer des comparaisons, puis d'évaluer les effets de différents peuplements sur les variables identifiées.

La caractérisation des ressources et contraintes hydriques pour les différents peuplements est indispensable pour déterminer le rôle de chaque facteur sur un phénomène identifié. Dans le cas inverse, nous pourrions attribuer une différence au type de peuplement alors qu'il s'agit en réalité d'une différence de la disponibilité de la ressource. Ensuite, nous pouvons également apprécier les conséquences que les différents types de peuplement ont sur les ressources. Les objectifs de cette partie du travail sont :

- (1) Evaluer les conditions édaphiques (humidité et nappe) des différents peuplements ;
- (2) Estimer les effets des essences et des peuplements sur la disponibilité en eau de leur milieu.

3.1. Humidité du sol

3.1.1. Résultats

Les sondes de mesure de teneur en eau CS616 renvoient des valeurs qui ne sont pas calibrées pour les sols de notre dispositif. Cela signifie que les valeurs ne peuvent pas être utilisées directement pour estimer les ressources exactes. Il est néanmoins possible de les utiliser comme des valeurs relatives entre les placettes afin de pouvoir estimer les différences sur des périodes de contrainte hydrique ou des conditions non limitantes entre les différents peuplements.

N.B. L'équation du constructeur (Campbell Scientific) utilisée pour convertir le signal reçu de la sonde en pourcentage de teneur en eau volumique est erronée dans les sols à forte rétention capillaire, par exemple à forte teneur en argile. Or, un processus d'étalonnage et de calibrage des sondes est en cours sur le dispositif et dans l'équipe ForHet, et les premiers résultats montrent que les données de teneur

en eau mesurées par ces sondes aux deux extrêmes (très sec ou très humide) sont très peu erronées. Une incertitude inférieure à 5% a été calculée sur 3 placettes avec la comparaison de données acquises grâce à une sonde à neutrons. Ainsi, si l'on cherche à estimer des différences entre les peuplements aux extrêmes, les valeurs de teneur en eau des sondes semblent satisfaisantes.

Les données de 2014 pour les peuplements de chênes purs ne permettent pas d'obtenir des valeurs de REW fiables (un seul dispositif). La REW est ainsi calculée à partir de 2015 pour ces peuplements.

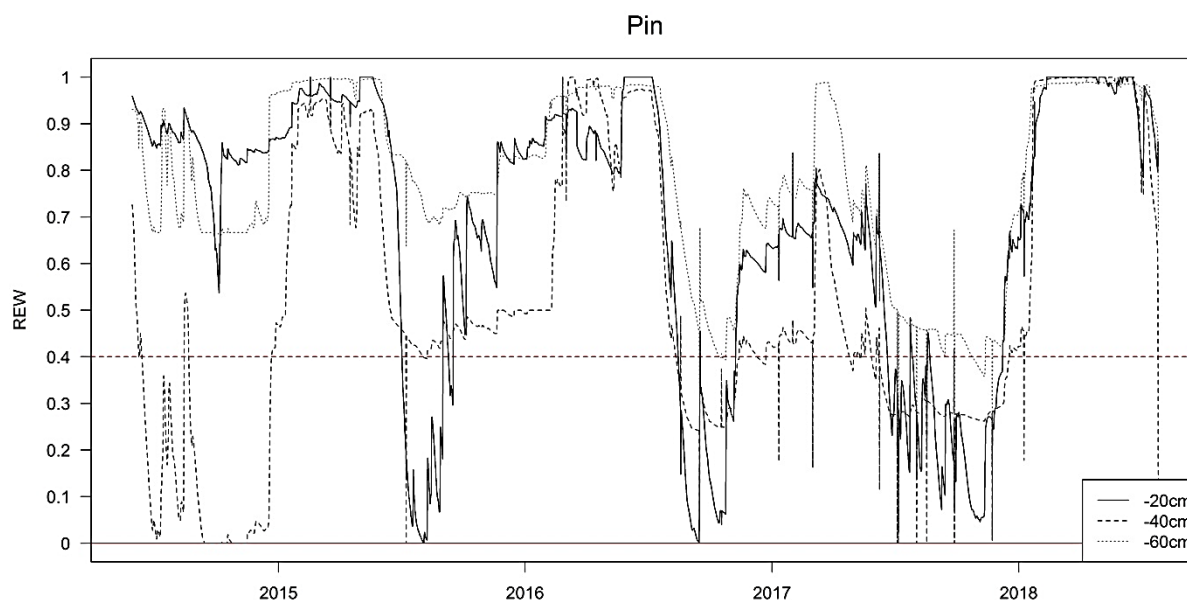


Figure 7. Eau utilisable (REW) pour les plantes dans les peuplements à densité moyenne OPTMix de pins.

Les différents peuplements révèlent des patrons différents en ce qui concerne la teneur en eau maximale des sols avant le début de la saison de végétation. Néanmoins, la réserve en eau disponible pour les plantes atteint son maximum (REW=1), à au moins une des trois profondeurs suivies, dans tous les peuplements (Figure 7 ; Figure 8 ; Figure 9). Cependant, les peuplements purs de pin sont les seuls à montrer des valeurs de REW de 1 aux trois différentes profondeurs chaque année (Figure 7). Les peuplements mélangés montrent des valeurs de REW de 1 pour l'ensemble des années sauf en 2017 (Figure 8). Par contre, pour les monocultures de chênes, le niveau maximum de REW aux trois profondeurs est atteint uniquement en 2016 et 2018 (Figure 9).

Ensuite, la diminution de cette REW en-dessous du seuil théorique de 0.4 se produit pour l'ensemble des années suivies, sauf en 2014 pour laquelle les valeurs de REW sont nettement supérieures par rapport aux autres années à 20 cm (Figure 7 ; Figure 8 ; Figure 9). Cependant, on notera que les valeurs de REW descendent sous ce seuil pour les trois profondeurs simultanément, uniquement pour les monocultures de chênes (Figure 9).

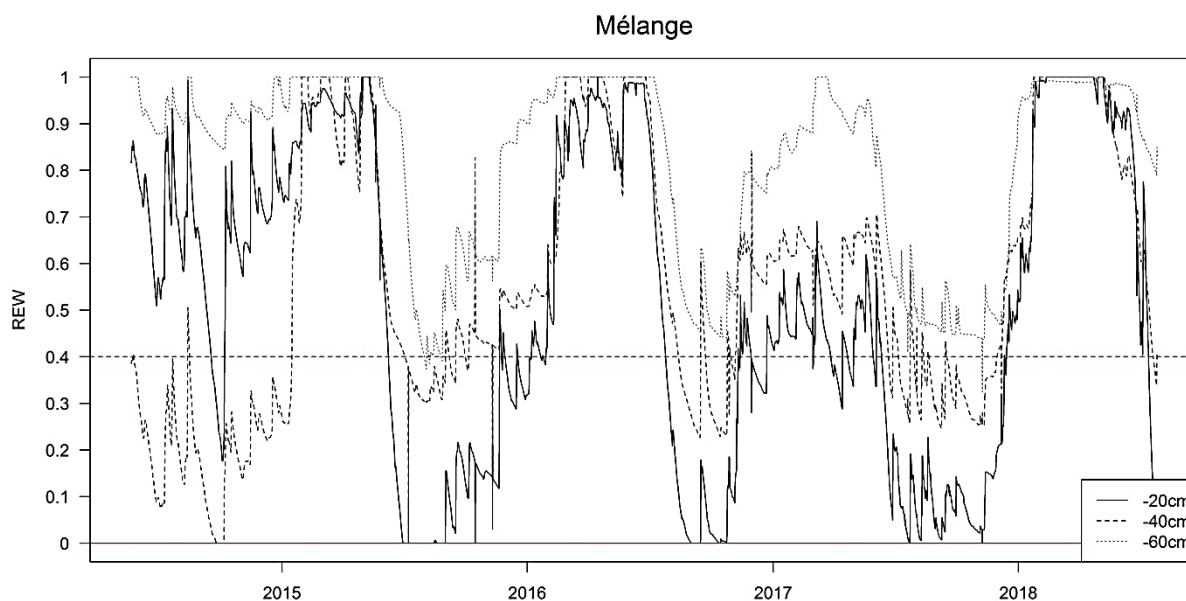


Figure 8. Eau utilisable (REW) pour les plantes dans les peuplements à densité moyenne OPTMix mélangés.

Finalement, la teneur en eau disponible atteint le point de flétrissement permanent ($REW=0$) de façon très marqué uniquement pour la monoculture de chêne et le mélange (Figure 8 ; Figure 9). Pour les pins la REW atteint 0 seulement en 2014 et à 40 cm. Or, au même moment, la REW à 20 cm dans ces peuplements était maximale (Figure 7).

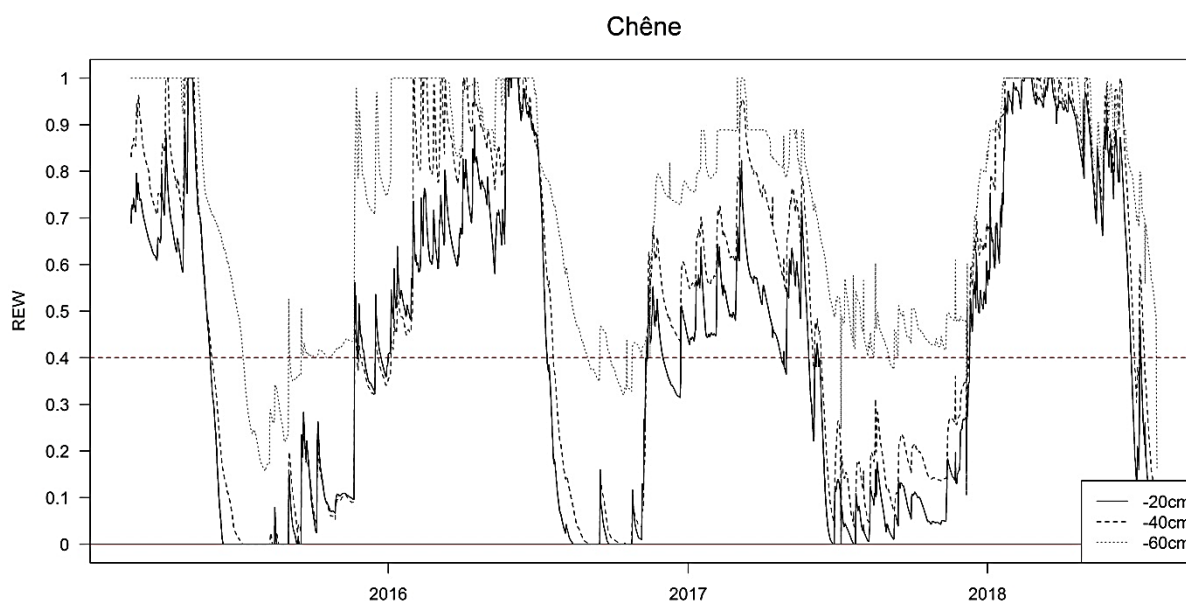


Figure 9. Eau utilisable (REW) pour les plantes dans les peuplements à densité moyenne OPTMix de chênes.

3.1.2. Discussion

Les différences observées sur les valeurs de REW sont uniquement à prendre en compte de façon relative avec les différents peuplements et ne représentent pas des valeurs strictes et comparables à d'autres sites. L'erreur de calcul semble homogène sur notre dispositif car les textures et les densités

apparentes ont été définies par des analyses physiques et les calculs sont basés point par point sur ces résultats.

Les trois peuplements bénéficient d'un apport en eau suffisant en hiver et au printemps dans les années suivantes pour remplir le réservoir d'eau disponible à son maximum, sauf en 2017 pour les peuplements de chênes purs (Figure 9). Cependant, les valeurs mais surtout la dynamique de la REW en saison de végétation diffèrent entre les peuplements. D'abord, les valeurs d'eau disponible pour les monocultures de pin sont les valeurs les plus importantes des trois différents peuplements. Ensuite, les monocultures de chênes présentent les valeurs les plus faibles jusqu'à ne pas avoir une réserve en eau disponible maximale à 20 cm de profondeur chaque année. La disponibilité en eau des peuplements mélangés se situant entre les deux monocultures, il semblerait que la présence du chêne dans les peuplements induise une diminution de la disponibilité en eau pour les individus en été. En effet, son comportement isohydrique permet un maintien de la conductance stomatique et donc de la transpiration à des valeurs de disponibilité en eau plus faible (Buckley, 2005; Martinez-Sancho *et al.*, 2018). Or le pin oppose une stratégie de conservation de la ressource en ajustant sa conductance stomatique afin de limiter les pertes en eau par transpiration (Irvine *et al.*, 1998) et donc le volume d'eau consommé dans le milieu est ainsi diminué lorsque des pins sont dans le peuplement.

Cependant, la valeur théorique de contraintes hydriques de 0.4 de REW est dépassée (Gower S T, 1999; Bréda *et al.*, 2002). Cela signifie que si les arbres accèdent à cette ressource alors, ils subissent un stress hydrique. Les valeurs des sondes à 40 et 60 cm montrant des valeurs de REW plus faibles qu'à 20 cm (notamment en 2014) peuvent paraître surprenantes mais il s'agit bien d'eau disponible et non de teneur en eau gravimétrique. Or l'apparition de la couche argileuse sur le dispositif correspond en moyenne à 30 -60 cm de profondeur et l'imperméabilité de cette couche entraîne la saturation en eau des couches supérieures et une disponibilité en eau plus faible de cet horizon (Baize, 1995; Baize and Jabiol, 1995; Al Majou *et al.*, 2008). En fonction du régime des précipitations et du sol, il se peut que la disponibilité en eau à 40 cm soit donc plus faible qu'à 20 cm.

Les courbes de REW descendent sous la valeur du point de flétrissement permanent pendant plusieurs jours consécutifs en été, ce qui veut dire que l'eau n'est plus accessible pour les arbres dans cet horizon sans qu'il y ait de dommages irréversibles (Scholander *et al.*, 1965). Cependant, les autres profondeurs montrent des disponibilités en eau supérieures et donc les racines devraient plutôt utiliser l'eau plus facilement exploitable de ces horizons (Bréda *et al.*, 1995b; Leuschner, 1998).

On a donc des conditions édaphiques qui sont similaires entre les peuplements car ils atteignent tous des valeurs maximales de disponibilité en eau sauf lorsque l'effet du peuplement est trop important en fonction des années comme c'est le cas pour les monocultures de chêne.

3.2. Nappe perchée temporaire

Un suivi du niveau de la nappe est effectué sur le dispositif OPTMix grâce à des piézomètres manuels et automatiques. Une détermination de plusieurs variables paramétriques a été effectuée dans le but de pouvoir qualifier la nappe perchée temporaire sur sa présence physique et temporelle dans le sol. Ces variables devaient également avoir une signification dans le domaine de la sylviculture afin de pouvoir relier la nappe et les effets des différentes variables avec les types de peuplements forestiers.

Chaque placette du dispositif (Figure 5) possède trois fosses dont deux sont équipées avec un tube piézométrique relevé manuellement (tous les 15 jours en période de végétation et mensuellement

hors période de végétation) et une troisième fosse est équipée d'un piézomètre automatique relié à la centrale d'acquisition. On a donc :

$$2 \times 18 \text{ (manuels)} + 18 \text{ (automatiques)} = 54 \text{ piézomètres}$$

Les tubes, où les piézomètres automatiques sont insérés, sont également relevés manuellement de sorte à pouvoir valider les valeurs renvoyées par les capteurs automatiques. Les trois répétitions du dispositif sont équipées mais la troisième ne l'a été que depuis l'hiver 2015-2016. Le stage de master se déroulant lors de l'année 2017, nous avons uniquement traité les valeurs de l'année 2016, de sorte à avoir une année complète sur les trois répétitions.

Chaque variable dépendant d'un seuil de profondeur a été analysée avec un seuil de 20, 40 et 60 cm de profondeur (Figure 10). Ces seuils ont été choisis parce qu'ils ont une valeur informative sur les contraintes perçues par le système racinaire des individus. C'est également pour cette raison que les sondes de teneur en eau du dispositif ont été placées à ces profondeurs. Cela nous permet de vérifier, grâce à ces sondes, que le signal observé correspond bien à une présence de nappe et non à un « effet baignoire » dans les tubes piézométriques (Figure 10).

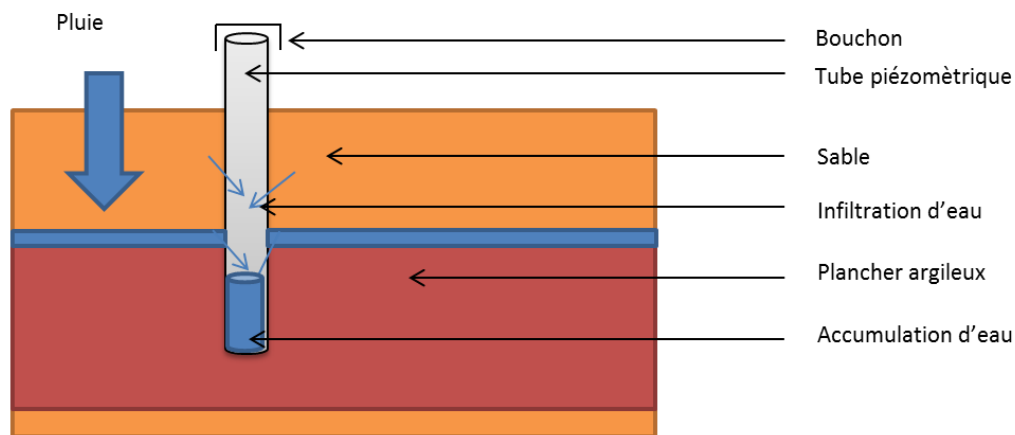


Figure 10. Illustration de l'effet baignoire avec l'utilisation d'un tube piézométrique.

L'infiltration de l'eau dans la couche argileuse est très faible et lorsque l'eau arrive contre cet horizon alors il entre dans le tube piézométrique mais ne peut s'en échapper et cela crée artificiellement un contenu d'eau dans le tube que l'on relève lors d'un passage. Or, il ne s'agit pas réellement d'un niveau de nappe et l'horizon supérieur à la couche argileuse n'est alors pas saturé en eau (Figure 10). C'est justement ce point qui nous sert à vérifier si la nappe est réellement présente ou non. En effet, si la mesure nous indique que la nappe est présente depuis 1 mètre jusqu'à 10 cm mais que les sondes de teneur en eau du sol nous indiquent un sol non saturé en eau alors il s'agit d'une accumulation d'eau dans le tube piézométrique et non une réelle présence de nappe. Cette méthode nous permet donc de vérifier les erreurs de type faux positif.

Ensuite, une vérification et un nettoyage des données a été effectué afin de supprimer les données aberrantes (erreur de lecture, capteur défectueux), ce qui nous donne un total de 411 mesures manuelles et 6730 mesures automatiques traitées sur l'ensemble de l'année 2016.

3.2.1. Résultats

Six variables descriptives ont été identifiées (Figure 11): (1) la période = nombre de jours entre la première date au-dessus du seuil et le dernier; (2) la durée = nombre de jours de présence de la nappe au-dessus d'un seuil donné; (3) la fréquence = ratio durée/période; (4) temps de présence =

nombre de jours à partir de 20 cm jusqu'au retrait à 60 cm; (5) l'intensité = ratio entre l'aire sous la courbe et au-dessus du seuil et l'aire maximale ; (6) date de retrait = date de retrait de la nappe en-dessous de 60 cm de profondeur.

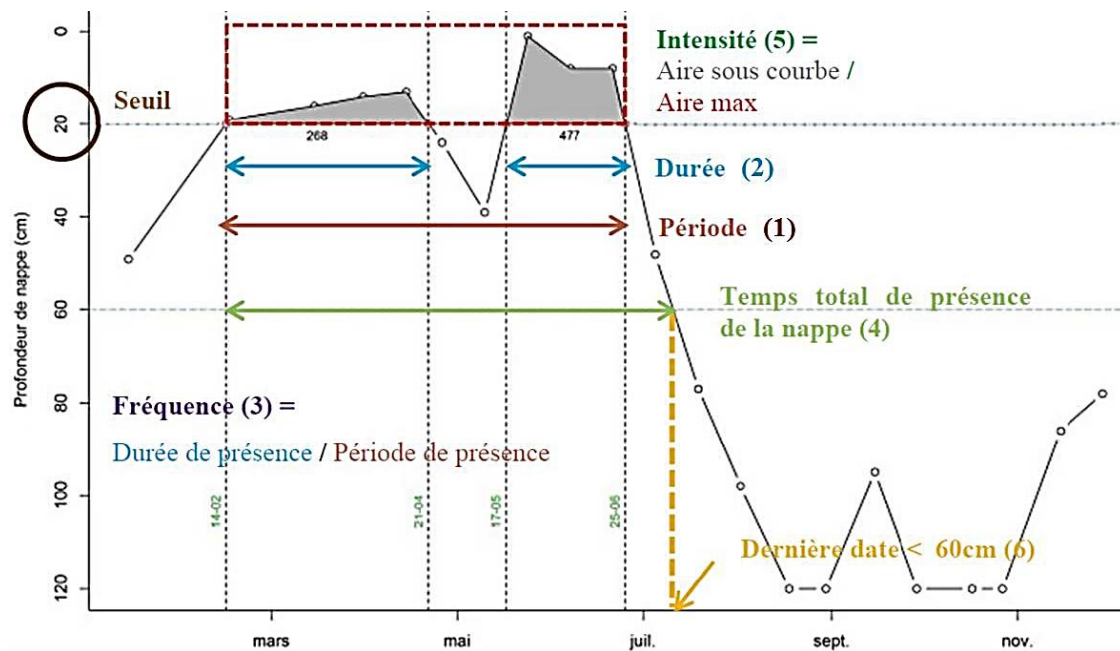


Figure 11. Représentation des variables descriptives sur le suivi de profondeur de la nappe relevées issu des mesures piézométriques manuelles sur l'exemple de la fosse 1 de la placette O216_1.

Une variable plus complexe à analyser mais plus informative sur l'effet du peuplement sur la nappe est: (7) la vitesse de retrait de la nappe à un seuil donné (Figure 12). Cette variable dynamique met en évidence l'impact de la transpiration sur la vitesse de diminution du volume de la nappe si les racines peuvent prélever dans les horizons voisins de la nappe.

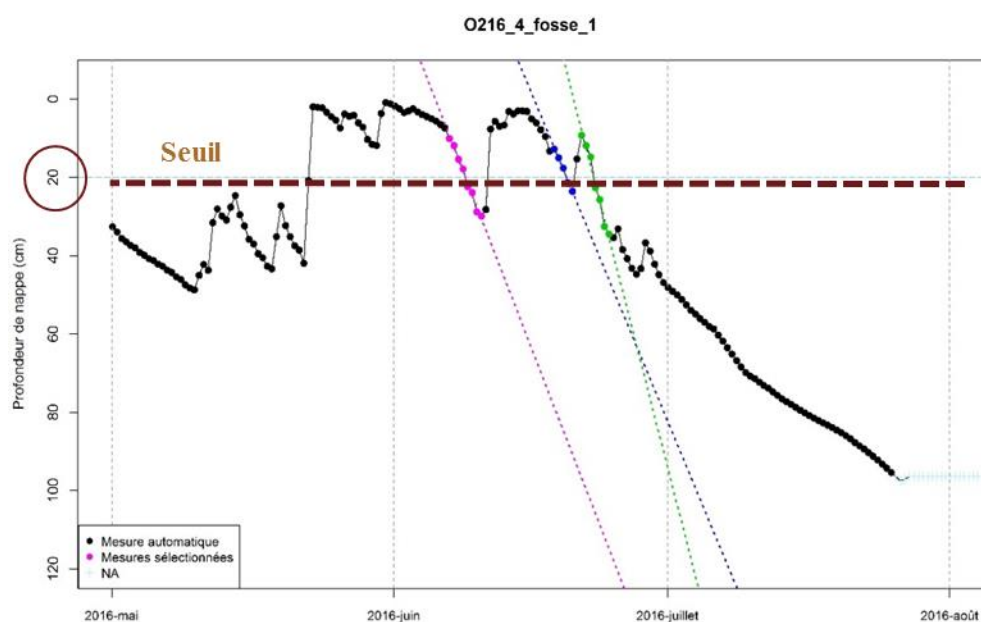


Figure 12. Pentes de retrait à 20 cm de profondeur du suivi de profondeur de la nappe issu des mesures piézométriques automatiques sur l'exemple de la fosse 1 de la placette O216_4.

Finalement, la nappe perchée temporaire a donc pu être caractérisée sur notre site grâce aux différentes variables énoncées précédemment et le rôle du peuplement sur la nappe estimé grâce notamment à la vitesse de retrait de la nappe.

Cependant, aucune différence entre les peuplements n'a été significative pour les variables descriptives que nous avons testées mais l'effet du plancher était marginalement significatif sur l'intensité de la nappe avec un seuil à 20 cm de profondeur (Tableau 4). C'est-à-dire que plus le plancher est superficiel (gamme de présence du plancher comprise entre 30 et 60 cm de profondeur), moins l'intensité à 20 cm est importante. De plus, plus le plancher est superficiel et plus la date de franchissement à 40 et 60 cm était significativement précoce (Tableau 4).

Tableau 4 . Modèles des variables statiques présentant des effets significatifs ; p-value du modèle corrigé (modèle avec correction de variance)

Variable testées	Variable modélisée	p-value	Variable modélisée	p-value	Variable modélisée	p-value
Composition*densité	Intensité à 20 cm	0,3194	Date franchissement à 40 cm	0,0606	Date franchissement à 60 cm	0,3668
Composition		0,4443		0,7378		0,9017
Densité		0,2203		0,1000		0,2582
Profondeur de plancher		0,0761		0,0127		0,0090
Pluie cumulée		0,2075		0,0532		0,5594

Tableau 5. Table des coefficients de la modélisation de la vitesse de retrait à 20 cm pour chaque facteur. Le peuplement référence du modèle est la monoculture de pin à densité moyenne.

	Coefficient	Stand. Error	p-value
(intercept)	4.2414	0.3794	0.0000 ***
Composition_chene	2.1839	0.4440	0.0027 **
Composition_melange	2.0313	0.5345	0.0090 **
Densite_faible	0.9341	0.3928	0.0633 .
Pluvio_12hAvant	-0.0423	0.0206	0.0487 *

Les différents traitements sylvicoles ont eu un effet significativement différent sur la vitesse de retrait à 20 cm (Tableau 5). Les peuplements purs de pins possédaient la vitesse de retrait la plus faible alors que les chênes révélaient la plus rapide. La densité de peuplement n'a montré qu'un effet marginalement significatif sur la vitesse de retrait de la nappe à 20 cm de profondeur (Tableau 5).

3.2.2. Discussion

Les différentes variables définies et caractérisées permettent ainsi de décrire précisément et de façon simple les contraintes potentielles de la nappe sur l'écosystème. La description de la nappe à l'aide des différentes variables est efficace pour caractériser la pression de la nappe sur le peuplement. Cependant, les effets des peuplements sur cette nappe sont plus difficiles à apprécier. En effet, nous n'avons pas montré que l'évolution de la nappe perchée est liée au fonctionnement du peuplement. Sans des mesures sur les individus des différents peuplements, nous ne pouvons pas prouver que la dynamique de la nappe est liée à un autre facteur (topographie, climat,...) (Dawson, 1993a). Cependant, les caractéristiques de la nappe perchée temporaire ne sont pas significativement différentes en fonction du type de peuplement. Cela met en évidence que les peuplements jouent un rôle de second ordre sur la présence et les caractéristiques de la nappe perchée. Si ce n'était pas le cas et que les peuplements avaient un rôle de premier ordre sur la dynamique de la nappe perchée temporaire, alors une différence entre les placettes de densités différentes serait significative. Il a été en effet prouvé que la densité de peuplement est positivement corrélée à la transpiration du peuplement (Bréda et al., 1995a).

Ensuite, la différence de vitesse de retrait à 20 cm observée entre les différentes compositions du peuplement révèle une vitesse de diminution dans les peuplements de chênes plus importante que dans les deux autres peuplements. Cela peut potentiellement être bénéfique aux peuplements de pins car lorsque la nappe se retire, la recolonisation racinaire peut ainsi avoir davantage le temps de suivre la dynamique de retrait de la nappe et bénéficier d'une augmentation de l'eau disponible (Konopka et al., 2005). Il a même été montré que certaines essences méditerranéennes pouvaient utiliser l'eau de la nappe perchée en cas de sécheresse (Zencich et al., 2002). Il a également été montré que les plantes évoluant sur des sols où la nappe perchée était présente dans les horizons prospectés par les racines, ne souffraient pas des variations superficielles de la nappe (Mata-Gonzalez et al., 2012). Cependant pour pouvoir conclure sur les interactions entre la nappe perchée temporaire et les peuplements forestiers, des informations supplémentaires sont nécessaires sur le compartiment racinaire et l'utilisation de l'eau notamment.

3.3. Bilan sur les ressources

L'analyse de la disponibilité en eau du sol et de la caractérisation de la nappe perchée temporaire nous reflète les comportements déjà bien connus dans la littérature scientifique des deux essences.

Le chêne sessile est une essence connue pour adopter un comportement dit anisohydrique (Epron and Dreyer, 1990; Buckley, 2005; Page *et al.*, 2016), c'est-à-dire qu'il possède une faible régulation stomatique et donc une faible efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUEi), étant définie comme le rapport entre la quantité de carbone fixé et le flux l'eau transpirée (Drake *et al.*, 1997). Au contraire, le pin sylvestre est lui connu pour avoir un comportement isohydrique (Buckley, 2005), c'est-à-dire qu'il possède une réduction précoce de la conductance stomatique et donc une forte efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque. Ces deux comportements vont donc a priori avoir des conséquences différentes sur les réserves en eau disponible du milieu et c'est ce qui semble se confirmer par les analyses de REW. L'eau disponible pour les plantes est plus importante dans les monocultures de pins et plus faible dans les monocultures de chênes en été et cela est d'autant plus le cas que l'on se rapproche de la surface. Il y a bien évidemment une perte d'eau par évaporation plus importante dans les horizons de surface mais c'est aussi dans ces horizons que le prélèvement racinaire est le plus important (Penman, 1948; Hendrick and Pregitzer, 1996). Ainsi, la présence de chênes dans le peuplement entraîne une diminution de la teneur en eau disponible. Ce résultat est en accord avec ceux trouvés sur la vitesse de retrait de la nappe perchée à 20 cm de profondeur, où la vitesse de retrait est la plus faible sous les peuplements purs de pins et plus forte dans les chênaies pures. Cependant, nous n'avons pas mesuré les flux sortants de ces systèmes et nous ne pouvons pas conclure avec certitude que les effets observés sont ceux des individus au sein de chaque peuplement.

La stratégie conservatrice du pin sylvestre vis-à-vis de l'eau lui permet de maintenir un niveau plus élevé de ressources disponibles dans le milieu alors que le chêne l'utilise au maximum pendant la saison de végétation (Buckley, 2005; Martinez-Sancho *et al.*, 2018). Ces deux stratégies nous permettent de poser l'hypothèse a priori que le chêne garde alors une croissance plus forte lors d'épisodes de sécheresses estivales tandis que le pin va avoir une résistance plus faible de sorte à limiter les risques de mortalité. La stratégie du chêne pourrait cependant augmenter le stress lors d'un prolongement de la période de contrainte, dû à une augmentation de la part consommée des ressources.

4. Conséquences de la sylviculture choisie sur la croissance secondaire des individus dans une forêt mature équienne lors de sécheresses.

La diminution de la densité des peuplements permet de limiter les pertes en eau par transpiration de la strate arborée (Bréda *et al.*, 1995a). Cependant, le changement des conditions microclimatiques sous ces peuplements moins denses, entraîne également une augmentation de la lumière reçue par la végétation du sous-bois et peut ainsi augmenter la perte en eau des peuplements par l'augmentation de cette végétation (Gobin *et al.*, 2015). L'effet de cette augmentation de la transpiration du sous-bois sur le bilan hydrique du peuplement forestier est difficilement quantifiable et pourtant apparaît comme étant non négligeable (Gobin *et al.*, 2015). De plus, la disponibilité en eau du peuplement est directement liée à la productivité car la croissance des individus dépend du carbone qu'ils fixent via la photosynthèse mais celle-ci ne peut fonctionner que si le flux de transpiration, dépendant de la quantité d'eau disponible, n'est pas limitant (Garcia-Forner *et al.*, 2017). Ensuite, le mélange des essences apporte une complémentarité théorique pour l'accès à la ressource hydrique et ainsi diminue le stress perçu mais augmente également le volume d'eau consommé (Forrester and Bauhus, 2016). Il est donc important d'évaluer l'effet de la diminution de la densité et du mélange des essences sur la croissance des individus de sorte à estimer de façon intégrative les bénéfices ou les coûts de ces méthodes de sylviculture. Pendant un épisode de contrainte prolongée, l'augmentation de l'accès aux ressources dans ce type de peuplement peut s'avérer être un facteur aggravant la contrainte et donc diminuer la résistance de ces peuplements à la contrainte (Forrester and Bauhus, 2016). De nombreux processus synergiques mais également antagonistes se produisent comme l'augmentation de la transpiration, l'évolution de l'interception des précipitations par la canopée, la phénologie, l'utilisation de différentes sources d'eau, etc (Forrester, 2015). Cela est probablement une des raisons pour laquelle on trouve des résultats contrastés dans la littérature scientifique sur les effets du mélange (Richards *et al.*, 2010; Pretzsch *et al.*, 2013; Grossiord *et al.*, 2014c; Toïgo *et al.*, 2015a). De plus, la taille des individus doit entrer en ligne de compte dans ces interactions car des études ont révélé un effet plus important de la sécheresse sur les arbres de diamètre plus important (Castagneri *et al.*, 2012; Zang *et al.*, 2012), d'autres aucune influence de la taille (Lebourgeois *et al.*, 2014) et certains ont trouvé une sensibilité plus importante des petits individus (Piutti and Cescatti, 1997; Zang *et al.*, 2012). Il est donc nécessaire de suivre les réactions des individus de tailles différentes pour comprendre davantage les effets de la sécheresse sur le peuplement forestier (Pape, 1999; Merlin *et al.*, 2015).

Afin de pouvoir analyser et comprendre les effets de la contrainte hydrique sur les différents peuplements sylvicoles, nous avons dans un premier temps réalisé un travail portant sur le signal annuel. Les objectifs de ce premier travail sur la croissance radiale sont :

- (1) Estimer la différence de croissance annuelle entre les deux essences en présence ou non d'un épisode de stress hydrique.
- (2) Estimer les effets du mélange sur la croissance annuelle lorsqu'une contrainte hydrique se produit.
- (3) Estimer les effets de la densité du peuplement sur les effets du mélange des essences.

Ensuite, l'analyse des effets des différents facteurs sylvicoles sur la croissance intra saisonnière a fait l'objet d'un article scientifique publié dans *Forest Ecology and Management*. Nous avons testé les hypothèses suivantes :

- (1) La croissance pendant une période de sécheresse est plus importante dans les peuplements à faible densité pour les deux essences.

- (2) Le mélange des essences augmente la croissance des individus lors d'un épisode de sécheresse.
- (3) L'effet du mélange sur la croissance lors d'un épisode de sécheresse est plus important dans la plus forte densité.
- (4) Les plus petits individus sont les plus sensibles à la sécheresse.

Les mécanismes observés à l'échelle de la saison pourront être reliés aux potentielles conséquences sur la croissance annuelle.

4.1. Croissance annuelle

Nous avons tout d'abord évalué les effets de la composition et de la densité du peuplement ainsi que la taille des arbres sur la croissance radiale annuelle dans les placettes du dispositif OPTMix.

Nous avons utilisé les données météorologiques SAFRAN pour le calcul de l'évapotranspiration potentielle basée sur l'équation de Penman-Monteith (Penman, 1948; Monteith, 1981), de sorte à pouvoir isoler les événements de sécheresse édaphique pendant les trois années suivies. La REW présentée dans cette partie est modélisée à partir des conditions climatiques et ne correspond pas à la REW calculée à partir des sondes dans le chapitre précédent de cette thèse.

La croissance annuelle était significativement ($p\text{-value}<10^{-3}$) différente entre les deux essences seulement pour l'année qui ne présente aucune période de contrainte hydrique (2014). En effet, l'accroissement en circonférence (CI) était plus important pour les pins ($10.62 \text{ mm} \pm 0.44 \text{ SE}$) que pour les chênes ($8.03 \text{ mm} \pm 0.47 \text{ SE}$) pendant cette année sans stress, tandis que CI était de $7.00 \text{ mm} \pm 0.39 \text{ SE}$ en 2015 et de $10.29 \text{ mm} \pm 0.53$ en 2016 pour les deux essences ($p\text{-value}=0.14$ et $p\text{-value}=0.34$) (Figure 13 ; Figure 14 et Figure 15).

L'effet de la densité du peuplement sur l'accroissement annuel n'était significatif ($p\text{-value}<0.05$) que chez le chêne, où la croissance était supérieure en densité faible et pour les trois années de l'étude (Figure 13 ; Figure 14 ; Figure 15). Par contre, aucun effet significatif de la composition du peuplement n'a été trouvé lors de ces trois années d'études entre les monocultures et les mélanges (Figure 13 ; Figure 14 ; Figure 15).

Finalement, nous avons observé un effet taille marqué sur la croissance annuelle des individus pendant les trois années étudiées. Pour les pins, les individus de la classe de taille la plus grosse ont montré un accroissement plus important que les moyens et petits individus, qui avaient le même accroissement. Par contre, pour les chênes quelles que soient les conditions édaphiques, CI augmente ($p\text{-value}<10^{-3}$) avec la taille de l'individu. Cet effet taille chez le chêne est davantage marqué en densité faible (Figure 13 ; Figure 14 ; Figure 15).

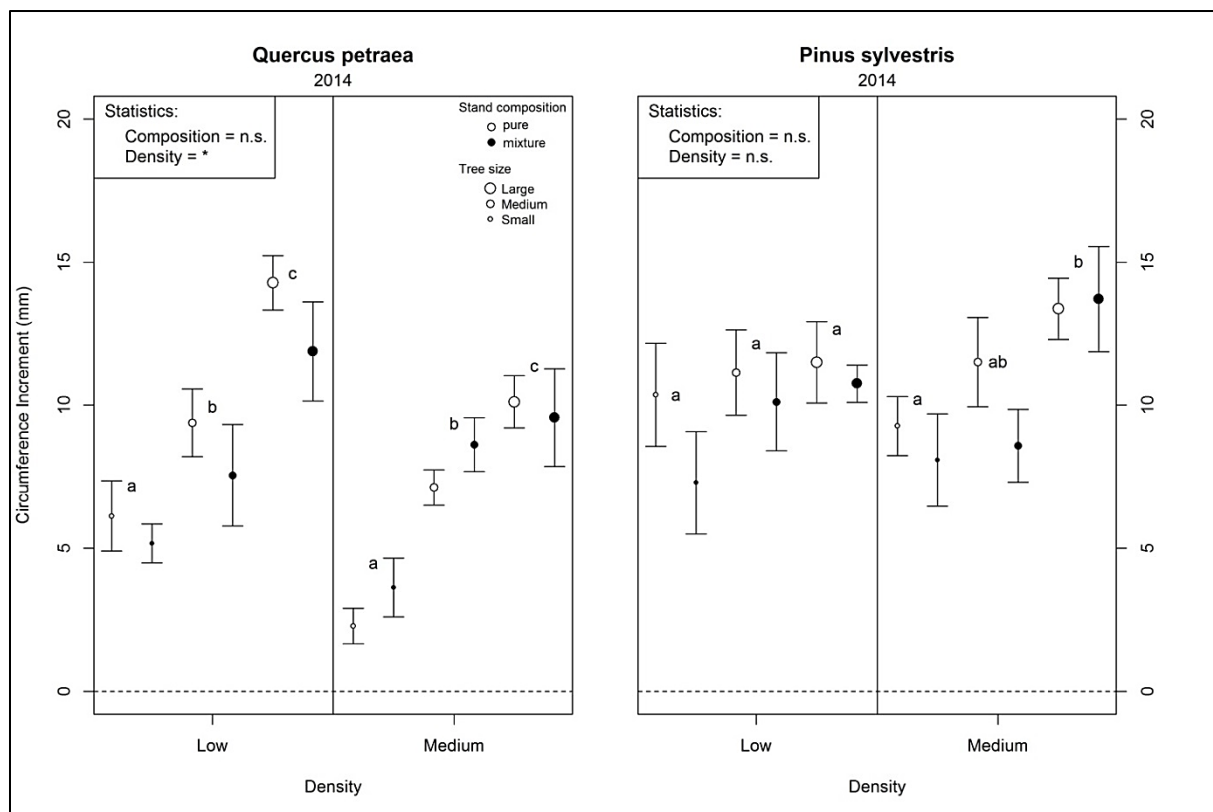


Figure 13. Mean annual circumference increments (mm) for *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* for the two densities (low and medium) for the unstressed year (2014). Open circles are pure stands, solid circles are the mixed stands. Circle sizes reflect tree size class and letters (a, b and c) show significance among them. The bars show standard error.

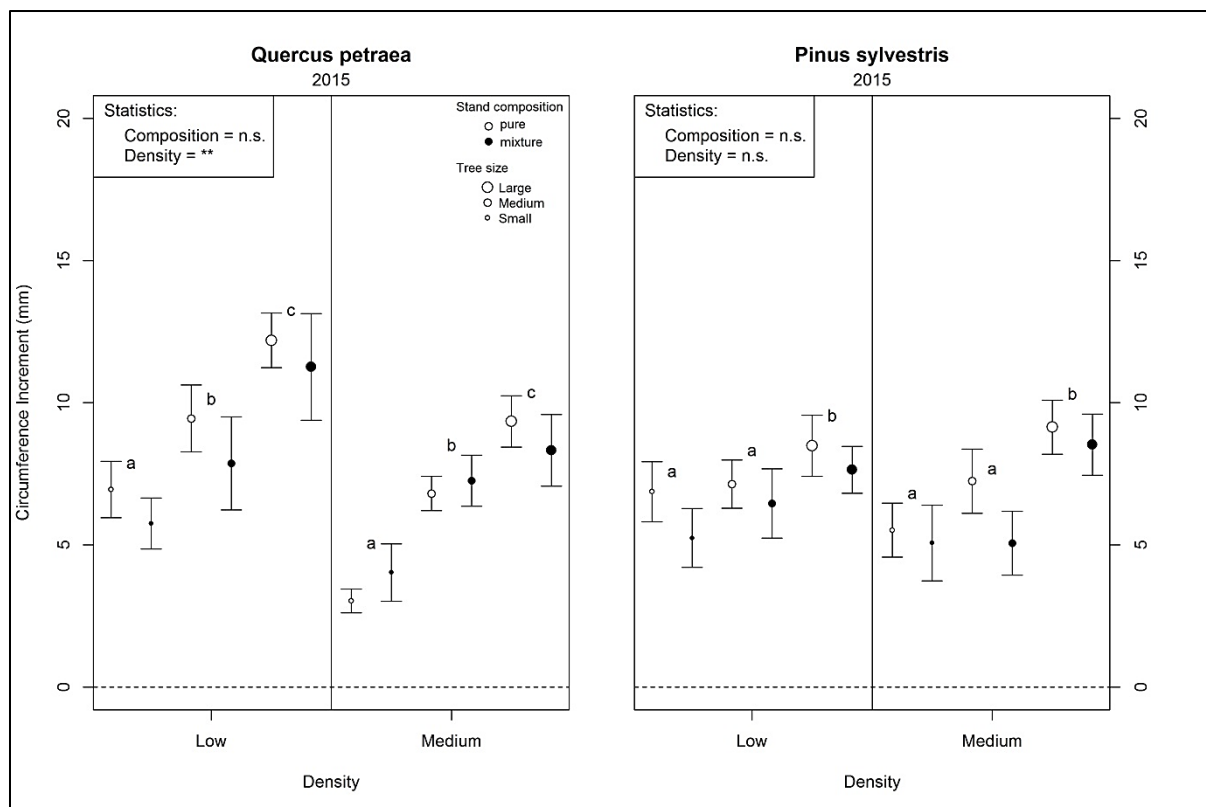


Figure 14. Mean annual circumference increments (mm) for *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* for the two densities (low and medium) for the summer stressed year (2015). Open circles are pure stands, solid circles are the mixed stands. Circle sizes reflect tree size class and letters (a, b and c) show significance among them. The bars show standard error.

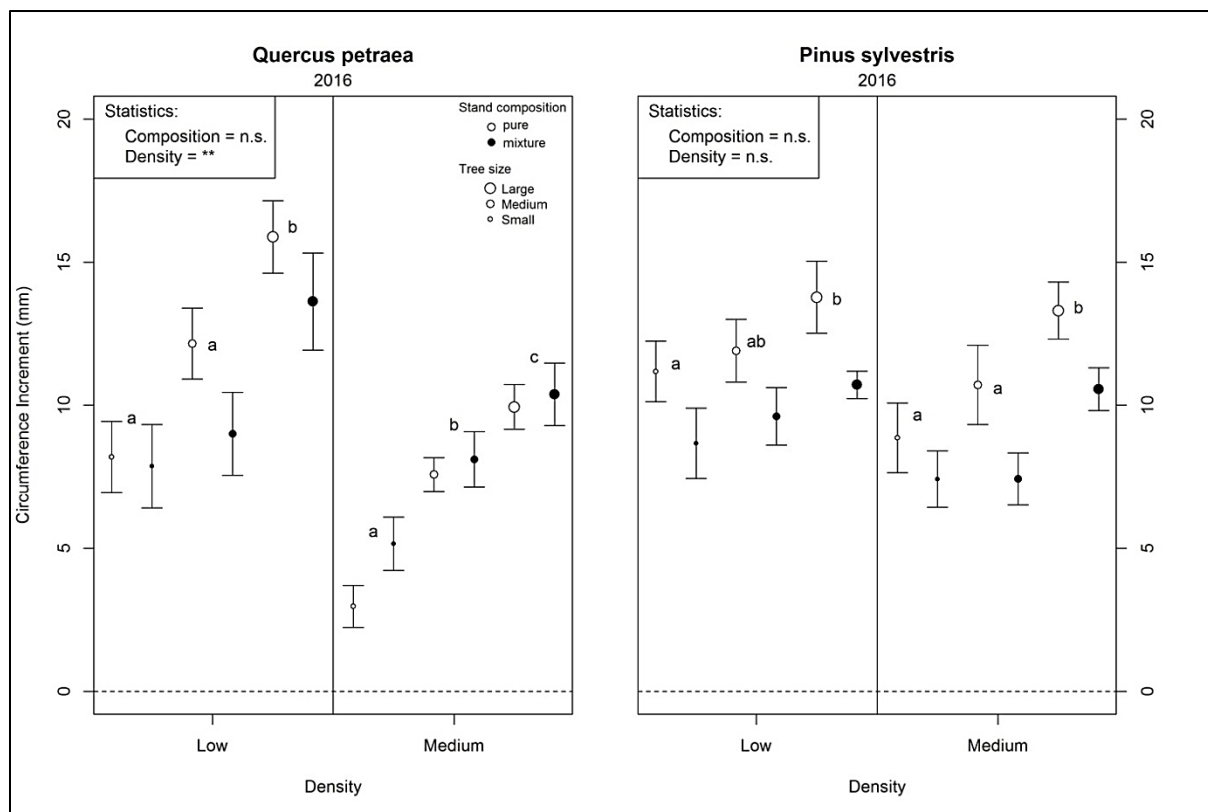


Figure 15. Mean annual circumference increments (mm) for *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* for the two densities (low and medium) for the late summer stressed year (2016). Open circles are pure stands, solid circles are the mixed stands. Circle sizes reflect tree size class and letters (a, b and c) show significance among them. The bars show standard error.

4.2. Discussion

Estimer les effets de la densité du peuplement sur les effets du mélange des essences.

Nos résultats montrent une croissance annuelle plus grande du pin sylvestre par rapport au chêne sessile lors d'une année sans évènement de sécheresse marquée, alors que la croissance est similaire entre les deux essences si un évènement de sécheresse se produit pendant la saison de végétation.

La plus grande partie de la croissance radiale du chêne s'effectue au début du printemps alors que le pin étale sa croissance tout au long de la saison de végétation (Michelot *et al.*, 2012b). Le chêne utilise ses réserves carbonées pour mettre en place de nouveaux vaisseaux de gros diamètres avant le débourrement. Une fois cette phase de division cellulaire passée, il entre dans une phase de maturation cellulaire pendant laquelle il est moins sensible aux conditions édaphiques (Barbaroux and Breda, 2002; Delpierre *et al.*, 2016). La physiologie du pin est très différente sur ce point. Etant une espèce sempervirente, il peut fixer du carbone par ses aiguilles toujours en place, dès que les conditions sont favorables (Michelot *et al.*, 2012a). La conduction de la sève par les trachéides permet également de diminuer le besoin en réserves carbonées pour démarrer la croissance (Locosselli and Buckeridge, 2017). Ces deux différentes physiologies ont pour conséquences que la croissance du pin est davantage sensible aux conditions climatiques durant la saison de végétation alors que la croissance du chêne dépend davantage des conditions climatiques de l'automne précédent (Eilmann *et al.*, 2006; Weber *et al.*, 2007).

La composition du peuplement n'a pas changé le niveau de croissance des deux essences quelles que soient les conditions édaphiques de l'année. Les effets bénéfiques sont d'autant plus observés que la station forestière est pauvre (Condés *et al.*, 2013; Toïgo *et al.*, 2015a). L'environnement dans lequel évolue les plantes est également important car les effets du mélange sont plus marqués lorsque les arbres évoluent dans un milieu propice aux sécheresses estivales (Grossiord *et al.*, 2014c). Toutes ces conditions nécessaires pour l'observation des effets du mélange sont la résultante de plusieurs processus complexes qui rendent difficilement prévisible la direction des interactions dans ces peuplements (Forrester, 2015).

La diminution de la densité a eu un effet uniquement sur la croissance du chêne sans effet de la composition du peuplement (monoculture ou mélange). Ainsi, la compétition est suffisamment diminuée dans les peuplements à faible densité pour le chêne qui bénéficie davantage de ressources hydriques (Bréda *et al.*, 1995a) mais ce n'est pas le cas pour le pin. Ce résultat a déjà été observé dans de précédentes études où le chêne avait une réponse marquée alors que le pin montre un accroissement plus faible à la suite d'une coupe d'éclaircie (Bréda *et al.*, 1995a; Dhôte *et al.*, 2000; Mäkinen and Isomäki, 2004). Le chêne semble plus compétitif sur le court terme que le pin qui possède une stratégie différente face aux contraintes hydriques. En effet le pin, étant une espèce isohydrique (Buckley, 2005), met en place une régulation stomatique plus précoce que le chêne qui est une espèce anisohydrique (Epron and Dreyer, 1990). Ainsi, lors des épisodes de sécheresse, il est possible que le seuil de régulation du pin soit franchi dans les peuplements à faible densité alors que celui du chêne ne le soit pas encore.

4.3. Croissance saisonnière : « How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events ? » - Bello et al. For Eco Manage (2019)

Forest Ecology and Management 432 (2019) 436–445



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco



How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events?



Jordan Bello^{a,*}, Patrick Vallet^{a,b}, Thomas Perot^a, Philippe Balandier^a, Vincent Seigner^a, Sandrine Perret^a, Camille Couteau^a, Nathalie Korboulewsky^a

^a Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

^b Univ. Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, Centre de Grenoble, F-38402 St-Martin-d'Hères, France

Résumé:

Les effets du changement climatique sur l'écosystème forestier incluent une augmentation de la fréquence des sécheresses estivales. Les gestionnaires forestiers peuvent augmenter la résistance des peuplements contre la sécheresse estivale en diminuant la densité de peuplement et en favorisant le mélange des essences. Ces stratégies ont été étudiées séparément mais leur effet combiné sur la résistance aux sécheresses estivales est inconnu.

Le principal objectif de notre étude était de quantifier les interactions entre les essences sur la croissance radiale lors d'une période de stress hydrique et de déterminer si ces effets changent avec différents niveaux de compétition reflétés par la densité de peuplement.

L'étude était basée en forêt domaniale d'Orléans (région Centre-Val de Loire) sur un site expérimental à long terme (OPTMix) avec un triplé de peuplements purs et mélangés de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et chênes sessiles (*Quercus petraea*). Le site comprend trois répétitions de deux densités de peuplements (faible et moyenne) dans chaque composition (chêne pur, pin pur et mélange). Nous avons suivi la croissance radiale de 216 arbres avec des dendromètres à bande manuels, placés sur 18 placettes sur des petits, moyens et gros arbres. Nous avons analysé trois années consécutives avec conditions hydriques contrastées : pas de stress, stress estival et stress estival tardif.

Nous avons trouvé que le mélange n'augmente pas la croissance des essences pendant un stress estival. D'un autre côté, il y avait un effet significatif du mélange lors d'un stress estival tardif qui était opposé entre les deux essences mais seulement présent dans les densités moyennes. La croissance du chêne était plus grande en mélange qu'en monoculture mais c'était l'inverse pour le pin. Le chêne avait une meilleure croissance dans les peuplements à densité faible mais le pin avait la même croissance quelle que soit la densité. Finalement, la taille des individus n'a pas influencé la résistance intra annuelle.

How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events?

Authors: Bello Jordan¹, Vallet Patrick^{1,2}, Perot Thomas¹, Balandier Philippe¹, Seigner Vincent¹, Perret Sandrine¹, Couteau Camille¹ and Korboulewsky Nathalie¹.

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France.

² Univ. Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, Centre de Grenoble, F-38402 St-Martin-d'Hères, France.

Corresponding author: Bello Jordan

e-mail address: jordan.bello@irstea.fr

Abstract:

Forecasted climate change impacts on temperate forest ecosystems include increased summer drought. Forest managers can increase the resistance of forest stands against summer drought by reducing stand density and favoring tree species mixtures. These strategies have been studied separately, but their combined effect on increasing forest stand resistance to summer drought is unknown.

The main objective of our study was to quantify tree species interaction effects on radial growth during a water stress period and to determine whether these effects changed with different levels of competition reflected by stand density.

The study was based in the Orleans state forest (Central France) at a long-term triplet experimental site (OPTMix) with pure and mixed stands of mature *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. The experimental design comprised three repetitions of two densities (low and medium) in each composition (pure oak, mixed stands, pure pine). We monitored tree radial growth with 216 manual dendrometers placed throughout 18 plots, on small, medium and large trees. We analyzed three consecutive years with contrasted water stress: no water stress, a summer stress period, and a late summer stress period.

We found that mixture did not improve tree growth of the either species during the summer water stress period. On the other hand, there was a mixture effect during the late summer water stress period but only in medium-density stands inversely for the two species studied. More growth occurred for oaks in mixtures while, inversely, more growth occurred for pines in monocultures. A density effect occurred only for oaks, which grew more in lower-density stands than in medium-density stands. Finally, tree size did not influence seasonal resistance to drought.

Abbreviations:

CI: Circumference Increment

SP: Summer Period

LSP: Late Summer Period

REW: Relative Extractable Water

Keywords: seasonal growth; mixture; monoculture; stand density; resistance; drought; *Quercus petraea*; *Pinus sylvestris*; mature forest; dendrometers; interaction.

Highlights:

- Lower stem density improved growth for oak but not for pine.
- Mixing tree species had an effect on growth only at medium stand density.
- Stand density did not influence resistance to drought.
- Oak and pine showed opposite mixture effects on resistance to drought.
- No effect of tree size on resistance to drought was found.

Introduction:

The IPCC expert group has forecasted an increase in summer drought events in temperate regions with climate change (IPCC, 2014), and water is one of the most important resources for tree growth. When water resources become too scarce, the tree greatly reduces its growth to maintain vital processes at a basic minimum (Aussenac, 2000). Therefore, radial growth is a good proxy for water stress (Locosselli *et al.*, 2013) and can be used to assess silvicultural management options designed to cope with climate change.

Reducing stand density and mixing tree species are two options that may help forest stands cope with the future climate (Loreau and Hector, 2001; Tilman *et al.*, 2001; Puettmann, 2011). The former limits water loss in the ecosystem by reducing stand leaf area index (LAI), and thus evapotranspiration. As a consequence, the decrease in soil water content is slower and sufficient soil water availability is maintained for the trees during water stress events (Bréda *et al.*, 1995a). Though dominant trees have the highest growth, it is also necessary to follow the growth of co-dominant and dominated trees to study the overall effect of lower stand density (Pape, 1999; Merlin *et al.*, 2015). Moreover, researchers do not agree on how tree social status affects sensitivity to drought. Some studies have found large trees to be more sensitive (Castagneri *et al.*, 2012; Zang *et al.*, 2012) while in other studies, they appear to be less affected than small trees (Piutti and Cescatti, 1997; Zang *et al.*, 2012). Finally, some studies found no influence of tree size on drought response (Lebourgeois *et al.*, 2014).

The second silvicultural strategy – mixing tree species – can have several benefits, one of which is better tree growth (Richards *et al.*, 2010) likely due to the complementarity effect, i.e. resource partitioning or positive interactions lead to increased resource use and thus greater growth (Loreau and Hector, 2001). Complementarity is widely found in herbaceous communities and in agriculture, and its growth response effect is now being transposed to forestry (Richards *et al.*, 2010; Forrester and Bauhus, 2016). Many studies show higher productivity for tree mixtures compared to monocultures (Liang *et al.*, 2016). However, contrasted results are observed and can depend on certain conditions. Some authors have shown that the greater growth in mixtures (i.e. over-yielding) is site-dependent (Toïgo *et al.*, 2015a; Lu *et al.*, 2016) and occurs mainly when site quality is poor (Condés *et al.*, 2013; Toïgo *et al.*, 2015a) or in drought-prone environments (Grossiord *et al.*, 2014c). Over-yielding has also been observed in associations of shade-tolerant and shade-sensitive species (Toïgo *et al.*, 2017) and in evergreen-deciduous mixtures, though not in deciduous-deciduous mixed stands (Lu *et al.*, 2016). The stand composition effect can even result in under-yielding during long water stress periods (Richards *et al.*, 2010; Ge *et al.*, 2011).

Studies on tree growth are most often carried out through comparisons of inter-annual radial increment (Pretzsch *et al.*, 2008; Michelot *et al.*, 2012a; Mina *et al.*, 2016); ring width is correlated to different stand or climatic variables to assess their potential effects on radial growth (Lebourgeois *et al.*, 2014; Toïgo *et al.*, 2015b). In temperate forests, annual growth data is readily available and this makes studying a wide variety of situations relatively easy. However, the inter-annual scale only makes it possible to study the long-term effect of drought (i.e. retrospective studies); to study the short term effects of drought on tree growth the seasonal scale is more appropriate (Lloret *et al.*, 2012). Other studies have focused on seasonal growth by monitoring tree ring formation dynamics linked to variations in environmental conditions (Mäkinen, 2000; Michelot *et al.*, 2012b; Sohn *et al.*, 2016). This approach can improve tree growth models for dryer and warmer conditions (Zweifel *et al.*, 2005; McMahon and Parker, 2015) and provide more accurate predictions in a changing climatic context.

In this study, we tested whether stand density and stand composition affected the radial growth of trees during seasonal drought events for two tree species: sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). We were particularly interested in determining whether stand density changed the intensity or type of interaction between the two species during a drought event. We also tested whether the results differed according to tree size.

We hypothesized that (1) growth would be greater in low-density stands compared to medium-density stands for both species, (2) mixing tree species would improve tree growth during a drought event, (3)

the mixture effect on growth would be greater in the highest density, and finally (4) the smallest trees would be the most sensitive to drought events.

Materials and methods:

1- Study site

This study took place in the Orléans state forest (France, 47° 49'N, 2°29'E). It is the biggest forest managed by the National Office of Forest (ONF) in metropolitan France, covering 35,000 hectares. Two main species are represented: sessile oak (*Quercus petraea*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*), in both pure and mixed stands. The study used the long-term experimental site OPTMix (Oak Pine Tree Mixture, <https://optmix.irstea.fr/>, (Korboulewsky *et al.*, 2015), installed in even-aged adult stands (aged 60 to 80 years) over a total of 44 ha. The area has a temperate continental climate with an oceanic influence: the mean annual temperature is 10.6 °C and mean annual rainfall is 716 mm (1959–2017 data from the SAFRAN and ISBA analytical platforms, Météo-France (Durand *et al.*, 1993)). The soil is qualified as a primary planosol (IUSS Working Group WRB, 2014). This type of soil is poor and acidic (C<1%, C/N<20, pH=4.5). The first horizon is loamy sand lying on a more or less impermeable clay horizon about 40 cm deep; this leads to temporarily waterlogged conditions in winter and spring.

2- Experimental design

OPTMix consists of three triplets of pure oak (*Quercus petraea*), pure pine (*Pinus sylvestris*) and mixed stands of both species (making nine stands overall) (Korboulewsky *et al.*, 2015). In each stand, there are two 0.5 ha plots with two different tree target densities: low (Relative Density Index, target RDI=0.4) and medium (target RDI=0.7) (Reineke, 1933). The distance between two repetitions of the triplet is at least a few kilometers. The dendrometrical characteristics of the stands are given in Table 6. Some stands were thinned during the experiment. The data from the thinned plots were excluded from the analyses for the thinning year (two mixed plots in 2015 and the same two mixed plots plus a pure pine plot in the 2014, out of a total of 18 plots).

Table 6. Dendrometrical characteristics of the 18 plots in 2015. For the mixtures, the quadratic mean diameter, the basal area, number of stems and RDI columns provide values by species. The total value for the stand is the sum of these values. Standard deviations given in parentheses.

Density	Composition	Species	Dg (cm)	Basal area (m ² /ha)	Number of stems (/ha)	RDI
Low	Pure oak	Oak	23.5 (2.5)	14.8 (0.4)	347 (60)	0.41 (0.01)
	Mixture	Oak	23.5 (2.1)	8.9 (0.9)	209 (38)	0.24 (0.03)
		Pine	35.9 (3.6)	10.7 (1.5)	106 (19)	0.24 (0.03)
	Pure Pine	Pine	33.8 (1.2)	21.7 (3.2)	242 (45)	0.48 (0.07)
Medium	Pure oak	Oak	22.5 (2.4)	20.8 (1.6)	530 (75)	0.57 (0.05)
	Mixture	Oak	23.6 (1.9)	10.4 (1.1)	245 (60)	0.29 (0.03)
		Pine	36.0 (3.3)	15.7 (2.8)	154 (19)	0.35 (0.06)
	Pure Pine	Pine	33.6 (1.7)	30.7 (1.7)	348 (23)	0.68 (0.04)

In each of the 18 plots, we selected nine individuals per species according to their relative size class (large, medium and small) based on their circumference at breast height. We measured the DBH of all the trees in the plot, then used the cumulated frequencies of the DBH values to divide the trees in the plot into three quantiles corresponding to three within-plot size classes. We rejected any trees whose circumference fell within a 10% margin between any two size classes to clearly differentiate among

them. Species proportion and local stand density were checked within a 10-meter circle centered on each target tree. In mixed stands, a tree could be selected if the other species represented between 40 and 80% of the basal area of the neighboring trees. These thresholds were chosen to mark the contrast in composition between mixed and pure stands. Lastly, for low and medium density respectively, RDI ranged from 0.25 to 0.4 and from 0.5 to 0.75 within the 10-meter circle. We obtained a final stratified sampling of 216 trees as follows:

2 species x 2 compositions x 2 densities x 3 sizes x 3 individual replicates x 3 plot replicates = 216 trees

3- Drought periods

In order to compare the different years in term of water stress, we calculated the daily soil Relative Extractable Water (REW) using climate variables from the SAFRAN and ISBA analytical platforms (Météo-France, Durand et al. 1993); we also recorded the average soil characteristics of our plots. REW represents the water available for plants in the soil (Granier *et al.*, 1999). Evapotranspiration (ETP) was estimated with the Penman-Monteith equation (Penman, 1948; Monteith, 1981). A soil water holding capacity (SWHC) of 85 mm was used to estimate REW. This value was calculated as in Toïgo *et al.* (2015b) from the mean SWHC in our plots, which we measured by digging soil profile pits and describing the textural class of each horizon to determine the pedotransfert class for our soil (Al Majou *et al.*, 2008). We considered that a stress event had occurred when the REW fell below the 0.4 threshold (Figure 16); which the literature defines as the limit below which trees begin to acclimate to their environmental conditions, particularly to water availability (Granier *et al.*, 1999). We considered that the stress period had ended when the REW moved back above the 0.4 threshold. In order to quantitatively describe the drought for each year, we calculated a Soil Water Stress Index (SWSI) following the stress index used in the Bijlou model (<https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/>) from Granier *et al.* (1999):

$$SWSI = \frac{\sum(0.4-REW_i)}{0.4} \quad (1)$$

where REW_i are the REW daily values for all days *i* of a given year where REW is below 0.4. Therefore the SWSI is a measure of the magnitude of the drought stress for a given year. It equaled 2 for the year 2014, 72 for the year 2015 and 50 for the year 2016. Given these contrasted values of REW and SWSI which are in accordance with the literature (Granier *et al.*, 1999), we can consider that virtually no stress periods were observed for the year 2014, which we considered as an unstressed year. An intense stress period was observed during the 2015 summer, starting June 2nd and ending August 30th; we characterized this as the summer period (SP), which was stressed for 2015 and unstressed for 2014. A stress period also occurred during the year 2016, lasting from July 17th until September 13th; we characterized this period as the late summer period (LSP), which was stressed for 2016 and unstressed for 2014.

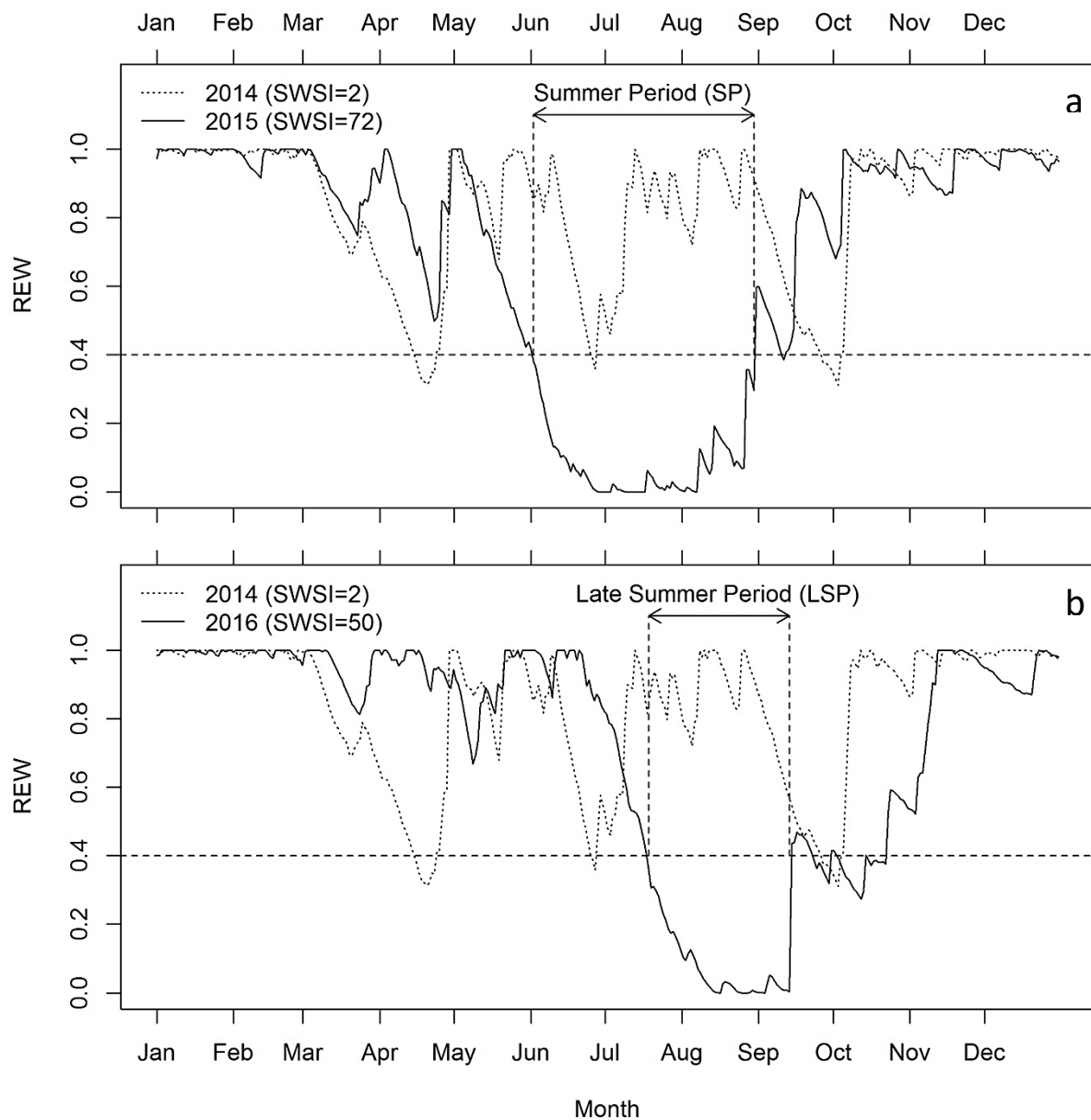


Figure 16. Soil Relative extractable water (REW) for 2014 (dotted line, a and b), (a) 2015 (solid line) and (b) 2016 (solid line) for one year. The stress periods (summer period (SP) and late summer period (LSP)) are the periods when REW remained below the 0.4 threshold. SWSI is the Soil Water Stress Index of the year.

4- Tree radial growth

We used manual band dendrometers (DB20, Environmental Measuring Systems, Brno, Czech Republic) to monitor circumference increment at breast height. We left the bark on the tree in order to take as much as possible into account all variations in circumference and to monitor continuous growth (Deslauriers *et al.*, 2003). The first measurements were taken one year after attaching the dendrometers to allow for a stabilization period (Drew and Downes, 2009). We recorded circumference variations as measured by the dendrometers every two weeks during the growing season and monthly during the winter, for a total of 15,617 observations over the three years of the study (2014, 2015 and 2016).

To determine tree short-term response to a drought period, we also calculated the circumference increment between the beginning and the end of the drought period (Figure 16).

We then defined resistance to drought as the ratio between the circumference increment during the stress period, when stomatal conductance should be minimal (Granier *et al.*, 1999), and the increment during the same period for a year when water was not a limiting factor :

$$Rs = \frac{CI_{SP\ 2015}}{CI_{SP\ 2014}} \times 100 \quad (2)$$

where Rs is the Resistance to the drought event, $CI_{SP\ 2015}$ is the difference in circumference increment between June 2nd and August 30th in 2015 corresponding to the stress period and $CI_{SP\ 2014}$ is the circumference increment during the same period for the unstressed year 2014.

We did not calculate drought resistance for the LSP because the growth rate was very slow for both species during the LSP in 2014 and did not, in fact, differ from zero for pines.

5- Statistical analyses

To test density, stand composition and tree size effects, we performed an analysis of variance with linear mixed-effect models. We took into account the spatial structure of the sampling design (repetitions at the stand level and repetitions at the plot level in the stand) by introducing nested random effects into the model.

When the variance of the residuals was significantly different among groups (tree species, stand density, stand composition, tree size), we added a variance model to estimate the standard deviation per group (Pinheiro and Bates, 2000).

We performed all statistical analyzes with the R Software (R Core Team (2017)). We used the “lme” function of the “nlme” package (Pinheiro *et al.*, 2017) to fit the linear mixed-effect models. We used model showed in equation (3) to assess the effects of the different factors for both species. We then applied the model showed in equation (4) for each species.

$$CI_{t,p,s} = m + S_i + G_j + D_k + C_l + SG_{ij} + SD_{ik} + SC_{il} + GD_{jk} + GC_{jl} + DC_{kl} + r_s + r_{s,p} + \varepsilon_{t,p,s} \quad (3)$$

$$CI_{species_t,p,s} = m + G_j + D_k + C_l + GD_{jk} + GC_{jl} + DC_{kl} + r_s + r_{s,p} + \varepsilon_{t,p,s} \quad (4)$$

Where $CI_{t,p,s}$ and $CI_{species_t,p,s}$ are the circumference increment for tree t , in plot p , in stand s ; m is the intercept; S_i represents the effect of the species factor; G_j represents the effect of the size group factor; D_k is the effect of the density factor; and C_l is the effect of the composition factor. i, j, k and l stand for species, size group, density and composition factors, respectively; SG_{ij} , SD_{ik} , SC_{il} , GD_{jk} , GC_{jl} and DC_{kl} represent the interaction effects between the different factors; r_s represents the stand random effect and $r_{s,p}$ the plot random effect nested into the stand random effect; $\varepsilon_{t,p,s}$ are the residuals of the model. The interactions between factors were not significant and were removed from the model.

Results

In the first part of this section, we provide the overall results of the models. Then in a second part we detail these results according to the studied hypotheses.

1- Models outcomes

1.1. Circumference increment

Figure 17 for sessile oak and Figure 18 for Scots pine show the circumference increment (CI) for each stand density, composition and tree size categories. The two sub-figures on the left (Figure 17a and

Figure 17c) correspond to the unstressed period (i.e. the year 2014), whereas the two sub-figures on the right (Figure 17b and Figure 17d) correspond to the stressed period (i.e. years 2015 for the summer period and 2016 for the late summer period). The two sub-figures at the top (Figure 17a and Figure 17b) correspond to the summer period, whereas the two sub-figures at the bottom (Figure 17c and Figure 17d) correspond to the late summer period.

Both oaks and pines had the same CI during the summer period without stress ($4.58 \text{ mm} \pm 0.23 \text{ SE}$). During the stressed summer period, oaks had higher CI than did pines ($+0.47 \text{ mm} \pm 0.23 \text{ SE}$). CI during the late summer stressed period was low for oaks ($0.53 \text{ mm} \pm 0.07 \text{ SE}$), and not significantly ($p\text{-value} > 0.05$) different from zero for pines (Figure 17 and Figure 18).

Quercus petraea

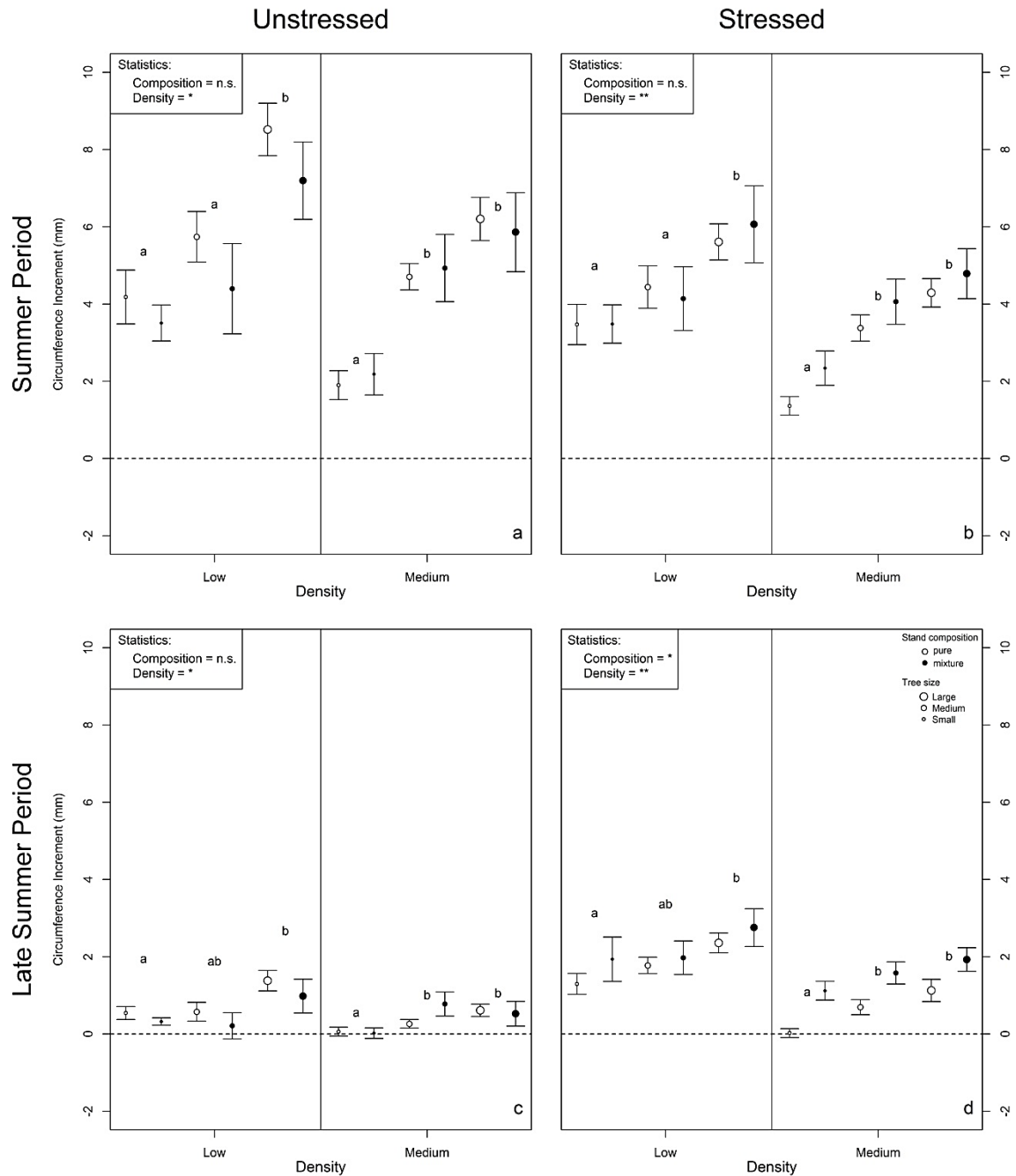


Figure 17. Mean circumference increment (mm) for *Quercus petraea*. The lefthand figures (a, c) correspond to unstressed periods (year 2014), and the righthand figures (b, d) correspond to stressed periods (year 2015 (b) and 2016 (d)). The top figures (a, b) correspond to the summer period (the same Julian days between 2014 and 2015), and the bottom figures (c, d) to the late summer period (the same Julian days between 2014 and 2016). Values are given for the two densities (low and medium). Open circles are pure stands, solid circles are mixed stands. Circle sizes reflect tree size class and letters above the circles (a and b) show significance among them. The bars show standard errors.

Pinus sylvestris

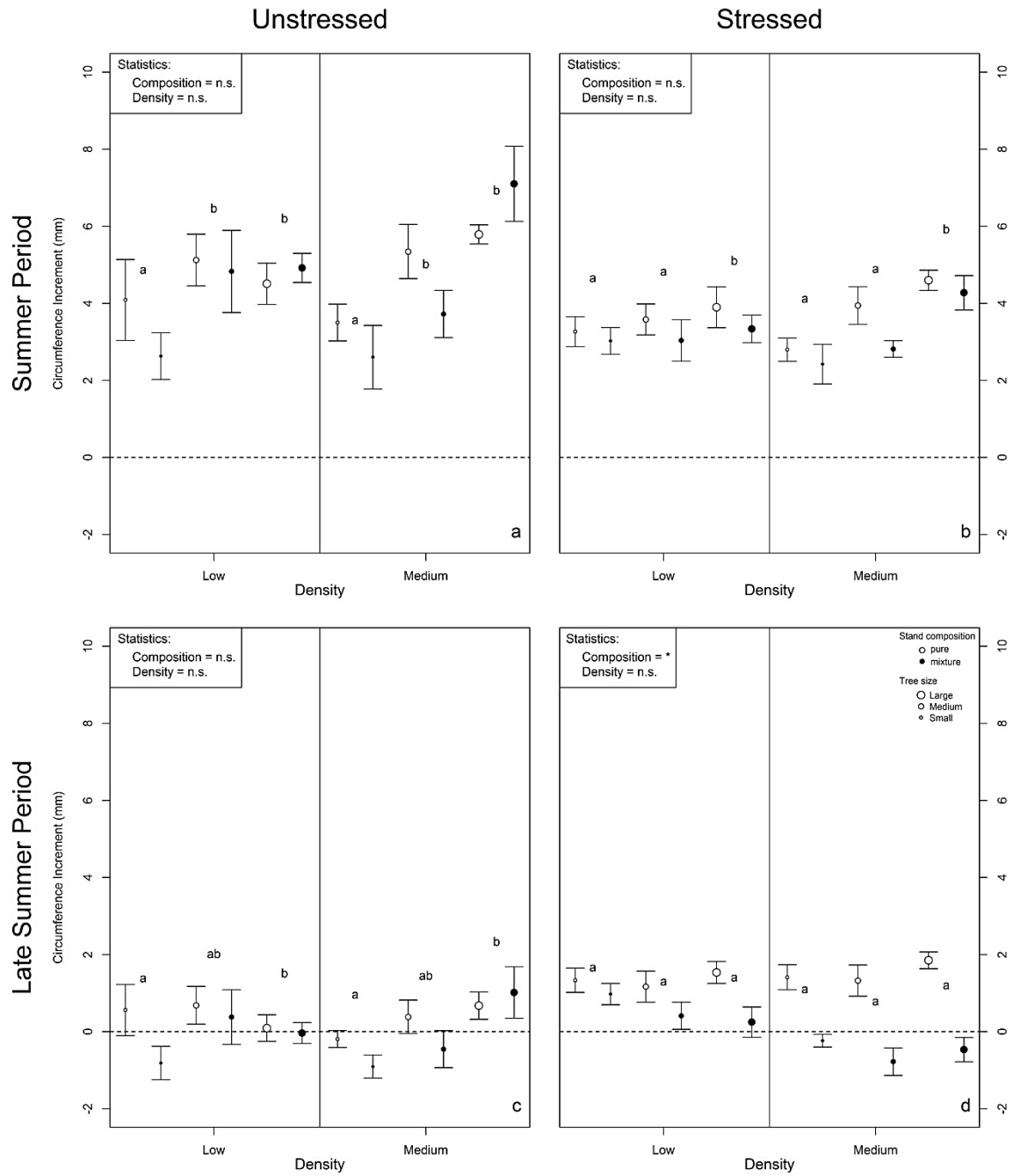


Figure 18. Mean circumference increment (mm) for *Quercus petraea*. The lefthand figures (a, c) correspond to unstressed periods (year 2014), and the righthand figures (b, d) correspond to stressed periods (year 2015 (b) and 2016 (d)). The top figures (a, b) correspond to the summer period (the same Julian days between 2014 and 2015), and the bottom figures (c, d) to the late summer period (the same Julian days between 2014 and 2016). Values are given for the two densities (low and medium). Open circles are pure stands, solid circles are mixed stands. Circle sizes reflect tree size class and letters above the circles (a and b) show significance among them. The bars show standard errors.

1.2. Drought resistance

We studied drought resistance only for the SP (Figure 19). Indeed, during the LSP in 2014, for the unstressed year, average tree growth did not differ from zero and we could not estimate drought resistance since the annual growth had almost been completed by that period.

Mean drought resistance was $76.06\% \pm 5.9$ SE for both species (Figure 19). Density alone did not change ($p\text{-value} > 0.05$) resistance for either species (Table 7). Tree size had no effect ($p\text{-value} > 0.05$) on pine resistance (Table 7). We did find a tree-size effect on resistance for oaks; medium-size oaks had 7.5% higher ($p\text{-value} < 0.05$) resistance than large ones. However, small oaks had a 17% greater but only marginally significant ($p\text{-value} = 0.057$), resistance than did large ones (Table 7).

Finally, stand composition had an effect on resistance, with opposite responses for the two species. Oak resistance was 98.6% in mixtures while it was only 72.1% in pure stands ($p\text{-value} < 0.05$) whereas pine resistance was 79.3% in mixtures and reached 84.2% in pure stands (marginally significant $p\text{-value} = 0.065$) (Table 7, Figure 19).

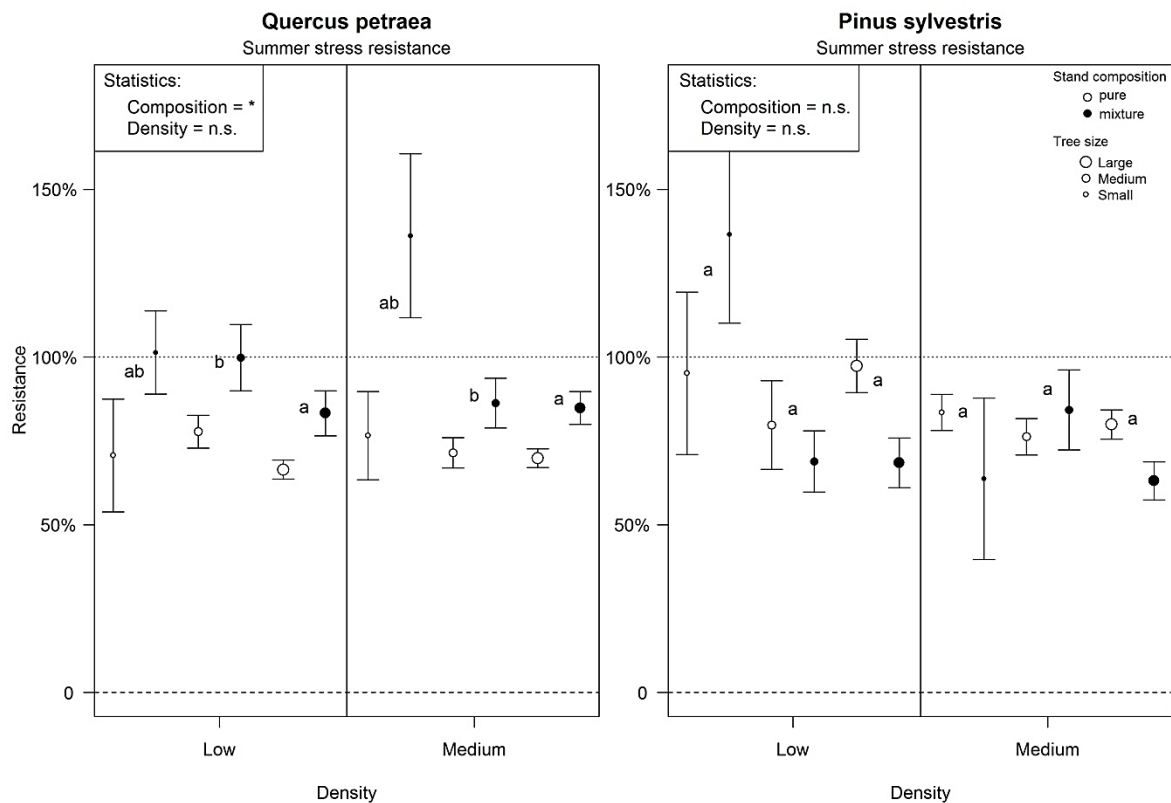


Figure 19. SP mean resistance for *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* for the two different densities (low and medium). Open circles are pure stands and filled black circles are mixed stands. Circle sizes reflect tree size class and letters (a and b) show significance among them. The bars show standard errors.

Table 7. Estimated coefficients (Est.), standard errors (Std.Error) and p-values for resistance during SP (2015 vs. 2014). The intercept of the model represents the resistance percentage of large trees in lower densities and pure stands.

	Resistance SP 2015		
	Value	Std.Error	p.value
Quercus petraea			
Intercept	67.517	3.540	0.000
Size_Medium	7.492	3.588	0.040
Size_Small	17.047	8.823	0.057
Density_medium	-0.092	4.128	0.983
Composition_mixture	17.534	4.212	0.025
Pinus sylvestris			
Intercept	89.169	4.966	0.000
Size_Medium	-0.341	5.891	0.954
Size_Small	14.197	10.534	0.182
Density_medium	-9.097	5.183	0.154
Composition_mixture	-14.818	5.183	0.065

2- Evaluation of the hypotheses

2.1 Stand density effect

Oaks had greater growth in lower density stands than in medium-density stands (Figure 17). This result was found for both the SP and LSP periods of the unstressed year ($p\text{-value}<0.05$) ($+1.52\text{ mm} \pm 0.39\text{ SD}$ and $+0.36\text{ mm} \pm 0.11\text{ SD}$, for summer period and late summer period, respectively), as well as for the two stressed periods (summer and late summer stress, $p\text{-value}<10^{-2}$) ($+1.31\text{ mm} \pm 0.30\text{ SD}$ and $+1.02\text{ mm} \pm 0.22\text{ SD}$, for the summer and late summer stress periods, respectively) (Figure 17). The statistics of the models are detailed in Appendix A.

For pine, density had no effect on growth in any of the periods, whether stressed or unstressed (Figure 17).

2.2 Stand composition effect and interaction with density

The only case for which a composition effect was significant was for the late summer stressed period (2016) (Figure 17d and Figure 18d), see Appendix A for statistical values. During this period, a composition effect was found for both species, but in opposite directions: while oak CI was significantly greater ($p\text{-value}<0.05$) in mixtures ($0.66\text{ mm} \pm 0.24\text{ SE}$) than in monocultures (Figure 17d), pine CI significantly ($p\text{-value}<0.05$) decreased in mixtures ($-1.43\text{ mm} \pm 0.34\text{ SE}$) compared to monocultures (Figure 18d). These differences between mixtures and monocultures were modulated by the density effect: the stand composition effect was significant only in the medium-density stands for both species. For oaks, growth remained greater ($p\text{-value}<10^{-2}$) in low-density stands compared to medium-density stands regardless of composition, whereas for pines, there was less ($p\text{-value}<0.05$) CI only in medium-density mixtures for the late summer period (Figure 17 and Figure 18).

2.3 Tree size effect

As expected, we found an overall tree size effect on the CI. During the summer period without stress (2014) (Figure 17a and Figure 18a), the growth difference between small and large trees reached $4.07\text{ mm} \pm 0.47\text{ SE}$ for oaks and $2.34\text{ mm} \pm 0.48\text{ SE}$ for pines, see Appendix A for statistical values. This size effect were also observed ($p\text{-value}<0.05$) for oak during the late summer period without stress, whatever the stand density (Figure 17c). The difference between small and large trees was reduced during the summer stressed period (2015) compared to the unstressed period (2014): $2.52\text{ mm} \pm 0.36\text{ SE}$ and $1.27\text{ mm} \pm 0.29\text{ SE}$ for oaks and pines, respectively (Figure 17a and Figure 17b ; Figure 18a and Figure 18b). The only case where tree size did not influence CI was for pines in pure stands during the late stressed period (Figure 18d).

Discussion

1- Stand density effect

For sessile oak though not for Scots pine, our results show greater growth in low-density stands for every period. Our first hypothesis is therefore confirmed for oaks but rejected for pines.

Reducing stand density (i.e. thinning effect) decreases competition and increases the water available for each tree (Bréda *et al.*, 1995a). Thanks to higher water availability, the growth rate can increase; this has already been observed at the annual scale and is a species-dependent response. Oak can show a relevant growth response while pine has weaker circumference increment after thinning in adult stands (Bréda *et al.*, 1995a; Dhôte *et al.*, 2000; Mäkinen and Isomäki, 2004).

Our results at the seasonal scale, during a drought period, confirm that thinning effect is species dependent with a positive and significant response for oak, and a non-significant response for pine. Similarly, Primicia *et al.* (2013) found a weak thinning effect for Scots pine in adult stands at the

seasonal scale. Pine seems to have a positive growth response when thinning is relatively intense (Mäkinen and Isomäki, 2004) and when the thinning occurred at least three years before (Primicia *et al.*, 2013). In our experiment, thinning occurred two years before and did not exceed 30% of initial basal area, which was probably insufficient to stimulate any observable effect on pine growth.

2- Stand composition effect

Our second hypothesis was rejected for both species, as we did not find any overall effect of stand composition during the two drought periods for either of the two species. We found the same growth during drought periods in monocultures and mixed stands for both species in the lower density class, but not in the medium density class, for the late summer period.

This result highlights that there was no competition reduction in our mixed stands during any of the drought periods. In the case of competition reduction, at least one species should have shown greater growth compared to its corresponding monoculture, while the second species should have had at least the same growth rate as its corresponding monoculture (Loreau and Hector, 2001). The lack of mixture effect we observed could be explained by the presence of a clay layer in the soil at around 40 cm in depth. Root penetration would likely be negatively affected by this layer which acts as physical barrier (Meinen *et al.*, 2009). We do not know the total thickness of this layer, but it is present on our plots down to at least one meter (maximum depth of our soil pits). The fine root densities of oaks and pines are low (Bréda *et al.*, 1995b; Coomes and Grubb, 2000) below one meter in depth. This clay layer could have impaired efficient sharing of the root distribution space, necessary for niche complementarity, because, in the remaining upper 40 cm of soil, nutrient content drives the fine root density in temperate forests (Coomes and Grubb, 2000). On the other hand, our result does show that competition did not increase in the mixtures compared to the monocultures.

3- Stand composition effect in higher-density stand

We observed a pronounced mixture effect in the medium-density stands for both species during LSP, suggesting that competition pressure depends on both composition and stand density. Our third hypothesis is partially confirmed. The higher the density, the greater the growth in mixtures compared to monocultures, though this was true only for oaks. Indeed, for pines, the effect was opposite. What is more, growth was greater for pines in monocultures than in mixed stands with medium density.

As shown in other studies, depending on species associations or stand density, interaction can be competitive (i.e. negative interaction) or mutualistic (i.e. positive interaction) (Boyden *et al.*, 2005; Forrester *et al.*, 2013; Toigo *et al.*, 2015a). Several processes simultaneously affect tree growth in mixtures and influence tree sensitivity to drought (Forrester, 2015). Indeed, nutrient or light availability can be greater in mixtures (Richards *et al.*, 2010; Augusto *et al.*, 2015) and species water use efficiency can increase compared to monocultures (Forrester, 2015). An optimal proportion of the other species should decrease the competition effect in case of complementarity (del Río and Sterba, 2009; Perot and Picard, 2012; Manso *et al.*, 2015; Lu *et al.*, 2016; Prevosto *et al.*, 2016). For instance, species can share soil root distribution space if their root prospection volume differs (Richards *et al.*, 2010). When oaks grow with another species, they can prospect deeper soil layers for root distribution, and this decreases competition for water. Niche complementarity occurs in the above-ground component as well. Trees can have different degrees of shade tolerance (Niinemets, 2010) with the less shade-tolerant species occupying the upper canopy and the more shade-tolerant species the understory, each taking advantage of the neighboring stand structure to increase their light interception (Richards *et al.*, 2010). In this way, competition is decreased by a physical complementarity mechanism.

Moreover, in lower-density stands, trees are more distant from each other and this limits their interactions (Balandier *et al.*, 2008; Forrester and Tang, 2016). In sites where soil fertility is low, even if light availability is high, we can expect an increase in competition (e.g for nutrients), but when

competition decreases – for example, due to heavy thinning, neighborhood interactions become negligible or even absent (Baribault and Kobe, 2011). When stand density increases, neighborhood interactions become more important and mixed stands may be able to compensate for the increase in competition due to increasing stand density. Nevertheless, the complementarity effect is likely limited by an optimal stand density level.

4- Smaller trees are not more sensitive to drought

Our fourth hypothesis is rejected for both species. Resistance to the drought events was the same for all tree sizes for both species. However, circumference increment during all the periods studied was greater for large trees, independently of stand density or composition.

Lebourgeois *et al.* (2014) found that climate effects on growth were not dependent on tree size whereas others authors found similar drought resistance (annual scale) among tree sizes but a slower recovery rate for small trees (Martinez-Vilalta *et al.*, 2012; Trouvé *et al.*, 2017).

In our study, drought sensitivity was the same for all tree sizes for both species; therefore, differences in tree size cannot be due to greater drought resistance. Size differences are more likely due to other factors such as light or nutrients (Coomes and Grubb, 2000; Baribault and Kobe, 2011; Augusto *et al.*, 2015; Knapp *et al.*, 2016). Small trees are expected to have smaller root biomass or at least lower root water uptake (Balandier *et al.*, 2008); in other words, they are limited by the uptake capacity of their roots. In addition, small trees are in the lowest part of the canopy, and therefore have less accessibility to light (Niinemets, 2010). In an even-aged forest, light interception is greater in the upper part of the canopy (Niinemets, 2010), so the trees occupying that stratum benefit from increased photosynthesis and growth, thus amplifying size differences over time (Trouvé *et al.*, 2017). This would explain size differences more than drought sensitivity.

5- Seasonal drought resistance differs among species and varies with stand composition

Even though we found a high level of resistance for both species during the SP, the stand composition effect was opposite between them. Indeed, resistance was enhanced by the mixture for oak and weakened for pine.

For some species associations, niche complementarity (Loreau and Hector, 2001) does not occur; tree diversity does therefore not necessarily enhance drought resistance (Grossiord *et al.*, 2014c).

Evergreens and broadleaved species do not function in the same manner (Richards *et al.*, 2010; Sohn *et al.*, 2016), and this is even truer for isohydric and anisohydric species (Farquhar *et al.*, 1980; Buckley, 2005; Levesque *et al.*, 2014). During a drought period, whereas pine (an isohydric species) reduces stomatal conductance to avoid embolism (Buckley, 2005), oak (an anisohydric species) maintains a significant level of transpiration (Epron and Dreyer, 1990; Grossiord *et al.*, 2014b; Page *et al.*, 2016). Thus the carbon fixation rate for oak is higher than for pine during stressed periods and this leads to higher seasonal drought resistance values. Oaks in mixtures can take advantage of the pine's more conservative strategy and benefit from more water availability during drought than they would with conspecific neighbors (Loreau and Hector, 2001; Balandier *et al.*, 2009; Pretzsch and Schütze, 2009). Whether or not pines are competing with oaks for the same water - as, for example, with certain soil constraints such as the presence of a clay layer (reduction in soil volume prospected by the roots), the oak's strategy to use more water during drought stress likely decreases water availability for the pines in the mixture. This leads to an increase in interspecific competition rather than complementarity, and would be beneficial to the more competitive species (oak) and detrimental to the other (pine).

Finally, there was no mixture effect at the annual scale for either species (data not shown), though, overall, pine trees suffered more than oaks from the drought events; indeed, pine annual growth dropped to the same level as oak growth in years with droughts, while it was greater than oak growth during the year without stress.

Conclusion:

Mixing stand composition and reducing stand density are two of the strategies currently being considered to face climate change. In our study, growth was greater in the low-density stands for oaks only; pine growth did not differ between the two densities. No overall stand composition effect on growth was found for either species, though oaks in mixtures did show more growth than pines during LSP in the medium-density stands. Conversely, pines showed better growth in monocultures. Probably inter-specific competition increased with increasing stand density. Oaks were more resistant to summer drought than were pines, especially when they were growing in mixtures. Summer drought resistance did not depend on tree size for either species. Further investigations are needed to better understand how the two species use water resources throughout the year when drought events occur in order to better understand the complexity of the interactions in mixtures compared to monocultures .

Acknowledgements:

This work has been done within the SATAN project (n°1660C0008, REACTIF program) funded by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME).

The experimental site where our study took place was installed and equipped thanks to the Centre Val-de-Loire region, the Loiret and the French National Forest Office (ONF).

The site belongs to the SOERE F-ORE-T which is supported annually by Ecofor, Allenvi and the French national research infrastructure, ANAEE-F (<http://www.anaee-france.fr/fr/>).

We thank Vicki Moore for correcting the English manuscript.

Appendix A. Statistics results of models for circumferences increments during stress periods.

	2014 (stress 2015)			2014 (stress 2016)			2015			2016		
	Est.	Std.Error	p.value	Est.	Std.Error	p.value	Est.	Std.Error	p.value	Est.	Std.Error	p.value
Quercus petraea												
intercept	7.96	0.46	<10 ⁻³	1.13	0.16	<10 ⁻³	5.63	0.34	<10 ⁻³	2.24	0.21	<10 ⁻³
Size_Medium	-2.03	0.53	<10 ⁻³	-0.45	0.19	0.020	-1.15	0.40	0.005	-0.52	0.18	0.006
Size_Small	-4.07	0.47	<10 ⁻³	-0.65	0.16	<10 ⁻³	-2.52	0.36	<10 ⁻³	-1.02	0.19	<10 ⁻³
Density_medium	-1.52	0.39	0.012	-0.36	0.11	0.022	-1.31	0.30	0.007	-1.02	0.22	0.004
composition_mixture	-0.45	0.40	0.341	-0.11	0.11	0.397	0.41	0.30	0.270	0.66	0.24	0.046
Pinus sylvestris												
intercept	5.52	0.46	<10 ⁻³	0.75	0.30	0.016	4.27	0.30	<10 ⁻³	1.76	0.32	<10 ⁻³
Size_Medium	-0.65	0.50	0.197	-0.20	0.34	0.563	-0.69	0.29	0.019	-0.29	0.21	0.168
Size_Small	-2.21	0.50	<10 ⁻³	-0.78	0.31	0.014	-1.27	0.29	<10 ⁻³	0.03	0.21	0.872
Density_medium	0.32	0.41	0.486	-0.08	0.26	0.766	0.15	0.24	0.570	-0.44	0.34	0.236
composition_mixture	-0.42	0.43	0.400	-0.53	0.26	0.138	-0.55	0.32	0.181	-1.43	0.34	0.013

App.A. Estimated coefficients (Est.), standard errors (Std.Error) and p-value of the circumferences increment during stress periods (2014 according to the date of the stress occurred in 2015 and in 2016, 2015 and 2016). The fixed effects were the size class, the density and the composition. Random effects were the site and the plot into the site.

4.4. Conclusion

Le mélange des essences et la réduction de la densité du peuplement sont deux stratégies actuellement considérées pour faire face au changement climatique. Dans notre étude, la croissance était plus importante dans les peuplements à faible densité pour le chêne uniquement, alors que la croissance du pin était identique dans les deux densités. Un effet de la composition du peuplement était significatif uniquement dans les peuplements à densité moyenne et seulement pour les chênes lors d'un épisode de stress tardif et une meilleure résistance intra annuelle pour un stress estival. A l'inverse, les pins avaient une meilleure croissance dans leurs monocultures pour ces périodes. Il est probable que la compétition interspécifique augmente avec la densité de peuplement. Les chênes étaient plus résistants à la sécheresse estivale que les pins surtout en mélange. De plus, la résistance n'est pas dépendante de la taille des arbres pour les deux essences. Finalement, l'absence d'un effet du mélange sur la croissance annuelle met en évidence un stress plus important pour les pins car leur niveau de croissance redescend au même niveau que celui du chêne lors d'une année avec une contrainte hydrique observée.

Davantage d'observations sont nécessaires pour mieux comprendre comment les essences utilisent les ressources hydriques dans chaque peuplement lors d'épisodes de sécheresse.

5. Complémentarité de niche: le mélange modifie-t-il le prélèvement de l'eau par les racines des arbres ?

Le mélange des essences apporte en théorie une augmentation de la tolérance des événements de contraintes, si une complémentarité de niche est présente entre les essences et augmente ainsi les ressources disponibles pour les individus (Loreau and Hector, 2001). Au niveau racinaire, cette complémentarité peut se mettre en place de plusieurs façons. Tout d'abord, il peut y avoir une stratification racinaire verticale entre les deux essences et ainsi diminuer la compétition perçue pour les deux essences (Kelty, 1992; Hendriks and Bianchi, 1995; Loreau and Hector, 2001). Cependant, le mélange d'espèces n'implique pas systématiquement une complémentarité de niche verticale, comme cela a été observé lors d'expérimentations sur des plantes herbacées (Mommer *et al.*, 2010). De plus, la présence d'une couche d'argile dans les sols de la forêt d'Orléans constitue une barrière physique au développement racinaire et peut limiter la mise en place d'une complémentarité de niche entre les essences en diminuant la profondeur de sol exploitable par les racines (Meinen *et al.*, 2009). Ensuite, la complémentarité peut également se mettre en place de façon fonctionnelle, avec les racines qui sont actives dans des horizons différents (Schmid and Kazda, 2002; Hasselquist *et al.*, 2010; Grossiord *et al.*, 2014a; del Castillo *et al.*, 2016; Wu *et al.*, 2016), ou à des périodes différentes (del Castillo *et al.*, 2016), notamment en fonction de la phénologie des essences ou de la contrainte (Hasselquist *et al.*, 2010). Il apparaît donc essentiel de pouvoir qualifier l'activité de ces racines dans les peuplements afin de pouvoir mettre en lumière les différences de prélèvement des ressources entre les peuplements. Cependant, observer le développement racinaire des individus en forêt est très compliqué et mettre en évidence la complémentarité de niche racinaire est donc un véritable challenge.

Une première étape consiste à réaliser un état des lieux de la distribution des racines des deux essences dans les différents peuplements. Ce travail a été en partie réalisé lors d'un stage de master 2 réalisé par Marine Fernandez de l'Université Blaise Pascal à Clermont-Ferrand en 2016, dans le but de répondre à la question sur la réalité de la complémentarité de niche en peuplement mélangé. La première partie de son stage visait à identifier les essences présentes à différentes profondeurs à partir de racines prélevées dans les fosses lors de la construction du dispositif OPTMix. La deuxième partie de son stage visait à estimer l'activité racinaire dans les différentes modalités du dispositif OPTMix, en plongeant des racines dans une solution marquée au ^{15}N . Avec cette approche, l'absorption active de l'azote est estimée dans les différents peuplements mais cette seconde partie n'est pas présentée dans cette thèse.

Ces travaux permettent ainsi d'estimer la complémentarité physique entre les essences mais également fonctionnelle.

Le bénéfice apporté par le mélange des essences est en théorie plus important en conditions de contraintes (Martin-Gomez *et al.*, 2017; Brinkmann *et al.*, 2018). L'effet du mélange sur la complémentarité ou la diminution de la compétition se révèle dépendant des conditions abiotiques mais également de l'intensité et la durée de la contrainte subie par les peuplements (Toigo *et al.*, 2015a; Lu *et al.*, 2016; Condes *et al.*, 2017). La majorité des études qui se sont focalisées sur l'effet du mélange en contexte de sécheresse utilisent la croissance des individus mais un manque d'explications mécanistiques persiste (Richards *et al.*, 2010; Condés *et al.*, 2013; Forrester and Bauhus, 2016; Page *et al.*, 2016). Les avancées techniques sur l'utilisation des isotopes et la modélisation ces 20 dernières années, permettent de déterminer la contribution de plusieurs sources d'eau du sol sur la sève brute (White *et al.*, 1985;

Ehleringer and Dawson, 1992; Brunel *et al.*, 1995; Phillips and Gregg, 2001; Phillips and Gregg, 2003). Ainsi, il est communément assumé que *Quercus petraea* (Matt) Liebl. peut utiliser des sources d'eau plus profondes que *Pinus sylvestris* L. qui lui est davantage dépendant de l'eau proche de la surface du sol, lors d'épisodes de sécheresse (Epron and Dreyer, 1990; Bréda *et al.*, 1995b; Michelot *et al.*, 2012b). Il est donc probable qu'une diminution de la compétition apparaisse dans les peuplements mélangés de chênes sessiles et de pins sylvestres lors d'épisodes de contraintes hydriques.

Estimer la distribution racinaire dans les différents peuplements est fondamental pour approcher les questions de complémentarité de niche sur le prélèvement des arbres. Ensuite, observer le fonctionnement des racines sur l'acquisition de la ressource hydrique, permet de mettre en évidence un potentiel changement sur le fonctionnement racinaire dans les différents peuplements lors d'une contrainte hydrique. Les objectifs de ces travaux étaient donc de :

- (1) Estimer la complémentarité physique au niveau racinaire dans les peuplements mélangés.
- (2) Mesurer la profondeur d'acquisition de l'eau des deux essences dans les monocultures et les mélanges pour évaluer la présence de complémentarité de niche.

5.1. Identification racinaire

Ce travail a fait l'objet d'un stage de master 2 dont j'ai participé au co-encadrement. Lors de l'ouverture des fosses sur le dispositif OPTMix, des prélèvements de sol ont été réalisés sur le côté de la fosse à 5 cm, 20 cm, 40 cm et 60 cm de profondeurs. Les échantillons ont ensuite été placés au congélateur dans l'attente d'être traités. L'identification racinaire des différentes essences dans les peuplements est très complexe et chronophage. Le volume d'échantillon était en plus très important : 4 profondeurs par fosses, 3 fosses par placettes, 2 placettes par parcelle et 9 parcelles en tout, ce qui donne un total de 216 échantillons. Le temps pour traiter la totalité de ces échantillons n'était pas compatible avec un seul sujet de stage de master 2 et donc le stage s'est concentré uniquement sur les échantillons provenant des placettes à RDI 0.7 afin de favoriser l'intensité des interactions inter-spécifiques. Ainsi 108 échantillons ont été analysés (Tableau 8).

Tableau 8. Modalités, répétition, numéro de la parcelle, de la placette OPTMix et nombre de fosse exploitées et d'échantillons dans cette étude ainsi que la date à laquelle les prélèvements racinaires ont été effectués. C'est un total de 3 modalités x 3 placettes x 3 fosses x 4 profondeurs = 108 échantillons qui ont été analysés.

Modalité	Répétition	Parcelle	Placette	Nombre de fosses	Nombre d'échantillon	Date de prélèvement
Chêne	1	12	3	3	4	Octobre 2014
	2	214	1	3	4	Octobre 2014
	3	593	1	3	4	Octobre 2015
Mélange	1	83	1	3	4	Décembre 2013
	2	200	1	3	4	Octobre 2014
	3	333	3	3	4	Octobre 2015
Pin	1	57	1	3	4	Décembre 2013
	2	216	4	3	4	Octobre 2014
	3	598	4	3	4	Octobre 2015

Le stage a donc débuté en début d'année 2016 et une première difficulté a été que les prélèvements n'avaient pas tous été réalisés la même année, de sorte que certains échantillons avaient plus de 2 ans de conservation (Tableau 8). Or, la congélation des échantillons a ajouté une difficulté supplémentaire à l'identification des essences car la couleur des racines (servant aux clés de détermination) avait été affectée. Par exemple, il y avait 50 % de chance qu'un opérateur identifie une racine de pin sous la loupe binoculaire et qu'un deuxième opérateur identifie cette racine comme étant une racine de fougère. Une des clés de détermination la plus affectée par la congélation est l'odeur, parfois très présente sur les racines de pins et parfois plus du tout. De plus, aucune distinction entre racine morte ou vivante n'a pu être réalisée. Ainsi, malgré un nombre conséquent d'échantillons et un minimum d'opérateur, les résultats obtenus laissent apparaître une grande hétérogénéité et très peu de robustesse. Ils sont sujets à mésinterprétation et nous avons décidé d'attendre de pouvoir exploiter la totalité des échantillons (216) avant d'interpréter les résultats. Malheureusement, la conservation des racines au congélateur se prolongeant et le besoin de former un nouvel opérateur faisant diminuer la fiabilité encore davantage, nous avons finalement convenu d'abandonner l'identification racinaire et les résultats ne seront pas utilisés dans le cadre de cette thèse. Nous nous baserons uniquement sur la littérature scientifique traitant du sujet. *(N.B. Les données racinaires utilisées dans la partie suivante sont issu du comptage racinaire sur le front de fosse lors de l'installation du site, ce ne sont donc pas les mêmes données)*

La littérature scientifique sur la densité racinaire des essences en peuplements mélangés est contrastée. On trouve des études révélant un effet du mélange provoquant une augmentation de la densité racinaire, par exemple pour le mélange douglas-hêtre (Hendriks and Bianchi, 1995). Cette augmentation de la densité racinaire ne traduit pas un effet positif du mélange mais plutôt une augmentation de la compétition pour l'accès aux ressources (Casper and Jackson, 1997). En effet, Hendriks and Bianchi (1995) mettent également en évidence une augmentation de la longueur racinaire spécifique en mélange ce qui traduit une augmentation de la surface racinaire de sorte augmenter la surface d'absorption. Par contre, Meinen *et al.* (2009) ne trouve pas d'augmentation de la densité racinaire en fonction de la diversité dans le peuplement mais une répartition entre essences de cette densité racinaire. Cela met en évidence une compétition inter spécifique plus faible que la compétition intra spécifique. Meinen *et al.* (2009) mettent en garde sur l'importance de l'échelle considérée pour l'analyse car à l'échelle de la carotte de sol, la biomasse racinaire augmentait avec la diversité alors que cette relation n'est plus significative à l'échelle du peuplement. De plus, les racines de pin sylvestre ont montré des dynamiques racinaires différentes à celles des chênes pédonculés, en monoculture, mais avec une quantité similaire en été (Konopka *et al.*, 2005). Ainsi, la dynamique racinaire est à prendre en compte et la date de prélèvement est très importante. Il semblerait donc que la densité racinaire des chênes et des pins soient semblables dans leur monoculture avec cependant des dynamiques et des physiologies différentes.

5.2. Conclusion

L'identification racinaire est un travail compliqué à mettre en place mais néanmoins important pour la compréhension des interactions dans les peuplements mélangés. Nous n'avons pas pu réaliser de façon robuste cette identification avec la méthode basée sur les critères morphologiques alors que d'autres y sont parvenus lorsque les essences présentaient des traits différents (Schroth, 1998; Dawson *et al.*, 2001).

Cependant, il serait possible avec d'autres méthodes de pouvoir quantifier la présence de racines de chêne ou de pin dans les différents horizons.

Des études ont utilisé les concentrations de certains marqueurs chimiques comme les alcanes (Dove *et al.*, 1996) ou les acides gras et alcools (Ali *et al.*, 2005), mais la technique la plus fiable est l'utilisation de la spectrométrie avec les proches infra rouges (NIRS) (Roumet *et al.*, 2006).

De plus on a vu que dans la littérature scientifique on trouvait des résultats présentant une densité racinaire qui augmente pour une essence lorsqu'elle est en peuplement mélangé mais que cela pouvait parfois être dû à une échelle trop fine et que cette différence n'était plus présente à l'échelle du peuplement. Ensuite, lorsque cette densité racinaire est réellement plus importante en mélange, ce n'est pas un signe de complémentarité mais plutôt de l'augmentation de la compétition par rapport à la monoculture. Finalement, le chêne semble être plus compétitif que le pin sylvestre car ce dernier présente une augmentation de sa densité racinaire en mélange avec du chêne (*Quercus robur*).

5.3. Utilisation de l'eau : « Tree water uptake in mixed and pure temperate forest stands during an extreme drought event .» - Bello et al. (accepté dans le journal « Plant and Soil »)

Plant Soil (2019) 437:93–115
<https://doi.org/10.1007/s11104-019-03951-z>



REGULAR ARTICLE

Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought

Jordan Bello  · Niles J. Hasselquist · Patrick Vallet ·
Ansgar Kahmen · Thomas Perot ·
Nathalie Korboulewsky

Received: 16 November 2018 / Accepted: 15 January 2019 / Published online: 7 February 2019
© Springer Nature Switzerland AG 2019

Résumé:

La demande croissante émanant des gestionnaires forestiers est d'identifier les méthodes de sylvicultures pour faire face aux pénuries d'eau prévues au cours des prochaines décennies. Une des solutions envisagée est le mélange des essences dans le même peuplement, ce qui augmente ainsi le partage des ressources et minimise la compétition pour l'eau limitante et cela a été étudié ici chez *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. et *Pinus sylvestris* L. lors d'un épisode de sécheresse intense.

Pendant la période de sécheresse estivale en 2016, nous avons analysé la signature isotopique de l'eau du xylème de petits et gros individus ainsi que l'eau du sol à plusieurs profondeurs, de façon à pouvoir relier la profondeur d'acquisition de l'eau de ces deux essences. Nous avons également mesuré le potentiel hydrique foliaire de base (PLWP) pour estimer la contrainte hydrique pour chaque individu.

Dans les monocultures, les deux essences utilisent majoritairement l'eau du sol proche de la surface. Par contre, une complémentarité de niche partielle apparaît en mélange entre les essences, lorsque l'eau est limitante, ce qui diminue la contrainte hydrique pour les chênes (*i.e.* PLWP moins négatifs) par rapport à leur monoculture et ceci surtout pour les petits chênes.

Les résultats de cette étude montrent que des stratégies contrastées pour l'utilisation de l'eau peuvent effectivement changer la disponibilité en eau pour les arbres et pourraient aider certaines essences, pas toutes, à faire face à la pénurie d'eau prévue dans le changement climatique.

Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought

Authors: Bello Jordan¹, Hasselquist Niles J.², Vallet Patrick^{1,3}, Kahmen Ansgar⁴, Perot Thomas¹ and Korboulewsky Nathalie¹.

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France..

² Swedish University of Agriculture Sciences (SLU), Department of Forest Ecology and Management, Umeå, Sweden.

³ Univ. Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, 2 rue de la Papeterie - BP 76, F-38402 St-Martin-d'Hères.

⁴ University of Basel, Department of Environmental Sciences-Botany, Basel, Switzerland.

Corresponding author: Jordan Bello

e-mail address: jordan.bello@irstea.fr

Abstract

Aims

The growing demand from forest managers is to identify silvicultural practices to overcome projected water scarcity during the next decades. One solution is to mix tree species in the same stand, thereby increasing resource partitioning and minimizing competition for limited soil water. This study investigates the mixture approach for *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Pinus sylvestris* L. during an extreme summer drought event.

Methods

During the summer drought event in 2016, we analyzed the isotopic signatures of large- and small-tree xylem and soil water throughout the soil profile to assess the depth of water uptake for both tree species. We also measured predawn leaf water potentials (PLWP) to assess water availability for individual tree species.

Results

When grown in pure stands, both species primarily utilized soil water near the surface. In contrast, partial niche complementarity for limited water resources between the two species in mixed stands resulted in

less water constraint (*i.e.*, less negative PLWP) for oak trees compared to pure stands, especially for small trees.

Conclusions

Results from this study show that contrasting water use strategies can change water availability for trees and could help some species, though not all, to cope with the water scarcity predicted in a changing climate.

Abbreviations:

PLWP: Predawn leaf water potential

VWC: Volumetric Water Content

SWC: Soil water content

$\delta^{18}\text{O}$: Isotopic signature of ^{18}O Oxygene

Ψ_{PLWP} : Predawn leaf water potential

Keywords:

Monoculture; mixture; stable isotopes; resource partitioning; predawn leaf water potential; complementarity

Introduction

Mean annual temperatures as well as the frequency and intensity of summer drought events are predicted to increase in the coming decades in temperate regions (IPCC, 2014). Trees growing in temperate forests are dependent on summer precipitation. Changes in the timing and amount of summer precipitation could therefore have severe effects on tree growth and increase mortality (Bigler *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2010). Several studies have examined how trees are able to cope with changing climatic conditions when different silvicultural practices are applied, including changing composition through migration (Higgins *et al.*, 2003) or assisting genetic migration by human selection (Aitken and Whitlock, 2013). Other studies have investigated changes in stand density (Giuggiola *et al.*, 2013; Trouvé *et al.*, 2017) and mixing different tree species (del Río *et al.*, 2016; Forrester and Bauhus, 2016).

Mixing tree species in a forest stand may be favorable according to the idea of niche complementarity, which can occur as the result of resource partitioning (Loreau and Hector, 2001) and result in increased tree growth in mixed forest stands compared to pure monoculture stands. However, there are contrasting results in the literature with regards to the benefits of growing trees in a mixture; some studies show greater tree growth in mixed stands (Liang *et al.*, 2016), whereas other studies have revealed greater tree growth in monoculture stands (Richards *et al.*, 2010). These contrasting results are likely coupled to variations in local abiotic conditions (Condés *et al.*, 2013 ; Grossiord *et al.*, 2014c ; Toïgo *et al.*, 2015a ; Lu *et al.*, 2016), including the amount and duration of stress undergone by the stands. It is also important to point out that these previous studies focused primarily on tree growth (Condés *et al.*, 2013; Forrester and Tang, 2016) and, as a result, a mechanistic understanding of the observed differences is still lacking. However, this understanding is crucial for identifying appropriate silvicultural practices to maintain tree growth in the light of climate change.

The concept of niche complementarity may be extremely important for the co-existence of plant species in water limited ecosystems in which different plant species utilize different water sources either spatial or temporally. For instance, certain species may preferentially utilize soil water near the surface whereas other species may have the ability to access soil water at deeper depths, thereby minimizing competition for available soil water (Loreau and Hector, 2001; Wu *et al.*, 2016; Grossiord *et al.*, 2017; Martin-Gomez *et al.*, 2017; Brinkmann *et al.*, 2018). Based on measurements of root distribution throughout the soil profile, there is some evidence for niche complementarity (Moreno *et al.*, 2005; Rowe *et al.*, 2006), though some studies have shown little evidence for niche complementarity (Hendriks and Bianchi, 1995; Schmid and Kazda, 2002; Mommer *et al.*, 2010). However, the mere physical presence of roots does not necessarily parallel the area of active water uptake; considerable uncertainty therefore exists when identifying the water sources used by plants based solely on root distribution within the soil profile.

Over the past 20 years, advances in stable isotope techniques have enabled researchers to more accurately determine water sources for individual plants (White *et al.*, 1985; Ehleringer and Dawson, 1992; Brunel *et al.*, 1995; Hasselquist *et al.*, 2010). It is generally assumed that there is no fractionation of water isotopes during water uptake by plant roots (White *et al.*, 1985; Dawson and Ehleringer, 1991); therefore, by comparing the isotopic signature of xylem water to the isotopic signature of different water sources

throughout the soil profile, it is possible to determine the water uptake depth. In addition to stable isotope measurements to determine water sources for individual plants, measurements of pre-dawn leaf water potential are also useful to assess the plant's hydric state (Scholander *et al.*, 1965) and to determine the hydric potential at equilibrium for the entire active rooting zone.

Under drought conditions, it is commonly thought that *Quercus petraea* (Matt) Liebl. trees utilize deeper water sources (Epron and Dreyer, 1990; Bréda *et al.*, 1995b) than do *Pinus sylvestris* L. trees, which are more dependent on water sources near the soil surface (Michelot *et al.*, 2012b). It can therefore be assumed that growing a mixture of *Q. petraea* and *P. sylvestris* would reduce tree competition for water resources during drought events thanks to niche complementarity. In addition to interspecific competition, individuals of the same species could also be competing for soil water (i.e., intraspecific competition), and this competition could vary as trees mature. Some studies have shown that the growth of larger trees is more severely affected by drought (Castagneri *et al.*, 2012; Zang *et al.*, 2012), whereas other studies have shown a greater effect on smaller trees (Piutti and Cescatti, 1997; Zang *et al.*, 2012). Yet, the mechanism responsible for these contrasting results is not well understood, although it may be related to intraspecific competition for limited water sources.

The goal of this study was to assess sources of water uptake for *Q. petraea* and *P. sylvestris* trees when grown in either pure or mixed forest stands during an especially pronounced drought in the summer of 2016. Specifically, we addressed the following questions:

Do *Q. petraea* and *P. sylvestris* trees change where they access their water when grown in mixtures compared to pure stands?

Do *Q. petraea* and *P. sylvestris* trees utilize different water sources when grown in mixed stands (i.e., interspecific niche complementarity)?

Do small and large *Q. petraea* and *P. sylvestris* trees access different water sources when grown in pure stands (i.e., intraspecific niche complementarity)?

By addressing these questions, we aimed to provide insight into both intra- and interspecific relationship between *Q. petraea* and *P. sylvestris* trees in both pure and mixed stands in order to help identify effective silvicultural practices to mitigate projected water scarcity in a changing climate.

Materials and methods

Study site

This experiment was conducted at the OPTMix (Oak/Pine Tree Mixture, <https://optmix.irstea.fr/>) long-term experimental site located in the 35,000-hectare Orléans state forest in central France (47°49'N2°29'E) (Korboulewsky *et al.*, 2015). The OPTMix site is characterized by even-aged (60–80-year old) forest stands of pure *Pinus sylvestris*, pure *Quercus petraea* and mixed *P. sylvestris* / *Q. petraea* stands (N = 3 per stand type) grown in two different stand densities (low and medium). The stands are either fenced or unfenced,

and there is a total of 33 plots (0.5 ha each). For the current study, we selected plots which were as similar as possible to one another in terms of stand composition, stand age, number of trees per hectare and soil texture and profile (Figure 20).

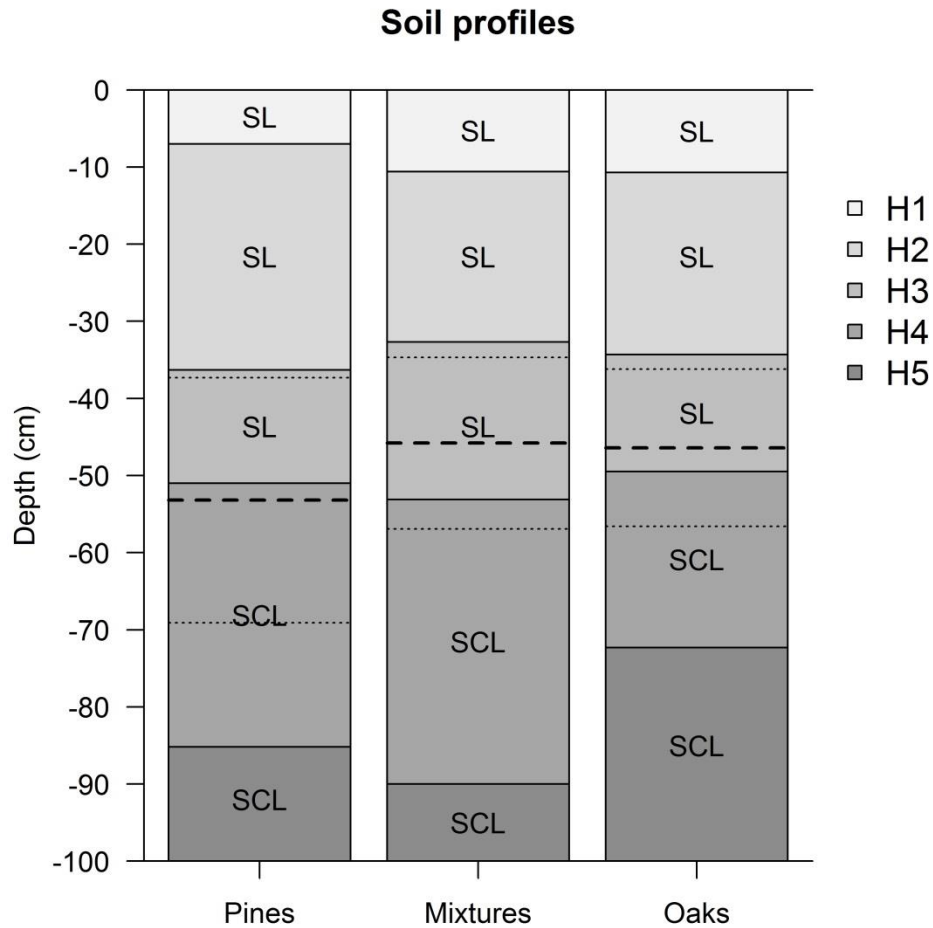


Figure 20. Soil profile horizons in the different forest plots studied in the experiment (N=9). Soil texture is shown for the whole soil profile (SL= Sandy Loam; SCL=Sandy Clay Loam); the appearance of the distinct clay layer is represented by a dashed line with the standard deviation shown as dotted lines.

For this experiment, we choose the 0.5 ha unfenced plots with a medium stem density (Relative Density Index, $RDI \approx 0.7$, App.2) (Reineke, 1933). We selected the medium density treatment in order to maximize the probability of observing interaction effects between individual trees (Forrester *et al.*, 2013). In the pure *P. sylvestris* and *Q. petraea* stands, the mean tree diameter was respectively 33.6 cm and 22.5 cm. In the mixed stands, mean tree diameter was 36.0 cm for *P. sylvestris* and 23.6 cm for *Q. petraea* (App.2) (Korboulewsky *et al.*, 2015). We had three replications in each of the three forest stands for a total of nine plots.

The experimental site is characterized by a temperate continental climate with an oceanic influence, a mean annual temperature of 10.8 °C and a mean annual rainfall of 729 mm (based on data from the SAFRAN and ISBA analytical platforms between 1981 and 2010, Météo-France (Durand *et al.*, 1993)). The soil is classified as a primary planosol (IUSS Working Group WRB, 2014) with a pH of 4.5, less than 1% carbon and a carbon to nitrogen (C/N) ratio below 20. The upper soil horizon is loamy sand that overlies a more or less impermeable clay horizon at *ca.* 50 cm in depth (Figure 20; App.1), which leads to temporarily waterlogged conditions in winter and spring. Though some roots were found in this clayey layer, 80% of the roots were in the upper layer.

Microclimate and edaphic measurements

We measured air temperature (CS215 Campbell Scientific®, Inc) and relative humidity (CS215 Campbell Scientific®, Inc) under the canopy in each plot at two locations at a height of 1.65 m. Temperature and relative humidity were measured every three minutes and recorded as hourly averages (2 repetitions/plot making 6 repetitions per forest stand). Precipitation (ARG100 Campbell Scientific®, Inc; mm) was measured in an open clearing at a height of 1.5 m. We also measured soil volumetric water content (VWC) with a probe (CS616 Campbell Scientific®, Inc) in each forest stand at depths of 20, 40 and 60 cm. The probe was comprised of two 30-cm-long stainless-steel rods connected to the measurement electronics, and used the time-domain method to measure VWC: the probe generates an electromagnetic pulse, then the elapsed travel time and pulse reflection are measured and used to calculate soil VWC.

In each plot, VWC measurements were taken every half hour at three locations and recorded as twelve hour averages (N = 9 per forest stand). All micro-meteorological and volumetric water content data were recorded on CR1000/CR800 data loggers (Campbell Scientific®, Inc).

In order to compare values among forest stands, the data on volumetric water content was expressed as a percentage of the maximum volumetric water content, as follows:

$$Relative\ VWC_i = \frac{VWC_i}{\max(VWC_i)} \times 100, \quad \text{equation (1)}$$

where VWC represents the value of the volumetric water content for each *i* sensor, and max (VWC_{*i*}) represents the maximum VWC for each sensor during the waterlogged period, when the VWC reached its highest plateau.

In addition, we also collected soil core samples in each plot (2.5 cm in diameter) to determine the gravimetric soil water content (SWC) and the isotopic signature of the soil water at different depths in the soil profile. For each soil sample (n = 1 per plot), a sub-sample was taken at 5, 10, 20, 30, 40, 60 and 80 cm in depth to analyze the stable isotopes in the soil water (see below). One centimeter of soil above and below the target depth was removed from the core sample, placed in sealed vials and stored in a freezer (-20°C) until isotopic analysis. A second sub-sample was collected two cm above and below each target depth in order to determine SWC, which was calculated as [(fresh weight – dry weight)/ dry weight x 100] according to the difference in sample weight before and after thorough drying in an oven (105°C, 48h).

Root distribution throughout the soil profile

For both pine and oak trees, the distribution of roots in the soil profile was determined during the original set up of the OPTMix experiment (2013-2015). Within each plot, three soil pits were dug to a depth of 100 cm and the number of roots was measured in a vertical grid of 40 cm x 100 cm. from which roots were counted in the 10 cm squares. The pits were dug in the autumn. We classified the roots as follows: (i) pine and oak roots (first group) were separated from all the other species (second group); (ii) roots were classified according to size based on diameter: fine roots (<2 mm) and thick roots (>2 mm); and (iii) we separated living roots from dead roots. In this study, we were especially interested in the physical distribution of fine roots in the soil profile and were less concerned about root activity at a precise date; therefore, root distribution was determined by counting fine roots, both living and dead.

Soil and plant sampling for isotopic analyses

In each plot, we selected two large trees (> 71% of the stand DBH distribution) and two small trees (< 28 % of the stand DBH distribution) of each species for isotopic analyses of xylem water (stand characteristics in App2.). In the mixed stands, species abundance was assessed inside a circle 10m in diameter. Then, individual trees were selected if the other species within the 10-m circle represented between 40 and 80% of the neighboring tree species. We sampled a total of 48 trees for isotopic analysis of xylem water (2 trees x 2 sizes x 2 species x 2 compositions (pure, mixed) x 3 replicates=48 trees sampled).

On September 7, during the driest period of the 2016 summer drought (Figure 2), suberized twigs were collected from the canopy of the selected trees. The outer bark and phloem were removed to eliminate potentially enriched isotope water sources before isotopic analysis. The twig samples were then stored in sealed glass vials in a freezer (-20°C). At the same time we collected the twigs, we also took soil samples in each plot as described above, and stored those samples in a freezer (-20°C) until isotopic analysis. Samples of groundwater were also collected 12 m below the soil surface from a well that was centrally located inside the OPTMix experimental site. We carried out three sampling campaigns (August 17th 2016, September 7th 2016, September 13th 2016), but present only the second one here, since the two other did not fulfill the basic conditions necessary to accurately interpret the soil water sources. The first campaign was removed because no gradient in isotopic signature was observed with depth (App. 3). The third campaign gave unreliable results since, the xylem water showed a $\delta^{18}\text{O}$ value which was more enriched than the most enriched soil water source (campaign 3) (App.3). Though the laboratory confirmed that all the water had been correctly extracted, the data could not be used. Such problems have been reported in other studies (Barbour, 2007). This over-enrichment may have had several causes. First, due to time and budget constraints, we took only one soil core per campaign in each plot. This may have created a discrepancy in homogeneity between the isotopic signature of the soil core and the rooting zone. Second, the environmental conditions previous to sampling the twigs were conducive to water evaporation and this could have enriched the xylem isotopic signature, as per the Péclet effect (Farquhar and Lloyd, 1993). Nevertheless, the sampled twigs should have been far enough away from the leaves to avoid this, and the transpiration flux was likely limited due to the drought. Third, some authors have discussed the possibility of isotopic fractionation when water is taken up by the roots (Lin and da S. L. Sternberg, 1993).

Nonetheless, we were unable to prove that any of these possible explanations were involved, and therefore, we removed campaign 3 from our data set.

Water was extracted from the frozen plant and soil samples with a cryogenic distillation line (90 °C, 50 mtorr, 3 hr) at the Basel Stable Isotope Ecology Laboratory at the University of Basel, Switzerland. After complete extraction, the water from the individual samples was transferred to a non-combusted GC glass vial through a 4mm PTFE filter. Stable isotope analyses were conducted with a high-temperature elemental analyzer coupled to a Delta^{Plus}V mass spectrometer (Thermo Electron corporation*, Bremen, Germany). Isotope ratios are reported using the standard delta notation in per mil (‰) relative to VSMOW. Analytical precision for $\delta^2\text{H}$ and $\delta^{18}\text{O}$ measurements were 0.3‰ and 0.2‰, respectively (Newberry *et al.*, 2017). For more details on this method, see Werner *et al.* (1999).

Predawn leaf water potential

Predawn water potential was measured on the same trees from which xylem water was collected for the isotopic analyses (n = 48). We collected leafy twigs of both oak and pine from the canopy before sunrise and stored them in plastic bags in a cool box. The samples were transported to the laboratory within three hours after collection and leaf water potential was immediately measured in a Scholander-type pressure chamber (Model 600, PMS Instrument Company, Oregon, USA) (Scholander *et al.*, 1965). Measurements were taken on three different leafy twig samples from each individual tree to prevent a local effect. Then, the average of the two closest values was used as the predawn leaf water potential (PLWP) for the individual trees. PLWP measurements were carried out on three separate dates: during the drought, on August 25 and September 7; and after a rain event on September 25.

Statistical analyses

We used the IsoSource mixing model (freely available at <https://www.epa.gov/eco-research/stable-isotope-mixing-models-estimating-source-proportions>; Phillips and Gregg 2003) to determine the relative contribution of the different soil water sources (i.e., different depths) for both *P. sylvestris* and *Q. petraea*. This model is based solely on isotopic mass balance constraints and gives the distribution of feasible source proportions when there are a high number of potential water sources. We defined different water sources based on distinct $\delta^{18}\text{O}$ signatures of the soil water found at different levels in the soil profile; we aggregated adjacent soil layers with similar mean $\delta^{18}\text{O}$ signatures into a single source (Phillips *et al.*, 2005). Thus, we obtained five distinct soil water sources (5 cm, 10 cm, 20 cm, 30-45 cm and > 60 cm, which included groundwater). We used a source increment of 1‰ as suggested by Phillips and Gregg (2003). To account for the variability in our samples, we selected a mass balance tolerance of 0.25‰, as suggested by Phillips and Gregg (2003):

$$t = 0.5 \times \text{increment} \times \text{maximum difference between sources}$$

With sensitivity analyses, changes in source increment and mass balance tolerance do not change the mean contribution from each source and only moderately influence the range of contribution from individual sources (Phillips and Gregg, 2003). All the other statistical analyses were performed with the R version 3.4.4 software (R_Core_Team, 2018). We assessed the differences in SWC among the three

different forest stands at each depth with linear mixed models in the “nlme” package (Pinheiro *et al.*, 2018). Plot was a random effect because three plots in one forest stand contained the same stand composition. Linear mixed models were also used to detect significant differences in PLWP among the three sampling dates, with plot as a random effect because two individuals were sampled from the same plot in each of the forest stands and were therefore not completely independent. We used a “varIdent” function to take into account the variability between the two tree sizes in the model. A significant difference was defined as $\alpha=0.05$.

Results

Microclimate and soil water content

There was little variation in microclimatic conditions among the three forest stands (Figure 21, App.4). Precipitation was intense during late May, where rainfall was greater than 50 mm a day and mean month precipitation was 183.44 ± 12.91 mm (Fig.2). After a rainy May, there was a considerable decrease in precipitation, with mean monthly precipitation falling to 65.87 ± 7.55 mm in June, 6.81 ± 0.97 mm in July, then recovering only slightly (10.7 ± 0.65 mm) in August. At the same time, there was a corresponding increase in mean daily temperature; a maximum of *ca.* 25 °C was reached at the end of July, then temperatures remained more or less steady until the middle of September (Figure 21).

As a result of the heavy rains in May, relative soil volumetric water content for the three depths (20, 40 and 60 cm) was close to saturation (*i.e.*, 100% VWC) during this period (Figure 21, App.6-8). Then, starting in June, soil VWC continuously decreased to reach a minimum on September 14th, where relative VWC was only 21.6 ± 4.8 % for pure pine stands, 18.7 ± 1.2 % for mixed stands and 11.5 ± 0.7 % for pure oak stands (Figure 21). It is worth noting that the decrease in relative VWC during July-August occurred more quickly in pure oak stands compared to the other two stand types. Indeed, relative VWC at 20 cm in depth fell below 40 % in pure oak stands on July 8th, whereas in the mixed and pure pine stands this did not occur until July 30th and August 8th, respectively. On September 15, there was a three-day rain event leading to an increase in soil VWC at all three depths (Figure 21).

Microclimate and soil moisture

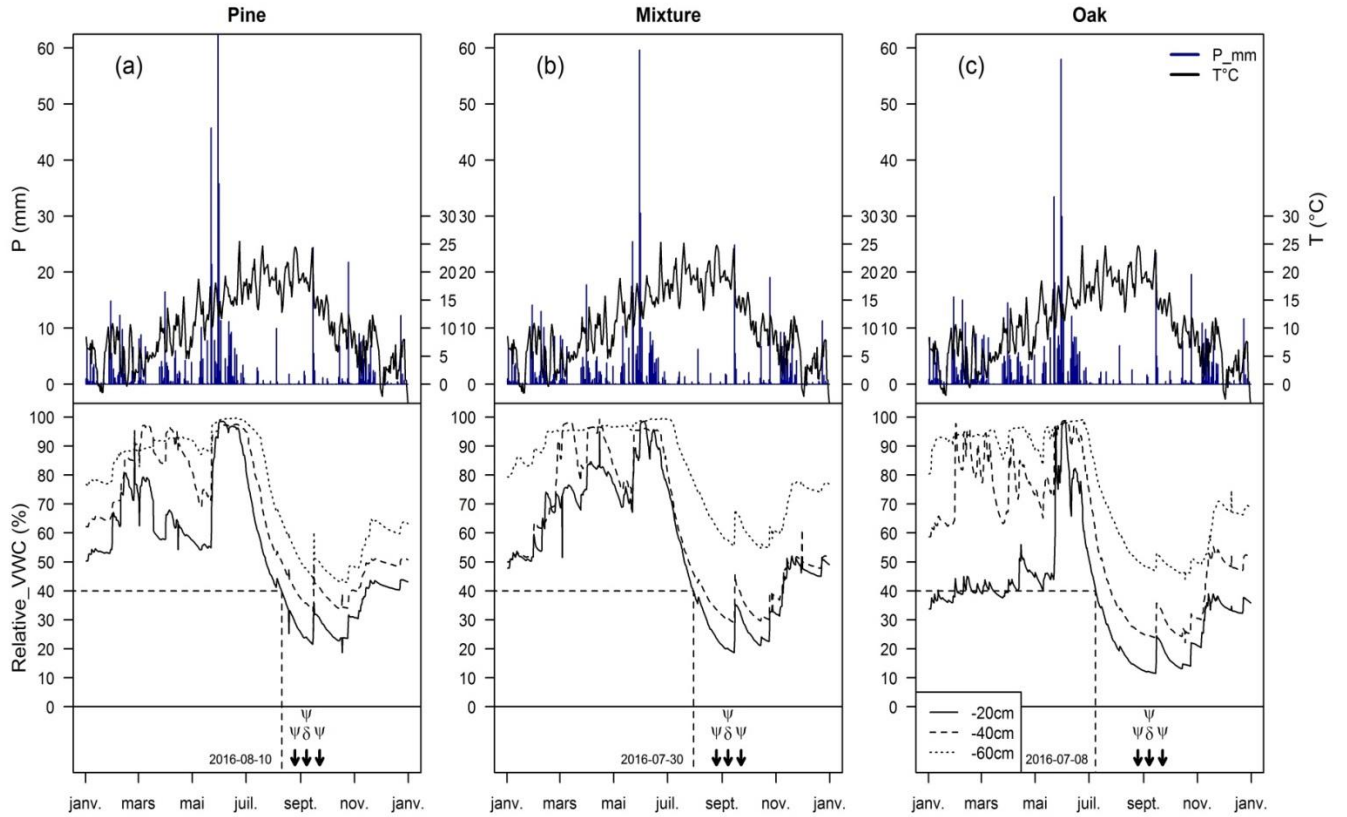


Figure 21. Mean daily precipitation (histograms) and temperature (black line)(top panels) and mean Relative Soil Volumetric Water Content (VWC, bottom panels) at 20cm (solid line), 40cm (dashed line) and 60cm (dotted line) in depth for pure pine (a), mixture (b) and pure oak (c) stands. Arrows in the bottom panels represent the date of sampling for predawn leaf water potential (Ψ) and isotope (δ) measurements, and the dashed straight lines point out the date when VWC at 20-cm-depth fell to 40%. Dates for VWC at 20 cm fell below 40% are given.

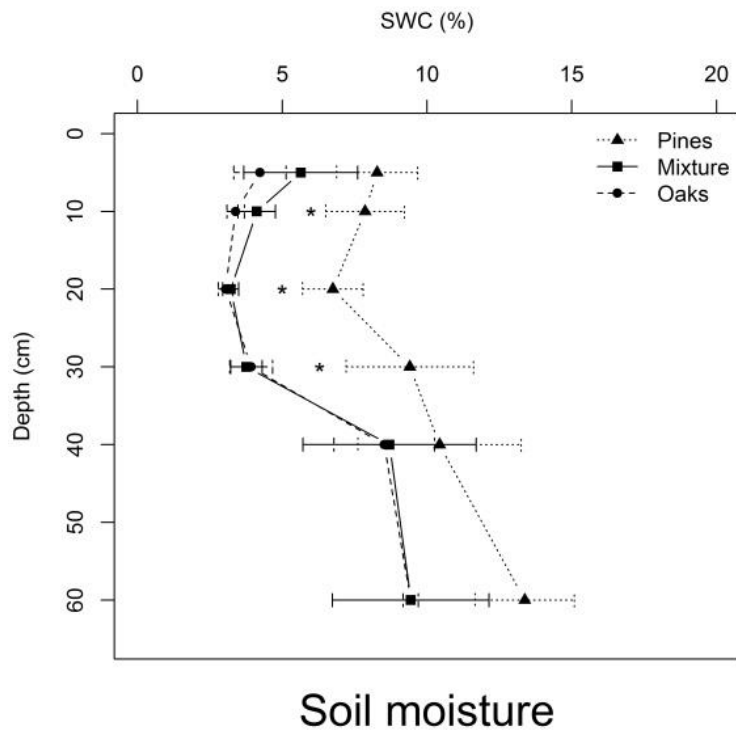


Figure 22. Differences in soil water content in the soil profile on September 7, the same day samples that isotopic measurement of plant xylem was made: pure pine stands (dotted line with triangles), pure oak stands (dashed line with circles) and mixtures (solid line with squares). Symbols are on the mean and error bars show the stand error. An asterisk indicates a significant difference ($P < 0.05$) between pure pine stands and the other two stand types.

Soil water content (SWC), as determined from collected soil samples, was not significantly ($p > 0.05$) different between pure oak and the mixed stands, ranging between 3.0% in the upper soil layers (5-40 cm) to 9.4% at deeper soil depths in the pure oak stands, and between 3.2% and 9.4% in mixed stands. In contrast, soil SWC in pure pine stands was considerably higher than the other two stand types, especially at 10, 20 and 30 cm in depth ($p = 0.048$, $p = 0.017$, $p = 0.047$, respectively) (Figure 22).

Root distribution

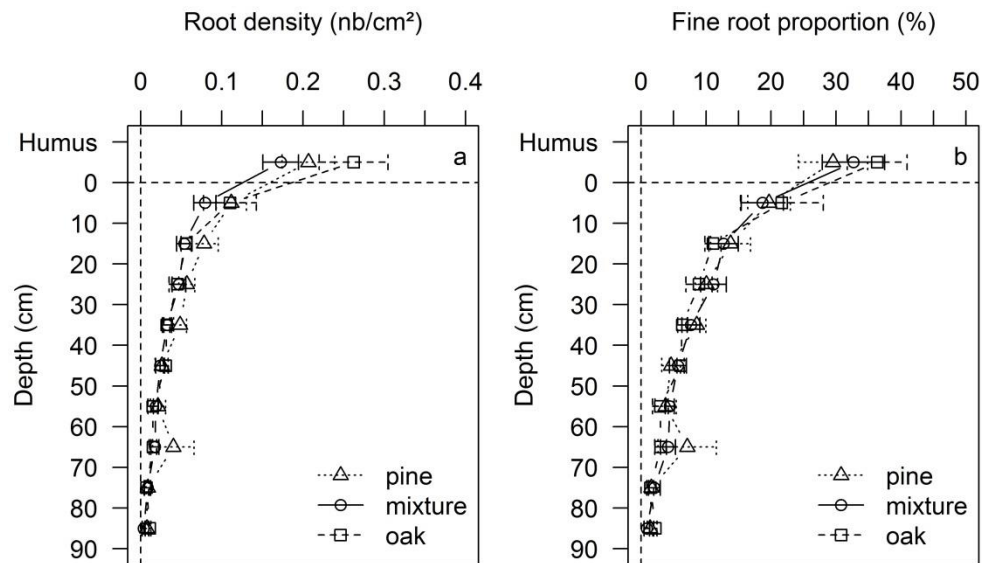


Figure 23. Root density (number observed/cm²; a) and proportion of total fine roots (b) found in the soil profile in the pure pine (triangles), mixed (circles) and pure oak (squares) stand types. The symbol is on the mean and error bars show the standard error. Note that root density in the mixed stand represents total root density since we were unable to differentiate pine and oak roots.

In the pure stands of both tree species, the proportion of fine roots was greatest in the organic humus layer and then gradually decreased with soil depth. Very few fine roots were found at depths > 90 cm (Figure 23a). The distribution of fine roots in the mixed stands did not reflect the addition of the two pure stands (Figure 23a). Instead, the root density observed in the mixed stands was similar in magnitude to the root densities observed in each of the two pure stand types (Figure 23b). As in the pure stands, root density in the mixed stands was highest in the organic humus layer, then gradually decreased with soil depth (Figure 23). Regardless of forest plot, around 70% of all fine roots were in the top 50 cm of the soil, though some were observed in the clay layer at ca. 50 cm depth in all three forest stands.

Isotopic signature in xylem and soil water

The $\delta^{18}\text{O}$ signature of the groundwater collected at 12 m in depth from a centralized well at our study site was $-7.81 \pm 0.70 \text{ ‰}$.

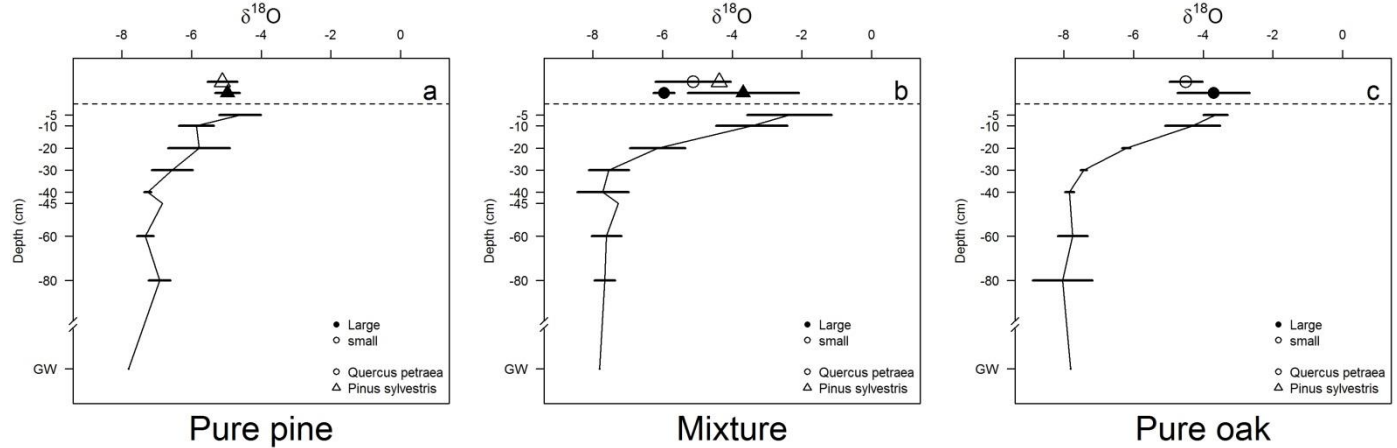


Figure 24. Mean ($\pm$ SE, ‰) $\delta^{18}\text{O}$ signatures of xylem water and soil water found from the soil profile in pure pine (a), pure oak (b) and mixed stands (c). Circles represent oak trees and triangles represent pine trees. Full and empty symbols represent large and small trees, respectively.

We used this value for all the studied stands (Figure 24). In the pure pine stands, the mean $\delta^{18}\text{O}$ signature of soil water ranged from $-5.15 \pm 0.40 \text{ ‰}$ near the soil surface to $-7.38 \pm 0.12 \text{ ‰}$ at 80 cm in depth (Figure 24a). There was no difference in the $\delta^{18}\text{O}$ signature of xylem water between small ($-5.11 \pm 0.43 \text{ ‰}$) and large ($-4.97 \pm 0.35 \text{ ‰}$) pine trees ($p = 0.64$). In the pure oak stands, the range in the $\delta^{18}\text{O}$ signature of soil water was greater than in the pure pine stands - from $-3.09 \pm 0.43 \text{ ‰}$ at 5 cm in depth to $-8.04 \pm 0.85 \text{ ‰}$ at 80 cm in depth (Figure 24c). As in the pure pine stands, there was no significant difference in the $\delta^{18}\text{O}$ signature of xylem water between small ($-4.49 \pm 0.47 \text{ ‰}$) and large ($-3.70 \pm 1.04 \text{ ‰}$) oak trees ($p = 0.44$; Figure 24c).

In mixed stands, we observed the greatest variation in soil water $\delta^{18}\text{O}$ signatures in the soil profile; the mean ranged from $-2.72 \pm 0.74 \text{ ‰}$ near the soil surface to $-7.74 \pm 0.31 \text{ ‰}$ at 40 cm in depth. In general, the xylem water $\delta^{18}\text{O}$ signature was slightly greater for pine trees ($-4.03 \pm 0.77 \text{ ‰}$) than for oak trees ($-5.50 \pm 0.59 \text{ ‰}$), although this difference was not significant ($p = 0.12$). The xylem water $\delta^{18}\text{O}$ signature was 2 ‰ greater in large pine trees than in large oak trees ($p = 0.25$), whereas there was little difference between smaller pine and oak trees (Figure 24b). Overall, there were no significant differences in xylem water $\delta^{18}\text{O}$ signatures between small and large trees, regardless of species (Figure 24b).

Water partitioning

When grown in pure stands, both large and small pine trees primarily utilize soil water near the surface, with the relative contribution ranging between 56% and 75% (mean = 64.3%) for large trees and between 63% and 77% (mean = 68%) for small trees.

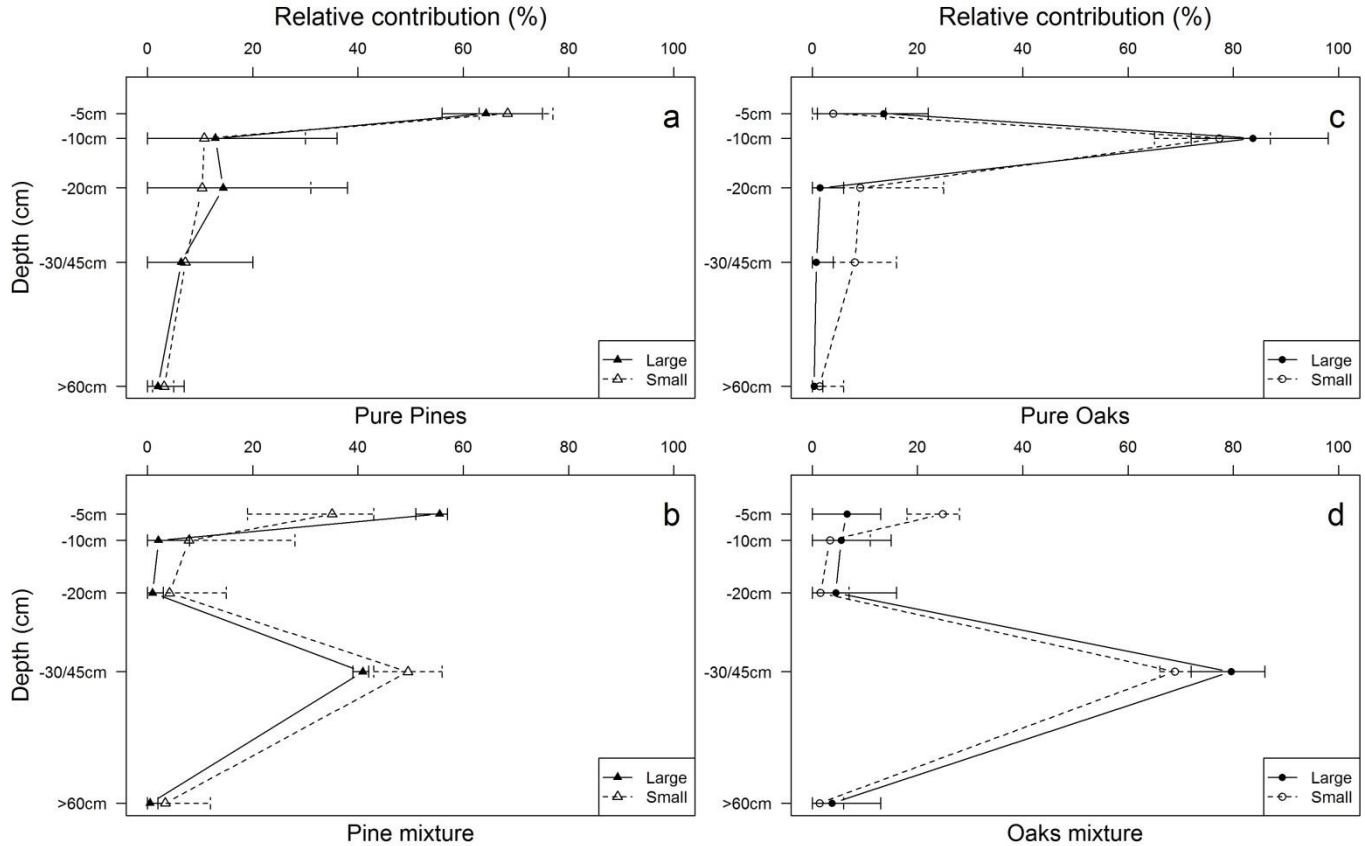


Figure 25. Relative contribution of different water sources used by small trees (open symbols and dashed lines) and large trees (filled symbols and solid lines) in pure pine stands (a), pines in mixed stands (b), pure oak stands (c) and oaks in mixed stands (d). Symbols are on the mean and the bars represent the 1st and the 99th distribution percentiles.

The relative contribution from deeper water sources was considerably less and ranged from 0% to less than 40% (Figure 25a), respectively. Similarly, in pure oak stands, the primary water source utilized by both large and small oak trees was near the soil surface, with the relative contribution of soil water at 10 cm in depth ranging between 72% and 98% (mean = 83.7%) for large trees and between 65% and 87% (mean = 77.3%) small trees (Figure 25c). The relative contribution from deeper water sources was < 25% (Figure 25c) for both size classes.

In mixed stands, large pines appeared to primarily utilize two different water sources: *ca.* 55% from soil water near the soil surface (5 cm in depth) and 40% from soil water at 30-45 cm in depth. Similarly, small pine trees also appeared to primarily utilize the same two water sources, although small pine trees appeared to be more dependent than larger trees on deeper water sources. For small pine trees, the relative soil water contribution ranged from *ca.* 35% at 5 cm in depth to *ca.* 50% at 30-45 cm in depth (Figure 25b). Oak trees grown in mixed stands utilized deeper primary water sources compared to when they were grown in pure stands (Figure 25c and d). In mixtures, large oak trees primarily utilized soil water at 30-45 cm in depth, with a relative contribution ranging between 72% and 86% (mean = 79.6%). The relative contribution from shallower water sources was less than 10% (Figure 25d). Small oak trees also mostly utilized soil water at 30-45 cm in depth when grown in mixed stands, with a relative contribution ranging between 66% and 72% (mean = 68.9%), even though small oak trees also continued to utilize some (*ca.* 20%) soil water near the surface (Figure 25d).

Predawn leaf water potential (PLWP)

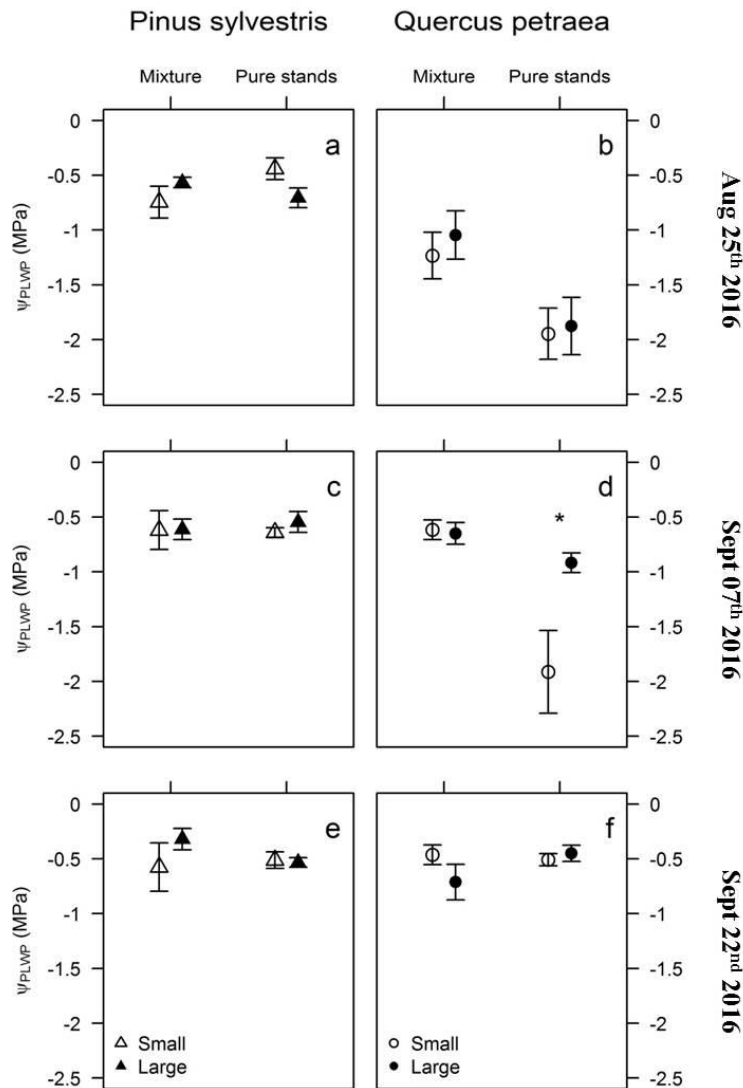


Figure 26. Mean ($\pm$ SE) predawn leaf water potential (PLWP) for large (filled triangles) and small (open triangles) *Pinus sylvestris* trees and large (filled circles) and small (open circles) *Quercus petraea* trees when grown in pure (left side) and mixed stands (right side). PLWP measurements were conducted on August 25, 2016 (a and b), September 7, 2016 (c and d) and September 22, 2016 (e and f). An asterisk indicates a significant difference between large and small oak trees when grown in mixed stands.

The first two dates PLWP measured corresponded to strong drought conditions, whereas the last PLWP sampling date, September 22, occurred shortly after a rain event (Figure 20). In general, there was no significant ($p = 0.94$) difference in PLWP between large and small pine trees during the drought period: -0.61 ± 0.09 MPa and -0.62 ± 0.18 MPa, respectively (Figure 26a, 26c and 26e); nor was there any difference ($p = 0.88$) in PLWP for pine trees grown in mixed and pure stands (Figure 26a, 26c and 26e). For oak trees, there was no significant difference ($p = 0.44$) in PLWP between large and small trees, excepted during the second sampling date where the interaction with the stand composition was significant ($p = 0.0031$) (*i.e.*

when grown in pure versus mixed stands). Contrary to pine trees, there was a significant difference ($p = 0.039$) in PLWP for oak trees growing in mixed stands and for those growing in pure stands (Figure 26b, 26d and 26f).

On the first sampling date, pine trees had significantly ($p = 1.10^{-4}$) less negative PLWP than did oak trees (Figure 26a and 26b); yet, regardless of species, there was no difference ($p = 0.69$) between large and small trees. Moreover, there was no difference ($p = 0.45$) in PLWP for pine trees grown in mixed and pure stands (-0.66 ± 0.07 MPa and -0.56 ± 0.07 MPa, respectively) (Figure 26a). For oak trees, PLWP was considerably less negative for trees in mixed stands compared to trees in pure stands (-1.14 ± 0.15 MPa and -1.91 ± 0.17 MPa, respectively) (Figure 26a and b), although the difference was only marginally significant ($p = 0.075$).

On the second sampling date, the PLWP for oak trees grown in pure stands was *ca.* twice as low as for oak trees grown in mixtures (-1.41 ± 0.24 MPa and -0.63 ± 0.06 MPa for pure and mixed stands, respectively), although this difference was not significant ($p = 0.49$). There was, however, a significant ($p = 0.003$) interaction between tree size and stand composition (Figure 26c and d). When grown in pure stands, small oak trees had a significantly ($p = 0.015$) lower PLWP than did their larger counterparts (-1.91 MPa ± 0.38 and -0.92 MPa ± 0.09 , respectively; Figure 26d). In contrast, there was no difference ($p = 0.80$) between large and small oak trees growing in mixed stands (Figure 26d).

On the last sampling date, shortly after a rain event, PLWP was globally and significantly ($p = 2.1 \times 10^{-8}$) higher compared to the other two sampling dates (Figure 26). At this date, there was no significant difference in PLWP between species ($p = 0.75$), size classes ($p = 0.78$) or stand composition types ($p = 0.85$) (Figure 26e and f).

Discussion

The major finding of this study is that when *Q. petraea* and *P. sylvestris* trees grow in mixed stands, both species appear to utilize deeper water sources compared to when they grow in pure stands (Figure 25). This downward shift in water source utilization was especially pronounced for oak trees. Despite similar amounts of precipitation and similar soil moisture content in the soil profile in both the pure oak and oak/pine mixed stands (Figure 22), soil water was depleted faster in pure oak stands than in the mixtures (Figure 21). In addition, the oak trees in the pure stands relied more heavily on soil moisture near the surface (Figure 25) and showed signs of tricky water uptake - as indicated by more negative PLWP values (Scholander *et al.*, 1965; Grossiord *et al.*, 2017) in pure than in mixed stands. This was especially true for small oak trees (Figure 26d). These differences in pure and mixed oak stands result from both intra- and interspecific competition, which is due to different water use strategies between the two species. It is well known that pine trees implement a water conservative strategy (i.e., isohydric species) when exposed to drought conditions (Irvine *et al.*, 1998; Sturm *et al.*, 1998), which results in reduced transpiration and a subsequent reduction in plant water uptake (Buckley, 2005). In contrast, oak trees do not display strong stomatal regulation during drought events (i.e., anisohydric species) (Zweifel *et al.*, 2007; Renninger *et al.*,

2015); they continue to consume soil water long after isohydric species have reduced their water consumption (Buckley, 2005; Martinez-Sancho *et al.*, 2018). When grown in pure stands, oak trees are surrounded by co-specific anisohydric neighbors. The trees in the stand therefore have only limited stomatal control (Buckley, 2005; Martinez-Sancho *et al.*, 2018), water is depleted faster, water uptake is shallow and greater water issues occur in times of drought. In contrast, when grown in mixed stands, oak trees shift their water sources downward and primarily utilize deeper, more reliable sources; they are therefore less susceptible to water stress. These findings suggest that, for oak trees, intraspecific competition for limited water sources is stronger than interspecific competition; therefore, oak growth may be enhanced when trees are grown in mixed stands, particularly in a future climate where drought events are predicted to be more frequent and more intense (Bello *et al.*, 2019).

We also observed a downward shift in water source utilization in pine trees, but to a lesser extent than in oak trees. In fact, even when grown in mixed stands, pine trees - especially large trees - still derived nearly 50% of their water from shallow sources (< 10cm depth) (Figure 25b). This shift, though partial, is consistent with previous studies that have shown low root system plasticity in pine trees, which tend to keep most of their fine roots near the soil surface (Curt and Prevosto, 2003). In any case, SWC was not enough (Al Majou *et al.*, 2008) to support high transpiration rates; all pine trees showed signs of reduced growth during this drought event (Bello *et al.*, 2019). In pure pine stands, soil SWC was higher than in the two other stands (Figure 22) and some water was still available at these values for this soil type (pure pine stands) (Al Majou *et al.*, 2008). It seems likely that pine trees decreased their stomatal conductance in order to overcome water limitations during the 2016 drought event (Irvine *et al.*, 1998; Sturm *et al.*, 1998), making sufficient soil water available to support low transpiration rates; this would explain the observed PLWP values, which indicate little water stress (Pena et Grace, 1986).

Our study addressed the question of whether or not there is complementarity in water source use between *Q. petraea* and *P. sylvestris*. Indeed, it is commonly thought that oak trees are capable of utilizing deeper water sources compared to pine trees (Kolb and Stone, 2000), based on previous studies assessing the vertical distribution of roots in the soil profile (Hendriks and Bianchi, 1995; Schmid and Kazda, 2002). Nevertheless, our results do not provide evidence that there is physical complementarity in root distribution in the mixed stands since we did not distinguish pine roots from oak roots. We were able to evaluate potential competition from overall root density data, however. Root density in the soil profile in mixed stands was no different from the root density profile in the pure stands (Figure 23b), suggesting that inter-specific competition between oak and pine trees may function in a similar way to intra-specific competition in pure stands (Curt and Prevosto, 2003). This lack of physical complementarity in root distribution at our site may result from the presence of a distinct clay layer at 50 cm in depth; this layer acted as a physical barrier for root penetration (Meinen *et al.*, 2009) and may explain why nearly 70% of all fine roots were between 5 and 50 cm in depth.

Nevertheless, the studies mentioned above showed that partial niche complementarity for water source utilization during droughts between pine and oak trees in mixtures can result from root plasticity. Both species utilize deeper water sources in mixtures than in pure stands, and while large oaks primarily utilize soil water at deeper depths, half of the water sources used by large pine trees remains in the shallow horizon. This indicates that partial niche complementarity is at play between large pine and oak trees in

the case of limited water sources. The downward shift in water sources must involve associative relationships between tree roots and certain mycorrhizas. Indeed, ectomycorrhizas are important in plant water uptake, helping to sustain photosynthesis and whole plant performance, especially during drought (Khalvati *et al.*, 2005; Lehto and Zwiazek, 2011). Differences in underground plant communities in mixed and pure stands could favor these relationships in mixed stands. Nevertheless, the role mycorrhizas play is poorly known, especially during long-term or repeated droughts (Lehto and Zwiazek, 2011) and in the deeper soil horizons. Moreover, allelopathy (mutual interactions between organisms through the excretion of matter into the environment) is known to play an important role in forest ecosystems, and could affect root distribution in mixed stands. Although, allelopathy has been widely proven in germination and seedling growth, few studies have investigated its role in the root development of adult trees or in water uptake. A recent study by Fruleux *et al.* (2016) on beech, pine and oak seedlings found that developmental, morphological and anatomical root traits responded only weakly to competition and that there was no clear shift in soil exploitation under well-watered conditions. However, under drought conditions, the authors found a positive interaction between beech and oak, and none with pine. Further investigations should be made to understand the causes, which may very well be multifactorial.

Interestingly, only oak seems to benefit from mixture (less negative PLWP values). Water uptake from shallow sources are generally found in pure stands in temperate regions under favorable conditions; then when water availability decreases, some species are able to shift to deeper water sources while others are not (Brinkmann *et al.*, 2018). Similarly, Grossiord *et al.* 2014, showed that managing mixed-species stands in Mediterranean forests would only alleviate the effect of water stress during summer droughts for the deepest-rooted species like *Q. faginea* and *P. nigra*, to the detriment to shallow-rooted trees such as *P. sylvestris*. In addition, they showed that *P. sylvestris* decreased its sap flux density more in mixed stands than when interacting with conspecific neighbors in pure stands. This confirms our finding that mixing effect is species specific, and that for pine, interspecific competition is greater than intraspecific competition. The situation is the opposite for oak where a beneficial mixture effect is clear. It is also worth pointing out that even larger pine trees received ca. 40% of their water from the 30-45 cm depth, which is also the primary water source for large oak trees. This results in competition between large oak and large pine trees for the limited water sources at this depth. Whereas the oak root systems are capable of accessing deeper soil layers (Kolb and Stone, 2000), in our study, we found the highest root density in the top 50 cm. The presence of a distinct clay layer at 50 cm in depth discouraged deeper root growth (Meinen *et al.*, 2009), and created more competition between the two species for the water available at 30-45 cm in depth. Additionally, small pore sizes are associated with clay, and this means that water moves much more slowly through clay than through other soil textures (Al Majou *et al.*, 2008). This in turn could have caused soil water to pool above the clay layer, which could partially explain the relatively high SWC around 40 cm in depth. To sum up, not only is the identity of the species present in the direct neighborhood of a given tree important, the pedological characteristics of the site also determine the influence of tree species mixtures on water availability and on how co-existing tree species use the available water during summer droughts.

Interestingly, in pure stands, we found that small oak trees had significantly more water uptake challenges than did large oak trees, as indicated by their lower PLWP values on the second sampling date. One

possible explanation is that, under water stress conditions, larger oak trees may be able to utilize deeper water sources. However, our $\delta^{18}\text{O}$ signature data did not confirm this hypothesis. Both small and larger oak trees in pure stands primarily utilized soil water near the surface (Figure 25c). An alternative explanation for the large oak trees' better resistance to water stress may involve the light rain which occurred three days prior to the second PLWP sampling date. This rain may have been better intercepted by the large trees since they have a larger crown and leaf surface compared to small trees. Larger trees may also have greater stemflow (Van Stan *et al.*, 2014) leading to a higher soil moisture near the soil surface, thereby reducing water stress of large oak trees.

Conclusion

In light of the predicted changes in the intensity and frequency of rain events in temperate regions, growing different tree species in a mixed stands may enhance trees' resistance to drought. This is based on the niche complementarity concept: different tree species utilize different soil resources. Isotopic measurements of xylem water and the soil water found at different levels in the soil profile show that both pine and oak trees primarily utilize soil water near the surface, when growing in pure stands. However, when the two species are together in mixed stands, we observed a downward shift in access to soil water, especially for oak trees. Although we did also observe a downward shift in water utilization for pine trees in mixed stands, their primary water source remained near the soil surface. These findings suggest only partial niche complementarity for drought-limited water resources between *Q. petraea* and *P. sylvestris* in mixed stands during a drought event. Small oak trees, in particular, were benefitted (easier water uptake - i.e., less negative PLWP values) by the downward shift in water sources and mixing species with two different water regulation strategies (anisohydric, isohydric). Larger oak trees also benefitted, though less so than the small oak trees (Figure 7b,d). Finally, the results from this study show that growing a mixture of tree species can change water availability for some trees and could help certain species, though not all, to cope with the water scarcity forecast in a changing climate.

Acknowledgments:

The experimental site where our study took place was installed and equipped thanks to the Centre Val-de-Loire region, the Loiret and the French National Forest Office (ONF).

The site belongs to SOERE F-ORE-T, which is supported annually by Ecofor, Allenvi and the French national research infrastructure, ANAEE-F (<http://www.anaee-france.fr/fr/>).

This work was carried out within the framework of the SATAN project (n°1660C0008, REACTIF program), funded by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME).

The authors thank the certified facility in Functional Ecology (PTEF OC 081) from UMR 1137 and UR 1138 BEF at the INRA Nancy-Lorraine research center for preparing and carrying out the isotopic analyses. The PTEF facility is supported by the French National Research Agency through the ARBRE Laboratory of

Excellence (ANR-11-LABX-0002-01). NJ Hasselquist would like to thank the Knut and Alice Wallenberg Foundation (Branch-point) and the Swedish Research Council (2015-04791) for financial support. We also thank Victor Evrard for his help with the isotopic analyses, Svenja Föster (BaSIEL) for her help with the cryogenic distillation vacuum line, Camille Couteau (Irstea, EFNO) for canopy sampling and Vincent Seigner (Irstea, EFNO) for his assistance in the field. We also thank Damien Bonal (INRA) for his helpful discussions.

Appendices:

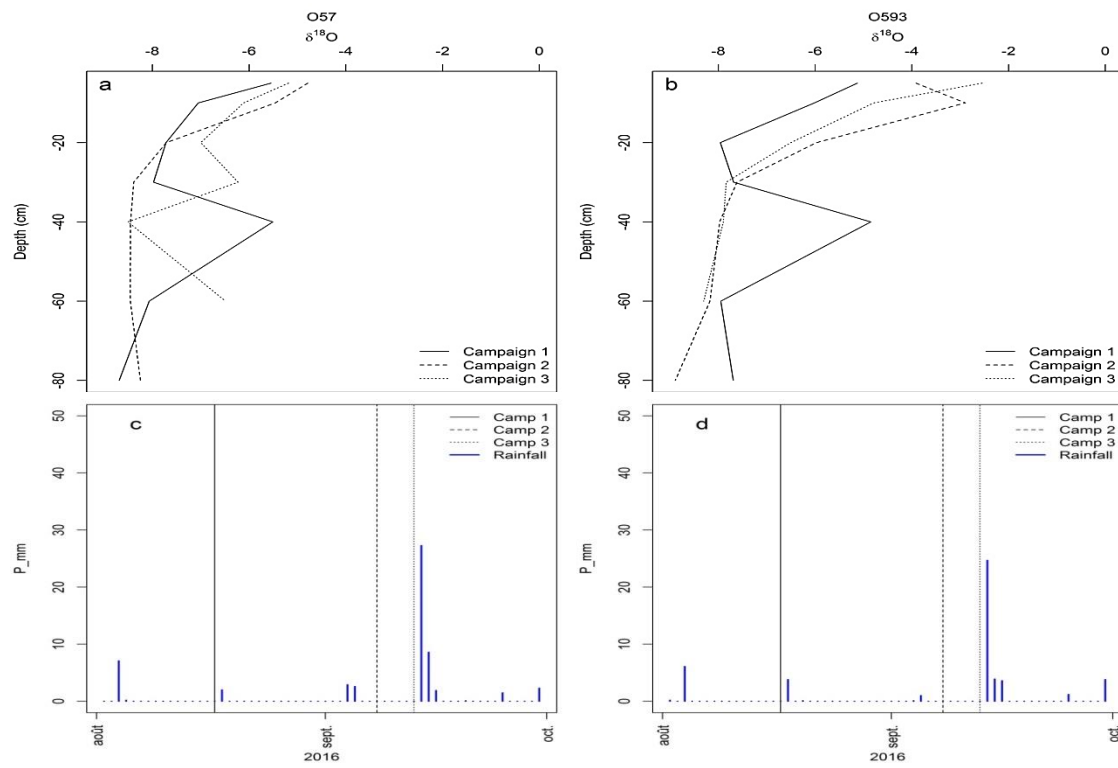
App.1. Description of the thickness, depth and sand, silt and clay content of the soil horizons in the different stand types and the depth of the clay layer.

	Horizon	Thickness (cm ± sd)	Depth (cm ± sd)	Sand (%)	Silt (%)	Clay (%)	Depth of clay layer (cm +sd)
Pine	H1	7.0 ± 1.8	7.0 ± 1.8	64.3 ± .	20.4 ± .	9.5 ± .	
	H2	29.3 ± 14.7	36.3 ± 13.5	76.2 ± 7.8	15.9 ± 6.8	6.9 ± 0.7	
	H3	14.7 ± 7.3	51.0 ± 14.7	70.8 ± 18.3	15.5 ± 9.0	12.8 ± 13.5	53.2 ± 15.9
	H4	34.2 ± 18.3	85.2 ± 18.6	56.5 ± 17.7	9.9 ± 2.3	32.8 ± 15.6	
	H5	32.7 ± 10.0	106.7 ± 5.2	9.3 ± .	26.5 ± .	63.5 ± .	
Mixture	H1	10.6 ± 6.5	10.6 ± 6.5	.	.	.	
	H2	22.1 ± 6.0	32.7 ± 5.4	69.2 ± 8.5	21.7 ± 6.0	7.6 ± 2.4	
	H3	20.4 ± 13.2	53.1 ± 13.0	65.8 ± 11.3	17.9 ± 4.8	15.4 ± 6.4	45.8 ± 11.1
	H4	36.9 ± 21.8	90.0 ± 21.1	54.5 ± 10	11.5 ± 5.1	33.3 ± 8.8	
	H5	26.5 ± 17.3	98.3 ± 3.5	72.6 ± .	5.5 ± .	21.2 ± .	
Oak	H1	10.7 ± 2.1	10.7 ± 2.1	72.2 ± .	14.4 ± .	7.5 ± .	
	H2	23.6 ± 6.8	34.2 ± 8.2	72.8 ± 6.1	18.3 ± 4.2	7.4 ± 1.6	
	H3	15.2 ± 6.1	49.4 ± 11.7	68.6 ± 4.3	19.6 ± 2.1	11.1 ± 2.8	46.4 ± 10.2
	H4	22.8 ± 11.1	72.2 ± 21.7	58.0 ± 8.2	9.4 ± 4.2	31.9 ± 11.7	
	H5	36.7 ± 9.3	95.0 ± 5.5	58.4 ± 4.3	8.4 ± 5.4	32.5 ± 1.1	

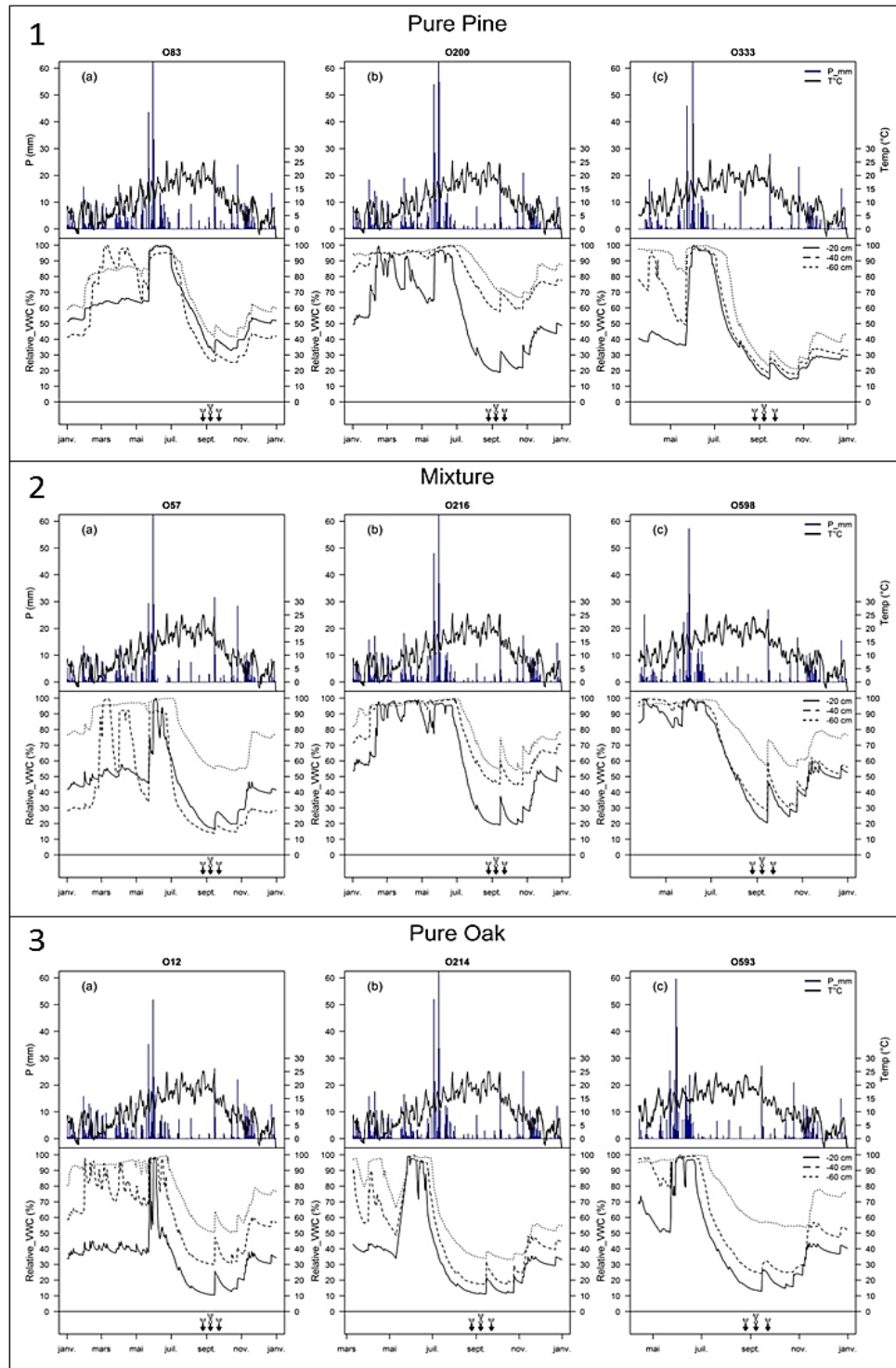
App. 2. Dendrometrical characteristics of the three stands in 2015.

Density	Composition	Species	Dg (cm)	Basal area (m ² /ha)	Number of stems (/ha)	RDI
Medium	Pure oak	Oak	22.5 (2.4)	20.8 (1.6)	530 (75)	0.57 (0.05)
	Mixture	Oak	23.6 (1.9)	10.4 (1.1)	245 (60)	0.29 (0.03)
		Pine	36.0 (3.3)	15.7 (2.8)	154 (19)	0.35 (0.06)
	Pure Pine	Pine	33.6 (1.7)	30.7 (1.7)	348 (23)	0.68 (0.04)

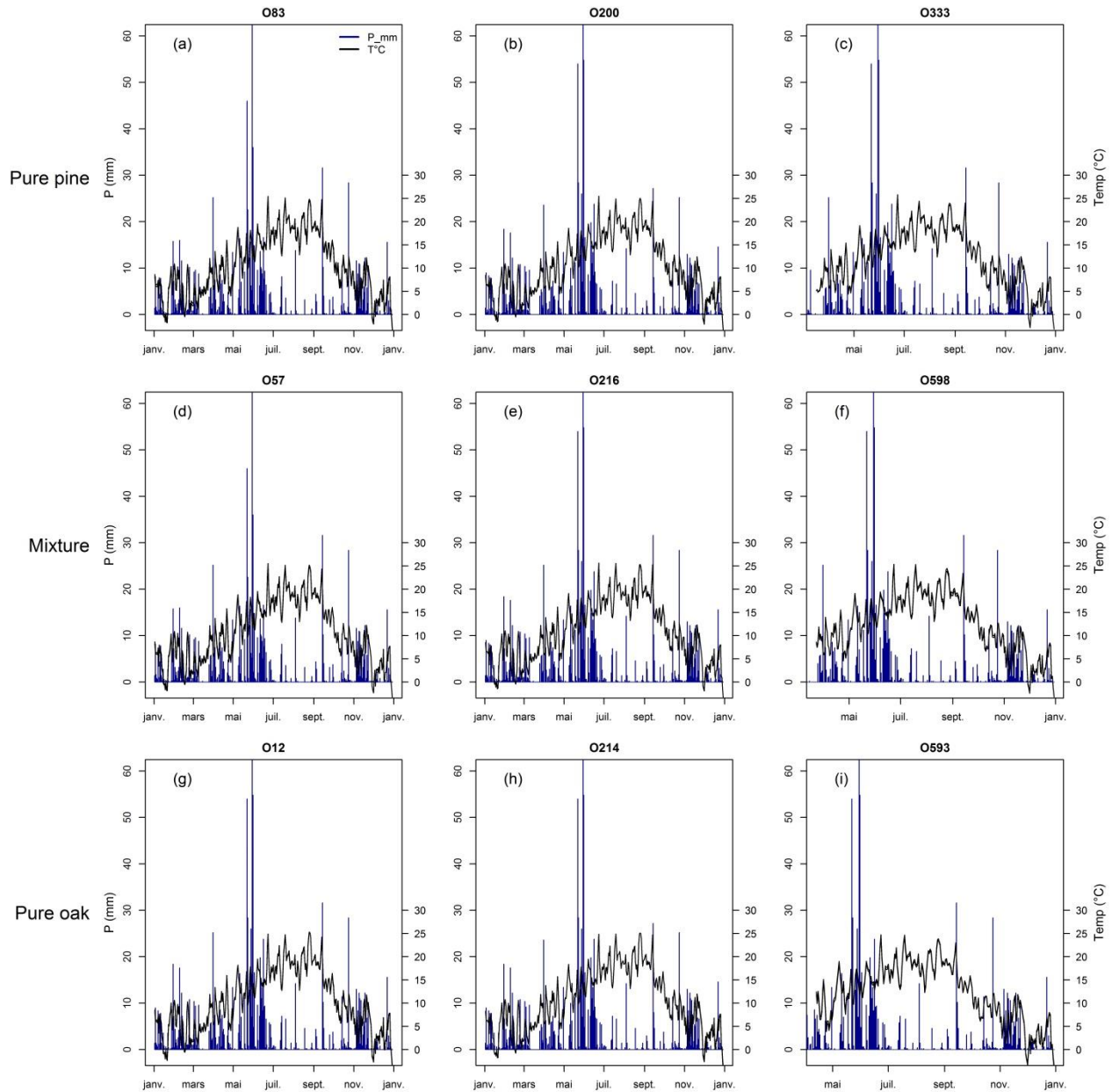
For the mixture, Basal area, Number of stems and RDI are partial values by species. The total value for the stand is the sum of the two partial values. Standard deviations are given in parentheses.



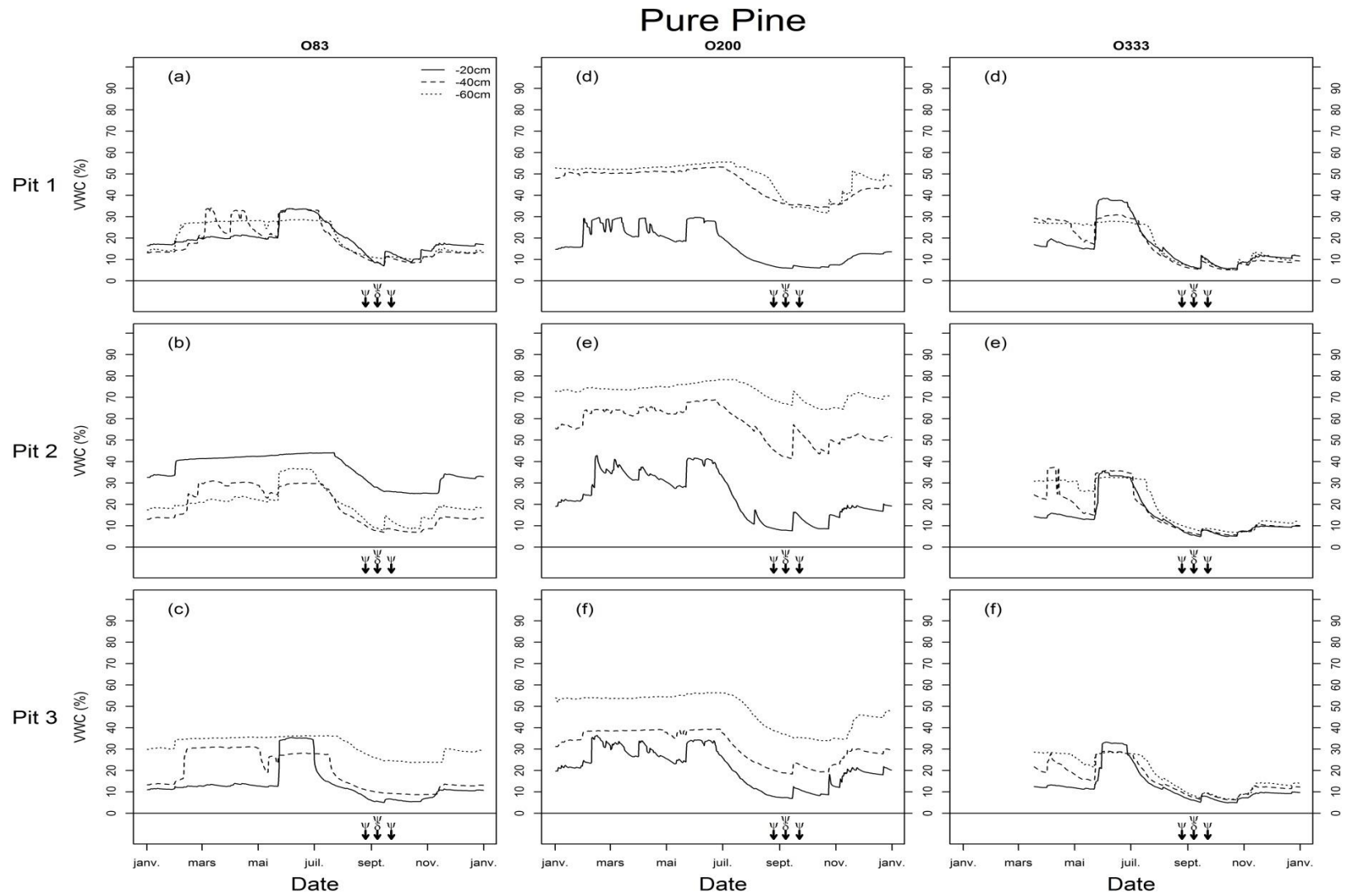
App.3. Isotopic signature of the soil samples from plots O57 (a) and O593 (b) for the three isotope campaigns (a and b) and soil depth and precipitation (mm) measured in these two plots (c and d). The three campaigns are represented by the vertical lines in c and d.



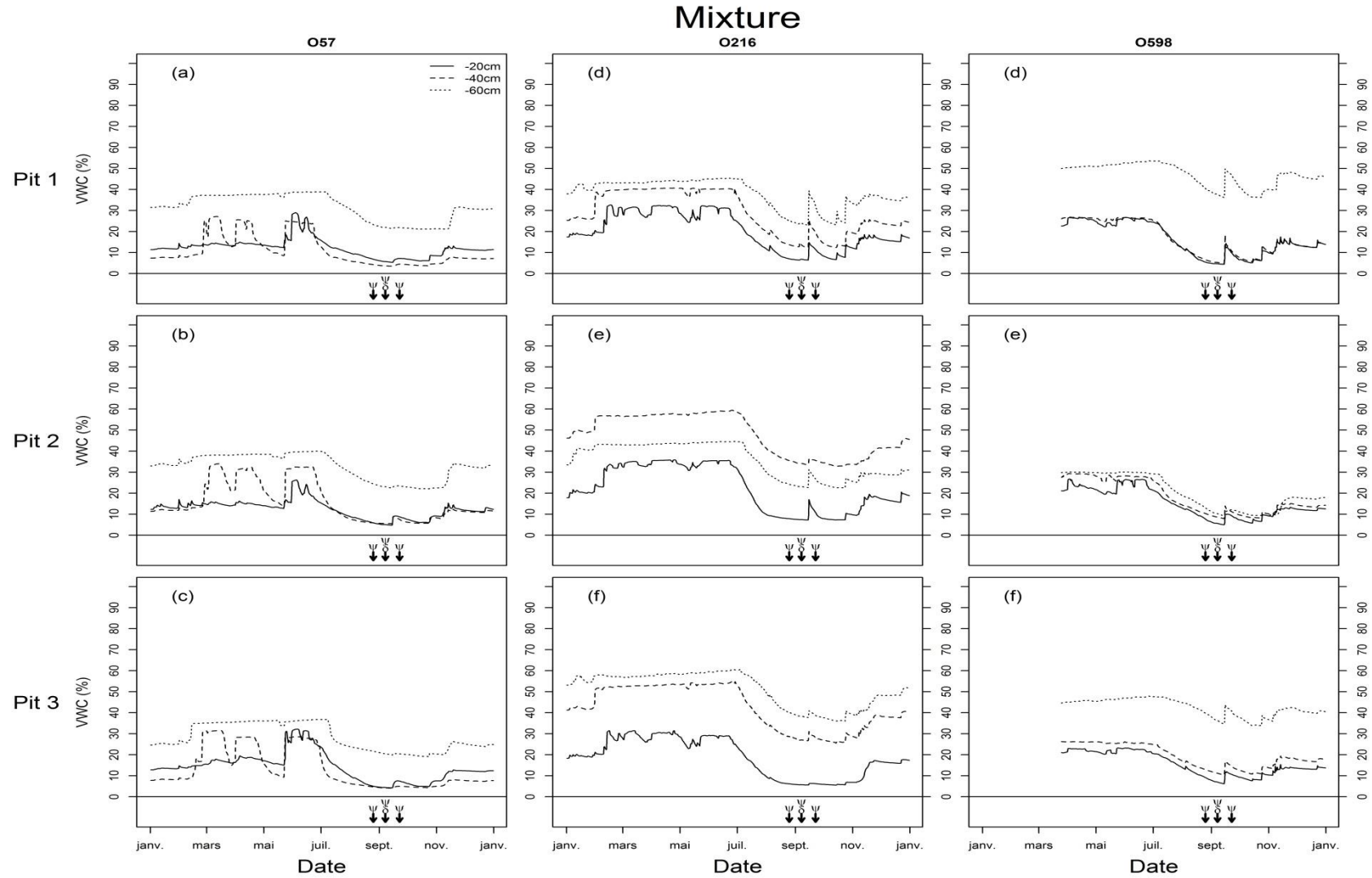
App.4. Daily precipitation (blue bars, top windows) and temperature (black line, top windows) and Relative Soil Volumetric Water Content (bottom windows) at 20cm (solid line), 40cm (dashed line) and 60cm (dotted line) in depth in pure pine (Fig2.1), mixed (Fig2.2) and pure oak (Fig2.3) stands. Arrows represent the sampling date for predawn leaf water potential (Ψ) and isotope (δ) measurements. The triple-graph (a, b and c) corresponds to the three plot repetitions for the three stand composition types.



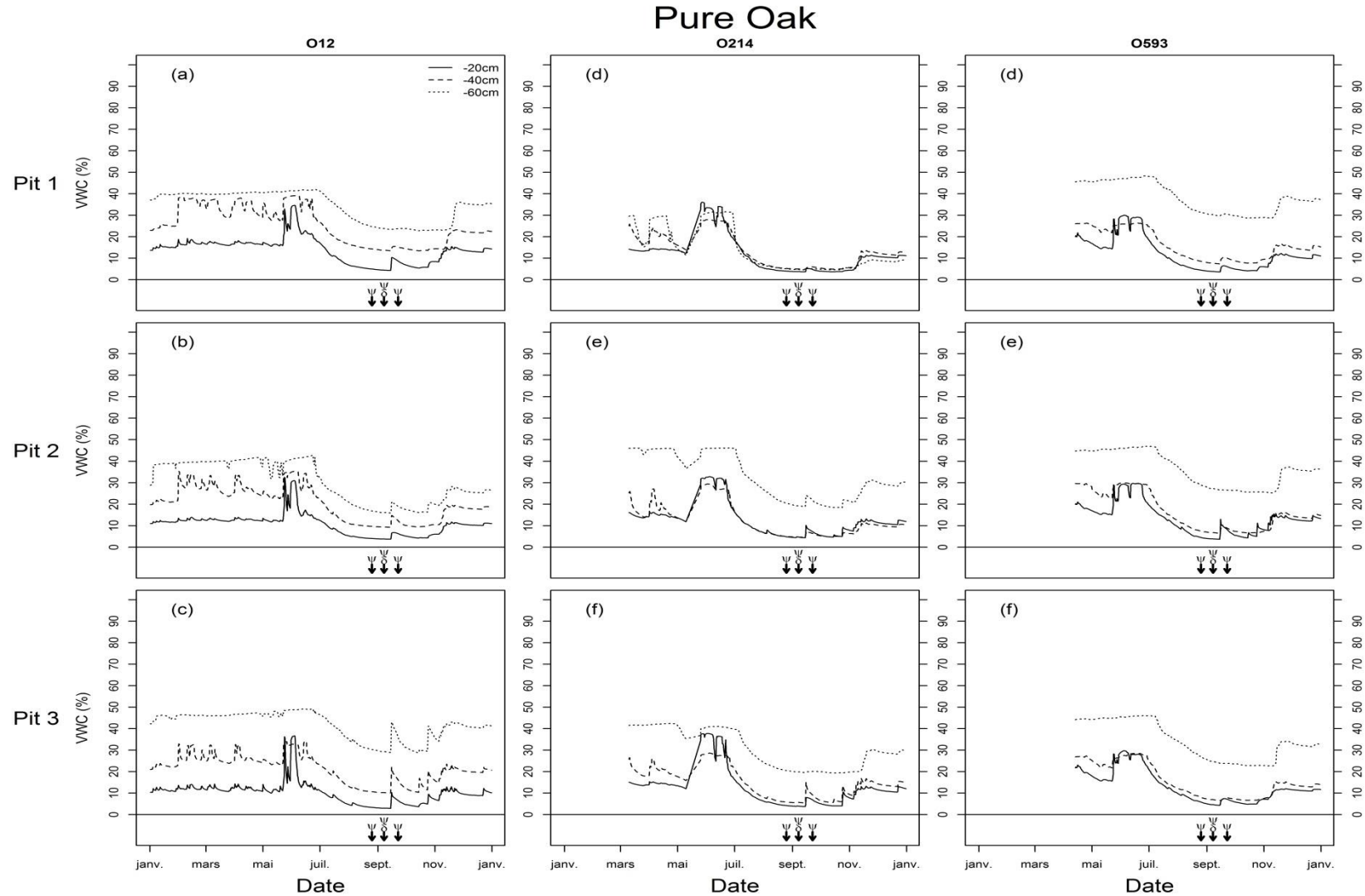
App.5. Daily precipitation (blue bars) and mean temperature (black line) for each plot in pure pine (a,b and c), mixed (d, e and f) and pure oak (g, h and i) stands.



App.6. Volumetric Water Content (VWC) for each soil pit (a, b and c) at 20 cm (solid line), 40 cm (dashed line) and 60 cm (dotted line) in depth for the three pure pine stands. Arrows indicate the sampling date for predawn leaf water potential (Ψ) and isotope (δ) measurements.



App.7. Volumetric Water Content (VWC) for each soil pit (a, b and c) at 20 cm (solid line), 40 cm (dashed line) and 60 cm (dotted line) in depth for the three mixed stands. Arrows indicate the sampling date for predawn leaf water potential (Ψ) and isotope (δ) measurements



App.8. Volumetric Water Content (VWC) for each soil pit (a, b and c) at 20 cm (solid line), 40 cm (dashed line) and 60 cm (dotted line) in depth for the three pure oak stands. Arrows indicate the sampling date for predawn leaf water potential (Ψ) and isotope (δ) measurements.

5.4. Difficultés rencontrées

Durant l'analyse et l'interprétation des signatures isotopiques de l'eau du xylème et du sol des échantillons que nous avons collectés, nous avons rencontré plusieurs difficultés. La première est un prérequis pour l'utilisation de la méthode car il faut pouvoir obtenir un gradient de la signature isotopique de l'eau dans le sol (Dawson, 1993b). En effet, sans ce gradient, il est impossible de relier une signature isotopique donnée à une profondeur de sol. Or, la discrimination isotopique se réalise uniquement grâce à l'évaporation de l'eau dans le sol et cette évaporation n'est possible que sous des conditions climatiques présentant un fort ensoleillement et une absence de précipitation (Dawson, 1993b). Le temps nécessaire varie selon les régions, le type de sol et les conditions climatiques pour obtenir un gradient isotopique exploitable (Wu *et al.*, 2016). Or, si un événement de pluie se produit, alors la diffusion de l'eau à travers les couches du sol va contaminer la signature isotopique de l'eau et rendre la méthode difficilement applicable. Le temps entre les dernières pluies et notre première campagne de prélèvement n'était pas suffisamment long et la présence d'une contamination dans la signature isotopique à 40 cm de profondeur nous ont empêchés d'utiliser ces données (Annexe 6.1). Une hypothèse pour expliquer ce phénomène est la présence du plancher argileux dans ces horizons qui pourrait réduire ou ralentir l'évaporation de l'eau dans ces couches de sol (Baize, 1995; Baize and Jabiol, 1995; Al Majou *et al.*, 2008) et donc maintenir un signal isotopique enrichi par rapport aux horizons voisins (Dawson, 1993b).

Suite à l'analyse, nous avons eu des signatures isotopiques de l'eau du xylème de certains arbres qui étaient plus enrichies par rapport à celle du sol de la placette de mesure lors de la troisième campagne. Ce phénomène a déjà été observé dans de précédentes études (Barbour, 2007). La première hypothèse qui a été testée pour expliquer cet enrichissement est l'effet Péclet que Farquhar and Lloyd (1993) ont pris en compte dans leur modèle afin de décrire l'évaporation de l'eau contenu dans les organes des feuilles. Cependant, cet effet qui consiste donc à un enrichissement en ^{18}O de l'eau, est dépendant de la distance à la surface de la plante et du flux de transpiration (Roden *et al.*, 2015). Or, nous avons utilisé des rameaux de l'année n , mais pour les isotopes nous avons utilisé la partie inférieure des rameaux (la partie comportant les feuilles/aiguilles étant utilisée pour les potentiels hydriques foliaires de base) et donc la distance à l'extrémité de la feuille est relativement élevée. De plus, nous avons réalisé cette expérimentation dans un contexte de contrainte hydrique et donc le flux de transpiration est en théorie très limité, ce qui est appuyé par les valeurs de potentiels hydriques foliaires de base mesurés (Scholander *et al.*, 1965).

Une autre hypothèse plausible est la présence d'un fractionnement par le prélèvement des racines. En effet, la méthode repose sur le postulat que le prélèvement racinaire ne crée aucun fractionnement isotopique à partir de l'eau du sol. Néanmoins, Lin and da S. L. Sternberg (1993) ont montré un fractionnement isotopique durant le prélèvement racinaire dans une mangrove mais avec du deutérium et non de l'oxygène. La corrélation des signatures isotopiques des deux éléments étant très élevée, l'extension à l'oxygène est très probable. Cependant, nous n'avons pas suffisamment de données sur la signature isotopique de l'eau du sol pour vérifier cette hypothèse.

Une hypothèse que nous avons également testée est une extraction incomplète de l'eau des échantillons. En effet, si nous avons extrait une partie seulement de l'eau contenue dans les échantillons, la partie la plus longue à extraire (par extraction cryogénique) est la fraction contenant les isotopes les plus lourds et donc on obtient un signal enrichi dans la fraction extraite par rapport à la réalité. Or, nous avons pesé les échantillons avant et après un passage à l'étuve, de sorte à obtenir

la teneur en eau massique des échantillons, et il n'y avait aucune différence significative entre les deux poids.

Nous n'avons donc pas pu éclaircir totalement les difficultés rencontrées avec cette méthode. Il conviendrait de penser le schéma expérimental de façon quelque peu différente pour répéter l'expérience. En effet, je pense qu'un effort d'échantillonnage sur le sol des différentes placettes, au détriment du nombre d'arbres, apporterait davantage de robustesse aux analyses. Cependant, ces difficultés ne remettent pas en question les résultats obtenus lors de la 2^e campagne. Nous avons également réalisé une expérimentation basée sur les potentiels hydriques foliaire de base à cette date et les résultats confirment ceux obtenus avec les isotopes.

5.5. Discussion

La complémentarité physique au niveau des racines ne semble pas se produire pour les peuplements mélangés de chênes sessiles et de pins sylvestres en forêt d'Orléans. Il apparaît même que la compétition inter spécifique est plus importante pour le pin que la compétition intra spécifique. Malgré cela, on observe tout de même une complémentarité spatiale sur l'acquisition de l'eau lors d'un épisode de contrainte mais de façon partielle. C'est-à-dire que seulement les arbres de diamètre plus importants se partagent les ressources et seulement sur une partie de l'eau prélevée. En effet, si une part majeure de la contribution des différentes sources entre les gros chênes et les gros pins est différente, une part de l'eau du xylème provient des mêmes sources. Cela révèle un effet du mélange positif sur la contrainte perçue par les chênes mais une contrainte plus forte sur les pins en mélange par rapport aux pins en monoculture. Ainsi, l'aspect compétiteur du chêne lui permet de tirer avantage du mélange alors que le pin souffre davantage de la présence du chêne.

La distribution racinaire des essences en mélange ne montre pas de stratification verticale dans la littérature et ce résultat a déjà été observé pour d'autres essences également (Mommer *et al.*, 2010). La mise en place d'un partage des horizons de sol est dépendante de la composition du sol car la présence, notamment d'une couche d'argile peut limiter la mise en place de cette complémentarité en agissant physiquement contre la prospection racinaire (Meinen *et al.*, 2009). Ensuite, les interactions interspécifiques ont un rôle majeur pour la mise en place de complémentarité (Loreau and Hector, 2001; Richards *et al.*, 2010; Forrester and Bauhus, 2016; Page *et al.*, 2016). Ainsi, lorsqu'une essence est plus compétitive que la seconde, le rapport de force est déséquilibré et l'investissement pour l'accès aux ressources n'est pas équivalent (Casper and Jackson, 1997). Ce qui par exemple peut conduire à une augmentation de la densité racinaire du pin sylvestre en mélange avec du chêne sessile. De cette manière, il investit davantage de carbone pour le développement racinaire afin d'augmenter son potentiel d'acquisition des ressources (Chaves *et al.*, 2002; Petchey, 2003). Il subit donc une compétition inter spécifique plus importante que la compétition intra spécifique.

Cette compétition inter spécifique plus importante pour le pin conduit à une ségrégation partielle de l'acquisition en eau dans les peuplements mélangés de chênes et de pins, lors d'un épisode de sécheresse. Il a déjà été montré que les essences pouvant exploiter les ressources plus en profondeur bénéficiaient du mélange avec une augmentation de la résistance au stress hydrique au détriment de celles dépendantes des ressources superficielles (Grossiord *et al.*, 2014c). Cela est expliqué par la faible plasticité phénotypique des essences comme le pin sylvestre, sur l'établissement des racines fines qui est majoritairement superficielle (Curt and Prevosto, 2003). Le pin alloue plus de carbone pour la production racinaire en réponse à la présence de l'essence compétitrice qui est le

chêne, afin d'augmenter sa capacité d'absorption (Hendriks and Bianchi, 1995), il compense donc sa plus faible compétitivité par l'augmentation de la biomasse racinaire. Cependant, cette compensation ne semble pas suffisante car le flux de transpiration de ces essences à enracinement superficielle diminue plus fortement en mélange lors d'un stress hydrique (Grossiord *et al.*, 2014c). Cela est expliqué en partie par la physiologie différente de ces essences. En effet, les essences isohydriques vont avoir un contrôle précoce de leur conductance stomatique (Irvine *et al.*, 1998; Sturm *et al.*, 1998; Buckley, 2005), alors que les essences anisohydriques réduisent leur transpiration à des niveaux de teneurs en eau plus faibles (Buckley, 2005; Zweifel *et al.*, 2007; Renninger *et al.*, 2015). La présence de cette différence de régulation stomatique entre les pins sylvestres et les chênes sessiles (Martinez-Sancho *et al.*, 2018) peut expliquer cette complémentarité spatiale partielle en mélange. En effet, le chêne ayant un seuil de tolérance plus grand à la diminution de la sécheresse couplé à un potentiel d'acquisition plus important, il va pouvoir exploiter davantage les ressources et contraindre le pin à diminuer sa conductance stomatique plus tôt. Cette compétition perçue par le pin entraîne une utilisation seulement partielle de la même source d'eau que le chêne.

5.6. Conclusion

Pour s'intéresser à la profondeur d'acquisition de l'eau par les racines des arbres il est important de montrer la présence de ces racines dans les horizons du sol. Nous avons essayé d'identifier les racines des essences présentes dans les différents peuplements. Des difficultés techniques nous ont contraints à utiliser uniquement les données de la littérature pour estimer la présence des deux essences dans la biomasse racinaire mesurée en mélange. Cependant, nous avons pu mettre en évidence une complémentarité de niche partielle entre les gros arbres en mélange lors d'une sécheresse alors que les deux essences prélèvent majoritairement en surface dans leur monoculture. Cette complémentarité apporte une diminution du stress subit par les chênes en mélange par rapport à la monoculture. Même si la compétition inter spécifique semble plus forte pour le pin, aucun effet du mélange sur le stress subit de cette essence n'est révélé dans ce travail.

6. Le mélange est-il efficace pour diminuer la contrainte hydrique?

Les interactions entre les essences dans les forêts mélangées sont complexes et ont une influence sur les fonctions de l'écosystème dans leur ensemble. Or, l'augmentation de la productivité avec la diversité est souvent expliquée par deux mécanismes principaux : la complémentarité et l'effet de sélection (Hooper *et al.*, 2005). L'effet de sélection est la tendance de la sélection des individus avec des traits particuliers par les interactions entre les individus. L'utilisation d'une étude par triplet de peuplement, c'est-à-dire un peuplement mélangé de deux essences et la comparaison avec la monoculture de chacune de ces essences, élimine la possibilité d'observer un effet de sélection.

L'augmentation de la productivité dans les peuplements mélangés est expliquée notamment par une complémentarité sur la consommation en eau des essences (Law *et al.*, 2002; Forrester *et al.*, 2010). Seulement, ces mécanismes ne sont pas nécessairement mutualistes, c'est-à-dire gagnant/gagnant (Hooper *et al.*, 2005) et dans l'étude de Forrester *et al.* (2010), cet effet est dû à l'augmentation significative de l'efficacité d'utilisation de l'eau de l'eucalyptus en mélange mais sans différence pour la seconde essence présente dans ces peuplements. Ainsi, si l'on se base sur le cadre conceptuel des interactions (Forrester and Tang, 2016), il y a bien une diminution de la compétition pour une essence (l'eucalyptus) mais pas pour la seconde. Les peuplements mélangés ont des propriétés différentes des peuplements purs, notamment sur la structure de la canopée (Pretzsch and Schütze, 2014), la disponibilité des ressources (Richards *et al.*, 2010; Neumann and Cardon, 2012), l'utilisation des ressources (Richards *et al.*, 2010; Forrester, 2015), etc. Ainsi les interactions au sein de ces peuplements vont être différentes de celles que l'on observe dans les peuplements purs.

Les bénéfices des peuplements mélangés ont été montrés, notamment pour la diminution du risque face aux ravageurs ou encore des risques abiotiques (Jactel and Brockerhoff, 2007; Jactel *et al.*, 2017). Cependant, les bénéfices concernant directement la physiologie des individus sont plus compliqués à interpréter car les résultats sont contrastés. En effet, en fonction de la variable étudiée, l'effet du mélange peut se révéler positif, neutre ou négatif (Zhang *et al.*, 2012; Toïgo *et al.*, 2017). La résistance à la sécheresse des peuplements mélangés est également contrastée dans la littérature selon les caractéristiques du peuplement (Grossiord *et al.*, 2014c; Forrester and Bauhus, 2016). Cela vient en partie de la diversité des traits fonctionnels des essences qui influent positivement sur l'effet du mélange (Zhang *et al.*, 2012) et donc l'effet est plus important sur les essences avec des traits fonctionnels contrastés (Lu *et al.*, 2016). Le comportement distinct entre les chênes sessiles et les pins sylvestres sur la consommation en eau lors d'un épisode de sécheresse (Epron and Dreyer, 1990; Buckley, 2005) permet de formuler l'hypothèse d'un maintien plus prononcé de la consommation en eau des individus en mélange lors d'une sécheresse édaphique.

Nous avons ainsi suivi la densité de flux de sève de chênes sessiles et de pins sylvestres en monoculture ainsi qu'en mélange durant l'intégralité d'une saison de végétation, afin d'estimer leur réaction à la contrainte en fonction de la composition du peuplement.

Les objectifs des travaux étaient ici de :

- (1) Comparer les densités de flux de sève brute entre les arbres en monoculture et ceux en mélange dans un contexte de contrainte hydrique.
- (2) Estimer l'effet de la succession d'épisodes de contraintes lors d'une saison de végétation sur la densité de flux des individus.

6.1. Matériel et méthode

Site d'étude

L'étude a été réalisée sur le dispositif expérimental OPTMix (Oak Pine Tree Mixture, <https://optmix.irstea.fr/>). Pour les détails du site, se référer au paragraphe 2) Matériel et méthode de cette thèse.

Uniquement les placettes ouvertes de moyenne densité ($RDI=0,7$) ont été utilisées pour ces travaux avec un total de 9 placettes (3 monocultures de pins, 3 monocultures de chênes et 3 mélanges des deux essences). Dans chaque placette nous avons mesuré la circonférence à 1,30 m de chaque arbre. On a ensuite utilisé les quantiles de la distribution des circonférences pour diviser les arbres en trois classes d'effectifs identiques (petits, moyens et gros). Ensuite, quatre individus de la classe de taille « gros arbres » de chaque essence ont été échantillonnés aléatoirement, de sorte à obtenir 12 répétitions par modalité du triplet (4 individus x 3 placettes, Tableau 9). Pour des raisons matérielles le nombre de chênes échantillonnés en monoculture était de 11 individus (Tableau 9). Nous n'avions pas suffisamment de boîtiers de régulation d'intensité pour le câblage d'un 48^{ème} individu mais l'échantillonnage ayant été initialement calibré pour 3 répétitions par placette, la quatrième était une sécurité.

Tableau 9. Schéma expérimental des flux de sève brute sur OPTMix en 2017.

	Placette	Nombre d'arbres	Total
Pin pur	O83	4	12
	O200	4	
	O333	4	
Mélange	O57	8	24
	O216	8	
	O598	8	
Chêne pur	O12	4	11
	O214	4	
	O593	3	

La proportion d'essence et la densité locale étaient vérifiées dans un périmètre de 10 mètres autour de l'arbre cible. Ainsi, lorsque les conditions logistiques de cette expérimentation l'ont permis, la composition d'essences était comprise entre 40% et 80% de la deuxième essence dans le voisinage de l'arbre cible et la densité locale comprise entre un RDI de 0,5 et 0,75. Les arbres portant des dendromètres ont été privilégiés pour cet échantillonnage notamment car ils respectent les critères correspondant au besoin de cette expérimentation.

Mesure du flux de sève

Nous avons réalisé un suivi de densité volumique de flux de sève brute (F_d) avec la méthode par dissipation de chaleur décrite par Granier (1985).

Les capteurs (Sapflow-Sensor Type SFS2 M-M12, UP-GmbH, Germany) étaient placés entre 1 m et 1,3 m de hauteur sur la face nord du tronc et ils ont été recouverts d'une protection isolante thermo-réfléchissante de sorte à éviter la création d'un gradient thermique dû à l'effet du rayonnement solaire. Un espacement de 10 cm entre les deux sondes était respecté de sorte à éviter l'influence de la sonde chauffante sur la référence. Les capteurs étaient alimentés avec une puissance réglée à 0,2

W grâce à des batteries de 120 Ah à décharge lente, ce qui permettait une autonomie supérieure à 14 jours de mesures.

Les valeurs étaient collectées toutes les 10 secondes et les moyennes étaient enregistrées toutes les 30 minutes grâce à une centrale d'acquisition CR800 (Campbell Scientific®, Inc). Les enregistrements ont débuté le 02 juin 2017 et se sont terminés le 27 septembre 2017. Le calcul de la densité de flux de sève a ensuite été calculé avec l'équation (3) selon Granier (1985) :

$$F_d = 4,28 \times \left[\frac{\Delta T(0)}{\Delta T(\mu)} - 1 \right]^{1,23} \quad (3),$$

où F_d est la densité de flux de sève brute ($\text{l.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$), $\Delta T(0)$ correspond à la différence maximale entre les deux sondes (c'est-à-dire lorsque le flux de sève brute est nul) et $\Delta T(\mu)$ correspond à la différence de température à l'instant donné.

Microclimat et mesures édaphiques

Le suivi du microclimat était réalisé sur une placette correspondant à un découvert forestier. Ainsi, la température de l'air et l'humidité relative étaient mesurées à 1,65 m au-dessus du sol (CS215 Campbell Scientific®, Inc), la pluviométrie (SBS500 Campbell Scientific®, Inc) et le rayonnement global (BF5 Campbell Scientific®, Inc) étaient enregistrés sur une centrale d'acquisition de données (CR1000 Campbell Scientific®, Inc). Les données étaient mesurées par un scan toutes les 3 minutes et la moyenne des 20 scans est enregistrée toutes les heures.

Le déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) était calculé à partir des valeurs de températures et d'humidité relative de ce découvert forestier, d'après l'équation (1.2) issue des travaux de Monteith and Unsworth (2007):

$$SVP = 610.7 \times 10^{\frac{7.5 \times T}{273.3 + T}} \quad (1.1),$$

où SVP est la pression de saturation de l'air en vapeur d'eau (Bars) et T est la température de l'air (°C).

$$VPD = \frac{\frac{100 - RH}{100} \times SVP}{1000} \quad (1.2),$$

Où VPD est le déficit de pression de vapeur d'eau (hPa) et RH est l'humidité relative de l'air (%).

La teneur en eau volumique du sol (CS616 Campbell Scientific®, Inc) est suivie dans chaque placette du dispositif à 20, 40 et 60 cm de profondeur. Les scans de mesures sont effectués toutes les 30 minutes et les valeurs moyennées sont enregistrées toutes les 12 heures ($n = 3$ capteurs par placette et par profondeur). Les calculs de REW (Relative Extractible Water) ont été effectués à partir des caractéristiques des sols données en Annexe 1, suivant l'équation (2) dont les paramètres ont été calculés pour les sols de la forêt d'Orléans, en fonction de la texture et la densité apparente (Al Majou *et al.*, 2008).

$$REW_i = \frac{VWC_i - VWC_{wp1500}}{RU} \quad (2),$$

où REW_i est la valeur de REW à un instant et une profondeur donnée, VWC_i est la teneur en eau volumique à ce même moment pour cette profondeur, VWC_{wp1500} est la teneur en eau volumétrique au point de flétrissement permanent et RU est la réserve utile à cette profondeur d'après Al Majou *et al.* (2008).

Les valeurs de REW aux trois différentes profondeurs ont ensuite été utilisées pour calculer un indice de stress hydrique (*ISWC*) du sol sur l'ensemble du profil jusqu'à 70 cm, en suivant l'équation (3) :

$$ISWC = 0.3 * REW_{20} + 0.2 * REW_{40} + 0.2 * REW_{60} \quad (3),$$

où *ISWC* représente l'indice de teneur en eau disponible dans le sol, $REW_{20,40,60}$ la valeur de REW à 20, 40 et 60 cm. Les coefficients 0.3 et 0.2 représentent l'épaisseur de sol (en m) à laquelle on extrapole la valeur de REW calculée à partir de la sonde. Ainsi, l'indice *ISWC* nous renseigne sur la teneur en eau disponible sur un profil de 70 cm de profondeur.

Périodes suivies

Différentes périodes de huit jours chacune ont pu être identifiées à partir de teneurs en eau du sol dont une période non contraignante (définie comme période de référence, REF) et quatre périodes contraignantes pendant la saison de végétation (P1 à P4). La remontée de l'indice de teneur en eau du sol (<0.4) et le fait qu'il s'agisse d'une seule période de végétation, ne permettent pas de considérer les différentes périodes de contraintes comme étant indépendantes, mais plutôt comme un cumul de contrainte.

La période de référence a été déterminée sur une période où le rayonnement global était optimum (c'est-à-dire avec le moins de couverture nuageuse possible), sans pluie mais avec des conditions de teneur en eau du sol non contraignantes ($REW \approx 0.5$) et avec un développement foliaire terminé (Figure 27). Les périodes de contraintes (P1, P2, P3 et P4) ont été déterminées en sélectionnant les huit jours précédant une valeur de teneur en eau minimale. Ainsi, les différentes périodes de mesures sont :

- 1 période non contraignante, utilisée comme référence :

- REF à partir du 08 juin jusqu'au 15 juin

- 4 périodes de contraintes hydriques :

- P1 à partir du 20 juin jusqu'au 27 juin
- P2 à partir du 16 juillet jusqu'au 23 juillet
- P3 à partir du 01 août jusqu'au 08 août
- P4 à partir du 01 septembre jusqu'au 08 septembre

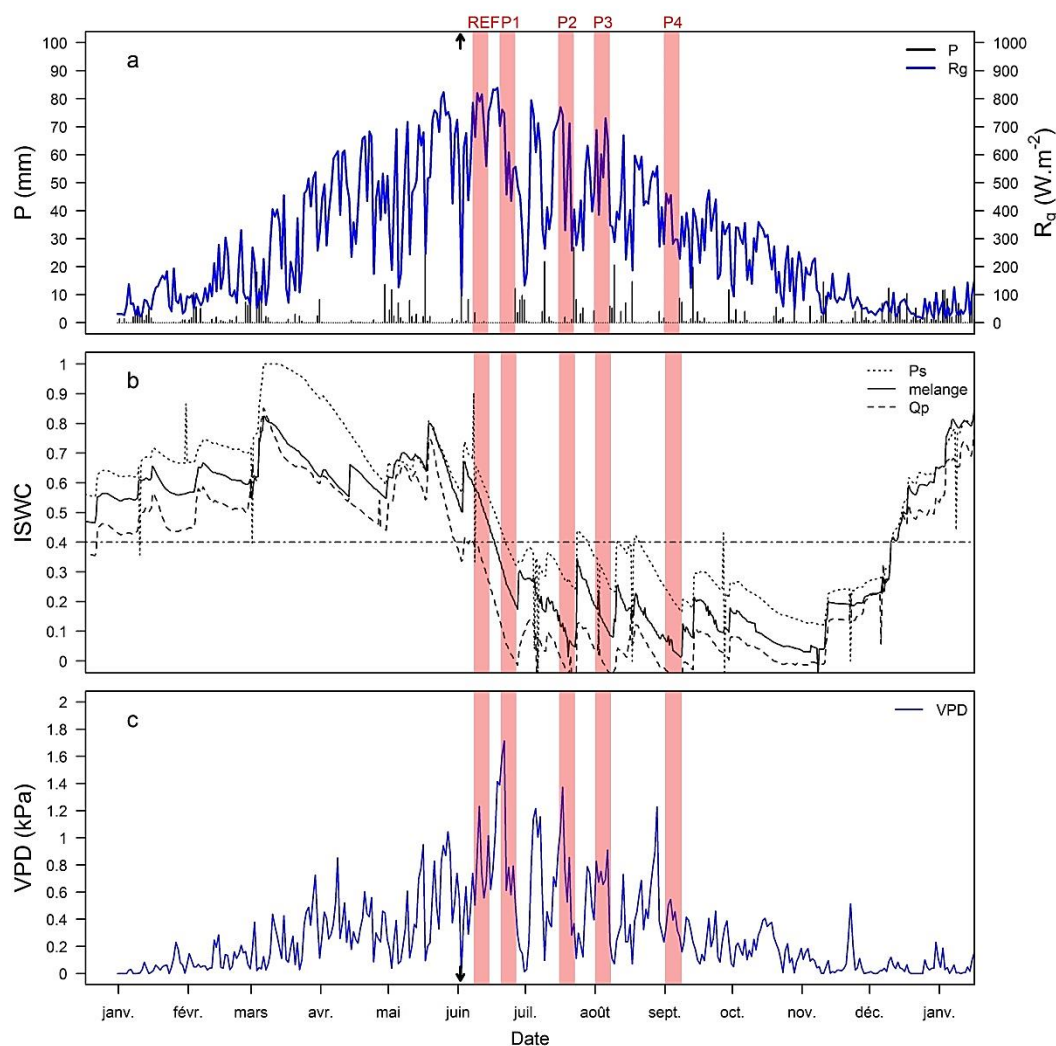


Figure 27. Somme des précipitations (mm) et du rayonnement global (W.m^{-2}) sur la placette en découvert forestier (a). Moyenne de l'indice de teneur en eau disponible du sol (ISWC) pour les monocultures de *Pinus sylvestris* (Ps), de *Quercus petraea* (Qp) et des peuplements mélangés de ces deux essences (melange) (b). Moyenne journalière de déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) calculée à partir des valeurs d'humidité relative et de température de la placette en découvert forestier (c), pour l'année 2017. Les aires de couleur rouge correspondent aux différentes périodes d'étude (référence, P1, P2, P3 et P4). Les deux flèches représentent la date de début d'enregistrement des densités de flux de sève (2 juin 2017).

Correction de la densité de flux sève par la demande climatique

Afin de pouvoir estimer les effets des facteurs sur la densité de flux de sève dans les différentes périodes, il est nécessaire de prendre en compte la demande climatique qui varie au cours de la saison. Il existe une méthode couramment utilisée qui consiste à modéliser la demande climatique par le calcul d'une évapotranspiration potentielle (ETP) (Grossiord *et al.*, 2014b; Schlesinger and Jasechko, 2014). Cette ETP dépend beaucoup de la surface foliaire des individus. Or, la modélisation de cette surface foliaire, dans les peuplements mélangés de feuillus et de résineux, est soumise à une incertitude. Cette surface foliaire intervient dans le calcul de l'ETP notamment pour l'estimation de la transpiration. Cette transpiration est pilotée par deux facteurs climatiques majeurs qui sont la pression du déficit de vapeur d'eau de l'air (VPD) et le rayonnement global (Rg). Or, nous mesurons le rayonnement global ainsi que la température et l'humidité relative (les deux variables nécessaires au calcul du VPD) sur le dispositif.

Afin d'éviter d'utiliser les hypothèses sous-jacentes à la modélisation de l'ETP (modélisation de la surface foliaire, interception, régulation stomatique), nous avons utilisé une autre méthodologie. Nous avons utilisé un modèle linéaire mixte dans lequel nous avons placé la densité de flux de sève en tant que variable réponse (équation 1).

$$F_{d,t} = a + \alpha P + \beta E + \gamma C + \delta I + \theta D + \mu R + r_s + r_{s,t} + \varepsilon_{t,s} \quad , \text{équation 1}$$

où $F_{d,t}$ est la densité de flux de sève pour l'arbre t , la période de mesure est représentée par P , la composition du peuplement par C , l'indice de teneur en eau du sol (ISWC) par I , le déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) par D , le rayonnement global (R_g) par R et les effets aléatoires de niveau parcelle et arbre dans placette respectivement par r_s et $r_{s,t}$. Les résidus du modèles sont représentés par $\varepsilon_{s,t}$. Nous avons ensuite soustrait la part de la densité de flux expliquée par les variables climatiques pour calculé la densité de flux e sève corrigée (F'_d), suivant l'équation 2:

$$F'_d = F_d - \theta D_l - \mu R_m \quad , \text{équation 2}$$

Où F'_d est la densité de flux de sève corrigé ($\text{l.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$), F_d la densité de flux de sève ($\text{l.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$), D le déficit de pression de vapeur d'eau (hPa) et R le rayonnement global (W.m^{-2}).

La variable F'_d est ainsi indépendante des valeurs de rayonnement et de VPD. Nous avons ensuite réalisé la différence entre la période de référence et chaque période, de sorte à obtenir la réponse des individus sur la densité de flux de sève corrigé lors de contraintes hydriques (équation 3).

$$\Delta F'_d = F'_{d_{\text{référence},i}} - F'_{d_{\text{période de contrainte},i}} \quad , \text{équation 3}$$

où $\Delta F'_d$ est la différence de flux de sève corrigé ($\text{l.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) entre la période de référence $F'_{d_{\text{référence},i}}$ et la période de contrainte $F'_{d_{\text{période de contrainte},i}}$ pour l'arbre i .

Analyses statistiques

Préalablement aux analyses, une épuration des données a été réalisée en fonction des données météorologiques et de l'ensemble des données de flux de sève, afin d'éliminer les données aberrantes. Ces données aberrantes peuvent être dues à un dysfonctionnement des capteurs (endommagement), problème d'étanchéité thermique de l'installation, réaction de l'arbre à la blessure, dégâts de gibier, etc.

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé à l'aide du logiciel R (3.4.4 R Core Team, 2018). L'analyse des effets des différents facteurs (essence, composition du peuplement, l'indice de teneur en eau du sol (ISWC), circonférence et période de suivi) sur la densité de flux de sève a été réalisée à l'aide de modèles linéaires mixtes grâce au package « nlme » (Pinheiro *et al.*, 2018). Nous avons implémenté le modèle avec un effet aléatoire de niveau « placette » dans lequel un effet « individu » était ajouté, de sorte à prendre en compte les mesures répétées sur les mêmes individus au sein des mêmes placettes. La significativité des tests était déterminée à l'aide d'un seuil $\alpha=0.05$ et pour des p-values < 0.05 (*), p-values < 0.01 (**) et p-values < 0.001 (***)

6.2. Résultats

Modalités climatiques et édaphiques

Le rayonnement global journalier est significativement (p -values < 0.05) différent entre les différentes périodes de mesure (sauf P1, p -value $= 0.105$) et la période de référence (Tableau 10). Le rayonnement le plus faible (p -value < 0.001) était observé en P4 avec une moyenne de $3571 \pm 324 \text{ W.m}^{-2}$ (Tableau 10).

Tableau 10. Moyenne du rayonnement global (W.m^{-2}), des précipitations (mm) et du VPD (kPa) en fonction des différentes périodes. Les différentes lettres (a, b, c, d et e) révèlent une différence significative entre les périodes ($p < 0.05$).

Période	Rayonnement (W.m^{-2})	Précipitation (mm)	ISWC	VPD (kPa)
Référence	7324 ± 369 a	4.05	0.46 ± 0.01 a	0.76 ± 0.09 a
P1	6090 ± 508 ab	0	0.21 ± 0.01 b	1.07 ± 0.18 b
P2	5787 ± 802 b	3.42	0.01 ± 0.01 c	0.82 ± 0.13 ab
P3	5774 ± 472 b	4.26	0.12 ± 0.01 d	0.70 ± 0.06 ac
P4	3571 ± 324 c	2.01	0.06 ± 0.01 e	0.40 ± 0.04 c

Les valeurs moyennes de VPD journaliers étaient significativement (p -value < 0.001) les plus importantes lors de la période P1 ($1.07 \pm 0.18 \text{ kPa}$) et les plus faibles (p -value < 0.001) lors période P4 ($0.40 \pm 0.04 \text{ kPa}$). Les valeurs de VPD n'étaient pas significativement (p -value $= 0.739$) différentes en fonction de la composition du peuplement.

L'indice de teneur en eau disponible du sol (ISWC) était significativement (p -values < 0.001) plus faible dans les autres périodes par rapport à la période de référence (Tableau 10). Lors de la période de référence, ISWC (0.46 ± 0.01) n'était pas significativement (p -value $= 0.256$) différent entre les différents peuplements (Tableau 11). A l'inverse, lors de la période P1, ISWC des peuplements de chênes (0.06 ± 0.01) était significativement (p -value $= 0.042$) plus faible que celui des peuplements de pins (0.32 ± 0.02), alors que ISWC des mélanges (0.26 ± 0.01) n'était pas significativement (p -value $= 0.116$) avec les monocultures (Tableau 11).

Tableau 11. Moyenne de l'indice ISWC $\pm$ erreur standard à la moyenne dans les différentes périodes de mesure. Les différentes lettres a et b révèlent des différences significatives entre les peuplements.

Peuplement	Référence	P1	P2	P3	P4
Pin	0.51 ± 0.02 a	0.32 ± 0.01 a	0.21 ± 0.02 a	0.23 ± 0.02 a	0.17 ± 0.02 a
Mélange	0.54 ± 0.01 a	0.26 ± 0.01 ab	0.09 ± 0.01 a	0.14 ± 0.01 a	0.05 ± 0.01 a
Chêne	0.35 ± 0.01 a	0.06 ± 0.01 b	0.00 ± 0.01 a	0.01 ± 0.01 a	0.00 ± 0.01 a

Les résultats sur les données microclimatiques et édaphiques nous permettent de confirmer la présence de périodes contrastées sur les ressources et qui permettent la comparaison de la réaction des individus dans les différents peuplements.

Densités de flux de sève brutes

La densité de flux de sève brute (F_d) du chêne ($18.87 \pm 0.39 \text{ l.m}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) était significativement ($p\text{-value} < 0.001$) plus grande que celle du pin ($8.41 \pm 0.22 \text{ l.m}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) (Figure 28)

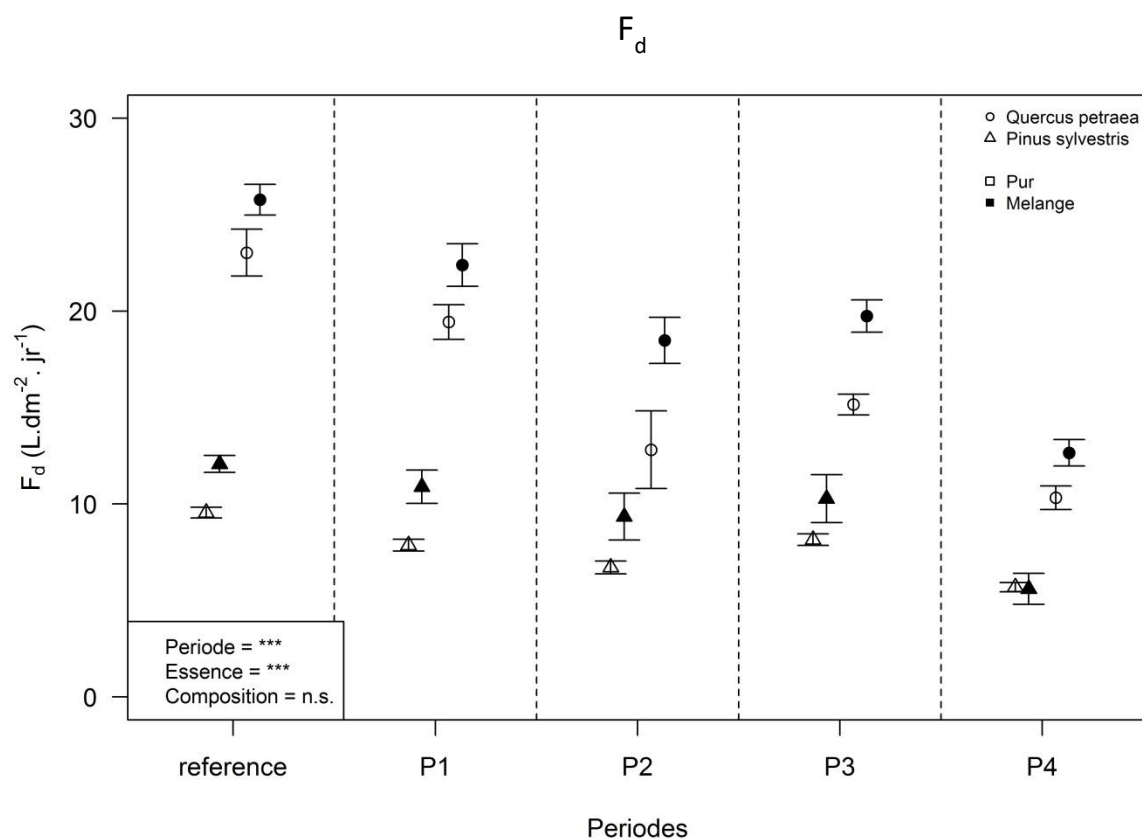


Figure 28. Densité de flux de sève brute de *Quercus petraea* (cercles) et de *Pinus sylvestris* (triangles) en monoculture (vide) ou en mélange (noir) pour les différentes périodes identifiées (moyenne $\pm$ erreur standard à la moyenne). La significativité entre F_d des différentes périodes, les deux essences et entre les différentes compositions de peuplements par est indiquée dans l'encadré ($p\text{-value} > 0.05 = \text{n.s.}$; $p\text{-value} < 0.05 = *$; $p\text{-value} < 0.01 = **$; $p\text{-value} < 0.001 = ***$).

Cette différence était significative ($p\text{-values} < 0.01$) pour chaque période. Ensuite, F_d des chênes était significativement ($p\text{-values} < 0.001$) plus faible dans toutes les périodes de contraintes par rapport à leur F_d lors de la période de référence qui est de $24.49 \pm 0.72 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$. Les F_d des pins de la période de référence ($10.64 \pm 0.22 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) étaient également significativement ($p\text{-values} < 0.001$) plus importantes que celles des autres périodes. Finalement, aucune différence significative ($p\text{-values} > 0.05$) des F_d en fonction de la composition du peuplement n'était observée pour les deux essences et quelle que soit la période (Figure 28).

Densités de flux de sève corrigées de l'effet du rayonnement et du VPD

La densité de flux de sève corrigée par l'effet du rayonnement et du VPD (F_d') du chêne ($11.32 \pm 0.33 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) était significativement ($p\text{-value} = 0.003$) plus grande que celle du pin ($3.77 \pm 0.19 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$). Cette différence était significative ($p\text{-values} < 0.01$) pour chaque période.

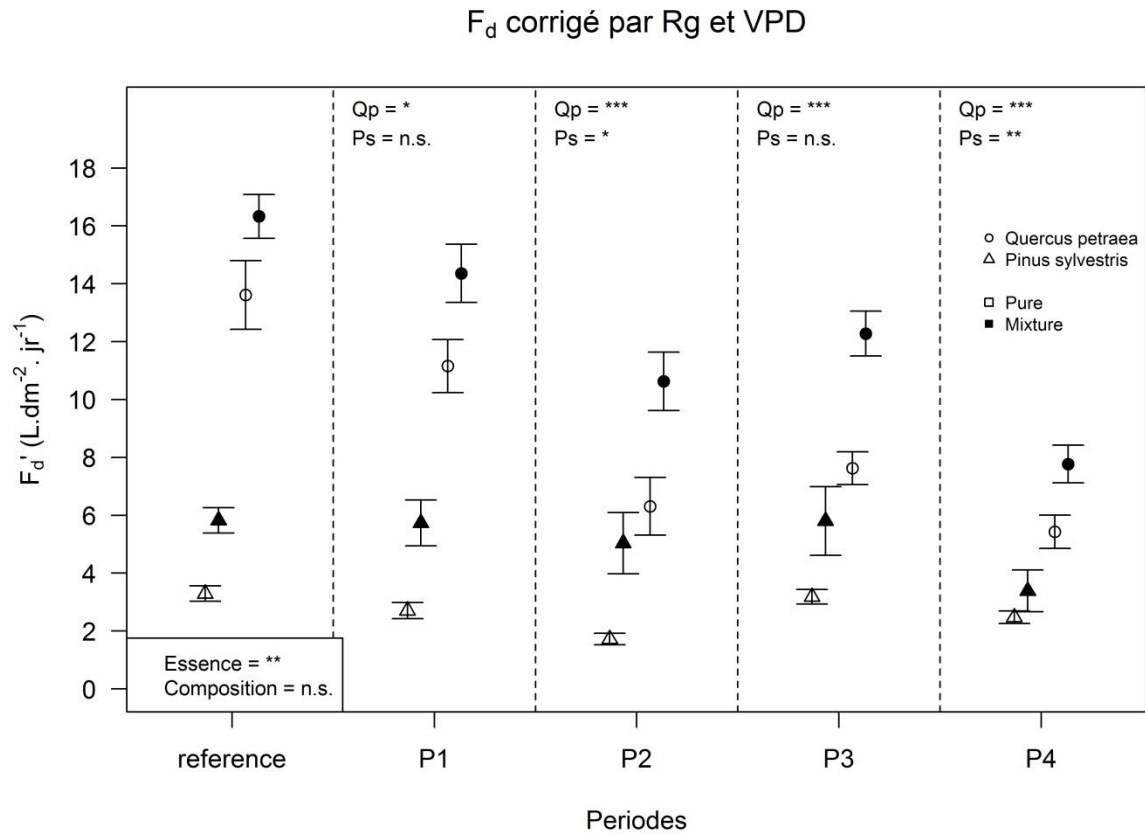


Figure 29. Densité de flux de sève, sans la part due au rayonnement global et au VPD de *Quercus petraea* (cercles) et de *Pinus sylvestris* (triangles) en monoculture (vide) ou en mélange (noir) pour les différentes périodes identifiées. La significativité entre F_d' de la période de référence et la période considérée est signalée en haut du graphique pour le chêne (Qp) et le pin (Ps) (p-value > 0.05 = n.s. ; p-value < 0.05 = * ; p-value < 0.01 = ** ; p-value < 0.001 = ***).

Pour les chênes, F_d' était significativement (p-values < 0.01) plus faible sur l'ensemble des périodes de contrainte que lors de la période de référence ($18.87 \pm 0.39 \text{ L.dm}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$). Cette différence se retrouvait pour les pins (p-values > 0.05), pour la période P2 ($3.17 \pm 0.49 \text{ L.dm}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$) et P4 ($2.91 \pm 0.36 \text{ L.dm}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$) où F_d' était significativement (p-value = 0.030 et p-value = 0.001, respectivement) plus faible que F_d' lors de la période de référence ($4.39 \pm 0.26 \text{ L.dm}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$). Pour les deux essences, F_d' n'était pas significativement (p-values > 0.05) différents en fonction de la composition du peuplement sur l'ensemble des périodes (Figure 29). De plus, pour le chêne F_d' était significativement (p-value < 0.001) plus faible lors de P4 ($6.96 \pm 0.48 \text{ L.dm}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$) que lors de P1 ($12.81 \pm 0.70 \text{ L.dm}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$).

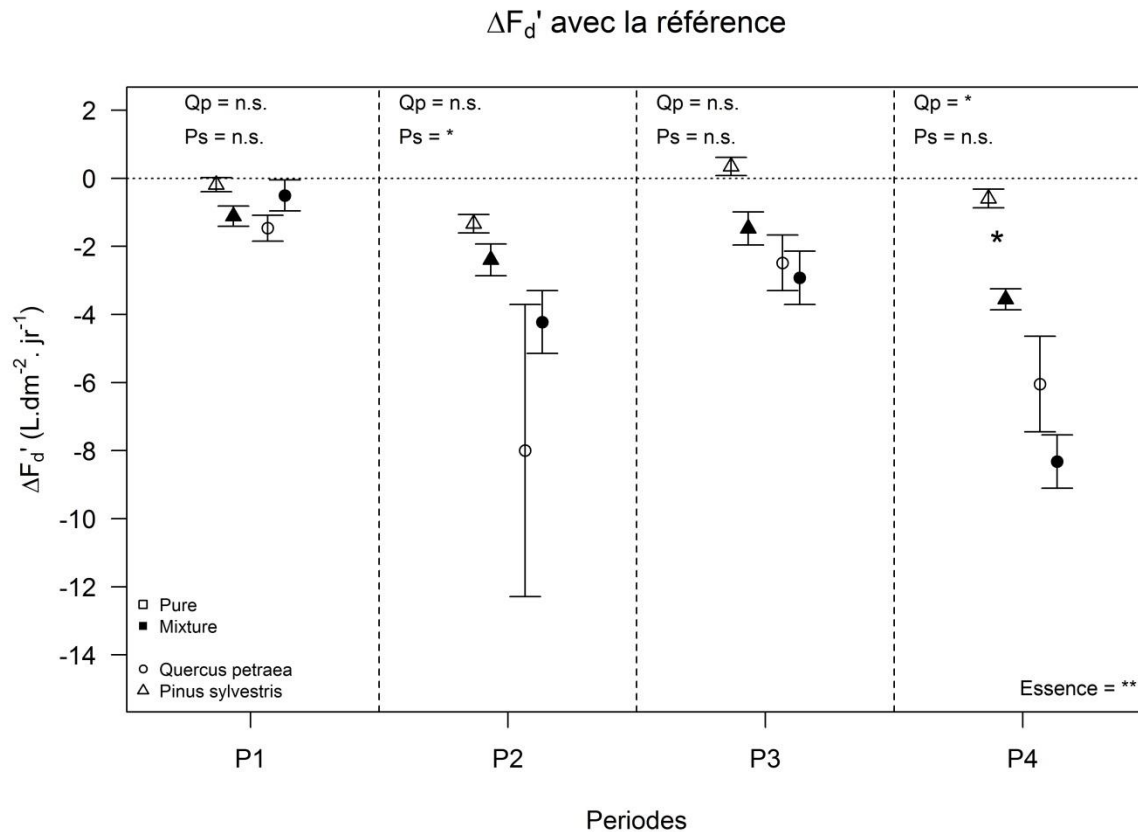


Figure 30. Variation par rapport à la période de référence, de la densité de flux de sève sans la part due au rayonnement global et au VPD ($\Delta F_d'$) de *Quercus petraea* (cercles) et de *Pinus sylvestris* (triangles) en monoculture (vide) ou en mélange (noir) pour les différentes périodes identifiées. La significativité entre $\Delta F_d'$ des deux essences dans la période P4 est indiquée. Les différences significatives entre les $\Delta F_d'$ et zéro est indiqué pour le chêne (Qp) et le pin (Ps) pour chaque période de contrainte. (p-value > 0.05 = n.s. ; p-value < 0.05 = * ; p-value < 0.01 = ** ; p-value < 0.001 = ***).

La variation de la densité de flux de sève entre une période de contrainte et la période de référence ($\Delta F_d'$) était significativement (p-value < 0.05) différente de 0 pour la période P4 ($-7.59 \pm 0.70 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$), pour le chêne et pour la période P2 ($-1.81 \pm 0.26 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) pour les pins (p-value = 0.044) et les pins en mélange également en P4 (p-value = 0.045) ($-3.56 \pm 0.31 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$).

Lors de la période P4 uniquement, $\Delta F_d'$ des chênes ($-7.59 \pm 0.70 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) était significativement (p-value = 0.009) plus faible que $\Delta F_d'$ des pins ($-2.00 \pm 0.24 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$). De plus, lors de cette période P4, $\Delta F_d'$ des pins en mélange ($-3.56 \pm 0.31 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) était significativement (p-value = 0.045) plus faible que $\Delta F_d'$ des pins en monoculture ($-0.59 \pm 0.28 \text{ L.dm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$) (Figure 30).

6.3. Discussion

Densité de flux de sève entre les deux essences

La densité de flux de sève F_d était plus importante pour le chêne que pour le pin quelle que soit la période (Figure 28 ; Figure 29). Dans l'étude de (Poyatos *et al.*, 2008), on peut voir que le pin sylvestre et une autre essence de chêne (*Quercus pubescens*) avaient la même densité de flux de sève lorsqu'il n'y avait pas de contrainte hydrique. Cependant, cette étude se situait dans un climat montagnard méditerranéen qui est donc relativement différent de notre étude. Les conditions édaphiques n'étaient pas différentes entre les types de peuplements dans notre étude, sauf pour P1. Cependant, à la différence du chêne sessile, la sensibilité du pin sylvestre à la teneur en eau du sol provoque le déclin rapide du flux de sève lorsque la contrainte augmente et cela démarre à des valeurs de teneurs en eau du sol qui semblent plus élevée que celles de notre étude lors de la période de référence (Lagergren and Lindroth, 2002; Poyatos *et al.*, 2008). Cela révèle la probabilité que les pins ont pu s'acclimater déjà dans cette période de référence, en diminuant la densité de flux de sève. Ce comportement du pin sylvestre reflète le comportement d'une essence isohydrique pour laquelle le contrôle stomatique est précoce lors de la diminution de l'eau disponible dans les sols (Irvine *et al.*, 1998; Sturm *et al.*, 1998).

Les conditions édaphiques n'étaient pas différentes mais les conditions climatiques l'étaient. Le chêne sessile, qui adopte un comportement anisohydrique (Buckley, 2005; Martinez-Sancho *et al.*, 2018), semble davantage sensible aux conditions microclimatiques lorsque l'eau du sol est limitante dans le peuplement. Cela est probablement dû à un maintien plus important de la conductance stomatique. ISWC était faible pour les deux périodes P1 et P4 mais pas significativement différent entre ces deux périodes alors que le VPD était plus grand lors de la période P1, ce qui semble donc expliquer la diminution de la densité de flux de sève. La différence de réponse de ces deux essences face à la demande climatique, met en évidence l'importance du niveau de divergence entre ces deux essences sur leur stratégie face à la sécheresse. En effet, lorsque ce niveau de divergence est plus faible, alors la réponse face à la demande climatique est la même. C'est notamment le cas, par exemple, entre des essences du genre *Quercus sp.* (*Quercus petraea* et *Quercus cerris*) où Grossiord *et al.* (2014b) avaient trouvé une réponse similaire entre les deux essences en fonction de la demande climatique (modélisée).

Densité de flux de sève entre les individus en monoculture et ceux en mélange

Les densités de flux de sèves des individus en peuplement mélangés ont montré une tendance à être plus importante que celles en monocultures mais cette différence n'était pas significative.

En étudiant une autre variable ($\Delta^{13}C$) à l'échelle inter-annuelle, Bonal *et al.* (2017) ont observé que la discrimination du ^{13}C dans les cernes en réponse à la sécheresse tendait à être plus faible notamment dans les peuplements purs de chênes que dans les mélanges. Cela montre une tendance positive de l'effet du mélange mais cette tendance n'était pas non plus significative. Même si cette étude porte sur une autre variable à l'échelle inter-annuelle, cela met en évidence que la tendance observée est systématique mais que la magnitude n'est pas suffisante ou alors que l'effet est de second ordre. De sorte que la puissance des tests statistiques n'est pas suffisante pour que cet effet soit significatif. Lorsque ce test est effectué à l'échelle du peuplement, la prise en compte des paramètres nécessaires à cette extrapolation (surface d'aubier, surface foliaire) permet de détecter des effets entre les peuplements. Il a été montré en région tempérée que lorsque les ressources hydriques sont limitantes, la diversité des essences dans les peuplements mélangés n'augmente pas la transpiration du

peuplement (Gebauer *et al.*, 2012). Cependant, dans des régions tropicales, la diversité spécifique augmente la transpiration du peuplement (Kunert *et al.*, 2012; Forrester, 2015). Cette augmentation de la transpiration à l'échelle du peuplement est due, en partie, à une augmentation de la productivité du mélange (surface aubier plus importante) et une densité de peuplement plus importante en mélange qu'en monoculture (Forrester *et al.*, 2010; Kunert *et al.*, 2012). La présence de certaines essences dans les peuplements mélangés peut participer à cette différence de transpiration avec les monocultures, en gardant un niveau constant de transpiration. Cela est dépendant des traits spécifiques de chacune des essences (Kocher *et al.*, 2009). En effet, le prélèvement en eau des essences lors d'une contrainte hydrique peut-être assuré, par exemple, par le développement du système racinaire (Schmid and Kazda, 2002; Konopka *et al.*, 2005) ou encore la capacité à supporter des potentiels hydriques foliaires très faibles (Carlier *et al.*, 1992).

Densité de flux de sève en fonction de la période de contrainte

La diminution de ΔF_d des chênes avec le cumul des périodes de contraintes est plus importante que celle des pins. Le niveau de F_d maximal des pins lors de la période de référence ($0.57 \pm 0.01 \text{ L}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) est plus faible par rapport à la densité de flux relevé par d'autres études sur cette essence (Irvine *et al.*, 1998; Grossiord *et al.*, 2013). Alors que celle des chênes ($1.16 \pm 0.04 \text{ L}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) correspond aux valeurs classiques de la littérature pour une période hors contraintes (Grossiord *et al.*, 2014b). Le pin est une essence exerçant un contrôle stomatique précoce lors de la diminution de la teneur en eau des sols (Irvine *et al.*, 1998; Sturm *et al.*, 1998). Ainsi, la REW durant la période de référence peut être suffisamment faible pour provoquer la diminution de la densité de flux de sève (Lagergren and Lindroth, 2002; Poyatos *et al.*, 2008). Cependant, l'exposition répétée sur le long terme des individus à la contrainte hydrique provoque la diminution de la sensibilité de F_d au VPD et à la REW (Grossiord *et al.*, 2018). Or, il a été montré que le pin en mélange semble subir une compétition plus forte que dans la monoculture (Bello *et al.*, 2019), ce qui semble être renforcé ici par la différence significative de la composition du peuplement pour le pin lors de la dernière période de contrainte (P4). En effet, les pins en monoculture ne montrent pas de différence avec le cumul des périodes de contraintes. Par contre, les pins en mélange étant plus exposés à la contrainte hydrique (due à la présence du chêne) montrent une réaction plus faible à la diminution de la REW dans la période de référence que dans la monoculture. Ils atteignent finalement le niveau de la densité de flux des pins en monoculture que lors de la dernière période de contrainte. A la différence des pins en monoculture qui ont gardé le même niveau de F_d en fonction des différentes périodes car ils subissent une compétition plus faible (Bello *et al.*, 2019) et donc gardent une réaction à la REW plus importante (Grossiord *et al.*, 2018), même lors de la période utilisée ici en référence. La diminution de F_d (des chênes) en fonction de la teneur en eau a également été observée sur d'autres essences, considérées résistantes à la sécheresse, en forêt tempérée (Holscher *et al.*, 2005; Kocher *et al.*, 2009). Grossiord *et al.* (2018) trouvent sur le long terme la même relation pour toutes les essences (*Pinus sylvestris*, *Quercus ilex*, *Juniperus monosperma* et *Pinus edulis*) entre la sensibilité de F_d et la teneur en eau du sol. Le comportement des chênes sessiles et des pins sylvestres révèlent une relation différente, sur le court terme, entre la diminution de la teneur en eau du sol et la sensibilité de F_d des essences en fonction de leur stratégie fonctionnelle. Cependant, ce n'est pas le cas pour toutes les essences, même sur le court terme, comme le montre l'exemple de *Fraxinus excelsior* en forêt tempérée pour lequel la relation entre diminution de F_d et teneur en eau n'est pas présente alors qu'il s'agit d'une essence considérée comme résistante à la sécheresse (Kocher *et al.*, 2009).

6.4. Conclusion

De précédents résultats sur la croissance radiale des individus ont montré une résistance accrue du chêne par rapport au pin. Une hypothèse pour justifier cette différence est le maintien d'une densité de flux de sève brute plus importante chez le chêne dû notamment à sa stratégie anisohydrique. Nos résultats ont effectivement révélé des densités de flux de sève plus importantes chez le chêne par rapport au pin lors de ces épisodes de sécheresse. Cependant, malgré une tendance à être plus importante dans les peuplements mélangés, la densité de flux de sève n'a pas permis de mettre en évidence une différence en fonction de la composition du peuplement. Cela ne permet cependant pas de conclure sur la consommation en eau à l'échelle du peuplement car nous n'avons pas extrapolé ces densités de flux à l'échelle du peuplement. Pour ce faire, la connaissance de la surface d'aubier des individus est nécessaire. Finalement, la succession d'épisodes de contrainte révèle un effet différent en fonction de l'essence. Il y a une forte diminution de la densité de flux de sève pour le chêne avec le cumul de ces périodes de contraintes. Pour le pin, la réponse est différente entre les peuplements purs et mélangés. Aucune différence n'est trouvée pour les pins en monoculture avec le cumul des périodes de contrainte par contre, les pins en mélange ont montré une diminution significative lors de la dernière période de contrainte révélant une différence de sensibilité à la REW des pins dans ces deux types de peuplements.

6.5. Annexes

Annexe.6.1. Epaisseur, profondeur, teneur en sables, limons et argile des horizons dans les différentes modalités avec la profondeur de plancher.

	Horizon	Epaisseur (cm ± sd)	Profondeur (cm ± sd)	Sable (%)	Limon (%)	Argile (%)	Profondeur de plancher (cm +sd)
Pin	H1	7.0 ± 1.8	7.0 ± 1.8	64.3 ± .	20.4 ± .	9.5 ± .	
	H2	29.3 ± 14.7	36.3 ± 13.5	76.2 ± 7.8	15.9 ± 6.8	6.9 ± 0.7	
	H3	14.7 ± 7.3	51.0 ± 14.7	70.8 ± 18.3	15.5 ± 9.0	12.8 ± 13.5	53.2 ± 15.9
	H4	34.2 ± 18.3	85.2 ± 18.6	56.5 ± 17.7	9.9 ± 2.3	32.8 ± 15.6	
	H5	32.7 ± 10.0	106.7 ± 5.2	9.3 ± .	26.5 ± .	63.5 ± .	
Mélangé	H1	10.6 ± 6.5	10.6 ± 6.5	.	.	.	
	H2	22.1 ± 6.0	32.7 ± 5.4	69.2 ± 8.5	21.7 ± 6.0	7.6 ± 2.4	
	H3	20.4 ± 13.2	53.1 ± 13.0	65.8 ± 11.3	17.9 ± 4.8	15.4 ± 6.4	45.8 ± 11.1
	H4	36.9 ± 21.8	90.0 ± 21.1	54.5 ± 10	11.5 ± 5.1	33.3 ± 8.8	
	H5	26.5 ± 17.3	98.3 ± 3.5	72.6 ± .	5.5 ± .	21.2 ± .	
Chêne	H1	10.7 ± 2.1	10.7 ± 2.1	72.2 ± .	14.4 ± .	7.5 ± .	
	H2	23.6 ± 6.8	34.2 ± 8.2	72.8 ± 6.1	18.3 ± 4.2	7.4 ± 1.6	
	H3	15.2 ± 6.1	49.4 ± 11.7	68.6 ± 4.3	19.6 ± 2.1	11.1 ± 2.8	46.4 ± 10.2
	H4	22.8 ± 11.1	72.2 ± 21.7	58.0 ± 8.2	9.4 ± 4.2	31.9 ± 11.7	
	H5	36.7 ± 9.3	95.0 ± 5.5	58.4 ± 4.3	8.4 ± 5.4	32.5 ± 1.1	

7. Discussion générale

Lors de mon travail de thèse j'ai étudié les effets des sécheresses estivales sur les chênes sessiles et les pins sylvestres en fonction de deux stratégies sylvicoles (mélange des essences et diminution de la densité). Les efforts se sont concentrés sur un seul site expérimental afin de limiter la variabilité d'origine géographique. Je commence par synthétiser ci-dessous les résultats majeurs et ensuite je mets en lien les éléments déterminants sur la croissance des individus et les mécanismes sous-jacents.

7.1. Synthèse des résultats majeurs

7.1.1. Les ressources hydriques des peuplements

La présence du chêne sessile dans les peuplements diminue la teneur en eau disponible pour les individus. Les valeurs de REW ont montré que les peuplements bénéficiaient d'un réservoir complet avant le début de chaque période de végétation pour les années étudiées mais que la diminution de la ressource n'était pas équivalente dans tous les peuplements. En effet, la REW diminuait moins vite et en moins grande quantité sous les peuplements purs de pins et plus vite en plus grande quantité sous les monocultures de chênes. La diminution de la REW dans les peuplements mélangés était entre les deux monocultures. Ce résultat est renforcé par la dynamique de la nappe perchée temporaire qui affichait une vitesse de retrait à 20 cm supérieure sous les monocultures de chênes et inférieure sous les peuplements purs de pins.

7.1.2. La croissance radiale

Croissance annuelle

Lors d'une année non contraignante, le pin sylvestre affichait une croissance radiale annuelle supérieure à celle du chêne sessile. Par contre, lorsqu'au moins un événement de sécheresse estivale se produisait alors les deux essences présentaient la même croissance radiale. La composition du peuplement n'a pas significativement changé le niveau de croissance des deux essences et cela quelles que soient les conditions météorologiques. De plus, la diminution de la densité n'a pas affecté les effets du mélange des essences sur la croissance annuelle. Cependant, la diminution de la densité du peuplement a significativement augmenté la croissance secondaire des chênes sessiles par rapport à leur croissance en peuplements plus dense. Ce résultat n'était pas retrouvé chez le pin qui affichait la même croissance en peuplement à faible densité ou à densité moyenne.

Croissance saisonnière

Lors d'un épisode de contrainte hydrique estivale, la croissance radiale des chênes était supérieure à celle des pins pour chaque densité, chaque composition et chaque classe de taille d'arbres. Lors d'un épisode de sécheresse estivale tardif, la croissance des chênes en mélange était plus importante que la croissance des chênes en monoculture. A l'inverse, la croissance radiale du pin était plus importante en monoculture que celle des pins en peuplement mélangés. Ces différences de croissance liées à la composition du peuplement sont cependant présentes uniquement dans les peuplements de moyenne densité. Ainsi, les effets du mélange des essences semblent d'autant plus présents que la densité du peuplement est importante.

La résistance à la sécheresse estivale n'était pas dépendante de la densité du peuplement. La résistance en fonction de la taille des individus n'était pas différente pour les pins alors que les chênes

de petites tailles affichaient une résistance plus grande de 17% que les individus de gros diamètres. Finalement, la résistance était plus importante pour les chênes en peuplements mélangés par rapport aux chênes en monocultures alors que l'inverse s'est tendanciellement produit pour les pins.

7.1.3. Complémentarité de niche spatiale

Lors d'un épisode de contrainte hydrique relativement tardif, le prélèvement en eau des deux essences était différent entre les monocultures respectives et les peuplements mélangés. Les deux essences ont présenté des contributions majoritaires des horizons de surfaces en monoculture. Cependant, en peuplement mélangé, un déplacement du prélèvement vers les horizons plus profonds (< 30 cm) est observé pour les deux essences. Or, la contribution relative de ces horizons de surface n'était pas la même pour le chêne et pour le pin. En effet, alors que la majorité de l'eau analysée dans le xylème des chênes venait des horizons plus profonds, les pins et surtout ceux de gros diamètres gardaient une contribution relative majoritairement présente dans les horizons de surface. Cette complémentarité partielle de niche spatiale entre les chênes et les pins était visiblement bénéfique sur le stress subi par les chênes. Effectivement, les potentiels hydriques foliaires de base des chênes en peuplements mélangés étaient moins négatifs que les potentiels mesurés en peuplement purs. Par contre, aucune différence entre les potentiels hydriques foliaires de base des pins en monoculture et ceux en mélange n'a été observée.

7.1.4. Efficacité de la stratégie du mélange sur la diminution de la contrainte hydrique

La densité de flux de sève était plus importante pour le chêne que pour le pin sur l'ensemble des périodes considérées. Cependant, la densité de flux de sève des chênes diminuait avec la succession des périodes de contraintes hydriques alors que celle des pins restait au niveau de celles observées lors de la période de référence. Les densités de flux de sève ont montré une tendance à être supérieures en peuplements mélangés pour les deux essences mais cela ne s'est pas révélé significatif. L'effet de la composition du peuplement était uniquement significatif sur la variation de la densité de flux de sève des pins lors de la dernière période de stress, par rapport à la période de référence. En effet, les pins en monoculture présentaient une variation plus faible que celles mesurées en peuplement mélangés.

7.2. Les effets des différentes stratégies fonctionnelles

Les effets du mélange de ces deux essences et plus généralement de la composition des peuplements mélangés semblent dépendants de la stratégie fonctionnelle de ces essences concernant la réponse à la contrainte hydrique. En effet, la stratégie différente des essences sur le contrôle stomatique est l'hypothèse centrale expliquant les effets trouvés sur les variables étudiées en contexte de sécheresse (Forrester, 2015; Page *et al.*, 2016; Bello *et al.*, 2019). Ces stratégies ont des conséquences différentes sur la disponibilité des ressources, c'est ce que nous avons pu montrer dans le chapitre 3 de cette thèse. Les peuplements de chênes sessiles semblent consommer plus rapidement et en plus grande quantité la ressource hydrique que les peuplements de pin sylvestres. Ainsi, la présence dans les peuplements mélangés des chênes a accentué la consommation en eau de ces peuplements. La stratégie isohydrique du pin sylvestre (Irvine *et al.*, 1998; Sturm *et al.*, 1998; Martinez-Sancho *et al.*, 2018), avec la stratégie anisohydrique du chêne (Buckley, 2005; Martinez-Sancho *et al.*, 2018) est bénéfique à ce dernier dans les peuplements mélangés. Il bénéficie alors d'une plus grande quantité d'eau disponible lors de l'apparition d'une contrainte hydrique, puisque le pin réduit sa consommation

à des niveaux de contrainte hydrique plus faibles. Cependant, le pin sylvestre semble souffrir davantage de cette interaction car à l'inverse, la présence d'un compétiteur dans le peuplement diminue sa disponibilité en eau plus rapidement. Néanmoins, ces interactions ne semblent pas préjudiciables dans le climat actuel comme nous le montrent les résultats sur la croissance radiale. En effet, la composition du peuplement n'a pas changé significativement la croissance des arbres en mélange par rapport à ceux en monoculture sur l'ensemble de l'année et ceci que l'année soit contraignante ou non. Cependant, les résultats à l'échelle saisonnière laissent penser à un effet potentiellement négatif de ces peuplements dans des conditions futures avec des prévisions d'augmentation et d'intensification des sécheresses en région tempérée (IPCC, 2014). En effet, le chêne sessile a montré une résistance à la sécheresse supérieure en mélange alors que le pin avait une résistance plus faible en mélange, et une réduction de la croissance plus forte lors de la période de contrainte. Ainsi, si la fréquence et l'intensité des sécheresses augmentent et que la présence du chêne dans le peuplement diminue la quantité d'eau disponible due à sa stratégie fonctionnelle, alors le pin risque de souffrir davantage en peuplement mélangé. De plus, le chêne pourrait lui aussi souffrir de ce climat car il consommera davantage de ressources. Cependant, cet effet sera moindre en mélange que dans sa monoculture, la consommation et l'augmentation de l'effet des sécheresses seront probablement plus fortes et plus rapide lorsqu'il est en monoculture dû à la présence d'individus moins consommateurs dans le mélange.

7.3. La complémentarité de niche

La théorie de l'augmentation de la résistance des peuplements mélangés à la contrainte hydrique repose en grande partie sur la complémentarité de niche entre les composants du peuplement (Richards *et al.*, 2010; Forrester and Bauhus, 2016; Page *et al.*, 2016). Malgré les difficultés à mesurer la complémentarité de niche racinaire dans les peuplements mélangés, nous avons pu mettre en évidence une complémentarité de niche partielle entre les individus sur la profondeur d'acquisition de l'eau. Le chêne sessile et le pin sylvestre sont connus pour avoir des développements racinaires différents. En effet, le chêne est capable de développer un système plus profond (Breda *et al.*, 1993; Zapater *et al.*, 2011) alors que le pin est plus dépendant des horizons de surface (Konopka *et al.*, 2005). Or, les essences dépendantes des enracinements plus superficiels sont plus sensibles à la sécheresse (Kocher *et al.*, 2009; Grossiord *et al.*, 2014b). La présence d'une essence présentant un développement racinaire potentiellement plus profond dans le peuplement devrait donc réduire la compétition et donc la sensibilité à la sécheresse. Cependant, ce n'est pas ce que l'on observe sur les résultats des différentes expérimentations de cette thèse. Premièrement, la croissance du pin lors de périodes de sécheresses est diminuée dans les peuplements mélangés alors que celle des chênes est augmentée. Néanmoins, les interactions entre les individus sont diminuées en densité faible de sorte à ce que ces effets, positifs ou négatifs, ne soient plus observés (Forrester, 2015; Bello *et al.*, 2019). Ensuite, une complémentarité seulement partielle sur la profondeur d'acquisition de l'eau a permis de diminuer les stress des chênes en mélange mais n'a pas révélé de différence sur la contrainte subie par les pins (Bello *et al.*, accepted). Finalement malgré une tendance, aucune différence n'a pu être identifiée entre les densités de flux de sèves des individus en peuplements purs et mélangés, sauf une diminution plus forte de la densité de flux de sève lors de la dernière période de contrainte pour les pins en mélange. Cela est probablement dû à une exposition plus fréquente à des événements de contrainte hydrique des pins en peuplements mélangés (à cause de la présence du chêne dans le peuplement) et donc de la diminution de la réaction à la disponibilité en eau du sol (Grossiord *et al.*, 2018).

Cependant, la présence d'une couche argileuse relativement peu profonde dans les sols constitue une véritable contrainte supplémentaire au développement racinaire (Meinen *et al.*, 2009). Cette couche est très dense et limite probablement l'établissement des racines fines du chêne plus en profondeur (Meinen *et al.*, 2009). De plus, sa très faible perméabilité provoque l'apparition de nappe perchée temporaire lors d'évènements pluvieux, ce qui entraîne une mortalité racinaire très élevée et donc limite encore plus l'espace disponible pour l'établissement des racines des individus. De cette manière, même si le chêne possède la capacité de développer son système racinaire plus en profondeur, la complémentarité de niche est limitée par cette contrainte physique. De plus, nous n'avons malheureusement pas d'information sur le cortège mycorhizien dans les peuplements. En effet, les associations mycorhiziennes sont connues pour jouer un rôle essentiel dans le maintien de la transpiration et particulièrement lors d'épisode de sécheresse (Ruiz-Lozano and Azcon, 1995; Khalvati *et al.*, 2005; Lehto and Zwiazek, 2011). Cependant, le rôle de ces symbiotes sur l'alimentation en eau des individus lors de sécheresses intenses et répétées reste peu connu sur des individus adultes (Lehto and Zwiazek, 2011), et peu d'informations sont disponibles dans la littérature scientifique sur les effets de la nappe perchée temporaire sur ces champignons.

7.4. Importance des autres paramètres physiologiques

De précédents travaux ont pu mettre en évidence la nécessité de prendre en compte les différences de tolérance à l'ombrage des deux essences qui composent le peuplement afin d'optimiser les chances d'obtenir une complémentarité de niche (Forrester and Bauhus, 2016; Toïgo *et al.*, 2017). Ce paramètre semble être le facteur primordial pour la croissance des peuplements lorsque la ressource hydrique n'est pas limitante. Dès lors que les individus se trouvent en présence de conditions limitantes en eau, alors les processus liés à l'utilisation ou l'acquisition de l'eau deviennent déterminants (Forrester and Bauhus, 2016). Ce sont donc les différentes stratégies fonctionnelles, et notamment la régulation stomatique, qui permettent l'apparition de complémentarité ou de diminution de compétition dans les peuplements mélangés (Forrester, 2015). Ainsi les gestionnaires forestiers doivent prendre en compte la complémentarité des essences associées pour la tolérance à l'ombrage mais également sur l'utilisation de l'eau.

Finalement, l'alimentation en nutriments est elle aussi déterminante pour la mise en place d'une complémentarité entre les essences. Si plus de 50% des espèces sont trouvées avec des teneurs en nutriments supérieures en mélange que dans les monocultures (Richards *et al.*, 2010), c'est encore une fois un résultat dépendant des associations spécifiques et des conditions stationnaires. L'association d'espèces fixatrices d'azote atmosphérique avec d'autres essences non fixatrices a beaucoup été étudiée et s'est révélée positive (facilitation) en région tropicale, notamment avec le couple d'essences du genre *Eucalyptus* et *Acacia* (Forrester *et al.*, 2006). Cependant, l'efficacité d'utilisation des différents nutriments varie en fonction de l'élément limitant (Richards *et al.*, 2010) et cela rend alors la croissance des individus dépendante de la teneur en nutriments des sols (Boyden *et al.*, 2005).

7.5. Importance de la gestion des peuplements

7.5.1. Proportion des espèces

La composition des essences dans le mélange est évidemment essentielle mais la proportion de celles-ci l'est tout autant. Effectivement, nous avons testé l'ensemble des hypothèses sur un couple de deux essences afin de limiter la variabilité des effets sur les mécanismes que l'on cherchait à identifier. Cependant, la proportion des essences dans le mélange change le niveau des interactions (Ratcliffe *et al.*, 2015), de sorte à obtenir un effet positif (Paquette and Messier, 2011; Manso *et al.*, 2015), neutre (Vilà *et al.*, 2003) ou négatif (Firn *et al.*, 2007; Jacob *et al.*, 2010) de la diversité sur la productivité des forêts. La proportion optimale des essences dans les peuplements mélangés de chênes et de hêtres est approximativement de 50% (Pretzsch *et al.*, 2013). Cependant, ce ratio est dépendant de la tolérance à l'ombrage, de la phénologie, de la compétitivité des individus pour l'accès aux ressources et de la structure du peuplement (Manso *et al.*, 2015; Ratcliffe *et al.*, 2015; Forrester and Bauhus, 2016). Pour un mélange à deux espèces, la proportion d'une espèce optimale du point de vue de la productivité du peuplement dépend des rapports entre compétition intra spécifique et inter spécifique à l'échelle individuelle (Harper, 1977) mais également de la structure spatiale du peuplement (Perot and Picard, 2012). En effet, dans le cas des mélanges agrégés (c'est-à-dire où les essences sont réparties en agrégats mono-spécifiques) les interactions intra spécifiques ont une influence plus grande sur la productivité du peuplement, alors que dans le cas des mélanges intimes (c'est-à-dire où les essences sont réparties de façon aléatoires) ce sont les interactions inter spécifiques qui ont le plus d'influence sur la productivité (Ngo Bieng *et al.*, 2013). Pour un mélange chêne sessile pin sylvestre, (Perot and Picard, 2012) trouvent que la proportion de chêne optimale du point de vue de la productivité varie entre 38 et 74% et dépend principalement des paramètres impliqués dans la compétition intra-spécifique du chêne : intensité de la compétition intra-spécifique à l'échelle individuelle et structure spatiale des chênes dans le peuplement.

7.5.2. Densité du peuplement

Le niveau des interactions entre les individus d'un peuplement est dépendant de la densité du peuplement. En effet, il a déjà été montré que la diminution de la densité de peuplement diminuait la compétition à l'échelle de l'individu (Bréda *et al.*, 1995a; Giuggiola *et al.*, 2013; Trouvé *et al.*, 2017). De la même façon que pour la proportion des essences dans le peuplement, une densité optimale d'individus existe (Pretzsch, 2005; del Río *et al.*, 2016; Forrester and Bauhus, 2016) pour un meilleur compromis entre la diminution de la compétition et la production à l'échelle du peuplement. Les interactions inter spécifiques peuvent être différentes des interactions intra spécifiques par leur sens ou leur intensité. La compétition diminue avec la densité qu'elle soit inter ou intra spécifique (Forrester *et al.*, 2013; Bello *et al.*, 2019).

Dans mon travail de thèse, j'ai utilisé deux densités différentes de peuplements, un RDI de 0,7 représentant la majorité de la gestion courante des peuplements et un RDI de 0,4 représentant une forte diminution de la densité. Il s'est avéré que la densité faible l'était suffisamment pour que les interactions présentes dans la densité moyenne deviennent négligeable par rapport à l'intensité de la contrainte (Bello *et al.*, 2019). Ainsi, la densité optimum pour les peuplements mélangés de chênes sessiles et de pins sylvestres, avec cette proportion de mélange et sur ces stations, se situe quelque part entre le RDI de 0,4 et 0,7.

Conclusion générale

Dans ce travail de thèse j'ai cherché à lier les variations de croissance secondaire des chênes sessiles et des pins sylvestres à leurs stratégies d'utilisation de l'eau respective, dans le cadre de deux stratégies sylvicoles envisagées pour faire face aux changements climatiques.

Afin de limiter l'hétérogénéité des conditions climatiques et édaphiques, j'ai privilégié l'utilisation d'un seul site expérimental. Ce choix limite les possibilités de généralisation des résultats à d'autres écosystèmes mais permet d'étudier finement le lien entre les événements déterministes et les mécanismes sous-jacents. Ce site expérimental est composé des deux essences majeures de la forêt d'Orléans et possède la particularité de combiner les effets du mélange des essences et de la diminution de la densité du peuplement sur des peuplements adultes.

La croissance radiale des individus est affectée différemment par la sylviculture selon les essences. Le chêne sessile possède une résistance au stress estival plus importante en mélange que dans sa monoculture. A l'inverse la résistance du pin est plus faible en mélange que dans sa monoculture. La densité du peuplement ne modifie pas la résistance de ces deux essences. Lors d'un stress estival tardif, la croissance du chêne est plus importante dans les peuplements mélangés et même si la différence n'est que marginalement significative, le pin montre une croissance plus faible en peuplement mélangé. Dans ce dernier cas, la diminution de la densité diminue les interactions de sorte à ce que les peuplements à faible densité ne présentent pas ces différences.

Du point de vue mécanistique, les essences ont révélé un changement entre leur profondeur d'acquisition de l'eau en peuplements mélangés et en peuplements purs lors d'un épisode de sécheresse. En effet, les deux essences prélèvent majoritairement dans les horizons proches de la surface en monoculture. Alors qu'il y a une complémentarité partielle entre les deux essences en peuplements mélangés, les chênes prélèvent majoritairement dans les horizons plus profonds (30-45 cm) mais les pins gardent une majorité de l'eau prélevée dans les horizons proches de la surface, malgré une contribution relative des horizons plus profonds qui augmente. Cette complémentarité semble diminuer le stress subi par les chênes en mélange mais aucun effet sur le pin n'est révélé.

Ces résultats ont été observés sur une période de contrainte unique et dans des circonstances propres à ces peuplements. Nous ne pouvons pas généraliser la conclusion de cette étude à l'ensemble des peuplements mélangés et dans toutes les conditions de sécheresses édaphiques que peuvent subir les individus.

Par ailleurs, l'analyse de la densité de flux de sève brute des individus dans ces peuplements révèlent une densité de flux supérieure en peuplements mélangés par rapport aux monocultures et ceci dans les différentes périodes observées et pour les deux essences. Néanmoins cette tendance n'est pas significative. Par contre, la diminution de la densité de flux de sève chez le chêne avec la succession des périodes de contraintes est significative. Le pin ne révèle par contre aucune différence sur sa densité de flux entre les différentes périodes sauf sur la variation entre la densité de flux de sève de la période de référence et la dernière période de contrainte. En effet, une diminution significative pour les pins est observée mais uniquement en mélange.

Ainsi, les résultats de cette étude montrent des effets de la sylviculture distincts en fonction de l'essence. Le chêne semble tirer un bénéfice, au moins à court terme, de la présence de pin dans le

peuplement alors que le pin semble davantage en souffrir. La densité du peuplement apparait comme un levier permettant d'ajuster le niveau de ces interactions entre les individus du peuplement. Il est donc nécessaire de prendre en compte la physiologie des essences sur l'utilisation de l'eau relativement les unes par rapport aux autres afin de pouvoir mettre en place le meilleur compromis possible entre la productivité et la diminution des risques liés à la sécheresse.

Références

- Aitken, S.N., Whitlock, M.C., 2013. Assisted Gene Flow to Facilitate Local Adaptation to Climate Change. In: Futuyma, D.J. (Ed.), *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 44. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 367-+.
- Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., Le Bas, C., Vautier, A., 2008. Prediction of soil water retention properties after stratification by combining texture, bulk density and the type of horizon. *Soil Use Manage.* 24, 383-391.
- Ali, H.A.M., Mayes, R.W., Hector, B.L., Verma, A.K., Orskov, E.R., 2005. The possible use of n-alkanes, long-chain fatty alcohols and long-chain fatty acids as markers in studies of the botanical composition of the diet of free-ranging herbivores. *J. Agric. Sci.* 143, 85-95.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660-684.
- Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C., Ranger, J., 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 90, 444-466.
- Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57, 287-301.
- Baize, D., 1995. Les sols argileux appauvris en argile sous climat tempéré humide.
- Baize, D., Jabiou, B., 1995. Guide pour la description des sols. INRA Editions, Paris.
- Balandier, P., 2005. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3-27.
- Balandier, P., De Montard, F.-X., Curt, T., 2008. Root competition for water between trees and grass in a silvopastoral plot of 10 year old *Prunus avium*. In, *Ecol. Bas. Agro.* CRC Press, p. np.
- Balandier, P., Frochot, H., Sourisseau, A., 2009. Improvement of direct tree seeding with cover crops in afforestation: Microclimate and resource availability induced by vegetation composition. *For. Ecol. Manage.* 257, 1716-1724.
- Barbaroux, C., Breda, N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiol.* 22, 1201-1210.
- Barbour, M.M., 2007. Stable oxygen isotope composition of plant tissue: a review. *Funct. Plant Biol.* 34, 83-94.
- Baribault, T.W., Kobe, R.K., 2011. Neighbour interactions strengthen with increased soil resources in a northern hardwood forest. *J. Ecol.* 99, 1358-1372.
- Bello, J., Hasselquist, N.J., Vallet, P., Kahmen, A., Perot, T., Korboulewsky, N., accepted. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought. *Plant Soil*.
- Bello, J., Vallet, P., Perot, T., Balandier, P., Seigner, V., Perret, S., Couteau, C., Korboulewsky, N., 2019. How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events? *For. Ecol. Manage.* 432, 436-445.
- Berges, L., Balandier, P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *Eur. J. For. Res.* 129, 199-208.
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191-193.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., Rigling, A., 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*.
- Bonal, D., Pau, M., Toigo, M., Granier, A., Perot, T., 2017. Mixing oak and pine trees does not improve the functional response to severe drought in central French forests. *Ann. For. Sci.* 74.

- Boyden, S., Binkley, D., Senock, R., 2005. Competition and facilitation between Eucalyptus and nitrogen-fixing Falcataria in relation to soil fertility. *Ecology* 86, 992-1001.
- Breda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A., 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) - Seasonal evolution and effects of a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 23, 1136-1143.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1995a. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiol.* 15, 295-306.
- Bréda, N., Granier, A., Barataud, F., Moyne, C., 1995b. Soil-water dynamics in an oak stand. *Plant Soil* 172, 17-27.
- Bréda, N., Lefevre, Y., Badeau, V., 2002. Forest soil extractable water: specificity and estimation. *Houille Blanche-Revue Internationale De L Eau*, 24-32.
- Brinkmann, N., Eugster, W., Buchmann, N., Kahmen, A., 2018. Species-specific differences in water uptake depth of mature temperate trees vary with water availability in the soil. *Plant Biol. O.*
- Bruand, A., Fernandez, P.N., Duval, O., 2003. Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. *Soil Use Manage.* 19, 232-242.
- Brunel, J.P., Walker, G.R., Kennettsmith, A.K., 1995. Field validation of isotopic procedures for determining sources of water used by plants in a semiarid environment. *Journal of Hydrology* 167, 351-368.
- Buckley, T.N., 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytol.* 168, 275-291.
- Carlier, G., Peltier, J.P., Gielly, L., 1992. Water relations of ash (*Fraxinus-excelsior* L.) in a mesoxerophilic mountain stand. *Annales Des Sciences Forestieres* 49, 207-223.
- Casper, B.B., Jackson, R.B., 1997. Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 545-570.
- Castagneri, D., Nola, P., Cherubini, P., Motta, R., 2012. Temporal variability of size-growth relationships in a Norway spruce forest: the influences of stand structure, logging, and climate. *Can. J. For. Res./Rev. Can. Rech. For.* 42, 550-560.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osorio, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C., 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth. Ann. Bot.* 89, 907-916.
- Coll, L., Ameztegui, A., Collet, C., Löf, M., Mason, B., Pach, M., Verheyen, K., Abrudan, I., Barbat, A., Barreiro, S., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Ferrari, B., Govedar, Z., Kulhavy, J., Lazdina, D., Metslaid, M., Mohren, F., Pereira, M., Peric, S., Rasztovits, E., Short, I., Spathelf, P., Sterba, H., Stojanovic, D., Valsta, L., Zlatanov, T., Ponette, Q., 2018. Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide? *For. Ecol. Manage.* 407, 106-115.
- Condés, S., del Río, M., Sterba, H., 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For. Ecol. Manage.* 292, 86-95.
- Condes, S., Vallet, P., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Ducey, M.J., Pach, M., Pretzsch, H., Sterba, H., Vayred, J., del Rio, M., 2017. Climate influences on the maximum size-density relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *For. Ecol. Manage.* 385, 295-307.
- Coomes, D.A., Grubb, P.J., 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecol. Monogr.* 70, 171-207.
- Curt, T., Prevosto, B., 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant Soil* 255, 265-279.
- Dawson, L.A., Duff, E.I., Campbell, C.D., Hirst, D.J., 2001. Depth distribution of cherry (*Prunus avium* L.) tree roots as influenced by grass root competition. *Plant Soil* 231, 11-19.
- Dawson, T.E., 1993a. Hydraulic lift and water-use by plants - Implications for water-balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95, 565-574.
- Dawson, T.E., 1993b. Water Sources of Plants as Determined from Xylem-Water Isotopic Composition: Perspectives on Plant Competition, Distribution, and Water Relations A2 - Ehleringer, James

- R. In: Hall, A.E., Farquhar, G.D. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-water Relations*. Academic Press, San Diego, pp. 465-496.
- Dawson, T.E., Ehleringer, J.R., 1991. Streamside trees that do not use stream water. *Nature* 350, 335-337.
- del Castillo, J., Comas, C., Voltas, J., Ferrio, J.P., 2016. Dynamics of competition over water in a mixed oak-pine Mediterranean forest: Spatio-temporal and physiological components. *For. Ecol. Manage.* 382, 214-224.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condes, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lupke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tome, M., Vallet, P., Bravo-Oviedo, A., 2016. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *Eur. J. For. Res.* 135, 23-49.
- del Río, M., Sterba, H., 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Ann. For. Sci.* 66, 502.
- Delpierre, N., Berveiller, D., Granda, E., Dufrene, E., 2016. Wood phenology, not carbon input, controls the interannual variability of wood growth in a temperate oak forest. *New Phytol.* 210, 459-470.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C., Carrer, M., 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees (Berl. West)* 17, 477-484.
- Dhôte, J.F., Hatsch, E., Rittie, D., 2000. Stem taper curves, volume tables and volume yield compartments in Sessile Oak. *Ann. For. Sci.* 57, 121-142.
- Dove, H., Mayes, R., Freer, M., 1996. Effects of species, plant part, and plant age on the n-alkane concentrations in the cuticular wax of pasture plants. *Aust. J. Agric. Res.* 47, 1333-1347.
- Drake, B.G., Gonzalez-Meler, M.A., Long, S.P., 1997. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 609-639.
- Drew, D.M., Downes, G.M., 2009. The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia* 27, 159-172.
- Dreyer, E., Colinbelgrand, M., Biron, P., 1991. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to waterlogging. *Annales Des Sciences Forestieres* 48, 205-214.
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., Martin, E., 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Ann. Glaciol.* 18, 65-71.
- Ehleringer, J.R., Dawson, T.E., 1992. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant Cell Environ.* 15, 1073-1082.
- Eilmann, B., Weber, P., Rigling, A., Eckstein, D., 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. *Dendrochronologia* 23, 121-132.
- Epron, D., Dreyer, E., 1990. Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Ann. For. Sci.* 47, 435-450.
- Farquhar, G.D., Caemmerer, S.V., Berry, J.A., 1980. A biochemical-model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C-3 species. *Planta* 149, 78-90.
- Farquhar, G.D., Lloyd, J., 1993. 5 - Carbon and Oxygen Isotope Effects in the Exchange of Carbon Dioxide between Terrestrial Plants and the Atmosphere. In: Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-water Relations*. Academic Press, San Diego, pp. 47-70.
- Firn, J., Erskine, P.D., Lamb, D., 2007. Woody species diversity influences productivity and soil nutrient availability in tropical plantations. *Oecologia* 154, 521-533.
- Forrester, D.I., 2015. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season. *Tree Physiol.* 35, 289-304.

- Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity-Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports* 2, 45-61.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., Cowie, A.L., Vanclay, J.K., 2006. Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: A review. *For. Ecol. Manage.* 233, 211-230.
- Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *For. Ecol. Manage.* 304, 233-242.
- Forrester, D.I., Tang, X., 2016. Analysing the spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests and the effects of stand density using the 3-PG model. *Ecol. Model.* 319, 233-254.
- Forrester, D.I., Theiveyanathan, S., Collopy, J.J., Marcar, N.E., 2010. Enhanced water use efficiency in a mixed Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii plantation. *For. Ecol. Manage.* 259, 1761-1770.
- Fruleux, A., Bonal, D., Bogeat-Triboulot, M.B., 2016. Interactive effects of competition and water availability on above- and below-ground growth and functional traits of European beech at juvenile level. *For. Ecol. Manage.* 382, 21-30.
- Garber, S.M., Maguire, D.A., 2004. Stand productivity and development in two mixed-species spacing trials in the central Oregon cascades. *For. Sci.* 50, 92-105.
- Garcia-Forner, N., Biel, C., Save, R., Martinez-Vilalta, J., 2017. Isohydric species are not necessarily more carbon limited than anisohydric species during drought. *Tree Physiol.* 37, 441-455.
- Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manage.* 261, 489-498.
- Ge, Z.M., Kellomaki, S., Peltola, H., Zhou, X., Wang, K.Y., Vaisanen, H., 2011. Effects of varying thinning regimes on carbon uptake, total stem wood growth, and timber production in Norway spruce (*Picea abies*) stands in southern Finland under the changing climate. *Ann. For. Sci.* 68, 371-383.
- Gebauer, T., Horna, V., Leuschner, C., 2012. Canopy transpiration of pure and mixed forest stands with variable abundance of European beech. *Journal of Hydrology* 442, 2-14.
- Giuggiola, A., Bugmann, H., Zingg, A., Dobbertin, M., Rigling, A., 2013. Reduction of stand density increases drought resistance in xeric Scots pine forests. *For. Ecol. Manage.* 310, 827-835.
- Gobin, R., Korboulewsky, N., Dumas, Y., Balandier, P., 2015. Transpiration of four common understorey plant species according to drought intensity in temperate forests. *Ann. For. Sci.* 72, 1053-1064.
- Gower S T, K.C.J., Norman J M, 1999. Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems.
- Grace, J.B., 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Funct. Ecol.* 5, 583-587.
- Granier, A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des sciences forestières.*
- 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. *Ecol. Model.* 116, 269-283.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons., Chichester.
- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Berger, S., Bréchet, C., Hentschel, R., Hommel, R., Scherer-Lorenzen, M., Bonal, D., 2014a. Impact of interspecific interactions on the soil water uptake depth in a young temperate mixed species plantation. *Journal of Hydrology* 519, 3511-3519.
- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Bussotti, F., Bonal, D., 2014b. Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. *For. Ecol. Manage.* 318, 54-61.
- Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Pollastrini, M., Bonal, D., 2013. The influence of tree species mixture on ecosystem-level carbon accumulation and water use in a mixed boreal plantation. *For. Ecol. Manage.* 298, 82-92.

- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., Forrester, D.I., Dawud Muhie, S., Finér, L., Pollastrini, M., Valladares, F., Bonal, D., Gessler, A., 2014c. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111, 14812-14815.
- Grossiord, C., Sevanto, S., Dawson, T.E., Adams, H.D., Collins, A.D., Dickman, L.T., Newman, B.D., Stockton, E.A., McDowell, N.G., 2017. Warming combined with more extreme precipitation regimes modifies the water sources used by trees. *New Phytol.* 213, 584-596.
- Grossiord, C., Sevanto, S., Limousin, J.M., Meir, P., Mencuccini, M., Pangle, R.E., Pockman, W.T., Salmon, Y., Zweifel, R., McDowell, N.G., 2018. Manipulative experiments demonstrate how long-term soil moisture changes alter controls of plant water use. *Environ. Exp. Bot.* 152, 19-27.
- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. In: Academic Press., London, p. xxii + 892pp.
- Hasselquist, N.J., Allen, M.F., Santiago, L.S., 2010. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164, 881-890.
- Hendrick, R.L., Pregitzer, K.S., 1996. Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forests. *J. Ecol.* 84, 167-176.
- Hendriks, C.M.A., Bianchi, F., 1995. Root density and root biomass in pure and mixed forest stands of Douglas-fir and Beech. *Neth. J. Agric. Sci.* 43, 321-331.
- Higgins, S.I., Clark, J.S., Nathan, R., Hovestadt, T., Schurr, F., Fragoso, J.M.V., Aguiar, M.R., Ribbens, E., Lavorel, S., 2003. Forecasting plant migration rates: managing uncertainty for risk assessment. *J. Ecol.* 91, 341-347.
- Holscher, D., Koch, O., Korn, S., Leuschner, C., 2005. Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees-Structure and Function* 19, 628-637.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3-35.
- Hopkins, W.G., 1999. Introduction to plant physiology. John Wiley and Sons, New York.
- Hutchinson, G.E., 1961. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist* 95, 137-145.
- IGN, 2017. Mémento de l'inventaire forestier 2017 de l'IGN.
- IPCC, 2014. Synthesis Report. GIEC.
- Irvine, J., Perks, M.P., Magnani, F., Grace, J., 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiol.* 18, 393-402.
- IUSS Working Group WRB, 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.
- Jacob, M., Leuschner, C., Thomas, F.M., 2010. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Ann. For. Sci.* 67, 503-503.
- Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagnérol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Koricheva, J., Meurisse, N., Brockerhoff, E.G., 2017. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports* 3, 223-243.
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol. Lett.* 10, 835-848.
- Kasting, J.F., 1993. Earth's early atmosphere. *Science* 259, 920-926.
- Kelty, M.J., 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. In: Kelty, M.J., Larson, B.C., Oliver, C.D. (Eds.), *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests: A Festschrift for David M. Smith*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 125-141.
- Khalvati, M.A., Hu, Y., Mozafar, A., Schmidhalter, U., 2005. Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations, and gas exchange of barley subjected to drought stress. *Plant Biol.* 7, 706-712.

- Knapp, B.O., Wang, G.G., Walker, J.L., Hu, H.F., 2016. Using silvicultural practices to regulate competition, resource availability, and growing conditions for *Pinus palustris* seedlings underplanted in *Pinus taeda* forests. *Can. J. For. Res./Rev. Can. Rech. For.* 46, 902-913.
- Kocher, P., Gebauer, T., Horna, V., Leuschner, C., 2009. Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies. *Ann. For. Sci.* 66.
- Kolb, T.E., Stone, J.E., 2000. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiol.* 20, 1-12.
- Konopka, B., Yuste, J.C., Janssens, I.A., Ceulemans, R., 2005. Comparison of fine root dynamics in scots pine and pedunculate oak in sandy soil. *Plant Soil* 276, 33-45.
- Korboulewsky, N., Pérot, T., Balandier, P., Barrier, R., Boscardin, Y., Dauffy-Richard, E., Dumas, Y., Seigner, V., Vallet, P., 2015. OPTMix - Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-vous Technique* 47, 60-70.
- Kunert, N., Schwendenmann, L., Potvin, C., Hölscher, D., 2012. Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. *J. Appl. Ecol.* 49, 135-144.
- Lagergren, F., Lindroth, A., 2002. Transpiration response to soil moisture in pine and spruce trees in Sweden. *Agric. For. Meteorol.* 112, 67-85.
- Law, B.E., Falge, E., Gu, L., Baldocchi, D.D., Bakwin, P., Berbigier, P., Davis, K., Dolman, A.J., Falk, M., Fuentes, J.D., Goldstein, A., Granier, A., Grelle, A., Hollinger, D., Janssens, I.A., Jarvis, P., Jensen, N.O., Katul, G., Mahli, Y., Matteucci, G., Meyers, T., Monson, R., Munger, W., Oechel, W., Olson, R., Pilegaard, K., Paw, K.T., Thorgeirsson, H., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., Wofsy, S., 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agric. For. Meteorol.* 113, 97-120.
- 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. *For. Ecol. Manage.* 328, 209-218.
- Lehto, T., Zwiazek, J.J., 2011. Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza* 21, 71-90.
- Leuschner, C., 1998. Water extraction by tree fine roots in the forest floor of a temperate *Fagus-Quercus* forest. *Ann. Sci. For.* 55, 141-157.
- Levesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Eilmann, B., Rigling, A., 2014. Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytol.* 203, 94-109.
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de-Miguel, S., Paquette, A., Herault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A.C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J.V., Chen, H.Y.H., Lei, X., Schelhaas, M.J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E.I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H.S., Bruehlheide, H., Coomes, D.A., Piotta, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonke, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E.B., Neldner, V.J., Ngugi, M.R., Baraloto, C., Frizzera, L., Ba azy, R., Oleksyn, J., Zawia-Nied wiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finer, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A.M., Peri, P.L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E.H., Marshall, A.R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P.A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N.L., Ferreira, L.V., Odeke, D.E., Vasquez, R.M., Lewis, S.L., Reich, P.B., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354, aaf8957-aaf8957.
- Lin, G., da S. L. Sternberg, L., 1993. 31 - Hydrogen Isotopic Fractionation by Plant Roots during Water Uptake in Coastal Wetland Plants. In: Ehleringer, J.R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-water Relations*. Academic Press, San Diego, pp. 497-510.
- Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J.M., Martinez-Vilalta, J., Valladares, F., 2012. Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biol.* 18, 797-805.

- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., 2017. Dendrobiochemistry, a missing link to further understand carbon allocation during growth and decline of trees. *Trees (Berl. West)* 31, 1745-1758.
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G., 2013. A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., *Leguminosae*) growing in a vegetation mosaic. *Trees (Berl. West)* 27, 25-36.
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- Lu, H., Mohren, G.M.J., den Ouden, J., Goudiaby, V., Sterck, F.J., 2016. Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen–deciduous but not in deciduous–deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *For. Ecol. Manage.* 376, 321-332.
- Mäkinen, H., 2000. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. *Can. J. For. Res./Rev. Can. Rech. For.* 30, 769-777.
- Mäkinen, H., Isomäki, A., 2004. Thinning intensity and growth of Scots pine stands in Finland. *For. Ecol. Manage.* 201, 311-325.
- Manso, R., Morneau, F., Ningre, F., Fortin, M., 2015. Effect of climate and intra- and inter-specific competition on diameter increment in beech and oak stands. *Forestry* 88, 540-551.
- Martin-Gomez, P., Aguilera, M., Peman, J., Gil-Pelegrin, E., Ferrio, J.P., 2017. Contrasting ecophysiological strategies related to drought: the case of a mixed stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*). *Tree Physiol.* 37, 1478-1492.
- Martinez-Sancho, E., Dorado-Linan, I., Merino, E.G., Matiu, M., Helle, G., Heinrich, I., Menzel, A., 2018. Increased water-use efficiency translates into contrasting growth patterns of Scots pine and sessile oak at their southern distribution limits. *Global Change Biol.* 24, 1012-1028.
- Martinez-Vilalta, J., Lopez, B.C., Loepfe, L., Lloret, F., 2012. Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia* 168, 877-888.
- Mata-Gonzalez, R., McLendon, T., Martin, D.W., Trlica, M.J., Pearce, R.A., 2012. Vegetation as affected by groundwater depth and microtopography in a shallow aquifer area of the Great Basin. *Ecohydrology* 5, 54-63.
- McMahon, S.M., Parker, G.G., 2015. A general model of intra-annual tree growth using dendrometer bands. *Ecol. Evol.* 5, 243-254.
- Meinen, C., Hertel, D., Leuschner, C., 2009. Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia* 161, 99-111.
- Merlin, M., Perot, 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. *For. Ecol. Manage.* 339, 22-33.
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., Dufrêne, E., 2012a. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *For. Ecol. Manage.* 265, 161-171.
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufrêne, E., Damesin, C., 2012b. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiol.* 32, 1033-1045.
- Mina, M., Martin-Benito, D., Bugmann, H., Cailleret, M., 2016. Forward modeling of tree-ring width improves simulation of forest growth responses to drought. *Agric. For. Meteorol.* 221, 13-33.
- Mommer, L., van Ruijven, J., de Caluwe, H., Smit-Tiekstra, A.E., Wagemaker, C.A.M., Ouborg, N.J., Bogemann, G.M., van der Weerden, G.M., Berendse, F., de Kroon, H., 2010. Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. *J. Ecol.* 98, 1117-1127.
- Monteith, J.L., 1981. Evaporation and surface temperature. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 107, 1-27.
- Monteith, J.L., Unsworth, M., 2007. Principles of environmental physics. Third edition. Elsevier.

- Moreno, G., Obrador, J.J., Cubera, E., Dupraz, C., 2005. Fine root distribution in Dehesas of Central-Western Spain. *Plant Soil* 277, 153-162.
- Neumann, R., Cardon, Z., 2012. The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: A review and synthesis of empirical and modeling studies.
- Newberry, S.L., Nelson, D.B., Kahmen, A., 2017. Cryogenic vacuum artifacts do not affect plant water-uptake studies using stable isotope analysis. *Ecohydrology* 10.
- Ngo Bieng, M.A., Perot, T., de Coligny, F., Goreaud, F., 2013. Spatial pattern of trees influences species productivity in a mature oak–pine mixed forest. *Eur. J. For. Res.* 132, 841-850.
- Niinemets, Ü., 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol. Res.* 25, 693-714.
- Page, G.F.M., Merchant, A., Grierson, P.E., 2016. Inter-specific differences in the dynamics of water use and pulse-response of co-dominant canopy species in a dryland woodland. *J. Arid Environ.* 124, 332-340.
- Pape, R., 1999. Influence of thinning and tree diameter class on the development of basic density and annual ring width in *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* 14, 27-37.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 20, 170-180.
- Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. A: Math. Phys. Sci.* 193, 120.
- Perot, T., Picard, N., 2012. Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecol. Res.* 27, 83-94.
- Petchey, O.L., 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos* 101, 323-330.
- Phillips, D.L., Gregg, J.W., 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127, 171-179.
- Phillips, D.L., Gregg, J.W., 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136, 261-269.
- Phillips, D.L., Newsome, S.D., Gregg, J.W., 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144, 520-527.
- Pinheiro, J.C., Bates, D., DebRoy, S., R_Core_Team, 2018. {nlme}: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. *Statistic and Computing* 1, 528.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., DebRoy, S., Sarkar, D., 2017. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Core Team R package version 3.1-131.
- Piutti, E., Cescatti, A., 1997. A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Can. J. For. Res./Rev. Can. Rech. For.* 27, 277-284.
- Poyatos, R., Llorens, P., Pinol, J., Rubio, C., 2008. Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Ann. For. Sci.* 65.
- Pretzsch, H., 2005. Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 41-64.
- 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. For. Res.* 132, 263-280.
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rotzer, T., Seifert, S., 2008. Models for forest ecosystem management: a European perspective. *Ann. Bot.* 101, 1065-1087.
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur. J. For. Res.* 128, 183-204.

- Pretzsch, H., Schütze, G., 2014. Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems* 23, 560.
- Prevosto, B., Gavinet, J., Monnier, Y., Corbani, A., Fernandez, C., 2016. Influence of neighbouring woody treatments on Mediterranean oak development in an experimental plantation: Better form but weaker growth. *For. Ecol. Manage.* 362, 89-98.
- Primicia, I., Camarero, J.J., Imbert, J.B., Castillo, F.J., 2013. Effects of thinning and canopy type on growth dynamics of *Pinus sylvestris*: inter-annual variations and intra-annual interactions with microclimate. *Eur. J. For. Res.* 132, 121-135.
- Puettmann, K.J., 2011. Silvicultural Challenges and Options in the Context of Global Change: "Simple" Fixes and Opportunities for New Management Approaches. *J. For.* 109, 321-331.
- R_Core_Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Ratcliffe, S., Holzwarth, F., Nadrowski, K., Levick, S., Wirth, C., 2015. Tree neighbourhood matters - Tree species composition drives diversity-productivity patterns in a near-natural beech forest. *For. Ecol. Manage.* 335, 225-234.
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46, 627-638.
- Renninger, H.J., Carlo, N.J., Clark, K.L., Schafer, K.V.R., 2015. Resource use and efficiency, and stomatal responses to environmental drivers of oak and pine species in an Atlantic Coastal Plain forest. *Front. Plant Sci.* 6.
- 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.
- Roden, J., Kahmen, A., Buchmann, N., Siegwolf, R., 2015. The enigma of effective path length for O-18 enrichment in leaf water of conifers. *Plant Cell and Environment* 38, 2551-2565.
- Roumet, C., Picon-Cochard, C., Dawson, L.A., Joffre, R., Mayes, R., Blanchard, A., Brewer, M.J., 2006. Quantifying species composition in root mixtures using two methods: near-infrared reflectance spectroscopy and plant wax markers. *New Phytol.* 170, 631-638.
- Rowe, E.C., Van Noordwijk, M., Suprayogo, D., Cadisch, G., 2006. Variable responses of the depth of tree nitrogen uptake to pruning and competition. *Tree Physiol.* 26, 1529-1535.
- Ruiz-Lozano, J.M., Azcon, R., 1995. Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiol. Plant.* 95, 472-478.
- Saenz-Romero, C., Lamy, J.-B., Ducousso, A., Musch, B., Ehrenmann, F., Delzon, S., Cavers, S., Chalupka, W., Dagdas, S., Hansen, J.K., Lee, S.J., Liesebach, M., Rau, H.-M., Psomas, A., Schneck, V., Steiner, W., Zimmermann, N.E., Kremer, A., 2017. Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to climate across Europe. *Global Change Biol.* 23, 2831-2847.
- Schlesinger, W.H., Jasechko, S., 2014. Transpiration in the global water cycle. *Agric. For. Meteorol.* 189, 115-117.
- Schmid, I., Kazda, M., 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. *For. Ecol. Manage.* 159, 37-47.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D., Hemmingsen, E.A., 1965. Sap Pressure in Vascular Plants. *Science* 148, 339-346.
- Schroth, G., 1998. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agroforestry Systems* 43, 5-34.
- Sohn, J.A., Saha, S., Bauhus, J., 2016. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *For. Ecol. Manage.* 380, 261-273.
- Sturm, N., Kostner, B., Hartung, W., Tenhunen, J.D., 1998. Environmental and endogenous controls on leaf- and stand-level water conductance in a Scots pine plantation. *Ann. Sci. For.* 55, 237-253.
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgely, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9, 137-152.
- Tilman, D., 1977. Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and Theoretical Approach. *Ecology* 58, 338-348.

- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. *Monographs in population biology* 17, 1-296.
- Tilman, D., 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist* 125, 827-852.
- Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, 843-845.
- Toïgo, M., Perot, T., Courbaud, B., Castagneyrol, B., Gégout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H., Vallet, P., Hector, A., 2017. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *J. Ecol.* 00, 1-10.
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., Courbaud, B., Canham, C., 2015a. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* 103, 502-512.
- Toïgo, M., Vallet, P., Tuilleras, V., Lebourgeois, F., Rozenberg, P., Perret, S., Courbaud, B., Perot, T., 2015b. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea*–*Pinus sylvestris* stands. *For. Ecol. Manage.* 345, 73-82.
- 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 (Berl. West)* 31, 517-529.
- Van Stan, J.T., Van Stan, J.H., Levia, D.F., 2014. Meteorological influences on stemflow generation across diameter size classes of two morphologically distinct deciduous species. *Int. J. Biometeorol.* 58, 2059-2069.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C., Ibáñez, J.J., 2003. Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135, 299-303.
- Weber, P., Bugmann, H., Rigling, A., 2007. Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *J. Veg. Sci.* 18, 777-792.
- Werner, R.A., Bruch, B.A., Brand, W.A., 1999. ConFlo III - An interface for high precision delta(13)C and delta(15)N analysis with an extended dynamic range. *Rapid Commun Mass SP.* 13, 1237-1241.
- White, J., Edward, R., Cook, R., 1985. The D/H ratios of sap in trees: Implications for xater sources and tree ring D/H ratios. *Geochim. Cosmochim. Acta* 49, 237-246.
- Wu, H., Li, X.-Y., Jiang, Z., Chen, H., Zhang, C., Xiao, X., 2016. Contrasting water use pattern of introduced and native plants in an alpine desert ecosystem, Northeast Qinghai–Tibet Plateau, China. *Sci. Total Environ.* 542, Part A, 182-191.
- Zang, C., Pretzsch, H., Rothe, A., 2012. Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees (Berl. West)* 26, 557-569.
- Zapater, M., Hossann, C., Bréda, N., Bréchet, C., Bonal, D., Granier, A., 2011. Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using 18O soil water labelling. *Trees* 25, 885-894.
- Zencich, S.J., Froend, R.H., Turner, J.V., Gailitis, V., 2002. Influence of groundwater depth on the seasonal sources of water accessed by *Banksia* tree species on a shallow, sandy coastal aquifer. *Oecologia* 131, 8-19.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100, 742-749.
- Zweifel, R., Steppe, K., Sterck, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *J. Exp. Bot.* 58, 2113-2131.
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Newbery, D.M., 2005. Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiol.* 25, 147-156.

Réactions à la contrainte hydrique des chênes sessiles et pins sylvestres en fonction de la sylviculture : étude de la croissance secondaire et de l'utilisation de l'eau

Résumé :

Pour faire face aux changements climatiques plusieurs solutions sylvicoles sont envisagées, dont le mélange des essences et la diminution de la densité. Les principaux objectifs de la thèse étaient d'isoler les processus déterminants la croissance et d'identifier les mécanismes sous-jacents de ces stratégies sylvicoles (mélange - densité) (1) sur les ressources hydriques disponibles, et en contexte de sécheresse estivale sur (2) la croissance et la résistance des individus, (3) la complémentarité entre les deux essences sur la profondeur d'acquisition de l'eau et (4) le maintien de la densité de flux de sève (Fd).

Le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) ont été utilisés dans ce travail de thèse en s'appuyant sur le dispositif OPTMix. La stratégie fonctionnelle des chênes, grâce au maintien de la conductance stomatique plus importante de cette essence, entraîne une vitesse de retrait de la nappe et une diminution de l'eau disponible plus importantes que celles des pins. Elle lui permet également d'augmenter sa résistance à la sécheresse en mélange. L'effet positif du mélange sur la croissance des chênes n'est pas observé dans les densités faibles. Le pin ne présente pas cette interaction mélange - densité.

La complémentarité partielle de l'acquisition de l'eau entre les deux essences en mélange diminue le stress des chênes sans influencer celui des pins. Cela ne s'est pas traduit sur la Fd qui ne dépend pas de la composition. Néanmoins, le cumul des périodes de contrainte diminuait davantage la Fd des chênes que celle des pins.

L'interaction des deux stratégies sylvicoles en contexte de sécheresse estivale ne semble bénéfique que pour le chêne.

Mots clés : *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, mélange, densité de peuplement, croissance radiale, stress hydrique, isotopes stables, flux de sève, résistance à la sécheresse

Reactions to water stress in sessile oaks and Scots pines through silvicultural practices: study of secondary growth and water use

Abstract:

To cope with changing climate, several silvicultural practices are deemed important including managing mixed species stands and decreasing stand density. The main aims of the thesis are to find key processes for growth response and to highlight the possible mechanisms of the practices (1) on availability of water resources, and during a summer drought on (2) individual growth and resistance, (3) the complementarity between the two species on the depth of water acquisition and (4) maintenance of sap-flow density (Fd).

Sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and Scots' pines (*Pinus sylvestris* L.) are used in this thesis based on the OPTMix experimental site. The oaks functional strategy, by keeping higher stomatal conductance, leads to a greater rate of decrease in groundwater table level and to lower water availability compared to the pines. This strategy allows the oaks to show greater drought resistance in mixed stands. Positive effects of mixture on oak growth did not occur in low density stands. Pine trees did not show this mixing – density interaction.

Partial complementarity between the two species on the depth of water acquisition in mixed stands decreased water stress on oaks without any changes for the pines. This resulted in an independent Fd - composition response. Nevertheless, drought periods accumulation decreased Fd more for oaks more than that of pines.

The interaction of the two silvicultural practices during summer drought seems to be only beneficial for oak.

Key words : *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, mixture, stand density, radial growth, water stress, stable isotopes, sapflow, drought resistance