

FORÊT • NATURE

OUTILS POUR UNE GESTION
RÉSILIENTE DES ESPACES NATURELS

Tiré à part de la revue **Forêt.Nature**

La reproduction ou la mise en ligne totale ou partielle des textes
et des illustrations est soumise à l'autorisation de la rédaction

foretnature.be

Rédaction : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. info@foretnature.be. T +32 (0)84 22 35 70

Abonnement à la revue Forêt.Nature :
librairie.foretnature.be

Abonnez-vous gratuitement à Forêt.Mail et Forest.News :
foretnature.be

Retrouvez les anciens articles de la revue
et d'autres ressources : **foretnature.be**

Fluctuations des glandées chez les chênes : mieux les comprendre pour mieux les prévoir et anticiper leurs conséquences

Eliane Schermer¹ | Vincent Boulanger² | Sylvain Delzon³ | Sonia Said⁴
Stefano Focardi⁵ | Benoît Guibert⁶ | Jean-Michel Gaillard¹ | Samuel Venner¹

¹ Université de Lyon 1

² ONF, Département Recherche, Développement et Innovation

³ Université de Bordeaux-INRA, UMR BIOGECO

⁴ ONCFS, CNERA Cervidés Sangliers

⁵ CNR-ISC Istituto per i Sistemi Complessi

⁶ Fédération Nationale des Chasseurs, Service Dégâts de gibiers

Chez les chênes, des années maigres suivent des pics de fructification de façon remarquablement synchrone sur de grandes régions. Les mécanismes à l'œuvre sont encore méconnus. Pourtant il devient urgent de mieux les comprendre pour appréhender les effets du changement climatique.

RÉSUMÉ

Le « masting » des chênes, la fluctuation des glandées, a des conséquences bien connues des forestiers sur la conduite des régénérations, les récoltes de glands, la dynamique des populations de sangliers, etc. Pour autant, les mécanismes et interactions à l'œuvre sont mal élucidés. Compte tenu des effets possibles du changement climatique actuel et à venir, il devient important de comprendre l'impact des conditions météorologiques sur les grandes étapes du cycle de reproduction

des chênes. Le principal enjeu pour la sylviculture est d'assurer la réussite du renouvellement des chênaies. Pour ce faire, le rôle de la recherche est double : à court terme, fournir des éléments permettant d'anticiper les glandées massives, de façon à en tirer le meilleur parti pour la régénération naturelle ; à plus long terme, proposer des scénarios d'avenir en fonction du changement climatique afin d'ajuster la stratégie de renouvellement des forêts.



La production de fruits chez les chênes (ou glandée) est fortement variable d'une année à l'autre à l'échelle d'un massif forestier. Ce régime de fructification correspond à une tactique de reproduction appelée « masting » qui est caractérisée par des fructifications massives certaines années, suivies d'années de faibles fructifications à l'échelle d'une population (figure 1). En biologie, on entend par population un ensemble d'individus d'une même espèce inter-connectés pour la reproduction. Ici, il s'agit donc d'un ensemble d'arbres d'une même espèce à l'échelle d'un massif forestier. Le masting est aussi observé chez d'autres espèces d'arbres en milieu tempéré : chez le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et le pin jaune (*Pinus ponderosa*) par exemple, bien que les fluctuations inter-annuelles des fructifications soient généralement moins marquées que dans le cas des chênes. Chez les chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* et *Quercus robur*), l'occurrence des glandées massives est très incertaine et la fréquence moyenne de ces glandées massives est très variable selon les régions géographiques ; les années de fortes glandées sont par exemple plus fréquentes dans l'Ouest que dans l'Est de la France. Si les glandées massives sont imprévisibles, ces années de fortes glandées sont généralement suivies par des années où la production de glands est faible voire quasi-nulle. Le régime de fructification chez les chênes a donc à la fois une composante imprévisible (les glandées massives) et une composante prévisible (les faibles glandées qui suivent une forte glandée). La composante imprévisible, et en particulier notre méconnaissance des conditions favorisant les fortes glandées, pose des difficultés d'anticipation et de gestion de la régénération des chênaies.

Cet article présente l'état actuel des connaissances sur les caractéristiques générales du masting des chênes au sens large (le genre *Quercus*), en exposant ses causes évolutives et ses mécanismes, mais aussi les lacunes à combler. Véritable enjeu stratégique,

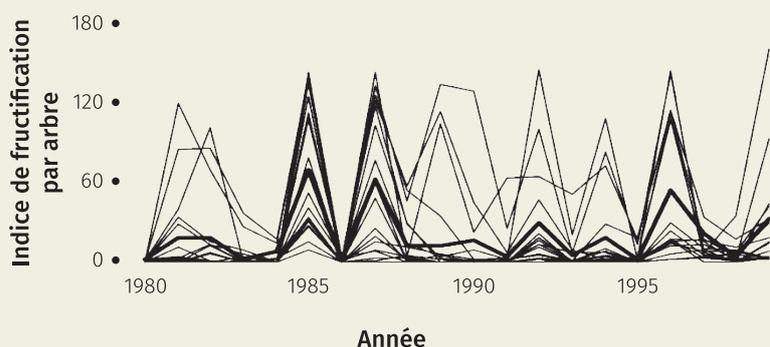
la fructification des chênes fait ainsi l'objet de suivis dans le cadre d'un programme de recherche porté par l'Université de Lyon ; on évoquera succinctement les ambitions de ce programme à court et moyen termes, en apport de connaissances et développement d'outils opérationnels et prospectifs. Il s'agit notamment de mieux comprendre le mécanisme du masting chez les chênes pour tenter d'anticiper les glandées automnales dès le printemps mais aussi de prévoir le devenir du masting dans le contexte du changement climatique.

Le masting est une stratégie de lutte contre les consommateurs de glands

De nombreux facteurs peuvent affecter la survie des glands et leur pouvoir germinatif, compromettant ainsi le succès de régénération des chênaies. Par exemple, les glands peuvent être infestés par des champignons ou parasités par des larves d'insectes spécialisés, comme des coléoptères (dont on peut trouver, en France, quatre espèces différentes dans les glands d'un même arbre) ou des lépidoptères. Les glands peuvent également être consommés par de nombreuses espèces d'oiseaux et mammifères (geais des chênes, sangliers, cerfs, chevreuils, rongeurs). Pour certaines de ces espèces (sanglier par exemple), ils constituent l'essentiel de l'alimentation quand ils sont produits en abondance.

Par ailleurs, plusieurs études ont montré que le taux de survie des glands tombés au sol augmente lorsque les glandées sont massives. Ce résultat peut s'expliquer par le mécanisme de « satiété des consommateurs », selon lequel la forte variabilité des fructifications permet de contrôler la densité des consommateurs de glands. Les années de faibles glandées qui précèdent et suivent une glandée massive maintiennent les populations de consommateurs de glands à un faible effectif. En conséquence, lorsque survient une

Figure 1. Illustration du masting chez un chêne californien, le chêne de Douglas (*Quercus douglasii*) : variation de l'indice de fructification par arbre à l'échelle d'une population d'arbres (réserve naturelle de Hastings, université de Californie) en fonction du temps. Chaque ligne représente la fructification d'un individu¹⁰.





glandée massive à l'échelle d'un massif forestier, ces consommateurs de glands ne sont pas en mesure d'absorber en totalité une ressource subitement surabondante ; c'est ce qu'on appelle la « satiété » des consommateurs. Le caractère rare et imprévisible des glandées massives minimise ainsi leur taux de prédation par les oiseaux et mammifères, de parasitisme par les insectes et d'infestation par les champignons. Les glands tombés au sol ont donc un taux de survie élevé, et leur germination peut produire des semis abondants. Le masting des chênes – le masting de manière générale – semble donc être une tactique de reproduction qui permet aux arbres de maximiser leur succès reproducteur et contribue largement à la réussite de la régénération des chênaies.

Le masting est une source de contraintes pour les gestionnaires

Par le passé, les fruits des arbres forestiers, comme les châtaigniers ou les chênes, étaient une ressource capitale pour nourrir le bétail. Cependant, le phénomène du masting rendait cette ressource hasardeuse, avec parfois des conséquences désastreuses pour les paysans. Aujourd'hui, l'agriculture s'est affranchie de cette ressource, notamment en s'appuyant sur des plantes fourragères annuelles à haut rendement, et ne dépend plus directement de la fréquence de ces fortes fructifications. C'est surtout indirectement que le masting a des impacts sur des pans entiers d'activité agricole, sylvicole et sanitaire.

Pour les gestionnaires forestiers, le masting des chênes a des conséquences économiques importantes car, dans une stratégie de gestion durable, la récolte et la commercialisation des arbres sont conditionnées par le succès de régénération des peuplements. Or les capacités de régénération sont d'abord déterminées par la présence et la densité des semis, conséquence directe de l'abondance des fructifications. L'absence de glandée peut donc retarder les processus de régénération et différer la récolte jusqu'à l'obtention d'un capital de semis suffisant. La capacité de mobilisation et de récolte des semences par la filière graines et plants est elle aussi sous dépendance forte des événements de glandées abondantes qui conditionnent chaque année les provenances disponibles ainsi que la logistique et les efforts de récolte.

Le masting peut aussi avoir des conséquences économiques indirectes par ses effets sur la démographie des populations de consommateurs de glands. À titre d'exemple, les fortes glandées contribuent directement à la prise de masse des sangliers qui conditionne en cascade la fertilité des laies et la survie des mar-

cassins. L'année qui suit une glandée massive peut alors être caractérisée à la fois par une moindre disponibilité en glands (composante *prévisible* du masting) et par une très forte densité en sangliers. Une telle concomitance engendre une situation de disette qui pourrait contraindre les sangliers à s'alimenter dans les cultures agricoles, au voisinage des chênaies, multipliant potentiellement les dégâts aux cultures. Ce scénario est l'une des explications possibles à la forte variabilité des dégâts agricoles d'une année à l'autre (autour d'un montant de 40 millions d'euros par an pour la France). Toutefois, cette relation intuitive entre glandées et dégâts aux cultures reste à démontrer.

Le masting des chênes peut aussi avoir un impact important sur l'épidémiologie de certaines maladies. La dynamique des glandées peut influencer la dynamique des populations de certains consommateurs de glands (comme les rongeurs) et, indirectement, celle de leurs macro-parasites (notamment les tiques) de même que celle des maladies transmises par ces parasites. Une corrélation positive entre la prévalence de la maladie de Lyme et les dynamiques de rongeurs et des glandées a été mise en évidence dans certaines régions des États-Unis¹² (encart 1). Au cours des dernières décennies, cette prévalence n'a cessé d'augmenter aux États-Unis²³. Et en Europe, très récemment, un lien entre la production de glands l'année t et l'incidence de la maladie de Lyme l'année $t+2$ a été établi²⁴. Ce résultat suggère qu'un outil d'alerte du public l'informant des années et lieux à haut risque pourrait être établi à partir du suivi des glandées.

État actuel des connaissances sur les mécanismes du masting

Quelques éléments de biologie de la reproduction des chênes

La décomposition du cycle de reproduction des chênes est le point de départ méthodologique nécessaire pour aborder les mécanismes déterminant le masting (figure 2). Les différentes espèces de chênes sont monoïques, ce qui signifie que chaque arbre possède à la fois des fleurs mâles d'où provient le pollen et des fleurs femelles susceptibles de se transformer en fruits après fécondation. L'initiation florale a lieu au printemps et en été de l'année $t-1$. La pollinisation se déroule tôt au printemps de l'année t , mais la fécondation est différée à l'été. Les chênes ont dressé de nombreuses barrières à l'autofécondation, limitant ainsi probablement la consanguinité et favorisant un maximum de brassage génétique.

Pour expliquer les patrons de fructifications observés, deux théories fondamentalement différentes

Encart 1. Comprendre le masting du chêne pour anticiper l'incidence de la maladie de Lyme ?

En 1997, R. Ostfeld¹² émet l'hypothèse que « l'un des meilleurs prédicteurs du nombre de nymphes [de tiques] est le nombre de glands dans une zone donnée ». Si les tiques n'ont pas de lien direct avec les glands du chêne, l'abondance des glandées déterminerait les dynamiques de populations des cervidés et rongeurs, deux des hôtes majeurs des tiques, mais selon des modalités bien distinctes.

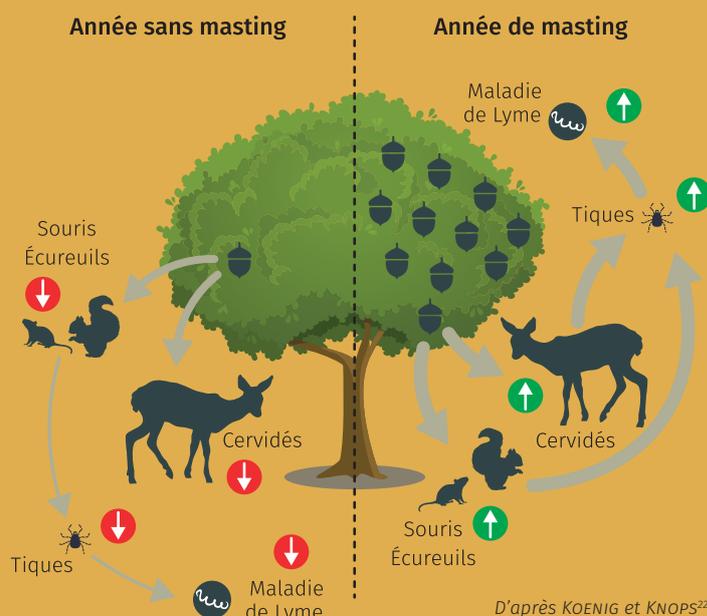
Une première étude exploratoire, basée à la fois sur des observations directes à la faveur des variations interannuelles de fructifications et sur des expérimentations d'épandage de glands, a permis de mettre en évidence que l'abondance de glands détermine l'occupation de l'espace par les cervidés. L'abondance des glands attire fortement les populations dans les chênaies les années de fortes fructifications, on y trouve alors des populations de tiques très abondantes ; en revanche, en cas de faibles fructifications, Ostfeld et ses collègues constatent un délaissement des chênaies (et une forte baisse des populations de tiques) au profit d'autres peuplements, plus riches en ressources alimentaires et qui voient leurs populations de tiques augmenter. Ainsi, une abondante glandée serait liée, localement et immédiatement (l'automne même), à de fortes populations de tiques.

Par ailleurs, un épisode de fructification massive des chênes permet aux rongeurs de constituer des réserves énergétiques à l'automne et on constate au printemps un meilleur taux de survie des adultes ; en outre, ces années de masting semblent être déterminantes dans la survenue d'élevages hivernaux. Les fortes glandées favoriseraient donc l'augmentation du nombre d'individus au sein des populations de rongeurs au printemps qui suit. Or, ces rongeurs sont non seulement les hôtes des tiques mais aussi l'un des réservoirs les plus performants de la bactérie responsable de la maladie de Lyme (*Borrelia burgdorferi*). En 2006, ces mêmes cher-

cheurs montrent une mécanique en deux temps : une abondante glandée à l'année n augmente les populations de rongeurs (souris et tamias striés) en année $n+1$ qui élèvent alors les nymphes qui se répandent (avec leur charge en bactéries) à l'année $n+2$.

Il est intéressant de noter que les études récemment conduites par le Muséum d'histoire naturelle en forêt domaniale de Sénart, et toujours en cours, tendent à confirmer ces liens forts entre productions fruitière des chênes et dynamique des populations de sciuridés (écureuils et tamias de sibérie) d'une part⁹, et populations de sciuridés et maladie de Lyme d'autre part^{11,16}.

Dans un précédent article*, nous exposons des résultats contradictoires rencontrés dans la littérature scientifique quant au rôle des cervidés dans la progression de la prévalence de la maladie de Lyme. En 2014, une équipe américaine a montré, sur la base de treize années de suivi, que la réduction forte des populations de cervidés a induit une diminution notable de la prévalence de la maladie de Lyme dans les populations avoisinantes. Des liens semblent donc se dessiner entre les populations de cervidés (nombre et localisation) et prévalence de la maladie



de Lyme. Mais les travaux scientifiques récents n'ont pas permis de mettre en évidence un effet en cascade entre abondance des glandées, populations d'ongulés et prévalence de la maladie de Lyme¹³.

Si la connexion entre la maladie de Lyme et les glandées n'est pas intuitive, la compréhension des cascades écologiques permet d'établir des liens plausibles (voir schéma) entre ces deux phénomènes qui reçoivent l'attention des forestiers. Ainsi, la progression des connaissances sur les fructifications des chênes et leurs conséquences pourrait bien, à terme, permettre d'anticiper les fluctuations spatiales et interannuelles de la prévalence de la maladie de Lyme.

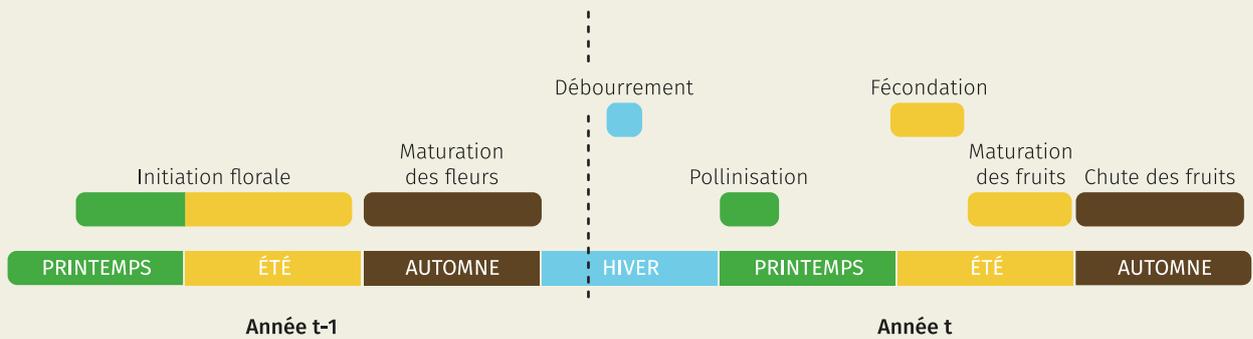


Figure 2. Résumé des grandes étapes du cycle de reproduction des chênes.

ont été proposées. L'une est basée exclusivement sur les conditions météorologiques, l'autre sur la dynamique d'acquisition et d'allocation des ressources des arbres et la pollinisation croisée (encart 2). À ce jour, la confrontation de ces théories aux études empiriques ne permet pas d'en donner une plus plausible que l'autre.

Sur l'importance des conditions météorologiques

Selon la première théorie du masting (encart 2) les conditions météorologiques joueraient un rôle primordial pour expliquer les patrons de fructifications. En accord avec cette proposition, des travaux récents sur les chênes soulignent l'importance des conditions

météorologiques pour expliquer la synchronisation des fructifications. Plusieurs observations montrent que des arbres soumis à des conditions météorologiques semblables présentent aussi des patrons de fructifications semblables. L'une d'elles montre que la synchronisation des fructifications entre les arbres peut se faire à très large échelle spatiale, jusqu'à plusieurs centaines voire milliers de kilomètres chez le chêne de Douglas (*Quercus douglasii*) et le chêne blanc de Californie (*Quercus lobata*)⁷. La diminution de la synchronisation avec la distance, souvent décrite, s'expliquerait alors par le fait que les conditions météorologiques sont de moins en moins similaires au fur et à mesure que la distance augmente.

Encart 2. Deux théories expliquent différemment le masting

La première théorie propose que les variations des fructifications sont des réponses directes aux variations des conditions météorologiques. Selon cette proposition, la synchronisation des fructifications s'expliquerait par le fait que plus les arbres sont proches géographiquement, plus ils rencontrent des conditions environnementales homogènes et plus leurs réponses à ces conditions sont similaires ; c'est ce qu'on appelle l'« effet Moran ». L'effet Moran permettrait d'expliquer la synchronisation des fructifications parfois détectée à de très larges échelles spatiales pouvant aller jusqu'à des centaines de kilomètres chez le chêne blanc de Californie (*Quercus lobata*)⁷.

La deuxième théorie s'affranchit des variations météorologiques et explique les dynamiques de fructifications par l'action combinée des processus écophysiologicals d'acquisition de ressources par les arbres et d'allocation de ces ressources dans la reproduction (production de fleurs et de fruits) ainsi que du processus de pollinisation. Selon cette théorie, la quantité de fleurs femelles et de pollen produite annuellement dépend du niveau des réserves de l'arbre. Dans le cas

de fructifications massives, l'allocation des ressources dans la fructification occasionnerait un épuisement de ses réserves et l'arbre deviendrait incapable de produire de nouvelles fleurs (et du pollen) et donc de nouveaux fruits l'année suivante. La synchronisation des arbres résulterait du fait que les arbres ne s'auto-fécondent pas et que leur reproduction dépend donc du pollen produit par les autres arbres de la population. Prenons l'exemple d'un arbre A désynchronisé ; il produit des fleurs et du pollen alors que les autres arbres n'en produisent pas si leurs réserves sont épuisées. En conséquence les fleurs de l'arbre A ne vont pas être pollinisées, il ne va pas produire de fruits, ses réserves ne seront pas épuisées et l'année suivante il pourra de nouveau produire des fleurs, et se retrouver éventuellement en synchronie avec les autres arbres si ceux-ci ont reconstitué leurs réserves^{2, 18, 19, 20}. Cette théorie est formalisée par des modèles mécanistes qui permettent d'examiner les différents composants individuellement (acquisition et allocation de ressources, processus de pollinisation) et la manière dont ils interagissent entre eux afin d'appréhender un phénomène globalement complexe.

En outre, si les résultats convergent sur le fait que les conditions météorologiques impactent le succès de fructification, les paramètres météorologiques impliqués (type et période de l'année) diffèrent selon le lieu géographique et les espèces de chênes considérées. Il semble ainsi que la sécheresse estivale causerait un stress hydrique défavorable à la production de fruits chez les chênes de l'Amérique du Nord²¹, mais aussi chez les chênes d'Europe²⁵, et que des fortes précipitations annuelles de l'année en cours ou de l'année précédente favoriseraient la fructification chez les chênes de Californie⁵. Les conditions météorologiques interviennent aussi directement sur le processus de pollinisation. Des températures moyennes élevées en avril associées à de faibles précipitations au printemps seraient favorables à la fructification des chênes^{8, 26, 27}. En effet, si la pluie tombe au moment de la diffusion pollinique, elle pourrait précipiter la grande majorité du pollen au sol, le pollen pourrait alors devenir limitant ce qui conduirait à un échec de la pollinisation et de la fructification ; à l'inverse, un temps chaud et sec serait propice à la diffusion du pollen des chênes par le vent^{3, 28}. L'impact direct des conditions météorologiques sur le processus de pollinisation et indirect sur le succès de fructification restent à établir.

Rôles respectifs de la pollinisation croisée et de l'épuisement des réserves.

L'autre théorie du masting propose que le processus de pollinisation croisée constitue la force qui synchronise les fructifications (encart 2). Les approches expérimentales *in situ* sur les chênes et les résultats obtenus à ce jour soulignent l'importance de la limitation en pollen et de la pollinisation croisée pour synchroniser la fructification chez les chênes. Des expérimentations de supplémentation en pollen ont montré chez le chêne blanc de Californie (*Quercus lobata*) que l'ajout de pollen directement sur les fleurs femelles peut augmenter la production de fruits certaines années par rapport à la pollinisation naturelle¹⁴. Une autre étude a montré pour cette même espèce que les arbres synchronisés pour la floraison produisent effectivement plus de fruits que ceux qui sont désynchronisés⁶. En revanche, la supplémentation en pollen n'a pas permis d'augmenter la production de fruits deux années de suite¹⁴. Ces résultats suggèrent que, si déterminante soit-elle, la limitation en pollen n'est pas le seul facteur qui conditionne la production de fruits une année donnée ; d'autres facteurs interviennent également. L'un de ces facteurs pourrait être l'épuisement des réserves suite à la production de fruits chez les plantes pérennes. Selon cette théorie, le processus de pollinisation croisée est la force qui synchronise les fructifications, mais c'est la dynamique d'acquisition et d'allocation

des ressources des arbres qui permet d'expliquer les fortes variations interannuelles des fructifications. En effet, l'arbre pourrait stocker dans différents organes (racinaires, foliaires) des ressources (azotées, phosphatées, carbonées), sous forme de réserves qui peuvent s'épuiser. Cette hypothèse a été testée chez différentes espèces. Par exemple, chez le pin à écorce blanche (*Pinus albicaulis*), les concentrations foliaires en azote et phosphore ont diminué suite à la production de fruits¹⁷. Chez une Fabacée (*Astragalus scaphoides*), des expérimentations *in situ* de stérilisation des fleurs ont permis de mettre en évidence une conservation des réserves racinaires en carbone chez les individus n'ayant pas pu produire de fruits. À l'inverse, les individus ayant produit des fruits ont vu leurs réserves racinaires en carbone diminuer et ils n'ont pas fleuri l'année suivante. En outre, le blocage de la fructification une année donnée s'est accompagné d'une très forte production de fleurs l'année suivante pour les individus concernés, en décalage avec les autres plantes de la population. Ces plantes ont ensuite pu se resynchroniser lorsque le pollen n'était plus limitant¹. Ce dernier résultat va dans le sens d'une action combinée du processus d'épuisement des réserves et de la pollinisation croisée. Pour les chênes cependant, ce genre de travaux sur la dynamique d'acquisition et d'allocation des ressources des arbres fait encore défaut⁴.

Les connaissances à acquérir pour mieux comprendre le masting des chênes

Les connaissances acquises sur les processus de fructification des plantes permettent de poser des hypothèses quant au déterminisme du masting des chênes. Ces hypothèses doivent désormais être testées *in situ*. D'après les observations disponibles, on peut imaginer des modèles mécanistes plausibles mais la validation et l'affinement de ces modèles reste problématique et ils nécessitent d'être confrontés à des constats de terrain bien documentés. Or l'étude, en grandeur nature, du masting du chêne se fait généralement par l'analyse des glandées : comme une glandée implique le succès de l'ensemble des étapes du processus de fructification, cette approche ne permet pas d'identifier les étapes critiques potentiellement sensibles aux conditions météorologiques, depuis l'initiation florale jusqu'à la maturation des fruits.

Développer de nouvelles méthodes de suivi et de modélisation

Pour mieux comprendre le masting, on a donc besoin d'analyser plus finement chacune des étapes clés du cycle de reproduction des chênes avec de nouvelles



approches de terrain, utilisant les réseaux d'observation sur un large gradient environnemental pour suivre des chênes confrontés à des conditions météorologiques contrastées. Ces observations, combinées à des études écophysiologicals, alimenteront des approches de modélisation intégrant l'ensemble des éléments clés susceptibles d'impacter la dynamique des glandées. Les modèles sont des outils puissants pour affiner la compréhension des processus, pour prévoir à court terme l'intensité des glandées et, à plus long terme, pour proposer des scénarios sur le devenir du masting dans le contexte du changement climatique. Car bien que le masting joue un rôle écologique et économique important, on n'a pas aujourd'hui les moyens de prédire si les glandées auront tendance à devenir plus fréquentes et régulières ou au contraire plus rares et imprévisibles dans le contexte du changement climatique annoncé. Dans le cas de glandées plus régulières, la densité des populations de consommateurs de glands pourrait augmenter et se stabiliser. Les chênes perdraient leur capacité de « satiété des consommateurs », ce qui pourrait compromettre

la procédure de régénération forestière. À l'opposé, les fructifications massives pourraient devenir beaucoup plus rares et imprévisibles qu'elles ne le sont, occasionnant d'importantes difficultés en gestion forestière.

Mieux comprendre le masting nécessitera aussi de développer des approches expérimentales *ex situ* visant d'abord à identifier les ressources limitantes pour la reproduction (azotées, carbonées et phosphatées) et la forme de stockage (réserves). Ensuite, il s'agira d'analyser dans quelle mesure le niveau de réserves est impacté par les conditions météorologiques, d'une part, et par le niveau des glandées des années passées, d'autre part. La manière dont l'arbre alloue ses ressources aux différents processus, tels que la croissance et la reproduction mais aussi la production de fleurs mâles et femelles, nécessite encore d'autres études. Il en va de même de l'impact des conditions météorologiques sur les processus clés de la pollinisation croisée, de la fécondation et de maturation des jeunes fruits.

Encart 3. Le réseau d'observation du projet PotenChêne

Le réseau d'observation est constitué d'un grand nombre de sites répartis sur un large gradient environnemental. Seize sites forestiers de chênes sessiles, situés en plaine et répartis sur toute la France métropolitaine, permettent de suivre la floraison et la fructification des chênes ainsi que la dynamique des communautés d'insectes qui infestent les glands (suivi assuré par le LBBE et l'ONF). En plaine, un suivi standard est effectué sur quinze sites à raison de dix arbres par site ; douze sites correspondent à des placettes RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECosystèmes FORestiers) et sont complétés par trois sites dans le Sud de la France afin de constituer un gradient longitudinal (de la forêt de Rennes (35) à la forêt d'Amelécourt (57)) et deux gradients latitudinaux, l'un à l'Ouest (de la forêt de Lyons (27) à celle de Josbaig (64)) l'autre à l'Est (de la forêt d'Amelécourt à celle de Vachères (04)). Le site de La Petite Pierre (LPP) quant à lui est suivi intensivement sur six sous-placettes échantillonnées de la même manière (soit soixante arbres). Par ailleurs quatorze sites dans les Pyrénées permettent de suivre la dynamique des fructifications sur un très large gradient altitudinal (deux « transects » altitudinaux entre 100 et 1600 mètres) ; leur suivi est assuré par BIOGECO. En outre, l'ONF fournit des données relatives aux glandées, quantifiées sur les sites RENECOFOR (entre 1994 et 2007), qui seront analysées en relation avec les données météorologiques (Météo France). L'ONF organise

en parallèle une enquête auprès des agents forestiers pour récolter des informations relatives à l'intensité des glandées à l'échelle des massifs forestiers français sur les trente dernières années. L'impact des conditions météorologiques sur les profils d'émission pollinique sera analysé sur la base des données issues du Réseau National de Surveillance Aérobiologique (RNSA) sur soixante sites répartis sur l'ensemble de la France.

En complément, quatre sites « Ongulés » en France, et un site en Italie (Castel Porziano, Rome) permettent de suivre rigoureusement la démographie de différentes populations d'ongulés couplée au régime de fructification et explorent l'impact des ongulés sur la régénération forestière (suivi assuré par l'ONCFS et le LBBE). Sur une plus large échelle spatiale, l'ONCFS organise et collecte les données relatives à la démographie des populations d'ongulés à travers les tableaux de chasse depuis 1973. Enfin, la FNC supervise et implémente la base de données relative aux dégâts agricoles occasionnés par les ongulés. Le croisement des jeux de données « Masting - Ongulés - Dégâts agricoles » servira à évaluer l'impact indirect du masting sur les cultures.

Dispositif d'échantillonnage « exhaustif » des glandées

La méthode de quantification des glandées utilisée sur 210 arbres du réseau d'observation permet d'estimer

Le projet « PotenChêne »

Pour contribuer à mieux comprendre le masting des chênes, un projet a été lancé dans le cadre du programme Biodiversité, Gestion Forestière, Politiques Publiques et Changements Climatiques (2014-2018) animé par le GIP-Ecofor (en France). Ce projet s'intitule *PotenChêne*, « Potentiel de régénération des chênaies dans le contexte du changement climatique : quel avenir pour le masting et les consommateurs de glands ? ». Il est coordonné par l'université de Lyon 1, et engage la collaboration de trois instituts de recherche et quatre organismes publics concernés (tableau 1).

L'objectif est d'approfondir les connaissances sur le masting des chênes et ses conséquences sur la démographie des consommateurs de glands (insectes et ongulés), et d'appréhender l'impact indirect du masting, via ces consommateurs, sur la régénération des chênaies et sur les dégâts agricoles. Le projet repose sur un réseau étendu d'observation (encart 3) et sur les bases de données complémentaires mises à disposition par les différents partenaires en ce qui concerne

Organismes de recherche

Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive/UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard de Lyon 1

Laboratoire Biogeco/UMR INRA, Université de Bordeaux 2

Centre National de Recherche Italien (Florence, Italie)

Organismes publics de la société civile

ONF (Office National des Forêts)

ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage)

FNC (Fédération Nationale des Chasseurs)

RNSA (Réseau National de Surveillance Aérobiologique)

Tableau 1. Organismes partenaires du projet PotenChêne.

précisément le nombre des fleurs femelles et de fruits produits par un arbre et d'en évaluer les caractéristiques (stade de développement, état sanitaire...). Le dispositif d'échantillonnage est constitué d'un filet de 20 m² tendu

en hamac sous le houppier ; ce filet est troué au centre et relié à un collecteur dans lequel convergent les fleurs et glands qui chutent. Les échantillons collectés sont ensuite dénombrés et analysés en laboratoire.



Dispositif d'échantillonnage de collecte de fleurs et fruits des chênes suivis par le LBBE et l'ONF.



Les sites du réseau d'observation PotenChêne.

14 sites « Chêne » sur gradient altitudinal (BIOGECO)

2 gradients dans les Pyrénées de 100 à 1600 m

les chênes sessile et pédonculé, le chêne vert, l'émission de pollen du genre *Quercus*, et la démographie des sangliers, cerfs et chevreuils. Il s'appuie aussi sur la complémentarité des compétences sur les plans scientifiques et de la gestion.

PotenChêne vise en outre à développer des méthodes et outils destinés aux forestiers, aux scientifiques ou à tout autre organisme pour qui le suivi des glandées constitue un enjeu important. Ces méthodes et outils permettront :

- de quantifier les glandées, de façon simple et rigoureuse, pour suivre la dynamique des glandées à l'échelle d'un massif forestier,
- d'anticiper les glandées automnales sur un site d'intérêt (un massif forestier, par exemple) en se basant sur l'historique des glandées des années précédentes (ONF-RENECOFOR), les données relatives à l'émission printanière de pollen (Réseau national de Surveillance Aérobiologique) et les conditions météorologiques (Météo-France),
- de proposer des scénarios sur le devenir du masting dans le contexte du changement climatique en intégrant les nouvelles connaissances acquises dans ce programme dans des modèles mécanistes du masting.

L'anticipation des glandées automnales devrait notamment aider à mieux préparer les campagnes de régénération forestière, mais aussi à contrôler la démographie des populations d'ongulés : en prévoyant les plans de chasse en fonction de l'intensité de la glandée attendue, il serait possible de limiter en partie les dégâts, forestiers et agricoles, occasionnés par ces ongulés.

Conclusion

Le masting des chênes a des incidences considérables sur le plan écologique (dynamique de la biodiversité forestière) et aussi sur le plan économique (régénération forestière, dégâts agricoles...). Cependant les processus qui sous-tendent ce phénomène ne sont pas très bien élucidés. Compte tenu des changements climatiques actuels et à venir, il devient important de comprendre l'impact des conditions météorologiques sur les grandes étapes du cycle de reproduction des chênes en particulier sur l'acquisition de ressource et leur allocation dans la floraison et la fructification des arbres et sur le processus de pollinisation. Du point de vue de la sylviculture, le principal enjeu est d'assurer dans les meilleures conditions la réussite du renouvellement des chênaies. Les travaux scientifiques visant à mieux comprendre le masting du chêne pourront y contribuer de deux manières.

À court terme, les connaissances acquises devraient fournir des éléments/outils permettant d'anticiper les glandées massives, de façon à en tirer le meilleur parti pour la régénération naturelle en optimisant la préparation des peuplements et des terrains (ouverture de trouées, relevés de couvert, etc.). À plus long terme, ces connaissances pourraient permettre de proposer des scénarios sur le devenir du masting dans le contexte du changement climatique et d'ajuster en conséquence la stratégie de renouvellement des forêts. ■

Bibliographie

- ¹ **Crone et al.** (2009). How do plants know when other plants are flowering ? Resource depletion, pollen limitation and mast-seeding in a perennial wildflower. *Ecology letters* 12(11) : 1119-1126.
- ² **Isagi et al.** (1997). How does masting happen and synchronize ? *Journal of Theoretical Biology* 187(2) : 231-239.
- ³ **Kasprzyk et al.** (2014). Relationships among weather parameters, air-borne pollen and seed crops of *Fagus* and *Quercus* in Poland. *Agricultural and Forest Meteorology* 197 : 111-122.
- ⁴ **Kelly D., Sork V.** (2002). Mast seeding in perennial plants : why, how, where ? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1) : 427-447.
- ⁵ **Koenig et al.** (1996). Acorn production by oaks in central coastal California : influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research* 26 : 1677-1683.
- ⁶ **Koenig et al.** (2012). Stabilizing selection for within season flowering phenology confirms pollen limitation in a wind pollinated tree. *Journal of Ecology* 100(3) : 758-763.
- ⁷ **Koenig W., Knops J.** (2013). Large-scale spatial synchrony and cross-synchrony in acorn production by two California oaks. *Ecology* 94(1) : 83-93.
- ⁸ **Koenig et al.** (2015). What drives masting ? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology* 96(1) : 184-192.
- ⁹ **Le Cœur C.** (2015). *Stratégies d'histoire de vie chez un Sciuridé introduit, le Tamia de Sibérie (Tamias sibiricus)*. Thèse de Doctorat MNHN, dir. JL Chapuis, 232 p.
- ¹⁰ **Liebhold et al.** (2004). Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* 104(1) : 156-164.
- ¹¹ **Marsot M., Chapuis J.-L., Gasqui P., Dozières A., Masségli S., Pisanu B., Ferquel E., Vourc'h G.** (2013). Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) contribute more to Lyme borreliosis risk than native reservoir rodents. *PLOS ONE* 8(1) : e55377.
- ¹² **Ostfeld R.S.** (1997). The ecology of Lyme-disease risk. Complex interactions between seemingly unconnected phenomena determine risk of exposure to this expanding disease. *American Scientist* 85(4) : 338-346.
- ¹³ **Ostfeld R.S., Canham C.D., Oggenfuss K., Winchcombe R.J., Keesing F.** (2006). Climate, deer, rodents, and acorns

- as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLOS Biology* 4(6) : e145.
- ¹⁴ **Pearse et al.** (2015). Pollen limitation and flower abortion in a wind-pollinated masting tree. *Ecology* 96(2) : 587-593.
- ¹⁵ **Pérez-Ramos et al.** (2015). Environmental drivers of mast-seeding in Mediterranean oak species : does leaf habit matter ? *Journal of Ecology* 103 : 691-700.
- ¹⁶ **Pisanu B., Chapuis J.-L., Dozières A., Poux V., Vourc'h G.** (2014). High prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. in the European red squirrel *Sciurus vulgaris* in France. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 5 : 1-6.
- ¹⁷ **Sala et al.** (2012). Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients. *New Phytologist* 196(1) : 189-199.
- ¹⁸ **Satake A., Iwasa Y.** (2000). Pollen coupling of forest trees : forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. *Journal of Theoretical Biology* 203(2) : 63-84.
- ¹⁹ **Satake A., Iwasa Y.** (2002a). Spatially limited pollen exchange and a long-range synchronization of trees. *Ecology* 83(4) : 993-1005.
- ²⁰ **Satake A., Iwasa Y.** (2002b). The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling. *Journal of Ecology* 90 : 830-838.
- ²¹ **Sork V., Bramble J.** (1993). Prediction of acorn crops in three species of North American oaks : *Quercus alba*, *Quercus rubra* and *Quercus velutina*. *Annales des Sciences Forestières* 50 (suppl.) : 128-136.
- ²² **Koenig W.D., Knops J.M.H.** (2005). The Mystery of Masting in Trees. Some trees reproduce synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why ? *American Scientist* 93 : 340-147.
- ²³ **Bacon et al.** (2008). *Surveillance for Lyme disease - United States, 1992-2006*. Atlanta, GA: Department of Health & Human Services, Centers for Disease Control and Prevention.
- ²⁴ **Bogdziewicz M., Szymkowiak J.** (2016). Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe. *Basic and Applied Ecology* 17(4) : 300-307.
- ²⁵ **Pérez-Ramos et al.** (2010). Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology* 91 : 3057-3068.
- ²⁶ **Caignard T., Kremer A., Firmat C., Nicolas M., Venner S., Delzon S.** (2017). *Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas*. *Scientific Reports* 7, 8555.
- ²⁷ **Bogdziewicz et al.** (2017). Masting in wind-pollinated trees : system-specific roles of weather and pollination dynamics in driving seed production. *Ecology* 98(10) : 2615-2625
- ²⁸ **Fernández-Martínez et al.** (2012). Masting in oaks : disentangling the effect of flowering phenology, airborne pollen load and drought. *Acta Oecologica* 43 : 51-59.

Cet article est paru précédemment dans le n° 50 des *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*. Il est reproduit avec l'aimable autorisation de sa rédaction.

POINTS-CLEFS

- ▶ Le masting chez le chêne, fluctuation des glandées, pourrait résulter de l'effet combiné des conditions météorologiques et de l'allocation des ressources dans la floraison et la fructification des arbres.
- ▶ Cette stratégie de lutte contre les consommateurs de glands se révèle être une source de contraintes pour le forestier.
- ▶ Elle peut aussi avoir un impact majeur sur l'épidémiologie de certaines maladies.
- ▶ Les recherches en cours visent à mieux comprendre le phénomène pour pouvoir anticiper les glandées massives et leurs conséquences au bénéfice d'un meilleur renouvellement des forêts, particulièrement dans le contexte du changement climatique.



Crédits photos. Konoplizkaya/Fotolia (p. 36), N. Pétrel/ONF (p. 45).

Éliane Schermer¹

Vincent Boulanger²

Sylvain Delzon³

Sonia Said⁴

Stefano Focardi⁵

Benoît Guibert⁶

Jean-Michel Gaillard¹

Samuel Venner¹

eliane.schermer@univ-lyon1.fr

¹ Université de Lyon 1, UMR CNRS 5558 – LBBE
F-69622 Villeurbanne

² ONF, Département Recherche
Développement et Innovation

³ Université de Bordeaux-INRA, UMR BIOGECO,
F-33615 Pessac

⁴ ONCFS, CNERA Cervidés Sangliers,
F-52120 Châteauvillain

⁵ CNR-ISC Istituto per i Sistemi Complessi,
I-50019 Sesto Fiorentino

⁶ Fédération Nationale des Chasseurs,
Service Dégâts de gibiers,
F-92136 Issy-les-Moulineaux